



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DETERMINACIÓN DE LA TASA DE
DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA EN DOS
TIPOS DE BOSQUE TEMPLADO EN SANTA
CATARINA LACHATAO, OAXACA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

**PAMELA ANDREA SÁNCHEZ
DORANTES**

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. DULCE MARÍA FIGUEROA CASTRO

SEPTIEMBRE, 2017



“Para un padre, nada es más querido que una hija”

Eurípides

DEDICATORIA

A mis padres, que me dieron la vida y todo cuanto poseo, sin quienes nada de esto hubiera sido posible. Gracias por buscar día a día lo mejor para mí, por haberme criado con todo el cariño y la disciplina necesaria para convertirme en una mujer de bien.

Gracias por confiar en mí y apoyar mi decisión de convertirme en Bióloga, aun cuando estaban asustados de que no tuviera tantas oportunidades en el campo laboral. Gracias por como ustedes dicen, haberme dado las herramientas para valerme por mi misma en caso de que algún día ustedes me faltasen. Ya verán que nada de lo que me han inculcado será en vano y que cada día intentaré hacerlos sentir orgullosos de todo lo que hemos logrado juntos.

A mi mamá, por haberme enseñado con su ejemplo, lo tenaz que se debe ser en la vida y lo que es trabajar incansablemente siempre buscando el bienestar de su familia. Por enseñarme día a día, lo lejos que una mujer es capaz de llegar si se lo propone y se esfuerza por lo que quiere.

A mi papá, por el sacrificio de haber tenido que estar lejos de nosotras por esos 10 largos años, con tal de que yo tuviera una educación de calidad y pudiera convertirme en la profesionista que espero ser. Por enseñarme que nunca es tarde para cumplir nuestros objetivos.

A mi abuelita Licha, por haberme cuidado desde que tengo memoria y continuar haciéndolo todos los días. Por su compañía por las noches para tomar café y ver su novela juntas. Por confiar en mí y apoyarme a concluir este ciclo.

Esta tesis es suya porque sin ustedes no hubiera podido lograrlo.

AGRADECIMIENTOS

Ni una sola parte de este trabajo hubiera sido posible sin el apoyo y la ayuda de las muchas personas que han recorrido este camino a mi lado a lo largo de estos años.

En especial a la Dra. Dulce María Figueroa Castro, por la infinita paciencia que tuvo conmigo a lo largo de la realización de este trabajo. Por haberme acompañado al campo siempre que fue posible y por haberse preocupado todas y cada una de las veces que me encontraba fuera de Puebla. Por todas las horas que me dedico para leer y enriquecer mi trabajo. Por haberse sentado a mi lado a traducirle al mundo lo que quería decir, pero sobre todo por confiar en mi hasta el final, apoyándome siempre.

Al Dr. José Arturo Casasola por ser el primero en hacerme sentir como en casa en la Universidad de la Sierra Juárez y en Ixtlán. Por siempre recibirme con una sonrisa en su cubículo y tomarse el tiempo para llevarme al campo cuando lo necesité, aun cuando ello implicara poner en pausa su trabajo. Por responder amablemente a todos mis correos y por los comentarios constructivos que hicieron posible la finalización de este trabajo.

A la Vicerrectoría de Docencia e Investigación (VIEP) por el apoyo económico recibido para el proyecto FICD-NAT26-I que hizo posible la realización de la presente tesis.

A Gabriela Itzel Morales Blancas por su valioso apoyo y amistad a lo largo de toda la carrera, por haber hecho equipo siempre conmigo y siempre haberse preocupado por nuestras calificaciones. Por tratar de siempre acompañarme al campo y ayudarme con mi muestreo cuando lo más necesité.

A Violeta Saraí Jiménez Hernández y su familia, por recibirme en su casa siempre que lo necesité. Por tomarse el tiempo necesario junto con María Elena López

Martínez para enseñarme a recorrer Ixtlán y llegar a la universidad. Por dejarme vivir a su lado y ser su amiga. Por acompañarme al campo y ayudarme en la recolección de la hojarasca que hizo posible este trabajo. A Male, por asegurarse de que comiéramos cuando íbamos al campo. Por acompañarme a la universidad aun cuando no tenía que hacerlo, con tal de no dejarme trabajar sola. Por ir por mí al laboratorio para ir a hacer ejercicio y regresarnos juntas. A ambas por haberme hecho sentir como en casa todo el tiempo que estuvimos juntas.

A Jesús Bautista Santiago, por hacerse de tiempo para acompañarme al campo a recolectar y dejar mis muestras en el campo. Por ser siempre un caballero, ayudarme a llevar todas mis bolsas y caminar a mi ritmo aun cuando eso significara tener que esperar a la siguiente mixta. Y por los valiosos minutos que compartimos platicando en el campo acerca de nuestros trabajos y las preocupaciones que teníamos.

A mi prima, Alicia Carmina Díaz Osorio, por acompañarme al campo a recolectar siempre que se lo pedí y casi morir en el intento en varias de esas ocasiones, por quedarse varada conmigo en Oaxaca y por todas las aventuras que vivimos en el campo.

A los pobladores de Santa Catarina Lachatao, por siempre recibirme con los brazos abiertos y hacerme sentir cómoda tan lejos de casa. Particularmente a la Sra. Verónica Hernández y al Sr. Juan Santiago Hernández por siempre estar pendiente de las veces que salíamos al campo. A la mamá de la Sra. Verónica, por siempre prepararme algo rico al finalizar mi muestreo, por dejarme ayudarla y por platicar conmigo y hacer la espera un poquito más amena. Al señor Salvador, por brindarnos tan buen servicio con su mixta a lo largo de este tiempo. Por llevarnos y traernos siempre que lo necesitamos, aun cuando en ocasiones ya no estaba en servicio.

A los amigos que a pesar de todo estuvieron conmigo a lo largo de toda la carrera. A Rubén Castañeda Osorio, por siempre tener una sonrisa para mí y por toda la paciencia que siempre tuvo para los demás. A Sandra Tamanis Coatl, por haber sido de mis primeras amigas, por los recorridos en silencio y por todas las veces que trabajamos juntas para entregar un trabajo o una práctica. A Dalia De la Rosa Pérea por siempre hacerme reír y no tener más que palabras amables y divertidas para conmigo. A Ana Gabriela Romero, por su valiosa amistad, por haber sido mi confidente en muchas ocasiones, por siempre compartir conmigo el gusto por los buenos doramas. A Claudia Vázquez, por ser siempre amable y tierna conmigo. A Marco Jair Herrera Neocelo por haberse acercado a mí y ser mi primer amigo, porque en él siempre encontré una sonrisa honesta y un abrazo reconfortante.

A mi familia, sobre todo a mis tías, Carmen, Tere, Isabel y Margarita Ochoa por todo el cariño sincero y apoyo que me han brindado desde que nací. Gracias por haber estado a mi lado y celebrado conmigo todos mis logros. Por preocuparse siempre por mí y ayudarme en todo lo que pueden. ¡No las cambiaría por nada!

A las personas que llegaron a mi vida cuando el proceso de realización de la tesis ya estaba bastante avanzado, pero cuyo apoyo ha sido invaluable para la conclusión de la misma. A Jesús Sánchez Osorio, Gabriela Fernanda Muñoz Vargas y Filiberto Bueno Huelitl por siempre cubrirme las espaldas en la oficina para que pudiera salir a mis revisiones y miles de trámites.

Y sobre todo, a Said Ávila Flores, por haber estado siempre pendiente de mí durante mis múltiples muestreos, por recordarme cada día lo orgulloso que se siente de mí, por las palabras de cariño sincero, por sostener mi mano a cada paso que doy, por recordarme constantemente que soy capaz de lograr todo lo que me propongo, por los abrazos tiernos cuando la desesperación y el estrés amenazaban con apoderarse de mí y por todo su amor.

MIL GRACIAS.

"El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble atributo del hombre"

Charles Darwin

ÍNDICE

Resumen

1. Introducción	1
2. Antecedentes	4
2.1 Descomposición de la hojarasca	4
2.2 Factores que influyen en la tasa de descomposición de la hojarasca	8
2.2.1 El clima como regulador del proceso de descomposición	9
2.2.2 Las propiedades del suelo como reguladores del proceso de	11
descomposición	
2.2.3 La calidad de la hojarasca como regulador del proceso de	12
descomposición	
2.2.4 Los organismos descomponedores como reguladores del proceso . .	14
De descomposición	
2.3 Estudios sobre descomposición de hojarasca en México	16
2.3.1 Tasa de descomposición de la hojarasca en bosques templados	19
de México	
3. Justificación	22
4. Objetivos	24
5. Hipótesis	25
6. Materiales y métodos	26
6.1 Sitio de estudio	26
6.2 Selección de sitio de muestreo	27
6.3 Estimación de la tasa de descomposición	28
6.4 Análisis estadístico	31
7. Resultados	32
8. Discusión	45
9. Conclusiones	53
Literatura citada	55

Sánchez-Dorantes, P.A. 2017. Determinación de la tasa de descomposición de la hojarasca en dos tipos de bosque templado en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, BUAP, México.

RESUMEN

La descomposición de la hojarasca es un proceso determinante en el ciclo de nutrientes de los ecosistemas y es uno de los más importantes en los ecosistemas forestales. En este proceso intervienen tanto factores físicos como químicos que favorecen la transformación de la hojarasca en sus componentes químicos elementales, por lo que su estudio en los bosques templados de México es fundamental para su protección y manejo. En nuestro país, se han documentado las tasas de descomposición de especies arbóreas de zonas tropicales, pero existe muy poca información para las especies de bosques templados. En particular, no se cuenta con información acerca de las tasas de descomposición en los bosques templados del Estado de Oaxaca. En este estudio, se determinó la tasa de descomposición anual de la hojarasca en dos bosques templados, uno de pino y otro de encino, en la comunidad de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Además, se determinó el efecto de la estacionalidad y de los gremios de descomponedores en la tasa de descomposición. Se colocaron bolsas de malla de 20 x 20 cm con tres diferentes aperturas para determinar el efecto de los distintos gremios de descomponedores. Las bolsas contenían 10 g de hojarasca seca de cada especie vegetal y se dejaron en cada uno de los bosques, de mayo de 2015 a abril de 2016. La tasa de descomposición se estimó con la ecuación de Olsen (1960). El efecto de los distintos gremios de descomponedores y de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición se analizó con un ANOVA de dos vías para cada bosque, por separado. Para comparar la tasa de descomposición entre bosques, se aplicaron dos ANOVAs de dos vías, empleando el tipo de bosque y la estación, así como el tipo de bosque y el gremio de descomponedores, como factores fijos. A diferencia de lo que se esperaba, la tasa de descomposición anual de ambos tipos de bosque no difirió significativamente (encino: $k = 0.719 \pm 0.034$; pino: $k = 0.762 \pm 0.043$). Estas tasas de descomposición son similares a las reportadas en otros bosques templados

del mundo. En cuanto a la estacionalidad, la tasa de descomposición fue significativamente mayor en la época de lluvias en el bosque de pino, pero no en el bosque de encino. Este resultado se puede atribuir a las diferencias topográficas existentes entre ambos tipos de bosque, pues la pendiente relativamente pronunciada en el bosque de encino favorece el escurrimiento del agua a regiones inferiores, evitando que en la época de lluvias no se retenga el agua y por tanto no haya una marcada diferencia de humedad entre estaciones. La microfauna fue el gremio de descomponedores con mayor contribución a la tasa de descomposición en ambos tipos de bosque. Esto se puede deber a que en ambos tipos de bosque se satisfacen condiciones como temperatura y humedad requeridas por este gremio de descomponedores. Por su parte, la mesofauna y la macrofauna tuvieron una contribución insignificante al proceso de descomposición de la hojarasca en ambos tipos de bosque. Estos resultados se atribuyen a la existencia de condiciones ambientales locales inadecuadas para estos gremios de descomponedores. Los resultados obtenidos en el presente estudio demuestran que a pesar de las diferencias morfológicas y fisicoquímicas observables entre la hojarasca del pino y del encino, su tasa de descomposición no difirió. Además, los resultados sugieren que la tasa de descomposición de la hojarasca se ve afectada por factores como la estacionalidad, los gremios de descomponedores y la topografía.

Palabras clave: bosque templado, estacionalidad, fauna descomponedora, tasa anual de descomposición.

I. INTRODUCCIÓN

La descomposición de la hojarasca es un proceso en el que intervienen tanto factores físicos como químicos, que conducen a la reducción de la hojarasca a sus constituyentes químicos elementales (Swift *et al.*, 1979; Aerts, 1997; Álvarez-Sánchez, 2001; Barlow *et al.*, 2007). Por lo tanto, el proceso de descomposición es determinante para que se lleve a cabo el ciclo de nutrientes (Aerts, 1997).

De manera general, la descomposición de la hojarasca ocurre en tres etapas (Singh y Gupta, 1977; Swift *et al.*, 1979; Berg y Staaf, 1980; La Caro y Rudd, 1985; Babbar y Ewel, 1989; Álvarez-Sánchez, 2001; Arango-Galván, 2006): i) la trituración, que consiste en el fraccionamiento de los tejidos vegetales; ii) la lixiviación, se refiere a la pérdida de compuestos solubles por medio de corrientes de agua; y iii) el catabolismo, que comprende tanto la mineralización como la humificación; a través de las cuales los organismos desintegradores (bacterias y hongos principalmente) transforman los compuestos inorgánicos en orgánicos para que puedan ser utilizados nuevamente por las plantas; completándose así el ciclo de nutrientes. En esta última etapa, la cantidad de lignina presente en la hojarasca determina la velocidad de la descomposición (Berg y Staaf, 1980; La Caro y Rudd, 1985; Babbar y Ewel, 1989; Arango-Galvan, 2006).

El proceso de descomposición de la hojarasca es de suma importancia en los ecosistemas terrestres pues define la aportación de nutrientes al suelo (Aber y Melillo, 1991), determinando su calidad y fertilidad (Berg y McClaugherty, 2008). Además, el proceso de descomposición repercute en el presupuesto global de carbono debido a la cantidad de este elemento que se devuelve a la atmósfera por medio de la respiración de los organismos desintegradores (Aerts, 1997). Asimismo, se ha estimado que la descomposición de la hojarasca contribuye con alrededor del 70% del flujo de dióxido de carbono total anual a nivel mundial (Raich y Schlesinger, 1992).

En México, los bosques templados cubren una superficie de 327,510.6 km² (i.e. 15-21% del territorio nacional; Rzedowski, 1992; Challenger, 1998; Rickards y Piquerón, 2003; Guzmán-Mendoza *et al.*, 2014). Este tipo de bosques que se caracterizan por ser comunidades dominadas por pinos y encinos, acompañados de otras especies de coníferas como abetos (*Abies spp.*) y otras especies de los géneros *Pseudotsuga*, *Juniperus*, entre otros, habitan zonas montañosas de clima templado a frío.

Los bosques templados constituyen el segundo bioma más extenso del país y uno de los más diversos a nivel mundial (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2014). Además, nuestro país es considerado como el mayor centro de diversidad-de pinos (Alba-López *et al.*, 2003; Challenger y Soberón, 2008), ya que alrededor del 50% de las especies conocidas mundialmente se encuentran en México (Styles, 1993; Alba-López *et al.*, 2003) ; y 22 son endémicas (Mirov, 1976; Eguiluz-Piedra, 1982; Styles, 1993; Farjon y Styles, 1997; Alba-López *et al.*, 2003; Gernandt y Pérez de la Rosa, 2014). Del mismo modo, se considera que México es el centro de diversificación del género *Quercus*, ya que en el territorio nacional se distribuye el 33% (aproximadamente 200) de las especies de encinos conocidas en el mundo (Valencia, 2004), siendo el 70% de ellas endémicas para México (Nixon, 1993; Zavala, 1998; Challenger, 2003; Koleff *et al.*, 2004).

A nivel mundial, la mayoría de los trabajos de descomposición se han realizado en ecosistemas templados (MacLean y Wein, 1978; Meentemeyer, 1978; Berg y Staaf, 1980; Melillo *et al.*, 1982; Staaf y Berg, 1982; Meentemeyer y Berg, 1986; Pastor *et al.*, 1987; Blair, 1988; Aber *et al.*, 1990; Aerts, 1997). En contraste, en México la mayoría de los estudios sobre descomposición se han realizado en ecosistemas tropicales (Martinez-Yrizar, 1980, 1984; Muñoz, 1992; Álvarez-Sánchez y Guevara, 1993; León, 1994; Harmon *et al.*, 1995; Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez, 1996; Barajas-Guzmán, 1996; Velázquez *et al.*, 2001). Aunado a esto, desde el último cuarto del siglo XX los bosques templados de México han venido enfrentado una disminución considerable de su cobertura vegetal (Medina y

Tejero-Diez, 2006). Se estima que la tasa anual de deforestación de este bioma ha sido del 0.25%, en el periodo de 1976 a 2000, lo que representa una reducción de 20 000 km² en la cobertura vegetal original (Mas *et al.*, 2004).

En comunidades como Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, tradicionalmente los bosques han tenido un papel fundamental en la vida de sus habitantes, pues históricamente en él, se han realizado actividades como la agricultura, la minería, la recolección de frutos y leña, así como la caza de animales silvestres, todo esto con la mentalidad de tomar de él únicamente lo necesario. Sin embargo desde la década de 1970, la Empresa Forestal Comunitaria de Pueblos Mancomunados ha fomentado un acceso ilimitado y no controlado a los bosques de la región y por ende a los recursos que de ellos se obtienen (madera, leña, orquídeas, tierra de hoja, entre otros).

Por lo anterior, la determinación de la tasa de descomposición de la hojarasca de los bosques de Santa Catarina Lachatao es fundamental para el manejo adecuado de los bosques de ésta y otras comunidades del estado de Oaxaca que han visto incrementada su explotación, así como para aumentar el conocimiento que se tiene de los bosques templados en México.

II. Antecedentes

2.1. La descomposición de la hojarasca

Debido a la importancia que tiene el proceso de descomposición de la hojarasca en los ecosistemas terrestres, no es de sorprenderse que los ecólogos hayan estudiado este fenómeno al menos desde los tiempos de Darwin (Graça *et al.*, 2005). Sin embargo, los estudios formales sobre el tema empezaron a realizarse en la década de 1930, cuando se implementaron diversas herramientas para la estimación de la tasa de descomposición como cajas y tubos con extremos abiertos y bolsas de malla (Graça *et al.*, 2005). A partir de entonces, los métodos de estudio para estimar la tasa de descomposición de la hojarasca se han ampliado y refinado, aunque la técnica de las bolsas de malla sigue siendo ampliamente utilizada (Berg y Staaf, 1980; Berg *et al.*, 1982; Blair, 1988; Chadwick *et al.*, 1998; Heneghan *et al.*, 1998; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez, 2001; González y Seastedt, 2001; Bradford *et al.*, 2002; Barlocher, 2005; Arango-Galván, 2006; Barlow *et al.*, 2007; Adair *et al.*, 2008; Carvalho y Uieda, 2009, García-Palacios *et al.*, 2013).

En 1929, Tenney y Waksman fueron los primeros en reconocer que la tasa de descomposición de la materia orgánica estaba controlada por los siguientes cuatro factores: la composición química del sustrato, la existencia de una fuente de nitrógeno suficiente para los organismos descomponedores, la naturaleza de los microorganismos descomponedores y las condiciones ambientales (Berg *et al.*, 1993; Berg y McLaugherty, 2008). A partir de entonces y durante los siguientes 70 años esta concepción fue considerada como válida (Berg y McLaugherty, 2008). Desde entonces, se ha progresado mucho en entender el proceso de descomposición de la hojarasca y se ha reconocido el papel que la calidad del sustrato y los factores ambientales tienen en dicho proceso (Lavelle *et al.*, 1993; Aerts, 1997). Además, se ha empezado a revelar el papel de otros actores, como las enzimas microbianas involucradas en degradar los sustratos orgánicos-y se ha considerado al proceso de descomposición como formador de sustancias húmicas estables (Berg y McLaugherty, 2008).

Con relación al modelado de las tasas de descomposición, Jenny y colaboradores (1949), Olson (1963) y Witkamp y Olson (1963), propusieron modelos matemáticos para describir el proceso de descomposición, de tal forma que la tasa de descomposición anual de la hojarasca podía ser estimada calculando un parámetro de la comunidad, denominado constante de descomposición (k). Jenny y colaboradores (1949), sugirieron que en un sistema cercano al equilibrio, la entrada anual de materia orgánica debía ser igual a las salidas, en el mismo periodo de tiempo. Años después, Olson (1963) reconoció que las comunidades naturales no se ajustaban a las suposiciones del modelo propuesto por Jenny y colaboradores (1949), así que se propusieron otros modelos. Posteriormente, Minderman (1968) planteó que la hojarasca se descomponía a una tasa decreciente en vez de constante (Berg y McClaugherty, 2008). Actualmente, la ecuación propuesta por Olson (1963) es ampliamente utilizada para estimar la tasa de descomposición (k).

En la década de 1970, diversos estudios analizaron el estado de conocimiento sobre el proceso de descomposición de la hojarasca. Por ejemplo, Singh y Gupta (1977) hicieron una revisión exhaustiva de los estudios de descomposición existentes, encontrando que en general, la hojarasca rica en nitrógeno se descomponía más rápido que la hojarasca con forma de aguja que es más resistente por su elevado contenido de lignina. Además, dichos autores mencionan que la descomposición de la hojarasca está profundamente influenciada por la temperatura y la humedad.

Posteriormente, Schlesinger (1977) se enfocó en el proceso de descomposición de la hojarasca desde la perspectiva del balance de carbono y recopiló una gran cantidad de literatura en la que se describe el flujo de carbono en los ecosistemas del mundo. Dicho autor concluyó que la cantidad de carbono proveniente de la hojarasca era bastante grande, pero estaba pobremente evaluada en términos del presupuesto global de carbono.

Por su parte, Swift y colaboradores (1979) hicieron una revisión sobre el estado de conocimiento del proceso de descomposición de la hojarasca. Al comparar la información recabada para seis ecosistemas diferentes (tundra, taiga, bosque templado, pastizal, sabana y bosque tropical), estos autores establecieron

las bases para el estudio de la descomposición, desde el concepto mismo, los organismos descomponedores, la calidad de la hojarasca, así como la descomposición a nivel molecular. En lo que se refiere a los bosques templados, dichos autores concluyeron que la entrada de hojarasca es altamente estacional, lo que influye fuertemente en el ciclaje de nutrientes y el proceso de descomposición en este ecosistema. Además, enfatizaron la importancia de la temperatura y la calidad del sustrato para la descomposición de la hojarasca en los bosques templados. Desde entonces, se han realizado numerosos trabajos sobre descomposición de la hojarasca en diferentes ecosistemas (Tabla 1). De manera general, estos estudios reflejan que la tasa de descomposición en los ecosistemas tropicales es mayor que en los ecosistemas templados (Lavelle *et al.*, 1993; Aerts, 1997; Álvarez-Sánchez, 2001).

Posterior al establecimiento de las bases del estudio de la descomposición, propuestas por Swift y colaboradores (1979), le siguieron un gran número de trabajos que se centraron en diversos aspectos del proceso de descomposición. Diversos estudios sobre descomposición se ha centrado en resaltar los factores que influyen en el proceso. Entre estos, se ha resaltado la importancia del clima (Murphy *et al.*, 1998), de las características físicas y químicas de la hojarasca (Cortez *et al.*, 1996; Corneliessen y Thompson, 1997; Kochy y Wilson, 1997; Pouyat *et al.*, 1997; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000; Loranger *et al.*, 2002; Villavicencio-Enríquez, 2012), de la fauna asociada a la hojarasca (Hansen, 1999; Hunter *et al.*, 2003; García-Palacios *et al.*, 2013) ; o de la combinación de estos factores sobre la tasa de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer, 1978; Berg *et al.*, 1982, 1993; Aerts, 1997; Heneghan *et al.*, 1998).

Tabla 1. Constantes de descomposición de la hojarasca (k) en diferentes ecosistemas. Modificado de Arango-Galván (2006) y Singh y Gupta (1977).

Tipo de vegetación	Localidad	k (año ⁻¹)	Referencia
Regiones tropicales		2.33	Aerts (1997)
Selva alta perennifolia	Veracruz, México	0.002 - 0.022	Gómez-Valencia (2002)
	Costa Rica	2.77	Gessel <i>et al.</i> (1981)
Bosque lluvioso tropical	Colima, México	0.1 – 0.17	Jenny <i>et al.</i> (1949)
	Trinidad y Tobago	0.45	Cornforth (1970)
Selva tropical húmeda	Veracruz, México	2.9 – 5.1	Álvarez-Sánchez y Guevara (1993)
Bosque tropical seco	Yucatán, México	0.008 – 1.019	Harmon <i>et al.</i> (1995)
Selva baja	Yucatán, México	0.12 – 3.91	Villavicencio-Enríquez (2012)
Regiones templadas		0.33	Aerts (1977)
	Estados Unidos	0.016 – 0.178	Jenny <i>et al.</i> (1949) Reiners y Reiners (1970) Rochow (1974) Lang (1974)
Bosque de encino	Inglaterra	0.094 – 0.14	Bocock y Gilbert (1957)
	Chiapas, México	1.74	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009)
	Estados Unidos	0.98 – 2.99	Jenny <i>et al.</i> (1949)
Bosque de pino	Inglaterra	0.033	Kendrick (1959)
	Chiapas, México	1.4	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009)
Rodales de pino	Hidalgo, México	0.37 – 0.56	Martínez-Castillo (2014)
Bosque de pino-encino	Hidalgo, México	0.511 – 0.657	Martínez-Falcón <i>et al.</i> (2015)
Matorral xerófilo	Argentina	0.095	Torres <i>et al.</i> (2005)
Desierto	Sonora, México	0.091 – 2.11	Núñez-Quevedo (1998)

2.2. Factores que influyen en la tasa de descomposición de la hojarasca

Durante el proceso de descomposición de la hojarasca se combinan mecanismos físicos, químicos y biológicos (Swift *et al.*, 1979; Aerts, 1997; Álvarez-Sánchez, 2001). A través de estos mecanismos, la materia orgánica es transformada en formas cada vez más pequeñas (Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009), es decir, se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts, 1997; Álvarez-Sánchez, 2001).

El proceso de descomposición y por tanto, la velocidad con la que se completa, está regulado por diversos factores como las características físicas del medio (Swift *et al.*, 1979; Murphy *et al.*, 1998), la calidad del sustrato, las características de la hojarasca (*i.e.* la cantidad de nutrientes contenidos en ella; Cortez *et al.*, 1996; Corneliessen y Thompson, 1997; Kochy y Wilson, 1997; Pouyat *et al.*, 1997; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000; Loranger *et al.*, 2002; Valle-Arango, 2003; Villavicencio-Enríquez, 2012), así como los gremios de organismos descomponedores presentes (Lavelle *et al.*, 1993; Coûteaux *et al.*, 1995; Aerts, 1997; Hansen, 1999; Hunter *et al.*, 2003; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009; García-Palacios *et al.*, 2013).

En este sentido, Lavelle *et al.* (1993) proponen que los factores que regulan el proceso de descomposición ejercen un control jerárquicamente organizado sobre la descomposición de la hojarasca por la regulación que desempeñan sobre la actividad microbiana (Fig. 1). El modelo de Lavelle *et al.* (1993) sugiere que el clima actúa como factor principal, seguido de las propiedades del suelo, la calidad de la hojarasca y los descomponedores. Sin embargo, los mismos autores reconocen que este esquema de jerarquías puede variar de acuerdo con el sitio de estudio del que se trate y que es posible que algún factor enmascare a los otros. Si bien el modelo es jerárquico, los cuatro factores interactúan entre sí en mayor o menor medida y en su conjunto, todos contribuyen a la descomposición de la hojarasca (Lavelle *et al.*, 1993).

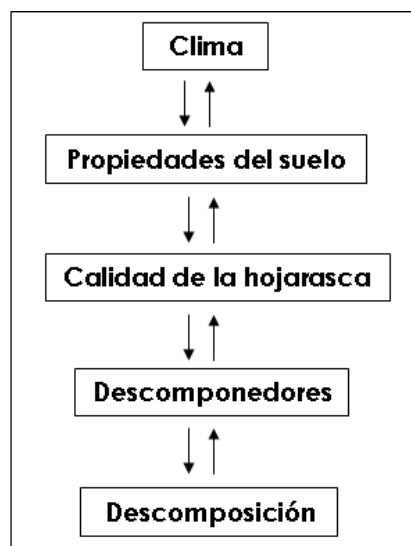


Figura 1. Modelo jerárquico de regulación de la descomposición de la hojarasca propuesto por Lavelle *et al.* (1993).

2.2.1. El clima como regulador del proceso de descomposición

El clima, especialmente la temperatura y la precipitación, es el principal factor que regula el proceso de descomposición de la hojarasca (Lavelle *et al.*, 1993). Se ha confirmado que, a escalas geográficas mayores, la temperatura y la humedad permiten predecir la tasa de descomposición de la hojarasca, ya que dichos factores tienen un efecto directo sobre ella (Heal *et al.*, 1981; Aerts, 1997). Por su parte, Meentemeyer (1978) propone que la evapotranspiración (AET, por sus siglas en inglés) es un mejor predictor de la tasa de descomposición que la temperatura o la humedad por sí mismas.

Del mismo modo, Aerts (1997) indicó que, a escala global, las tasas de descomposición están directamente controladas por el clima. Además, dicho autor notó que entre el 50% y el 90% de la variación en la tasa de descomposición de la hojarasca puede ser explicada por el nivel de evapotranspiración; se asocia con una mayor tasa de descomposición, como sucede en las regiones tropicales donde el nivel de AET es

tres veces mayor que en las regiones templadas y mediterráneas, lo que resulta en una tasa de descomposición casi seis veces mayor a la de las otras dos regiones. De acuerdo con esto, Aerts (1997) concluye que, a diferencia de las zonas tropicales, en los ecosistemas templados el proceso de descomposición se completa a largo plazo.

De la misma manera, estudiando pinos en más de 30 sitios experimentales en diversas regiones, desde subárticas hasta subtropicales, Berg *et al.* (1993) encontraron que el factor que controla mejor la descomposición de la hojarasca a grandes escalas es el clima y concuerdan con el patrón encontrado por Aerts (1997), que a mayor AET, la tasa de descomposición es mayor. De esta forma, algunos autores han propuesto que AET es el mejor predictor de la tasa de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer, 1978; Berg *et al.*, 1993; Aerts, 1997).

Por otro lado, se ha encontrado que a mayor temperatura y humedad la descomposición de la hojarasca es más rápida, por lo tanto, es mayor en los ecosistemas tropicales (Singh y Gupta, 1977; Aerts, 1997; Álvarez-Sánchez, 2001). Por ejemplo, en los bosques templados el coeficiente de descomposición es menor ($k= 0.36$) que el registrado en las regiones tropicales ($k= 2.33$; Aerts, 1997). Del mismo modo, en zonas secas y frías las tasas de descomposición son mucho menores ($k= 0.022-0.024$) que en las zonas tropicales (Côteaux *et al.*, 1995; González y Seastedt, 2001; Arango-Galván, 2006). Estos patrones corroboran la influencia que ejerce el clima sobre la tasa de descomposición de la hojarasca. La alta tasa de descomposición reportada para las zonas tropicales se explica por la temperatura elevada que combinada con una humedad constante favorecen la lixiviación de los compuestos más solubles de la hojarasca (Álvarez-Sánchez, 2001). Arango-Galván (2006) sugiere que cuando existe poca precipitación, la tasa de descomposición de la hojarasca es menor debido a la poca entrada de material orgánico al ecosistema. Además, la combinación de alta humedad y temperatura, típica de las zonas tropicales, favorece el establecimiento de la fauna desintegradora (Álvarez-Sánchez, 2001).

Sin embargo, también se han reportado tasas de descomposición igualmente rápidas en sitios con alta temperatura y baja humedad (Nuñez-Quevedo, 1998). De

esta manera, el coeficiente de descomposición (k) varía de 0.5 en los bosques templados a 2.0 en las selvas tropicales (Álvarez-Sánchez, 2001); aunque Nuñez-Quevedo (1998) encontró coeficientes de descomposición igualmente elevados en el desierto sonorense ($k=1.35$). De manera similar, Anderson y Swift (1983) encontraron que las tasas de descomposición de bosques templados y tropicales son similares. Esto sugiere que la tasa de descomposición dentro de un hábitat dado puede tener mayor variación que la existente entre hábitats. De esta manera, queda en evidencia la importancia que tienen los factores biológicos y edáficos locales sobre la tasa de descomposición de la hojarasca (Lavelle *et al.*, 1993).

2.2.2. Las propiedades del suelo como reguladores del proceso de descomposición

El suelo constituye un elemento fundamental para el ecosistema, pues cumple con importantes funciones de las que se derivan servicios ambientales indispensables para su propio sostenimiento (Cotler, 2005). La función primordial del suelo es la de dar soporte y proveer de nutrientes a las plantas (Colter, 2005). Además, el suelo es un medio poroso y permeable que regula la cantidad de agua en el ecosistema (Cotler, 2005). Así mismo, en él tienen lugar los ciclos biogeoquímicos a través de los cuales se reincorporan los compuestos orgánicos (Cotler, 2005) y como resultado de esto, constituye la tercera fuente más importante de carbono (Lal, 1999).

Diversas características del suelo, como el pH, el contenido de materia orgánica y nutrientes, la porosidad y textura, pueden afectar la tasa de descomposición de la hojarasca (Arango-Galván, 2006). En este sentido, Wood (1974) encontró que la tasa de descomposición de la hojarasca de *Eucalyptus* era más rápida cuando el pH del suelo era neutro. Si el pH del suelo es demasiado ácido o demasiado básico, la velocidad de la descomposición disminuye (Thaiutsa y Granger, 1979). Un pH excesivamente bajo (menor a 5) ralentiza la actividad biológica y en consecuencia, disminuye el ritmo de transformación y mineralización de la materia orgánica (Stevenson, 1982; Villaseñor, 2014). Por el contrario, un pH mayor de 8.5 altera negativamente estos procesos debido a la acumulación de sales y sodio en niveles tóxicos (Villaseñor, 2014). Por otra parte, se ha documentado que

los suelos con pH neutro o ligeramente alcalino poseen las mayores y más vigorosas poblaciones bacterianas, por lo que la velocidad de la descomposición de la hojarasca en este tipo de suelos es más rápida (Álvarez-Sánchez y Naranjo-García, 2003; Villaseñor, 2014). En cambio, las condiciones ácidas tienden a reducir el número de bacterias y aumentar el de los hongos (Álvarez-Sánchez y Naranjo-García, 2003). De manera similar, la actividad microbiana se ve favorecida cuando la mitad o 2/3 partes del volumen de poros del suelo contienen agua, ya que las condiciones excesivamente húmedas también son desfavorables para los hongos (Barajas-Guzmán, 1996).

Otra propiedad del suelo que puede tener impacto en el proceso de descomposición de la hojarasca es su textura o composición granulométrica (Villaseñor, 2014). Un alto contenido de arcillas minerales en el suelo puede inhibir el proceso de descomposición de la hojarasca, ya que la formación de agregados evita el acceso a los descomponedores (Lavelle *et al.*, 1993). De hecho, las arcillas minerales pueden llegar a inhibir la actividad microbiana, lo que afecta negativamente el proceso de descomposición (Lavelle *et al.*, 1993). Por el contrario, los suelos arenosos presentan una tasa de descomposición de la hojarasca más rápida, ya que permiten el libre acceso tanto a los descomponedores como al paso del agua, lo que favorece el proceso de descomposición.

2.2.3. La calidad de la hojarasca como regulador del proceso de descomposición

La calidad de la hojarasca afecta el proceso de descomposición de la hojarasca pues determina la facilidad con la que ésta puede ser fragmentada y mineralizada por los organismos descomponedores (Meentemeyer, 1978; Kochy y Wilson, 1997; Paustian *et al.*, 1997; Corbeels, 2001; Loranger *et al.*, 2002). En este sentido, la calidad de la hojarasca está directamente determinada por la naturaleza de la especie vegetal y por la edad de las hojas (Arango-Galván, 2006). La calidad de la hojarasca es muy importante en cualquier etapa de la descomposición, ya que la deficiencia de nutrientes puede repercutir en la actividad microbiana (Lavelle *et al.*, 1993). La calidad de la hojarasca está determinada por características intrínsecas de la planta (Corbeels, 2001), tales como las de naturaleza tanto química como

física (Lavelle *et al.*, 1993). Entre las características de naturaleza química, se encuentran el contenido de carbono, nitrógeno, fósforo, calcio, celulosa, lignina, taninos y polifenoles (Meentemeyer, 1978; Corbeels, 2001; Shaw y Harte, 2001).

En general, las hojas jóvenes suelen ser generalmente más lábiles y más fácilmente lixiviables que las hojas duras o viejas (Babbar y Ewel, 1989; Cortez *et al.*, 1996). Esto se debe a que la hojarasca joven contiene un bajo contenido de macronutrientes (*i.e.* nitrógeno, fósforo y azufre), los cuales suelen frenar la tasa de descomposición (Berg, 2000). Por lo tanto, la hojarasca compuesta de hojas jóvenes suele descomponerse más rápidamente que la de hojarasca vieja.

Por otra parte, el contenido de lignina de las hojas también es un buen indicador de la velocidad de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer, 1978; Cortez *et al.*, 1996; Murphy *et al.*, 1998). Un alto contenido de lignina en la hojarasca ocasiona una tasa de descomposición lenta (Meentemeyer, 1978; Waring y Schlesinger, 1985; Palm y Sánchez, 1990; Kavvadias *et al.*, 2001). Por ejemplo, Barlow y colaboradores (2007) documentaron que hojas gruesas con venas prominentes llenas de lignina presentan una tasa de descomposición más lenta que aquellas con menor cantidad de tejido lignificado. Al igual que el contenido de lignina, la relación carbono:nitrógeno (C:N) también influye de manera importante en la tasa de descomposición de la hojarasca. Una alta relación C:N suele ocasionar una disminución en la tasa de descomposición de la hojarasca, mientras que una baja relación C:N, la acelera (Lusk *et al.*, 2001)

Otras características de las hojas que pueden afectar su tasa de descomposición son su dureza (Corneliessen y Thompson, 1997; Pérez-Harguindguy *et al.*, 2000) y el contenido de defensas químicas (Corneliessen y Thompson, 1997; Lusk *et al.*, 2001), pues los estudios sugieren éstas no solo evitan el ataque de herbívoros y patógenos, sino también la acción de los descomponedores, causando que la tasa de descomposición de la hojarasca sea más baja. Otra característica importante que puede afectar la tasa de descomposición de la hojarasca es el tamaño o el área de la hoja en contacto con el suelo (Anger y Recous, 1997; Corbeels, 2001). En relación a ésta característica, Chadwick y colaboradores (1998) sugieren que a mayor superficie de contacto entre

la hojarasca y el suelo, la tasa de descomposición será más rápida, pues esto permite la creación de películas de agua que favorecen el intercambio de nutrientes.

2.2.4. Los organismos descomponedores como reguladores del proceso de descomposición

Las actividades de los organismos presentes en el suelo tienen importantes efectos reguladores en el proceso de descomposición de la hojarasca (Lavelle, 1984; Heneghan *et al.*, 1998). Se ha reportado que la fauna descomponedora es responsable del 27% de la descomposición de la hojarasca (García-Palacios *et al.*, 2013). En base al tamaño corporal de los organismos descomponedores se reconocen tres grupos funcionales: i) la macrofauna, que incluye a los organismos con una longitud mayor a 10 mm y que pertenecen a los grupos Oligochaeta, Gastropoda, Crustacea, Diplopoda y Orthoptera; ii) la mesofauna, que agrupa a organismos de entre 2 y 10 mm de longitud, como Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Collembola y larvas de Diptera; y iii) la microfauna, donde se encuentran organismos con una longitud menor a 2 mm, como protozoarios, nematodos, rotíferos, Tardígrados, colémbolos y ácaros, que viven en el agua que recubre a las partículas del suelo (Swift *et al.*, 1979; Golley, 1983).

Los organismos descomponedores tienen efectos tanto directos como indirectos sobre la descomposición de la hojarasca (Peterson y Luxton, 1982; Bradford *et al.*, 2002). Los efectos directos son aquellos en los que los descomponedores participan de primera mano en el proceso de descomposición; por ejemplo, a través del consumo de la hojarasca (Bradford *et al.*, 2002). En cambio, los indirectos son las modificaciones que sufre la hojarasca a partir de las actividades que realizan los descomponedores. Por ejemplo, el consumo y fragmentación de la hojarasca por parte de la mesofauna, contribuye a hacerla más accesible para la microbiota, favoreciendo así, su actividad sobre la descomposición de la hojarasca (Bradford *et al.*, 2002).

En diversos estudios se ha resaltado la importancia de la composición de la comunidad descomponedora como un regulador de la tasa de descomposición

(Bocock, 1964; Standen, 1978; Santos y Whitford, 1981; Petersen y Luxton, 1982; Seastedt, 1984; Beare *et al.*, 1992; Setälä *et al.*, 1996; Heneghan *et al.*, 1998; Cárcamo *et al.*, 2000; González y Seastedt, 2001; Bradford *et al.*, 2002; González *et al.*, 2003; Hunter *et al.*, 2003; Smith y Bradford, 2003; Arango-Galván, 2006; Wang *et al.*, 2009; García-Palacios *et al.*, 2013). Además, se reconoce que diferentes grupos de organismos descomponedores juegan distintos papeles en el proceso de descomposición de la hojarasca (Cárcamo *et al.*, 2000; Bradford *et al.*, 2002; González *et al.*, 2003; Hunter *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2009). Por ejemplo, la macrofauna descomponedora modifica el suelo a través de la creación de macroporos y la transformación y redistribución de la materia orgánica (Bignell *et al.*, 2011). Además, este gremio de descomponedores tritura y deshace la materia orgánica (Bignell *et al.*, 2011), y modifica la composición química de la hojarasca (Hunter *et al.*, 2003), dejándola disponible para que la microfauna pueda incorporarla al suelo (Bignell *et al.*, 2011). Asimismo, la actividad de la macrofauna edáfica puede aumentar o disminuir la productividad del ecosistema al impactar directamente a la vegetación y al suelo (Brown *et al.*, 2001a). La macrofauna puede afectar el crecimiento de las raíces, modificando el crecimiento vegetal y la cantidad de materia orgánica disponible (Brown *et al.*, 2001a). Se ha documentado que organismos como las lombrices y las termitas tienen un efecto positivo sobre la tasa de descomposición de la hojarasca (Lee y Wood, 1971; Lavelle *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 2001b). Por el contrario, cuando las poblaciones de organismos como escarabajos, hormigas, larvas de lepidópteros herbívoros y caracoles fitófagos son muy numerosas (Villalobos-Hernández, 1994) pueden causar una considerable disminución de la biomasa vegetal subterránea y por lo tanto, afectar el proceso de descomposición de la materia orgánica (Brown *et al.*, 2001b).

La mesofauna interviene en los procesos de descomposición de la materia orgánica, así como la velocidad y reciclaje de los nutrientes. Es particularmente importante en el proceso de mineralización del fósforo y del nitrógeno (García-Álvarez y Bello, 2004; Socarras, 2013). Además, modifica la microestructura del suelo a través las deyecciones, excreciones y secreciones que produce, así como con sus propios cadáveres (Socarras, 2013). Asimismo, la mesofauna facilita la

diseminación de esporas, hongos y otros microorganismos, por lo que son conocidos como catalizadores de la actividad microbiana (Lavelle *et al.*, 1997). Los organismos de la mesofauna construye galerías en el suelo, lo que favorece la aireación e infiltración del agua, mejorando así, las propiedades físicas del suelo (Socarras, 2013).

Por último, la microfauna tiene una habilidad limitada para modificar directamente la estructura del suelo y poca capacidad para desarrollar mutualismos significativos (INIA, 2015). Se ha documentado que los microartrópodos tienen un porcentaje de contribución al proceso de descomposición de 1.5 – 10% (Hansen, 1999). Sin embargo, la microfauna descomponedora juega un papel central en determinar la disponibilidad de nutrientes a través de sus interacciones con las bacterias y hongos presentes en el suelo (Neher y Barbercheck, 1998; Zerbino y Altier, 2006). Por ejemplo, la intensidad de alimentación de protozoarios y nemátodos que consumen hongos y bacterias determina que el número de microorganismos se pueda reducir o incrementar y con ello la velocidad de mineralización de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes (Zerbino y Altier, 2006).

Distintos gremios de descomponedores dominan en diferentes comunidades terrestres. Por ejemplo, la microfauna es más importante en los suelos del bosque boreal, la tundra y el desierto polar; mientras que, en el bosque tropical, las praderas y el bosque templado tienen mayor importancia la macrofauna y la mesofauna (Barajas-Guzmán, 1996; Arango-Galván, 2006)

2.3. Estudios sobre descomposición de la hojarasca en México

En México se han realizado un gran número de estudios acerca de la tasa de descomposición de la hojarasca, principalmente en ecosistemas tropicales (Martínez-Yrizar, 1980, 1984; Ezcurra y Becerra, 1987; Montaña *et al.*, 1988; Álvarez-Sánchez y Guevara, 1993; León, 1994; Harmon *et al.*, 1995; Maya, 1995; Álvarez-Sánchez y Becerra-Enriquez, 1996; Barajas-Guzmán, 1996; Maya y Arriaga, 1996; Nuñez-Quevedo, 1998; Alvarez-Sánchez, 2001; Barajas-Guzmán y

Álvarez-Sánchez, 2001; Brown *et al.*, 2001b; Álvarez-Sánchez y Naranjo-García, 2003; Arango-Galván, 2006; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009; Villavicencio-Enríquez, 2012; Martínez-Castillo, 2014; Martínez-Falcón *et al.*, 2015), a diferencia del resto del mundo en donde los estudios sobre ecosistemas templados son más numerosos. Para México, se ha estimado la tasa de descomposición de la hojarasca en selvas tropicales, pastizales, zonas áridas y bosques templados (Martínez-Yrizar, 1980, 1984; Montaña *et al.*, 1988; Maya, 1995; Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez, 1996; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009). Cabe resaltar que en todos estos estudios, se ha encontrado una correlación positiva entre la tasa de descomposición de la hojarasca y la humedad (Montaña *et al.*, 1988; Maya y Arriaga, 1996; Nuñez-Quevedo, 1998; Álvarez-Sánchez, 2001).

Los primeros trabajos sobre descomposición de la hojarasca en nuestro país fueron realizados por Martínez-Yrizar en 1980 y 1984. Dicho autor analizó las tasas de descomposición de las hojas de especies arbóreas de una selva baja caducifolia en la Estación de Biología Chamela en Jalisco, usando bolsas de malla con diferente abertura y encontró que la descomposición era más rápida en aquellas que tenían una abertura de malla grande, ya que esta permite el acceso de la mayoría de los grupos de la fauna desintegradora.

En 1988, Montaña *et al.* publicaron un estudio sobre la descomposición de la hojarasca en pastizales del norte de México. Posteriormente, Álvarez-Sánchez y Guevara (1993) hicieron la primera estimación de la tasa de descomposición de la hojarasca en una selva tropical húmeda en México. Para ello, emplearon un método indirecto que relacionaba la caída de hojarasca con su acumulación anual o mensual. El coeficiente de descomposición mensual más alto se reportó durante los meses lluviosos de octubre y noviembre (0.86 y 0.68, respectivamente).

Por su parte, León (1994) fue el primero en estudiar la descomposición de los frutos, en su mayoría bayas y drupas, en una selva tropical en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas en Veracruz, empleando para ello bolsas de malla. Él concluyó que la descomposición de los frutos de la mayoría de las especies vegetales, se ajusta a un modelo lineal, sin embargo, la velocidad de descomposición de los frutos parece estar íntimamente ligada con la morfología,

composición química, cantidad, forma de dispersión y latencia de los frutos y semillas de cada especie vegetal.

Por otro lado, Harmon *et al.* (1995) estudiaron la descomposición de detritos leñosos en una zona tropical del país. Estos autores encontraron que la tasa de descomposición de detritos finos (<10 cm de diámetro) era de entre $k = 0.151$ y 1.019 año⁻¹, mientras que la de los detritos gruesos (>10 cm de diámetro) tenía una tasa de descomposición de $k = 0.008$ a 0.615 año⁻¹. Ellos atribuyeron esta gran variación, a la pobreza del sustrato, ya que cuando los suelos son de baja calidad, los factores climáticos (*i.e.* temperatura y humedad) y bióticos (*i.e.* las termitas) tienen poco efecto sobre la materia orgánica muerta, afectando la tasa de descomposición.

Posteriormente, Maya y Arriaga (1996) estimaron la tasa de descomposición de la hojarasca de *Jatropha cinerea* (Euphorbiaceae), *Fouquieria diguetii* (Fouquieriaceae), *Cyrtocarpa edulis* (Anacardiaceae) y *Prosopis articulata* (Fabaceae) en un matorral sarcocaula del norte del país. Los resultados obtenidos sugieren que la exposición de la hojarasca a la radiación solar y a temperatura y humedad elevadas son determinantes en su tasa de descomposición. Además, encontraron que las termitas jugaban un papel primordial en la descomposición de la hojarasca de las especies de estudio, pues movilizaban gran parte de la hojarasca hacia las capas profundas del suelo.

En 1998, Nuñez-Quevedo, estimó la tasa de descomposición de la hojarasca en un matorral del desierto sonorense. Este autor encontró que la máxima tasa de descomposición se presentó en la época de lluvias, y que en los sitios con vegetación más densa había un alto potencial microbiano. Además, incorporó por primera vez el análisis de la descomposición de la hojarasca de varias especies vegetales a la vez, obteniendo tasas de descomposición intermedias entre las hojas de *Olneya tesota* (Fabaceae) y *Encelia farinosa* (Asteraceae).

En el siglo XXI, Arango-Galván (2006) estudió el proceso de descomposición de la hojarasca en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en la Ciudad de México. La autora reportó una tasa de descomposición de 0.0018, y registró 16 grupos taxonómicos de artrópodos que contribuyen al proceso de descomposición, siendo los ácaros y los colémbolos, los más abundantes.

Recientemente, Villavicencio-Enríquez (2012) reportó tasas de descomposición de $k= 0.1278$ a 3.912 en cafetales y selva baja del estado de Veracruz, respectivamente. Su estudio señala que la pérdida inicial de peso relativo de la hojarasca variaba dependiendo de las características de las hojas. Por ejemplo, las hojas grandes, con cutícula cerosa y gruesa son más resistentes a la descomposición, mientras que las hojas que carecen de cutícula o que ésta es muy delgada, presentan una tasa de descomposición más alta.

2.3.1. Tasa de descomposición de la hojarasca en bosques templados de México

En México, existen pocos estudios que evalúen la tasa de descomposición de la hojarasca en bosques templados (Tabla 2). Montaña *et al.* (1988) analizaron los cambios en la concentración de carbono y nitrógeno presente en la hojarasca a través del tiempo en un bosque templado en Durango. Los autores encontraron que la concentración de dichos elementos decreció fuertemente con el avance de la descomposición. Además, observaron que las tasas de descomposición están asociadas positivamente con la precipitación y la temperatura, y encontraron que el tiempo predice adecuadamente las pérdidas de masa en las bolsas de malla.

Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009) analizaron la producción y descomposición de la hojarasca en un bosque templados de pino, encino y mixto en diferentes estadios sucesionales. Estos autores encontraron que la acumulación de hojarasca era mayor en el bosque de encino ($6.58 \pm 0.27 \text{ mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) que en el de pino ($5.18 \pm 0.19 \text{ mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). De manera similar, la tasa de descomposición de la hojarasca fue mayor en el bosque de encino ($k= 1.74 \pm 0.114 \text{ año}^{-1}$) que en el de pino ($k= 1.40 \pm 0.087 \text{ año}^{-1}$; Tabla 2).

Tabla 2. Coeficiente de descomposición (k) reportado para bosques templados en México y el mundo.

Tipo de vegetación	Localidad	k (año ⁻¹)	Autor
México			
Bosque de pino	Chiapas	1.40	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009
	Hidalgo	0.37 - 0.56	Martínez-Castillo, 2014
Bosque de encino	Chiapas	1.74	Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009
Bosque de pino - encino	Hidalgo	0.511 - 0.657	Martínez-Falcón <i>et al.</i> , 2015
Otros países			
Bosque de pino	India	0.3-0.46	Das y Ramakrishnan, 1985
	Estados Unidos	0.985-2.99	Jenny <i>et al.</i> , 1949
Bosque de encino	Inglaterra	0.12-0.14	Bocock y Gilbert, 1957
Bosque templado	Estados Unidos	0.08-0.47	Melillo <i>et al.</i> , 1982
	China	0.24-0.30	Mo <i>et al.</i> , 2007

Martínez-Castillo (2014) estimó que la tasa de descomposición en rodales de *Pinus patula* es de $k = 0.37 - 0.56$ año⁻¹. Él atribuye la variación en la tasa de descomposición a las características dasométricas de los rodales, más que a factores ambientales.

En su estudio, Martínez-Falcón *et al.* (2015) compararon la tasa de descomposición de la hojarasca en dos bosques de pino-encino, uno manejado y uno conservado. Se encontró que la velocidad del proceso de descomposición fue más alta en el bosque conservado ($k = 0.657$ año⁻¹) que en el manejado ($k = 0.511$ año⁻¹), sugiriendo que las prácticas de tala selectiva tienen un impacto negativo

sobre el proceso de descomposición. Asimismo, se observó mayor abundancia, riqueza y diversidad de fauna descomponedora en el bosque conservado, lo que sugiere que la tasa de descomposición está íntimamente ligada a la diversidad de fauna descomponedora.

Por último, cabe mencionar que la tasa de descomposición reportada para los bosques templados de México ($k= 0.37 - 1.74 \text{ año}^{-1}$) es similar a la estimada alrededor del mundo en este tipo de bosque ($k= 0.08 - 2.99 \text{ año}^{-1}$; Tabla 2).

3. JUSTIFICACIÓN

Los ecosistemas forestales cubren alrededor del 30% de la superficie terrestre y proveen a la sociedad de productos como madera, fibras vegetales y plantas comestibles y medicinales (Martínez-Castillo, 2014). Otros servicios ambientales que se obtienen de los ecosistemas forestales son la protección de cuencas hidrológicas, la conservación de la biodiversidad, la captura de carbono, la recreación y el embellecimiento del paisaje (Martínez-Castillo, 2014). Debido a los numerosos beneficios que nos brindan estos ecosistemas, es importante llevar a cabo estudios que nos permitan comprender su funcionamiento y en última instancia, aprovecharlos de manera sustentable (Martínez-Castillo, 2014).

Los bosques templados de pino y de pino-encino tienen una gran importancia biológica y económica en México (Challenger, 1998; Martínez-Falcón *et al.*, 2015), sin embargo, se encuentran escasamente protegidos. Más del 60% de los pinos mexicanos tienen uso comercial y más del 80% de los productos de pino y encino son extraídos de bosques naturales (Martínez-Falcón *et al.*, 2015).

Uno de los procesos más importantes en los ecosistemas forestales es la descomposición de la hojarasca por lo que el estudio de su tasa de descomposición en los bosques templados de México es fundamental para su protección y manejo. Desafortunadamente no se cuenta con mucha información acerca de las tasas de descomposición de bosques templados. En nuestro país se han documentado tasas de descomposición de especies arbóreas sobre todo en bosques tropicales, pero existe mucho menos información para bosques templados. En específico, se cuenta con muy poca información acerca de las tasas de descomposición ni el ciclaje de nutrientes en los bosques templados del Estado de Oaxaca.

En la localidad de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, históricamente se han desarrollado actividades económicas que de una u otra forma pueden afectar a los bosques circundantes; como la agricultura, la minería, la recolección de frutos y leña y la caza de animales silvestres (Rojas-Serrano, 2014). El aprovechamiento de los

recursos maderables de estos bosques se remonta a la década de los setenta, y no ha sido plenamente adoptada y apropiada por los comuneros de Santa Catarina Lachatao. Sin embargo, los municipios colindantes sí respaldan el manejo de los bosques realizado por la Empresa Forestal Comunitaria de Pueblos Mancomunados, la cual ha tenido acceso ilimitado y no normado a los bosques, haciendo uso inadecuado de recursos como madera, leña, orquídeas, y tierra de hoja; los cuales suelen comercializarse en la ciudad de Oaxaca (Rojas-Serrano, 2014).

Por lo anterior, la determinación de la tasa de descomposición de la hojarasca de los bosques de la región es de suma importancia tanto para el conocimiento que se tiene de los bosques templados en México como para el manejo adecuado de los bosques de la comunidad de Santa Catarina Lachatao y del estado de Oaxaca.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar y comparar la tasa de descomposición de la hojarasca en dos tipos de bosques templados del Municipio de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.

Objetivos particulares

- Calcular la tasa de descomposición de la hojarasca y evaluar las diferencias existentes entre un bosque de encino y un bosque de pino.
- Establecer las diferencias en la tasa de descomposición de la hojarasca en función de la estacionalidad en un bosque de encino y uno de pino.
- Determinar las diferencias en la tasa de descomposición de la hojarasca en un bosque de encino y uno de pino en función del tipo de fauna que tenga acceso a la hojarasca.

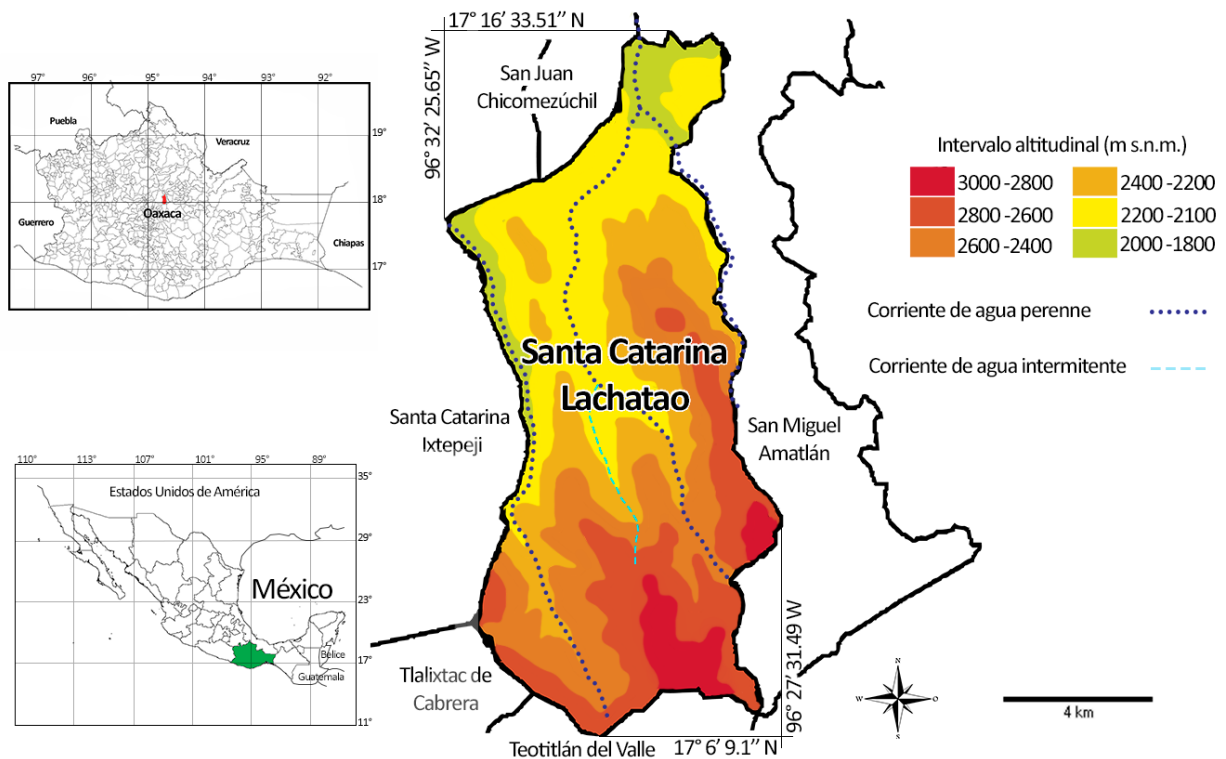
5. HIPÓTESIS

1. Se espera que las tasas de descomposición sean diferentes entre los sitios de estudio (bosque de pino vs. bosque de encino) debido a las diferencias físicas y químicas de la hojarasca de cada sitio. Además, se espera que la descomposición de la hojarasca del bosque de encino sea más rápida que la del bosque de pino debido a que las hojas con alto contenido de lignina como las de los coníferas se descomponen más lentamente que las que tienen menor tejido lignificado (Thaiutsa y Granger, 1979) como es el caso de las hojas de encino.
2. Se espera que exista un efecto de la estacionalidad en la tasa de descomposición de ambos sitios. En este sentido, se espera que la tasa de descomposición de la hojarasca sea mayor en la época de lluvias, pues ésta provee las condiciones ambientales propicias para una mayor descomposición así como para la presencia de un mayor número de descomponedores (Heneghan *et al.*, 1998).
3. Se espera que la tasa de descomposición de ambos bosques sea más alta en las bolsas con abertura de malla mayor, ya que permiten el acceso a todos los gremios de organismos descomponedores. De esta forma, la macrofauna podría acceder a la hojarasca e iniciar el proceso de descomposición, que consiste en la trituración del material de gran tamaño (Kurihara y Kikkawa, 1986; Lavelle *et al.*, 1993). Sin este proceso de trituración, la superficie de contacto sobre la que la microfauna actúa no aumentaría y el proceso de descomposición tomaría más tiempo en completarse.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Sitio de estudio

El municipio de Santa Catarina Lachatao se encuentra en la región de la Sierra Norte del Estado de Oaxaca (Fig. 2) pertenece al Distrito de Ixtlán y se ubica entre las coordenadas $17^{\circ} 6' 9.1''$ Latitud Norte, $96^{\circ} 27' 31.49''$ Longitud Oeste y $17^{\circ} 16' 33.51''$ Latitud Norte, $96^{\circ} 32' 65''$ Longitud Oeste (INAFED, 2010).



Elaborado por: Héctor José Garrido Rosales

Figura 2. Ubicación geográfica del municipio de Santa Catarina Lachatao en el Estado de Oaxaca, México.

Santa Catarina Lachatao cuenta con un área de 100.21 km². Colinda al norte con San Juan Chicomezúchil, San Miguel Amatlán y Santa Catarina Ixtepeji; al sur con Santa Catarina Ixtepeji, Teotitlán del Valle y Villa de Díaz Ordaz; al oeste con Santa Catarina Ixtepeji; y al este con San Miguel Amatlán (INAFED, 2010).

Presenta un clima tipo C (W2) (W); es decir, templado, semifrío subhúmedo, con lluvias en verano y con un porcentaje de lluvia invernal menor al 5%. Por lo que se puede distinguir claramente una época lluviosa y una seca. La temporada de lluvias se presenta desde mediados de mayo hasta octubre, siendo julio y septiembre los meses más lluviosos. Por su parte, la época seca se registra de noviembre a abril, que son los meses menos húmedos y más fríos. La temperatura media anual de la localidad es de entre 12 y 20 °C; sin embargo, la temperatura del mes más frío varía de 5 a 12 °C. Por otro lado, la precipitación del mes más seco es menor a 40 mm; mientras que la precipitación media anual varía entre 800 y 1200 mm (INEGI, 2005).

El municipio se encuentra a una altitud de entre 2300 y 3500 m s.n.m. (CONAFOR, 2006). La precipitación media anual es de 1200 a 1500 mm en las partes menores a los 2000 m s.n.m., y de 1500 a 2000 mm anuales en las partes mayores a los 2000 m s.n.m. Asimismo, en las zonas de mayor altitud, la precipitación mensual durante la época seca (noviembre a abril) alcanza más de 300 mm, mientras que en la zona baja es menor a los 100 mm (CONAFOR, 2006).

El tipo de vegetación dominante en la región es el bosque templado, que representa un 61.46% del territorio municipal (INEGI, 2005). La zona se encuentra sobre roca sedimentaria del Cretácico, en sierra alta compleja; sobre un área donde originalmente había suelos denominados luvisol y acrisol (INEGI, 2005). Sin embargo, actualmente el tipo de suelo se ha modificado, presentándose los de tipo acrisol (55.02%), cambisol (41.26%), regosol (2.97%) y luvisol (0.75%; INEGI, 2005; CONAFOR, 2006).

6.2. Selección de sitios de muestreo

Se seleccionaron dos sitios de muestreo con diferente tipo de vegetación, uno con bosque de encino (*Quercus* spp.) y otro con bosque de pino (*Pinus* spp) (Fig. 3).

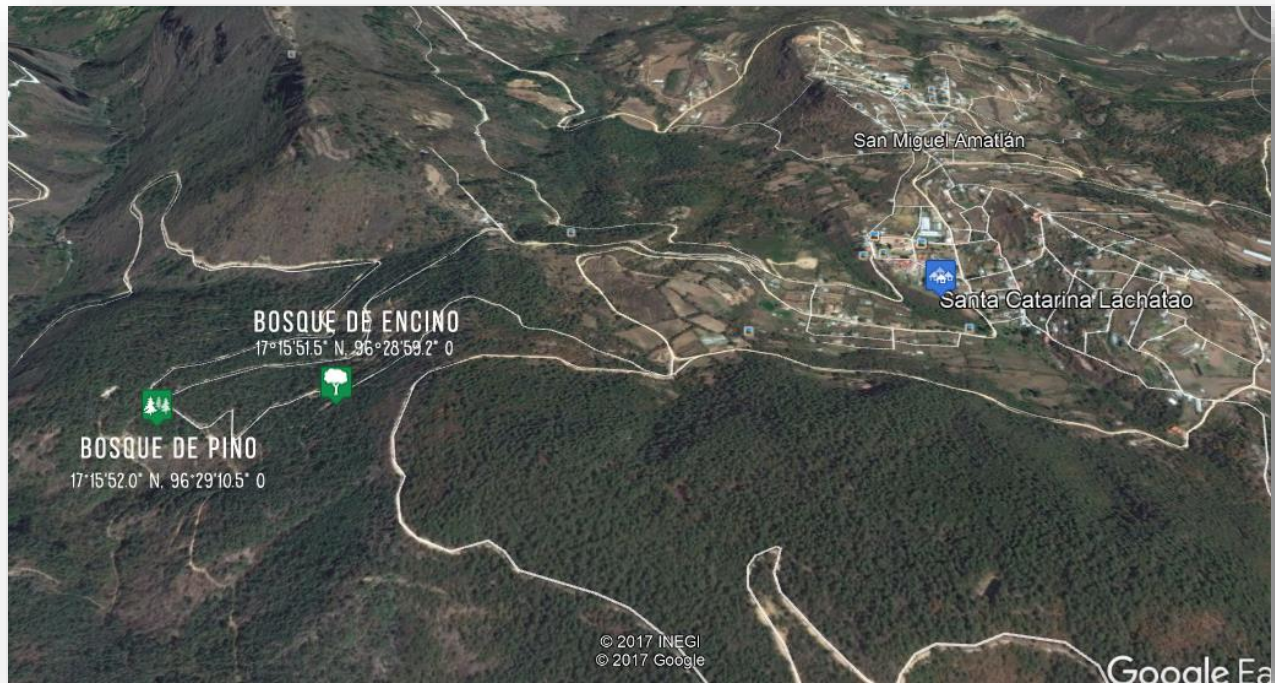


Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en el municipio de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México.

El sitio de muestreo en el bosque de encino se ubica en las coordenadas $17^{\circ}15'51.5''$ de latitud norte y $96^{\circ}28'59.2''$ de longitud oeste, a una altitud de 2238 m s.n.m. (Fig. 3). Mientras que, el bosque de pino se localiza en las coordenadas $17^{\circ}15'52.0''$ de latitud norte y $96^{\circ}29'10.5''$ de longitud oeste, a una altitud de 2140 msnm (Fig. 3).

6.3. Estimación de la tasa de descomposición

Para determinar la tasa de descomposición de la hojarasca, se recolectaron hojas muertas directamente de los árboles dominantes en cada sitio, durante los meses de febrero y abril de 2015. De esta forma, se garantizó que la hojarasca empleada para la estimación, no iniciara aún dicho proceso.

El material recolectado fue trasladado al laboratorio Químico-Biológico de la Universidad de la Sierra Juárez (UNSIJ), donde fue almacenado en bolsas de papel

de estraza y se introdujo en un horno de secado marca Riossa B-40, a 60 °C hasta obtener un peso constante. Posteriormente, se pesaron 10 g de hojarasca en una balanza granataria y se introdujeron en bolsas de malla de plástico de 20 x 20 cm con tres tamaños de apertura: 0.3 mm (malla chica), 1.5 mm (malla mediana) y 6 mm (malla grande) (Martinez-Yrizar, 1980; Arango-Galván, 2006). El uso de bolsas de malla fue propuesto por Bärlocher (2005) para evaluar la proporción de materia orgánica que se va perdiendo por unidad de tiempo en condiciones naturales. De esta forma, esta metodología permite simular el proceso de descomposición de la hojarasca en el piso de los bosques seleccionados. Se usaron mallas con diferente apertura con el fin de permitir y/o restringir la entrada de la micro, meso y macrofauna. Las bolsas de malla se ataron a líneas de cordón para facilitar su localización y fueron colocadas en el suelo del bosque con un metro de separación entre sí, intercalando los tres tamaños de malla en cada sitio de estudio.

Para determinar la tasa de descomposición anual de la hojarasca, se colocaron 300 bolsas de malla de diferente apertura (i.e. chica, mediana y grande); es decir, 50 bolsas de cada apertura por bosque. Estas bolsas fueron colocadas en los sitios de estudio en el mes de febrero de 2015. Cada 30 días durante 10 meses se recuperaron cinco bolsas por tamaño de malla en cada sitio (i.e. 15 bolsas por sitio). Cada bolsa de malla recuperada fue introducida individualmente en bolsas de papel estraza, selladas y etiquetadas, y se llevaron al laboratorio para su procesamiento. El contenido de hojarasca restante en cada bolsa se colocó en hornos de secado de las marcas Riossa B-40 y E-41, hasta obtener un peso constante.

Una vez que se obtuvo el peso seco de la hojarasca remanente en las bolsas de malla, se calculó la pérdida de peso (porcentaje de masa remanente) de la hojarasca para todas las muestras, de acuerdo con la siguiente relación:

$$\% PR = \left(X_t / X_0 \right) \times 100$$

donde, % PR es la proporción de peso remanente, X_t es el peso en el tiempo t (días) y X_0 el peso inicial (i.e. 10g de hojarasca; Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez, 1996; Cobo *et al.*, 2002; Kurz-Beeson *et al.*, 2005; García-Velázquez *et al.*, 2010).

La constante de la tasa de descomposición (k), se estimó con la siguiente relación (Olson, 1963):

$$k = \frac{-\ln(X_t/X_0)}{t}$$

Donde k = constante de descomposición, X_t = Peso de la hojarasca en un tiempo determinado, X_0 =Peso inicial de la hojarasca en el tiempo cero y t =Tiempo en días.

Los valores de k obtenidos de esta forma expresan la constante de descomposición diaria. Sin embargo, con el objeto de poder compararla con la reportada en la literatura, se obtuvo la constante de descomposición anual.

Para estimar el efecto de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, los datos obtenidos fueron separados por estación. De esta forma, los datos correspondientes a los meses de noviembre a abril fueron empleados para estimar la tasa de descomposición de la estación seca, mientras que los correspondientes a los meses de mayo a octubre representan los de la estación lluviosa. El conjunto de datos empleado para esta evaluación estuvo conformado por cinco meses de muestro por estación. De esta manera, se emplearon 75 bolsas de malla por estación en cada bosque, para la estimación de la tasa de descomposición.

Por último, con los mismos datos obtenidos a partir de las bolsas de malla que se colocaron en el campo, se determinó el efecto de cada gremio de descomponedores sobre la tasa de descomposición. Para ello, se ajustaron los datos de la mesofauna y la macrofauna porque estos incluían no solamente a cada gremio en cuestión sino a los grupos menores siguientes. Por ejemplo, las bolsas de malla con apertura grande permiten el acceso no sólo a la macrofauna, sino también a la mesofauna y a la microfauna. De tal forma que la tasa de descomposición calculada sin el ajuste comprendería el efecto de todos los gremios de descomponedores. Del mismo modo, las bolsas de malla con apertura mediana

permiten el acceso no sólo a la mesofauna sino también a la microfauna; con lo que otra vez, la tasa de descomposición calculada así comprendería el efecto de ambos gremios de descomponedores (meso y microfauna). Entonces, para ajustar los datos y valorar el efecto individual de cada gremio de descomponedores, los valores de la constante de descomposición de microfauna fueron restados de los de la mesofauna; mientras que a los de la macrofauna se les restó el obtenido inicialmente por la mesofauna (que comprendía a la mesofauna y a la microfauna).

6.4. Análisis estadísticos

Los datos obtenidos para cada tipo de bosque se analizaron por separado de la siguiente forma. Para cada bosque se aplicó un análisis de varianza de dos vías para estimar el efecto de la estacionalidad, de los gremios de descomponedores y de la interacción entre estos factores sobre la tasa de descomposición. Además, para cada bosque se hicieron proyecciones para establecer el tiempo que se requeriría para la descomposición de 10 g de hojarasca, tanto anual como estacional. Esto se realizó empleando la ecuación:

$$\tau = \frac{-\ln(X_t/X_0)}{\kappa}$$

donde T = el tiempo necesario para la descomposición total de una cantidad conocida de hojarasca, X_t = peso de la hojarasca en un tiempo determinado, X_0 = peso inicial de la hojarasca, y κ = constante de descomposición de la hojarasca.

Por último, con el fin de determinar si la tasa de descomposición difería significativamente entre los tipos de bosque, entre las estaciones y en relación a los gremios de descomponedores, se aplicaron dos análisis de varianza de dos vías. En el primer análisis se evaluaron los efectos del tipo de bosque, de la estacionalidad y de la interacción entre ambos factores sobre la tasa de descomposición. En el segundo, se evaluó el efecto del tipo de bosque, del gremio de descomponedores y de la interacción entre estas variables sobre la tasa de descomposición.

7. RESULTADOS

7.1. Descomposición de la hojarasca en el bosque de pino

La tasa de descomposición promedio diaria, de la hojarasca en el bosque de pino fue de 0.002 ± 0.0001 ; mientras que la tasa anual fue de $k= 0.762 \pm 0.043$. De acuerdo con esto, la descomposición total de 10 g de hojarasca de pino tardaría 2206 días (Fig. 4).

Se encontró un efecto significativo de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca del bosque de pino ($F_{1, 149}= 13.3$, $P= 0.0004$; Fig. 5). La tasa de descomposición de la hojarasca fue significativamente mayor en la temporada lluviosa (0.98 ± 0.066) que en la seca (0.545 ± 0.042 ; Fig. 5).

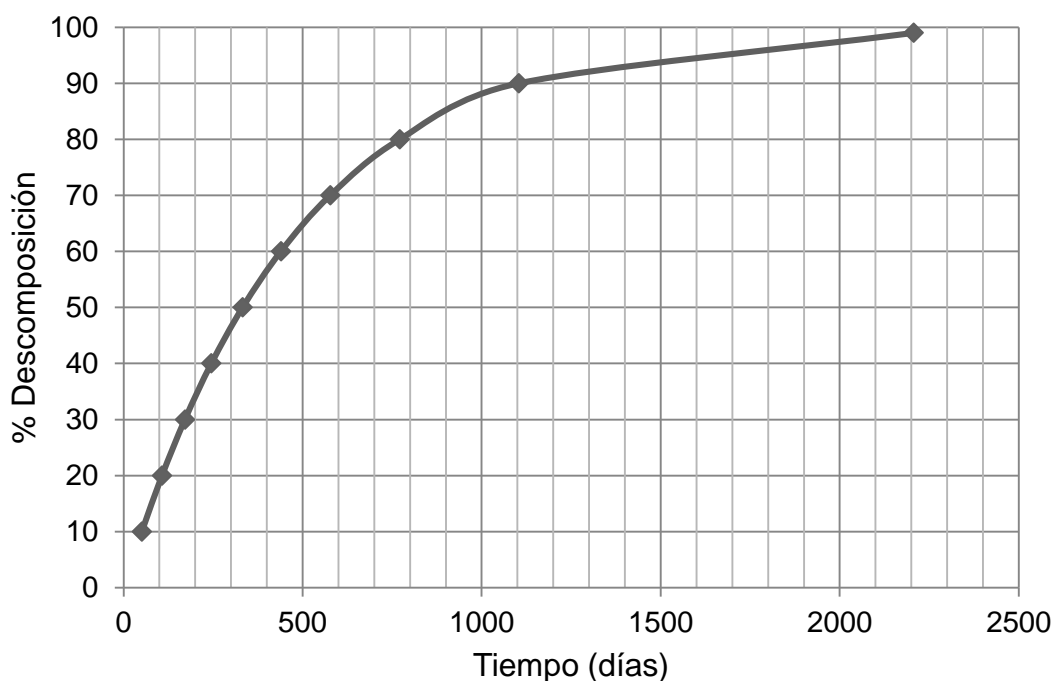


Figura 4. Estimación del tiempo requerido (en días) para la descomposición de 10 g de hojarasca, en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao. En el último punto se alcanzaría la descomposición total de 10 g de hojarasca.

Tabla 3. Constante de descomposición (k) anual y estacional, y estimación del tiempo necesario para la descomposición del 50% y el 99% de 10g de hojarasca, en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao.

	Temporalidad	k (año⁻¹)	50% (días)	99% (días)
General	Anual	0.762	332.01	2205.88
	Lluvias	0.98	258.16	1715.19
	Secas	0.369	685.63	4555.24
Macrofauna	Anual	0.204	1240.18	8239.64
	Lluvias	0.284	890.84	5918.61
	Secas	0.123	2056.90	13665.74
Mesofauna	Anual	0.183	1382.50	9185.17
	Lluvias	0.169	1497.03	9946.07
	Secas	0.197	1284.25	8532.42
Microfauna	Anual	0.74	341.89	2271.46
	Lluvias	1.003	252.24	1675.85
	Secas	0.478	529.28	3516.50

De acuerdo con lo anterior, la descomposición total de 10g de hojarasca de pino en la época de lluvias requeriría de 1715 días, mientras que en la época de secas tomaría 4555 días (Fig. 6; Tabla 3).

Se encontraron diferencias significativas en la tasa de descomposición de la hojarasca atribuida a los distintos gremios de descomponedores ($F_{2, 148} = 36.87$, $P < 0.001$; Fig. 7). La tasa de descomposición atribuida a la microfauna (0.74 ± 0.056) fue significativamente mayor que la de los otros dos gremios de descomponedores. La tasa de descomposición atribuida a la mesofauna (0.183 ± 0.044) no difirió de la correspondiente a la macrofauna (0.204 ± 0.066 ; Fig. 7).

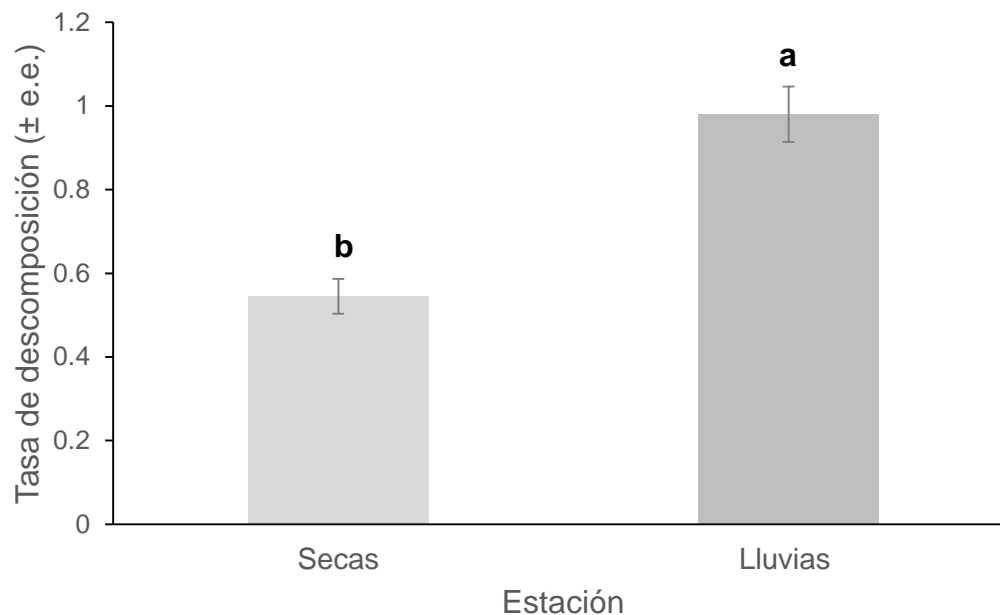


Figura 5. Efecto de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones.

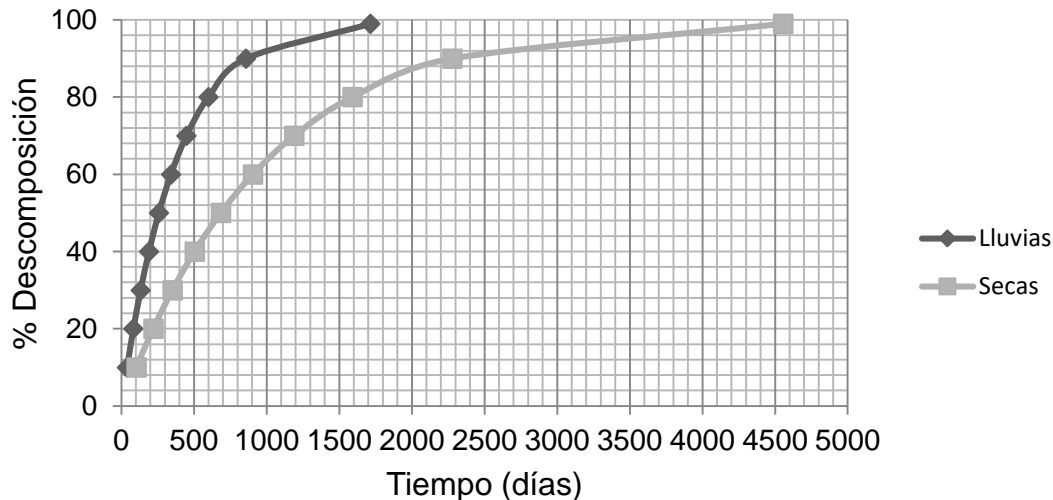


Figura 6. Estimación del tiempo requerido (en días) para la descomposición de 10 g de hojarasca en dos estaciones del año en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao. En el último punto se alcanzaría la descomposición total de 10 g de hojarasca.

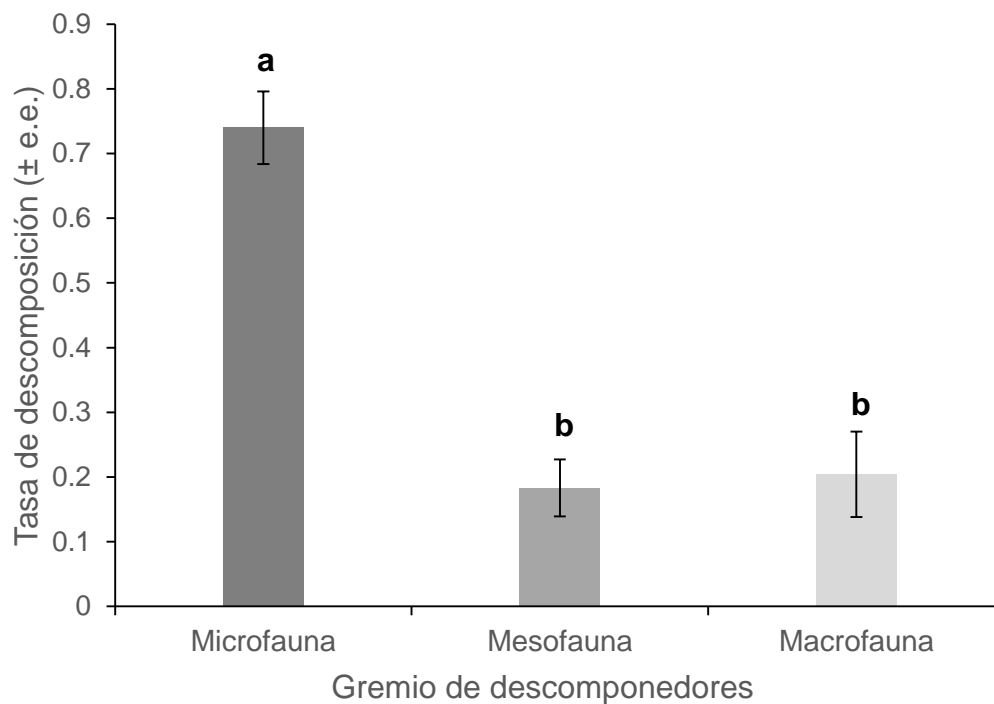


Figura 7. Efecto de distintos gremios de organismos descomponedores sobre el coeficiente de descomposición de la hojarasca (k), en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre gremios de descomponedores.

Por último, la tasa de descomposición de la hojarasca fue significativamente afectada por la interacción estación x gremio de descomponedores ($F_{2, 148} = 7.308$, $P = 0.0009$; Fig. 8). La tasa de descomposición atribuida a la microfauna fue significativamente mayor que la registrada en cualquier estación para los otros dos gremios de descomponedores; sin embargo, la correspondiente a la estación lluviosa (1.003 ± 0.058) fue significativamente mayor que la de la estación seca (0.478 ± 0.066). Esta última no difirió significativamente de la tasa de descomposición atribuida a la macrofauna en la estación lluviosa (0.284 ± 0.119) ni a la mesofauna en la estación seca (0.197 ± 0.069). La tasa de descomposición significativamente más baja fue la correspondiente a la de la mesofauna en la estación lluviosa (0.169 ± 0.054) y a la de la macrofauna en la seca (0.123 ± 0.052).

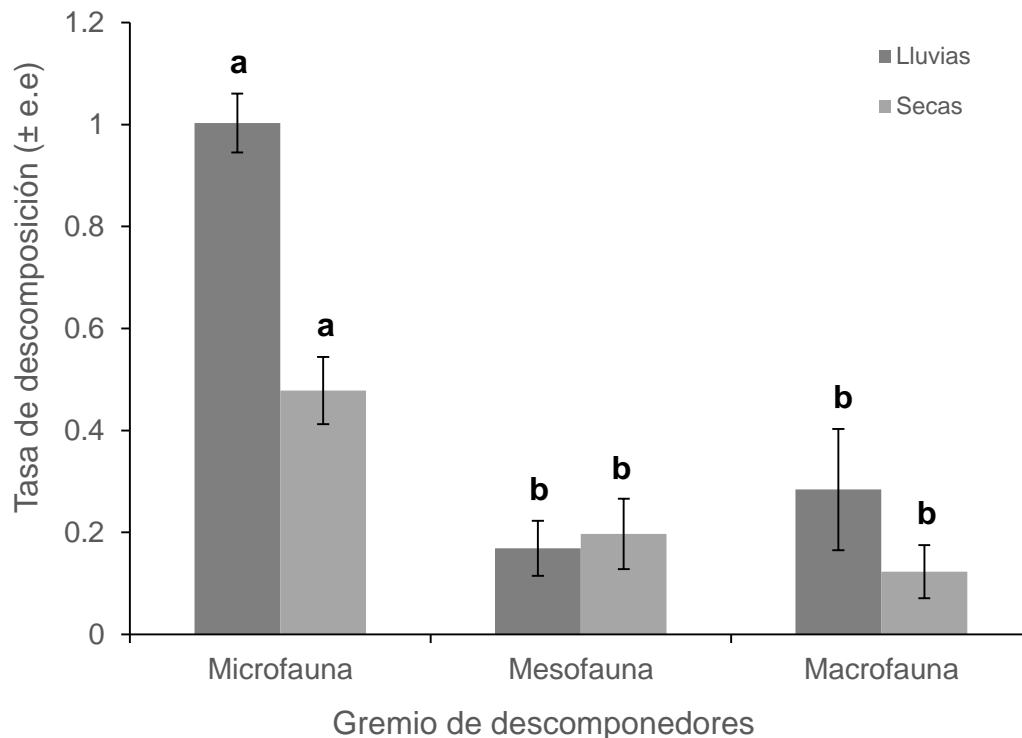


Figura 8. Efecto de la interacción estación x gremio de descomponedores sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, en el bosque de pino de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre gremios de descomponedores y estaciones.

7.2. Descomposición de la hojarasca en el bosque de encino

La tasa de descomposición diaria de la hojarasca, en el bosque de encino, fue de 0.002 ± 0.00009 ; mientras que la tasa anual fue de $k = 0.719 \pm 0.034$. De acuerdo con esto, la descomposición total de 10 g de hojarasca de encino tomaría 2338 días (Fig. 9, Tabla 4).

No se encontró un efecto significativo de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca del bosque de encino ($F_{1, 149} = 0.218$, $P = 0.642$; Fig. 10). La tasa de descomposición de la hojarasca en la temporada lluviosa fue de 0.768 ± 0.038 , mientras que en la de secas fue de 0.671 ± 0.056 (Fig. 10).

Tabla 4. Constante de descomposición (k) anual y estacional, y estimación del tiempo necesario para la descomposición del 50 y el 99% de 10g de hojarasca, en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao.

	Temporalidad	k (año ⁻¹)	50% (días)	99% (días)
General	Anual	0.719	351.87	2337.81
	Lluvias	0.768	329.42	2188.65
	Secas	0.671	377.04	2505.04
Macrofauna	Anual	0.188	1345.73	8940.88
	Lluvias	0.129	1961.23	13030.13
	Secas	0.247	1024.28	6085.21
Mesofauna	Anual	0.185	1367.56	9085.87
	Lluvias	0.237	1067.50	7092.35
	Secas	0.134	1888.05	12543.93
Microfauna	Anual	0.628	402.86	2676.57
	Lluvias	0.676	374.25	2486.51
	Secas	0.58	436.20	2898.08

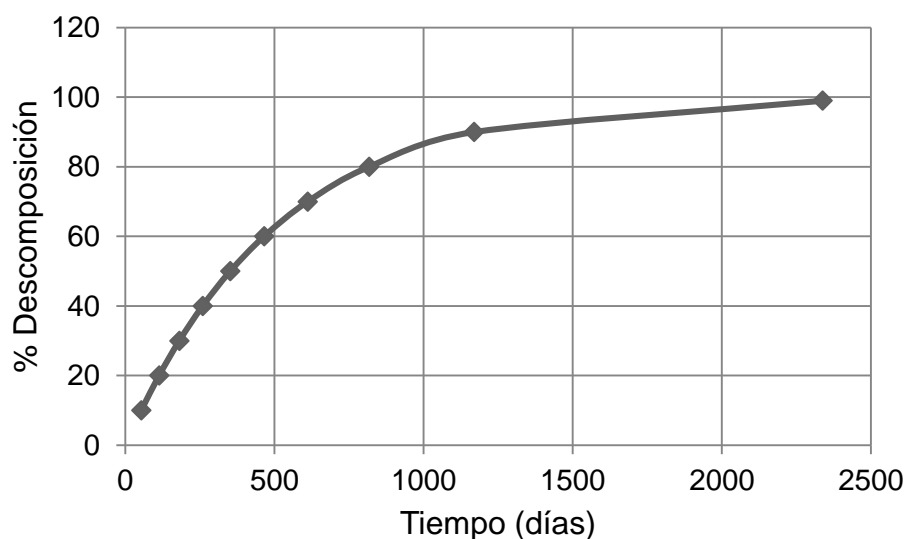


Figura 9. Estimación del tiempo requerido (en días) para la descomposición de 10 g de hojarasca en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao. En el último punto se alcanzaría la descomposición total de 10 g de hojarasca.

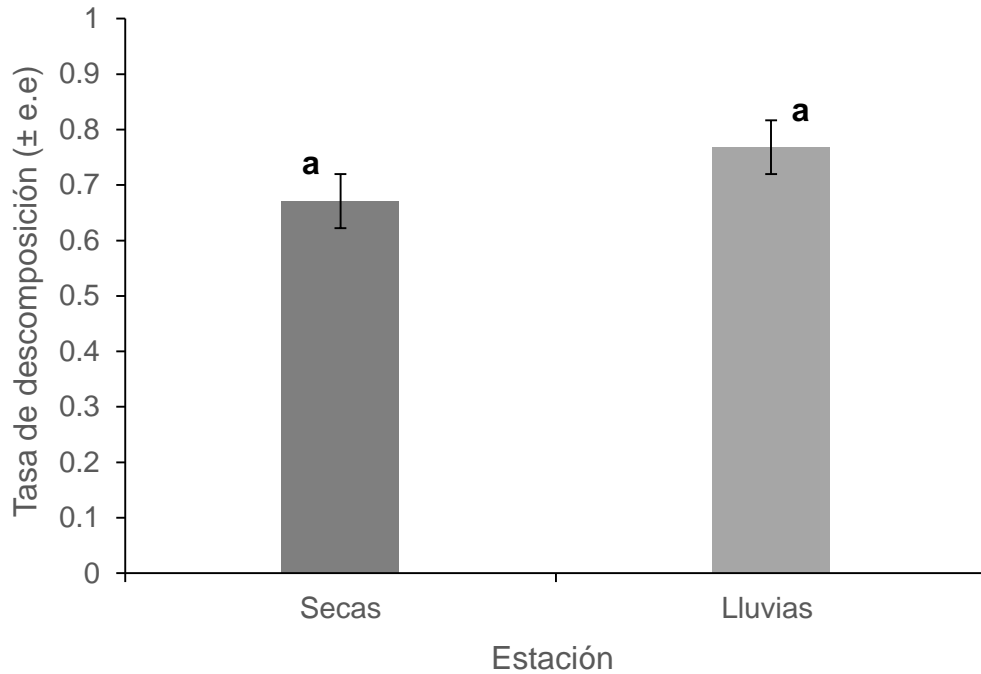


Figura 10. Efecto de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao.

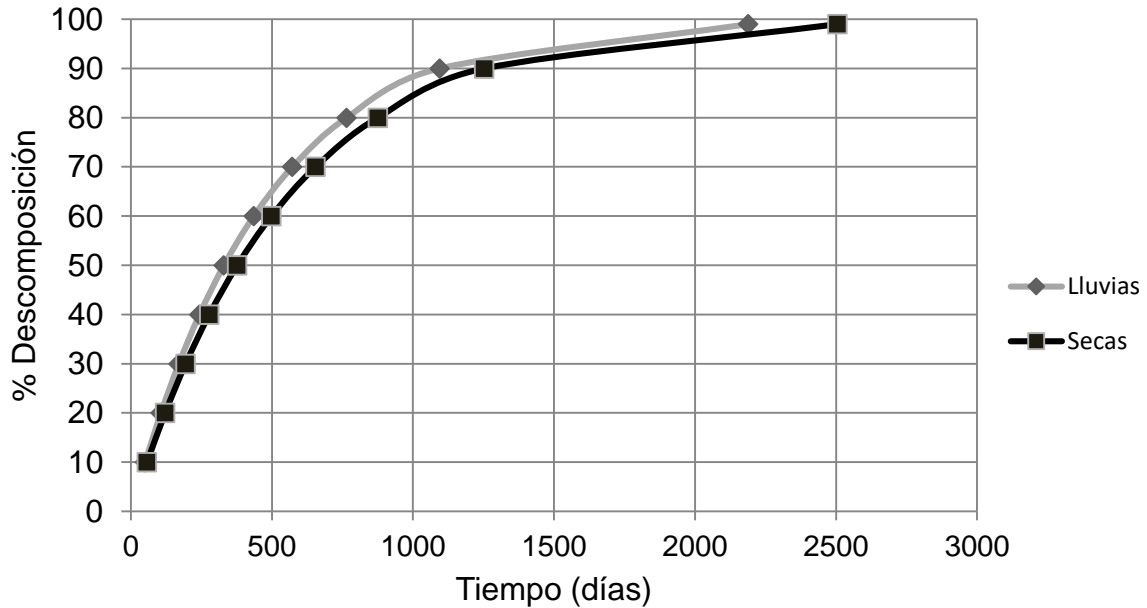


Figura 11. Estimación del tiempo requerido (en días) para la descomposición de 10 g de hojarasca en dos estaciones del año, en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao. En el último punto se alcanzaría la descomposición total de 10 g de hojarasca.

De acuerdo con lo anterior, la descomposición total de 10 g de hojarasca de encino en la época de lluvias requeriría de 2189 días, mientras que en la época de secas tomaría 2505 días (Fig. 11).

Sin embargo, sí se encontró un efecto significativo de los diferentes gremios de descomponedores sobre la tasa de descomposición ($F_{2, 148} = 24.69$, $P < 0.001$; Fig. 12). La tasa de descomposición atribuida a la microfauna (0.628 ± 0.034) fue significativamente mayor que la de los otros dos gremios (Fig. 12). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas en la tasa de descomposición atribuida a la mesofauna (0.185 ± 0.039) y a la macrofauna (0.188 ± 0.072 ; Fig. 12).

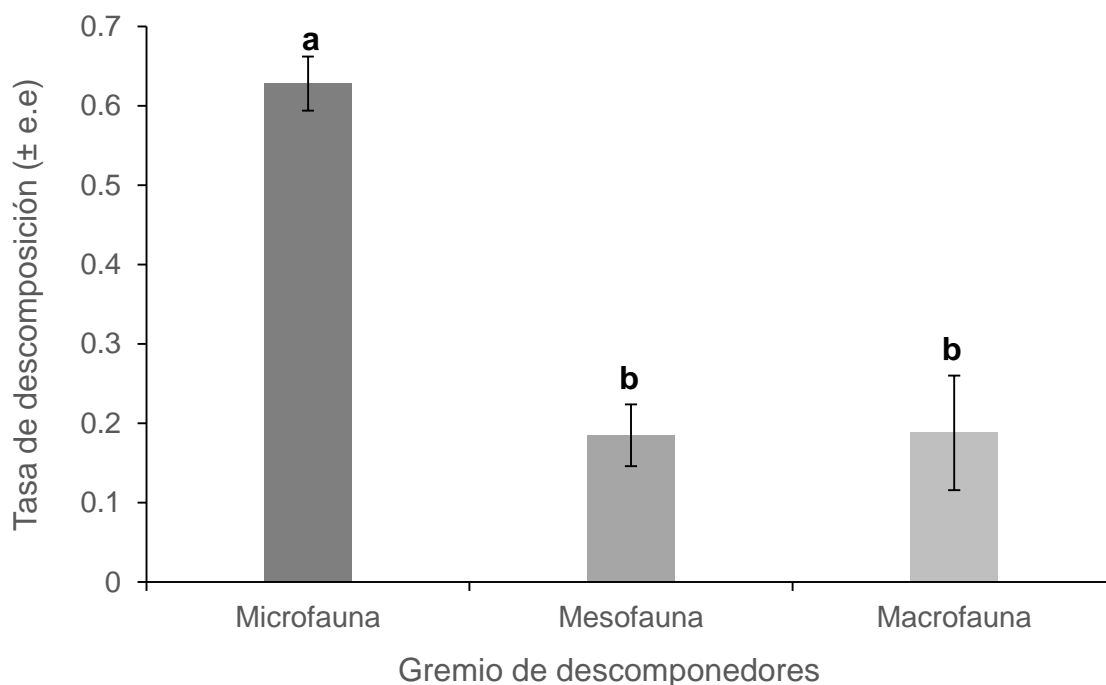


Figura 12. Efecto de distintos gremios de organismos descomponedores sobre el coeficiente de descomposición de la hojarasca (k), en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre gremios de descomponedores.

Por último, no se encontró un efecto significativo de la interacción estación x gremio de descomponedores sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, en el bosque de encino ($F_{2, 148} = 1.517$, $P = 0.223$; Fig. 13). En ambas estaciones, la tasa de descomposición fue mayor para la microfauna ($0.58 - 0.676 \pm 0.047$) que para la mesofauna ($0.134 - 0.237 \pm 0.039 - 0.066$) y la macrofauna ($0.129 - 0.247 \pm 0.034 - 0.141$).

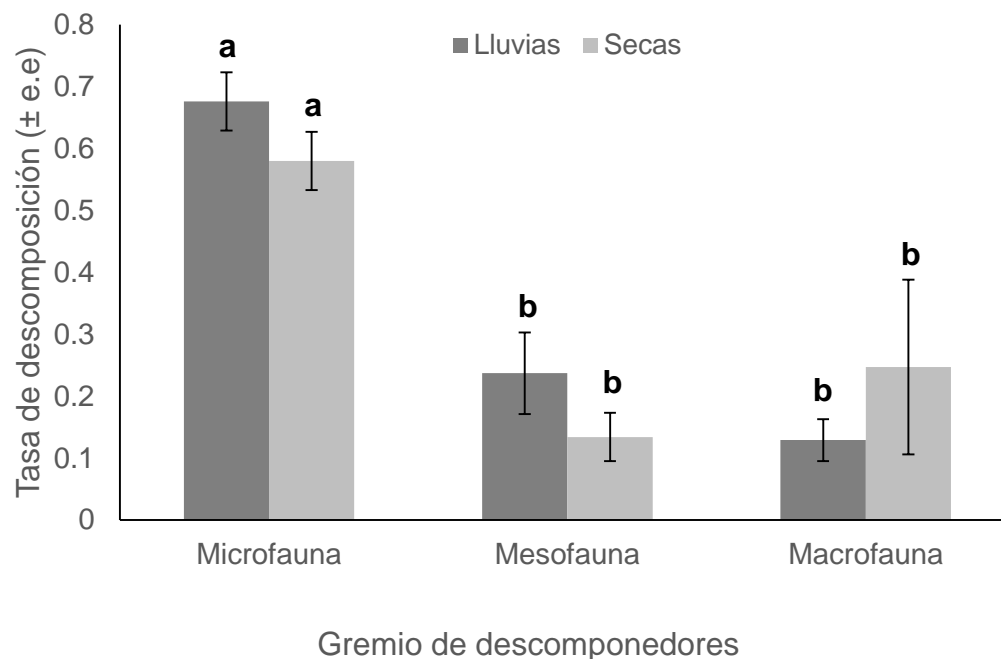


Figura 13. Efecto de la interacción estación x gremio de descomponedores sobre la tasa de descomposición de la hojarasca, en el bosque de encino de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre gremios de descomponedores y estaciones.

7.3. Comparación de la tasa de descomposición de la hojarasca entre los dos bosques templados

El ANOVA de dos vías, empleando tipo de bosque y estación como factores fijos, indicó que la tasa anual de descomposición de la hojarasca no difirió significativamente entre los bosques (encino: $k = 0.719 \pm 0.034$; pino: $k = 0.762 \pm 0.043$; $F_{1, 299} = 0.68$, $P = 0.409$; Fig. 14). Sin embargo, sí se encontró un efecto significativo de la estación ($F_{1, 299} = 26.34$, $P < 0.001$), así como de la interacción sitio x estación ($F_{1, 299} = 10.58$, $P = 0.001$).

La tasa de descomposición de la hojarasca fue significativamente mayor en la estación lluviosa (0.874 ± 0.039) que en la seca (0.608 ± 0.035 ; Fig. 15).

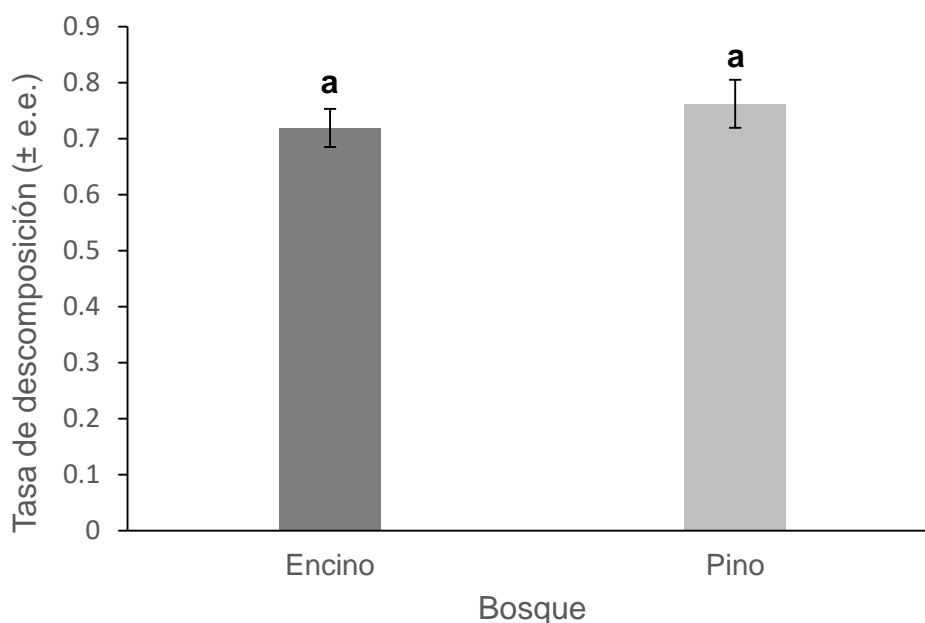


Figura 14. Tasa de descomposición de la hojarasca, en los dos bosques templados de Santa Catarina Lachatao.

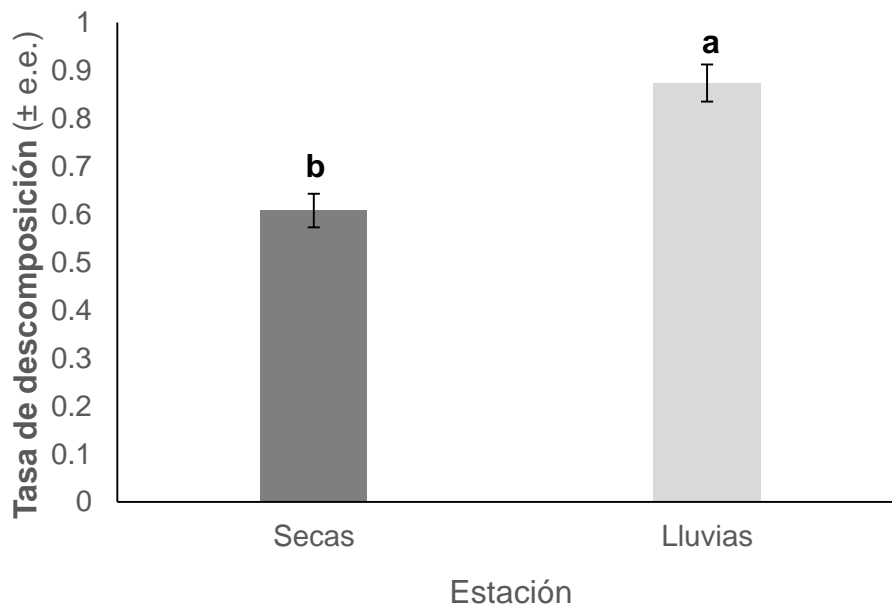


Figura 15. Coeficiente de descomposición de la hojarasca (k), de dos estaciones (lluvias y secas), en los dos bosques templados (encino y pino) de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre estaciones.

La tasa de descomposición observada en el bosque de pino en la estación lluviosa (0.98 ± 0.066), fue significativamente mayor que la registrada en cualquier estación en el bosque de encino y en el de pino, en la estación seca. La tasa de descomposición registrada en el bosque de encino no difirió significativamente entre estaciones (lluvias: 0.768 ± 0.038 ; secas: 0.671 ± 0.056). La menor tasa de descomposición se observó en el bosque de pino, en la estación seca (0.545 ± 0.043 ; Fig. 16)

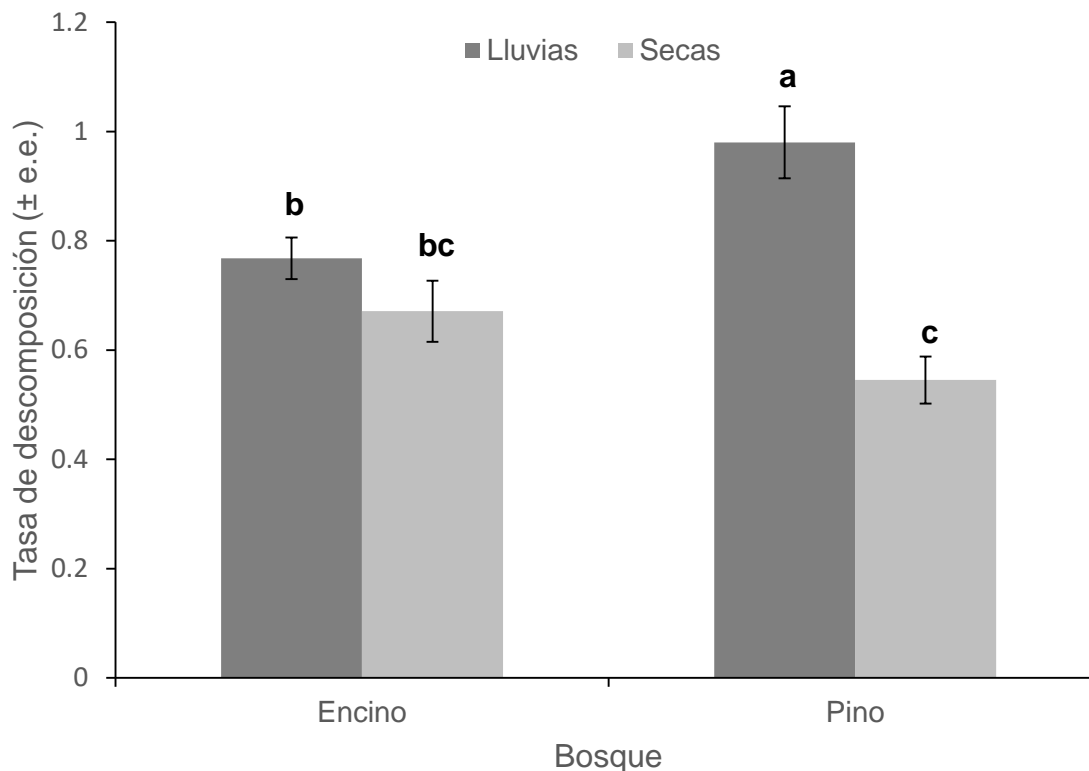


Figura 16. Efecto de la interacción estación x tipo de bosque sobre el coeficiente de descomposición de la hojarasca (k), en los dos tipos de bosque templado (encino y pino), de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre bosques y estaciones.

Por último, el ANOVA de dos vías, empleando tipo de bosque y gremio de descomponedores como factores fijos, indicó que la tasa de descomposición de la hojarasca no se encuentra significativamente afectada por el tipo de bosque ($F_{1, 299} = 0.92$, $P = 0.339$), ni por la interacción tipo de bosque x gremio de descomponedores ($F_{2, 298} = 0.66$, $P = 0.517$); pero sí por el gremio de descomponedores ($F_{2, 298} = 56.15$, $P << 0.0001$). La tasa de descomposición atribuida a la microfauna (0.684 ± 0.038) fue significativamente mayor que la atribuida a la mesofauna (0.184 ± 0.038) y la macrofauna (0.196 ± 0.038), las cuales no fueron significativamente diferentes entre sí (Fig. 17).

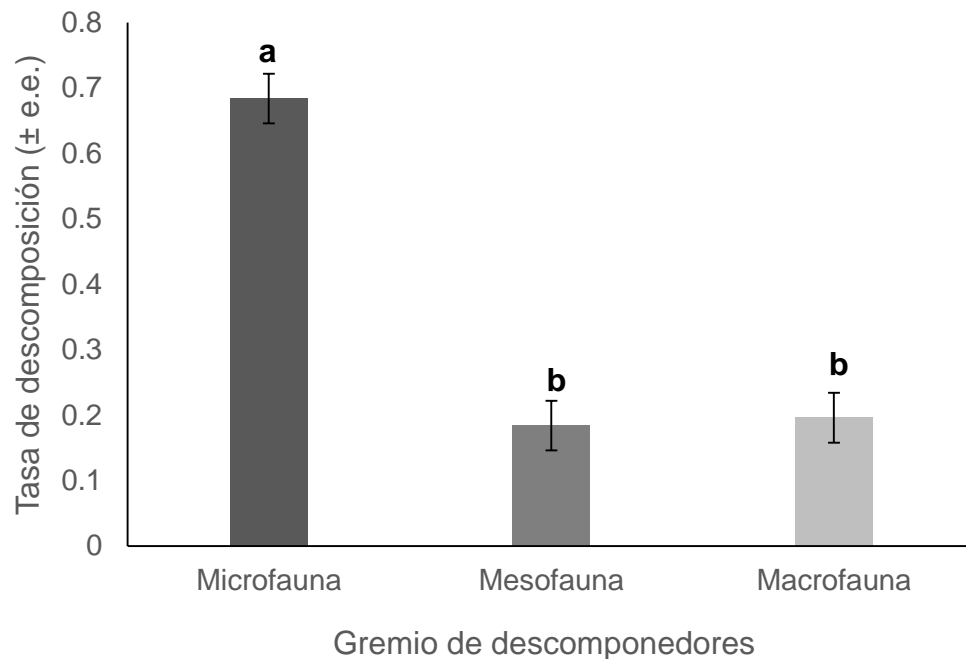


Figura 17. Coeficiente de descomposición de la hojarasca (k) atribuida a distintos gremios de descomponedores (microfauna, mesofauna y macrofauna), en los dos tipos de bosque templado (encino y pino), de Santa Catarina Lachatao. Letras diferentes indican diferencias significativas entre gremios de descomponedores.

8. DISCUSIÓN

8.1 Descomposición de la hojarasca en un bosque de pino

Los resultados obtenidos en el presente estudio difieren de los reportados por otros autores, para otros bosques de pino en México. Por ejemplo, la tasa promedio de descomposición de la hojarasca del bosque de pino obtenida en esta investigación (diaria: 0.002 ± 0.0001 ; anual: 0.762 ± 0.043), fue ligeramente mayor que la reportada por Martínez-Falcón *et al.* (2015) en Hidalgo y Bonilla-Padilla *et al.* (2012) en Puebla, quienes obtuvieron valores de k de entre 0.38 y 0.657. Por el contrario, el valor de k obtenido en el presente trabajo es menor al reportado por Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009) para un bosque de pino en Chiapas, cuyo coeficiente de descomposición fue de $k = 1.4 \pm 0.087$. Las diferencias observadas en los valores de la tasa de descomposición obtenidos en distintos bosques de pino, pueden atribuirse a las condiciones microclimáticas predominantes en cada región; particularmente, se ha sugerido que la temperatura y humedad alrededor de los sustratos en descomposición juegan un papel primordial en la velocidad de descomposición de la hojarasca (Coleman *et al.*, 2004).

Con relación al efecto de la estacionalidad, en el presente estudio se encontró un coeficiente de descomposición significativamente mayor en la estación lluviosa que en la estación seca. Esto coincide con lo reportado en otros estudios en donde se observa un patrón similar, es decir, que la tasa de descomposición varía entre estaciones (Cornejo *et al.*, 1994; Heneghan *et al.*, 1998; Barlow *et al.*, 2007; Castanho y Oliveira, 2008). Diversos autores han sugerido que la estacionalidad ejerce una fuerte influencia sobre la tasa de descomposición de la hojarasca; por ejemplo, se ha documentado que una temperatura elevada, acompañada de baja humedad, como ocurre en la estación seca, en el sitio de estudio, contribuye a la desaceleración del proceso de descomposición (Tanner, 1981; Pandey y Singh, 1982; Heneghan *et al.*, 1998; Barlow *et al.*, 2007). En este sentido, González y Seastedt (2001) reportan que en ecosistemas en los que el agua es un factor limitante, las actividades de la fauna del suelo pueden inhibirse a tal grado que la tasa de descomposición disminuye significativamente. Este fenómeno explicaría la menor tasa de descomposición registrada durante la época de secas en el bosque

de pino estudiado; probablemente debido a que la fauna descomponedora ve inhibidas sus actividades durante la época seca como consecuencia de la limitación en la disponibilidad de agua.

Por otro lado, en el presente estudio se encontró que la tasa de descomposición de la hojarasca atribuida a la microfauna fue significativamente mayor que la correspondiente a los otros dos gremios de descomponedores (*i.e.* mesofauna y macrofauna). Este resultado difiere de lo reportado por otros autores. Swift *et al.* (1979) reporta que la tasa de descomposición de la hojarasca en bosques templados atribuida a la macrofauna es significativamente mayor a la atribuida a la mesofauna, y esta a su vez es mayor a la correspondiente a la microfauna. Asimismo, Barajas-Guzmán (1996) y Arango-Galván (2006) reportan una mayor tasa de descomposición atribuida a la macrofauna y la mesofauna de una selva húmeda tropical y un matorral xerófilo, respectivamente.

Las diferencias observadas en la contribución de los distintos gremios de fauna descomponedora, al proceso de descomposición entre el presente estudio y los de otros autores, pueden atribuirse a la forma en que se procesaron los datos en cada caso. En el presente estudio, el coeficiente de descomposición obtenido directamente del peso remanente en cada bolsa de malla empleada se usó para estimar la contribución real de cada gremio al proceso de descomposición. La transformación realizada se fundamenta en el hecho de que los diferentes tamaños de malla permiten la entrada de diversos organismos y no únicamente la del grupo de descomponedores para el cual se desea estimar su contribución. Esto es, las bolsas con apertura de malla grande, no sólo permiten el acceso a la macrofauna, sino también a la mesofauna y microfauna; y, del mismo modo, las bolsas con apertura de malla mediana permiten el acceso no sólo a la mesofauna, sino también a la microfauna. Por lo tanto, de usar el coeficiente de descomposición estimado directamente a partir de las bolsas de malla, se estaría enmascarando el efecto de cada gremio con el de los otros grupos de descomponedores que tienen acceso a la bolsa de acuerdo con la apertura que ésta tenga. En otros estudios en que se ha estimado la tasa de descomposición de la hojarasca (Swift *et al.*, 1979; Barajas-Guzmán, 1996; Arango-Galván, 2006), no se hace mención a un manejo particular

de los datos para determinar el efecto de los diferentes gremios de descomponedores; por lo que es probable que la contribución de la macrofauna y la mesofauna al proceso de descomposición esté siendo sobreestimado y, por lo tanto, su efecto debe ser mucho menor al reportado.

8.2 Descomposición de la hojarasca en el bosque de encino

La tasa de descomposición de la hojarasca en el bosque de encino obtenida en el presente estudio (diaria: 0.002 ± 0.00009 ; anual: 0.719 ± 0.034) fue relativamente diferente a lo reportado por otros autores. Por una parte fue mayor al obtenido por Martínez-Castillo (2014) y Bonilla-Padilla *et al.* (2012), quienes estimaron una tasa de descomposición de entre 0.37 y 0.56, para otros bosques de encino en México, en los estados de Hidalgo y Puebla respectivamente. Pero por otro lado, el valor obtenido en el presente estudio es menor al reportado por Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009), quienes estimaron una tasa de descomposición de $k = 1.74$ en un bosque de encino en Chiapas. Las diferencias observadas en el valor del coeficiente de descomposición estimado en el presente estudio, comparado con el de otros autores, está determinado probablemente por las condiciones microclimáticas predominantes en cada sitio de estudio (Coleman *et al.*, 2004). Como se mencionó antes, la temperatura y la humedad alrededor de los sustratos en descomposición es particularmente importante en el proceso de descomposición (Coleman *et al.*, 2004).

A diferencia del resultado obtenido en el bosque de pino, en el de encino no se observó un efecto significativo de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca. Este resultado contrasta con lo obtenido por otros autores. Por ejemplo, Heneghan *et al.* (1998) reporta que la estacionalidad tiene una fuerte influencia sobre la tasa de descomposición de bosques templados. De la misma forma, Castanho *et al.* (2012) y Castanho y Olivera (2008) encontraron una clara diferencia en la tasa de descomposición de la hojarasca en bosques con estaciones fuertemente marcadas, a diferencia de los bosques que presentan lluvias todo el año. Las diferencias observadas en el efecto de la estacionalidad obtenido en el presente estudio, con relación a las de otros autores pueden deberse

a características intrínsecas de los sitios en los que se ha llevado a cabo cada estudio. Por ejemplo, el sitio en el que se realizó el presente estudio presentaba una pendiente relativamente pronunciada, lo que podría ocasionar que la diferencia de humedad esperada entre estaciones no sea evidente, pues conforme el agua de lluvia llega al suelo podría escurrirse inmediatamente hacia zonas inferiores de la montaña. Un fenómeno similar ha sido reportado en otros estudios en los que se ha encontrado una mayor tasa de descomposición de la hojarasca en sitios ubicados en la parte baja de la misma montaña a comparación de sitios localizados en la parte alta y que presentaban cierta pendiente (Wang *et al.*, 2000; Saryildiz *et al.*, 2005; Devi y Yadava, 2006). Dichos autores atribuyen estas diferencias a las diferencias de humedad ocasionadas por el escurrimiento de agua sobre la pendiente de la montaña (Wang *et al.*, 2000; Saryildiz *et al.*, 2005; Devi y Yadava, 2006).

Con relación a la contribución de los distintos gremios de descomponedores a la tasa de descomposición de la hojarasca, en este bosque también se observó un efecto significativamente mayor de la microfauna en comparación con la mesofauna y la macrofauna. En contraste, Swift *et al.* (1979) han reportado que, en bosques templados, la macrofauna y la mesofauna son los gremios de descomponedores con mayor contribución al proceso de descomposición; mientras que la microfauna tiene un menor efecto. Por su parte, González y Seastedt (2001) mencionan que los efectos de la mesofauna sobre la tasa de descomposición son menos importantes en ecosistemas templados, en los que la temperatura y/o la humedad funcionan como importantes mecanismos de regulación de las actividades biológicas. De la misma forma, Castanho *et al.* (2012) reportan que condiciones como el déficit de humedad, que se puede presentar durante la época seca en los bosques templados, puede llegar a inhibir las actividades de la mesofauna hasta anular sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca. De acuerdo con lo anterior, es posible que el disminuido efecto de la macrofauna y la mesofauna sobre la tasa de descomposición de la hojarasca del bosque de encino, se deba a que estos gremios de descomponedores requieran de un nivel de humedad (o de otras

condiciones) que no está siendo alcanzado en la localidad de estudio, por lo que la contribución de este gremio al proceso de descomposición es más bien bajo.

De manera adicional, la baja contribución de la macrofauna y mesofauna al proceso de descomposición de la hojarasca en el bosque de encino, podría atribuirse a la forma en que se estimó el coeficiente de descomposición en este estudio en comparación con otros estudios. Como se mencionó en la sección anterior, en los estudios en que se ha estimado la tasa de descomposición de la hojarasca no se especifica un manejo particular de los datos, lo que sugiere que las estimaciones obtenidas directamente a partir de cada apertura de malla son empleadas para establecer el impacto de cada gremio de descomponedores. Sin embargo, dado que la apertura de malla grande y mediana permite el acceso a más de un gremio de descomponedores, es posible que el impacto de la macrofauna y la mesofauna estén siendo sobreestimados.

8.3 Comparación de la tasa de descomposición de la hojarasca entre los dos bosques templados

La tasa de descomposición de la hojarasca estimada en el presente estudio no difirió significativamente entre los bosques (encino: $k= 0.719$; pino: $k= 0.762$). Además, en ambos se observó una tasa de descomposición inicial relativamente rápida, que posteriormente disminuye en velocidad (Figs. 4, 6, 9 y 11). Los cambios observados en la velocidad de descomposición de la hojarasca a lo largo del tiempo se pueden explicar por el contenido de nutrientes de la hojarasca de este tipo de bosques. De acuerdo con Aerts (1997), la hojarasca de zonas templadas tiene una alta concentración de nitrógeno, fósforo y potasio, lo que causa que su tasa de descomposición inicialmente sea muy rápida, pero que posteriormente disminuya.

Por otro lado, el no encontrar diferencias significativas en la tasa de descomposición de la hojarasca entre bosques fue un resultado inesperado considerando las diferencias en nutrientes, forma y estructura de las hojas de encino en relación a las de pino. De acuerdo con Thaiutsa y Granger (1979), el follaje de las coníferas tiende a descomponerse más lentamente que el de las plantas deciduas debido a que la hojarasca de las latifoliadas, como el encino, contienen

más potasio y fósforo y menos lignina que la hojarasca de las coníferas (Thaiutsa y Granger, 1979). De manera similar, Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial (2009) encontraron que el contenido de nitrógeno de la hojarasca del bosque de pino es mayor (2.05%) que en la de encino (1.95%). De la misma forma, los resultados obtenidos en el presente estudio contrastan con los de Chadwick *et al.* (1998), quienes reportaron que la tasa de descomposición de la hojarasca puede atribuirse a la forma y estructura de las hojas. De esta forma, la hojarasca de encino, al ser más grande, tiene una mayor área de contacto con el suelo y por tanto la película de agua que se forma, así como el intercambio de nutrientes son mayores, lo que repercute en una mayor velocidad de descomposición de la hojarasca.

Sin embargo, la tasa de descomposición de la hojarasca de bosques de pino y encino reportada en la literatura es sumamente variable. En este sentido, algunos estudios reportan una mayor tasa de descomposición de la hojarasca en bosques de pino ($k = 0.98 - 2.99$) que en bosques de encino de Estados Unidos ($k = 0.016 - 0.178$; Jenny *et al.*, 1949; Reiners y Reiners, 1970; Rochow, 1974; Lang, 1974). Por el contrario, en estudios realizados en Inglaterra y en México, la tasa de descomposición de la hojarasca reportada en bosques de encino ($k = 0.094 - 0.14$ y $k = 1.74$, respectivamente; Bockock y Gilbert, 1957; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009) es mayor a la reportada para bosques de pino ($k = 0.033$ y $k = 1.4$, respectivamente; Kendrick, 1959; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009). Estos valores reflejan la gran variabilidad que existe en la tasa de descomposición de bosques de pino y encino. De hecho, considerando de manera global la tasa de descomposición estimada para bosques de encino ($k = 0.016 - 1.74$; Jenny *et al.*, 1949; Reiners y Reiners, 1970; Rochow, 1974; Lang, 1974; Bockock y Gilbert, 1957; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009) y pino ($k = 0.002 - 2.9$; Jenny *et al.*, 1949; Kendrick, 1959; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009) que se ha reportado en distintas partes del mundo, resulta evidente que los valores se traslapan. Esto podría explicar la falta de diferencias en la tasa de descomposición observada entre bosques, en el presente estudio.

Otro fenómeno que podría explicar la existencia de una tasa de descomposición similar entre bosques es la topografía del lugar. El bosque de

encino en el que se llevó a cabo el presente estudio se encuentra ubicado a mayor altitud y presenta una pendiente relativamente más pronunciada que el bosque de pino. Esto podría ocasionar que el agua de lluvia recibida en el bosque de encino se escurra por la ladera hasta llegar al bosque de pino. De esta manera, la mayor tasa de descomposición esperada en el bosque de encino, por las características intrínsecas de sus hojas (*i.e.* contenido de nutrientes, forma y tamaño; Thaiutsa y Granger, 1979; Chadwick *et al.*, 1998; Rocha-Laredo y Ramírez-Marcial, 2009) se compensa con la mayor acumulación de humedad que pudiera darse en el bosque de pino. Otros estudios han documentado un efecto significativo de una mayor cantidad de humedad acumulada en las partes bajas de una montaña sobre la tasa de descomposición (Wang *et al.*, 2000; Saryildiz *et al.*, 2005; Devi y Yadava, 2006). Este mismo fenómeno podría explicar el efecto significativo de la interacción entre tipo de bosque y estación sobre la tasa de descomposición (Fig. 16).

Por otro lado, los análisis estadísticos indicaron que hay un efecto significativo de la estacionalidad, pero no del tipo de bosque ni de la interacción entre estos dos sobre la tasa de descomposición (Figs. 15 y 16). De esta forma, se observó una mayor tasa de descomposición en la época de lluvias que en la de secas (Fig. 15). Diversos estudios han reportado un efecto de la estacionalidad sobre la tasa de descomposición de la hojarasca (Cornejo *et al.*, 1994; Heneghan *et al.*, 1998; Barlow *et al.*, 2007; Castanho y Oliveira, 2008). En este sentido, se ha documentado que altas temperaturas combinadas con baja humedad desaceleran el proceso de descomposición (Tanner, 1981; Pandey y Singh, 1982; Heneghan *et al.*, 1998; Barlow *et al.*, 2007). Esto se explica en términos de la importancia que tiene la humedad para los gremios de descomponedores, de tal forma que, ante la falta de humedad característica de la estación seca, las actividades de la fauna descomponedora se vean inhibidas, y por tanto, la tasa de descomposición se ve disminuida (González y Seastedt, 2001).

Por último, se encontró un efecto significativo del gremio de descomponedores pero no del tipo de bosque ni de la interacción entre estos sobre la tasa de descomposición de la hojarasca. De acuerdo con los resultados

obtenidos, el gremio de descomponedores que tiene mayor impacto sobre la tasa de descomposición de la hojarasca en los bosques templados estudiados, es la microfauna (Fig. 17). Como se mencionó anteriormente, este resultado contrasta con lo reportado por Swift *et al.* (1979), quienes indican que la macrofauna y la mesofauna son los gremios de descomponedores con mayor contribución al proceso de descomposición. Es posible que estas diferencias se puedan atribuir a la forma en que se estimó el coeficiente de descomposición en el presente estudio en comparación con el de Swift *et al.* (1979); ya que la forma en que se presentan los resultados en dicho estudio sugieren que las estimaciones de la tasa de descomposición fueron obtenidas directamente a partir de bolsas con distinta apertura de malla sin considerar que la estimación obtenida para los gremios de mayor tamaño incluye el efecto de los grupos de menores dimensiones.

9. CONCLUSIONES

1. La tasa de descomposición en el bosque de pino fue de $k=0.762 \pm 0.043$, mientras que en el de encino fue de $k=0.719 \pm 0.034$. En ambos casos, la tasa de descomposición diferente a la reportada por otros autores en otras regiones de nuestro país, aunque es similar a la reportada para otros bosques templados del mundo. Las diferencias observadas entre la tasa de descomposición estimada en el presente estudio y la reportada para otras regiones del país puede atribuirse a las diversas condiciones microclimáticas predominantes en cada región.
2. La tasa de descomposición de la hojarasca en el bosque de pino ($k= 0.762 \pm 0.043$) no fue significativamente distinta de la estimada en el bosque de encino ($k= 0.719 \pm 0.034$), a pesar de las diferencias morfológicas y fisicoquímicas características de cada uno. Este resultado se atribuye a las características topográficas del sitio de estudio las **que** pueden crear condiciones ambientales que podrían estar desacelerando el proceso de descomposición de la hojarasca en el bosque de encino.
3. La tasa de descomposición de la hojarasca fue significativamente afectada por la estacionalidad. Se observó una mayor tasa de descomposición de la hojarasca durante la época de lluvias en comparación con la época de secas. Esta tendencia fue mucho mayor en el bosque de pino que en el de encino, probablemente debido a las condiciones topográficas del sitio de estudio, las cuales favorecen el escurrimiento de agua a zonas inferiores e impiden que el agua de lluvia sea retenida en el suelo del bosque de encino.

4. La microfauna fue el gremio de descomponedores que más contribuyó a la descomposición de la hojarasca en ambos tipos de bosque, a diferencia de lo reportado en la literatura. Es posible que la baja contribución de la macrofauna y la mesofauna al proceso de descomposición de la hojarasca se pueda atribuir a que estos gremios de descomponedores tienen requerimientos ambientales que no están siendo satisfechos en los sitios de estudio

LITERATURA CITADA

- Aber, J.D., Melillo, J.M., McClaugherty, C.A. 1990. Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Can. J. Bot.* 68: 2201-2208.
- Aber, J. y Melillo, J. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders College Publishing. Estados Unidos.
- Adair, C.E., Parton, W.J., Del Grosso, S.J., Silver, W.L., Harmon, M.E., Hall, S.A., Burke, I.C., y Hart, S.C. 2008. Simple three-pool model accurately describes patterns of long-term litter decomposition in diverse climates. *Global Change Biology* 14: 2636 - 2660.
- Aerts, R. 1997. Climate, Leaf Litter Chemistry and Leaf Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Alba-López, M.P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., y Castillo-Santiago, M.A. 2003. Determinantes de la distribución de *Pinus* spp. en la altiplanicie central de Chiapas, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 73: 7 - 15.
- Álvarez-Sánchez, F.J. 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* 1: 11-27.
- Álvarez-Sánchez, J. y Becerra-Enríquez, R. 1996. Leaf decomposition in a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 28: 657-667.
- Álvarez-Sánchez, J. y Guevara, S. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Trop. Ecol.* 34: 127-142.
- Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (eds.) 2003. *Ecología del Suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM. Xalapa, México.
- Anderson, J.M., y Swift, M.J. 1983. Decomposition in tropical forests, pp. 287-309. En: S.L. Sutton, T.C. Withmore, y A.C. Chadwick, A.C. (eds.), *Tropical rain forest, ecology and management*. Blackwell, Oxford.
- Anger, D.A. y Recous, S. 1997. Decomposition of wheat straw and rye residues as affected by particle size. *Plant and Soil* 189: 197-203.

- Arango-Galván, A. 2006. Heterogeneidad espacial y dinámica de la descomposición de hojarasca de cuatro especies abundantes en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Babbar, L.I. y Ewel, J.J. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21: 20-29.
- Barajas-Guzmán, M.G. 1996. Influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Barajas-Guzman, G. y Álvarez-Sánchez, J. 2001. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* 24: 91-100.
- Bärlocher, F. 2005. Leaf mass loss estimated by litter bag technique, pp. 36-42. En: A.S. Graca, F. Bärlocher y M.O. Gessner (eds.). *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. Springer, Dordrecht, Holanda.
- Barlow, J., Gardner, T.A., Ferreira, L.V., Peres, C.A. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247: 91-97.
- Beare, M.H., Parmelee, R.W., Hendrix, P.F., Cheng, W., Coleman, D.C., Crossley Jr, D.A. 1992. Microbial and Faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecological Monographs* 62: 569-591.
- Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22.
- Berg, B. y C. McClaugherty. 2008. *Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon sequestration*. Springer, Berlin.
- Berg, B. y Staaf, H. 1980. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. Influence of chemical composition. En: Persson, T. (ed.). *Structure and function of northern coniferous forests - An ecosystem study*. *Ecological Bulletin* 32: 373-390.

- Berg, B., Wessen, B., y Ekbohm, G. 1982. Nitrogen Level and Decomposition in Scots Pine Needle Litter. *Oikos* 38: 291-296.
- Berg, B., Berg, M.P., Bottner, P., Box, E., Breymeyer, A., Calvo R., Couteaux, M., Escudero, A., Gallardo, A., Kratz, W., Madeira, M., Mälkönen, E., McLaugherty, C., Meentemeyer, V., Muñoz, F., Piuissi, P., Remacle, J., y Virzo de Santo, A. 1993. Litter Mass Loss Rates in Pine Forests of Europe and Eastern United States: Some Relationships with Climate and Litter Quality. *Biogeochemistry* 20: 127-159.
- Bignell, D.E., Roisin, Y. y Lo, N. (eds.). 2011. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Springer, Dordrecht, Holanda
- Blair, J.M. 1988. Nitrogen, Sulfur and phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the southern appalachians. *Soil Biol. Biochem.* 20: 693-701.
- Bocock, K.L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *Journal of Ecology* 52: 273-284.
- Bocock, K.L. y Gilbert, O.J.W. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9: 179-185.
- Bonilla-Padilla, E., Rodriguez-Trejo, D.A., Borja de la Rosa, A., Cintora-González, C., y Santillán-Pérez, J. 2012. Dinámica de combustibles en rodales de encino-pino de Chignahuapan, Puebla. *Rev. Mex. Cien. For.* 4: 20-33.
- Bradford, M.A., Tordoff, G.M., Eggers, T., Jones, T.H., y Newington, J.E. 2002. Microbiota, Fauna and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos* 99: 317-323.
- Brown, G.G., Pasini, A., Benito, N.P., de Aquino, A.M., y Correia, M.E.F. 2001a. Diversity and functional role of soil macrofauna communities in Brazilian no tillage agroecosystems: A preliminary analysis. *International Symposium on Managing Biodiversity in Agricultural Ecosystems*, Montreal, Canadá
- Brown, G.G., Fragoso, C., Barois, I., Rojas, P., Patrón, J.C., Bueno, J., Moreno, A.G., Lavelle, P., Ordaz, V. y Rodriguez, C. 2001b. Diversidad y rol funcional

- de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* Es1: 79 - 110.
- Cárcamo, H.A., Abe, T.A., Prescott, C.E., Holl, F.B., y Chanway, C.P. 2000. Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British, Columbia, Canada. *Can. J. For. Res.* 30: 817-826.
- Carvalho, E.M. y Uieda, V.S. 2009. Diet of invertebrates sampled in leaf-bags incubated in a tropical headwater stream. *Zoologia* 26: 694-704.
- Castanho, C.T., Lorenzo, L. y Oliveira, A.A. 2012. The importance of mesofauna and decomposition environment on leaf decomposition in three forests in southeastern Brazil. *Plant Ecol.* 213: 1303-1313.
- Castanho, C.T. y Oliveira, A.A. 2008. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in southeast Brazilian forests. *J. Trop. Ecol.* 24: 149-156.
- Chadwick, D.R., Ineson, P., Woods, C., y Pearce, T.G. 1998. Decomposition of *Pinus sylvestris* litter in litter bags: influence of underlying native litter layer. *Soil Biol. Biochem.* 30: 47-55.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología – UNAM, Agrupación Sierra Madre S.C., México.
- Challenger, A. 2003. La situación actual del medio ambiente en Veracruz: los servicios ambientales y la conservación ecológica. Memorias del Primer Simposio-Taller Internacional sobre Servicios Ambientales en el estado de Veracruz, del 11 al 14 de mayo de 2003. Consejo Estatal de Protección al Ambiente del Gobierno del Estado de Veracruz, Instituto de Ecología S.A. y Comisión Nacional Forestal, Huatusco, Veracruz.
- Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres. Pp. 87 -108. En: Soberón, J., Halffter, G y Llorente-Bousquets, J. (comps.). *Capital Natural de México. Volumen I.: Conocimiento actual de la biodiversidad.* CONABIO, México.

- Cobo, J.G., Barrios, E., Kass, D.C.L. y Thomas, R.J. 2002. Decomposition and nutrient release by green manures in a tropical hillside agroecosystem. *Plant and Soil* 240: 331-342.
- Coleman, D.C., Crossley, D.A., y Hendrix, P.F. 2004. *Fundamentals of soil biology*, Academic Press. Estados Unidos
- CONAFOR. 2006. Estudio regional forestal para el fortalecimiento de las unidades de manejo forestal en la sierra norte de Oaxaca.
- Corbeels, M. 2001. Plant Litter and Decomposition: General Concepts and Model Approaches. *NEE Workshop Proceedings* 18: 124-129.
- Cornejo, F.H., Varela, A. y Wright, J.S. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70: 183-190.
- Cornelissen, J.H.C. y Thompson, K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *The New Phytologist* 135: 109-114.
- Cornforth, I.S. 1970. Leaf-fall in a tropical rain forest. *Journal of Applied Ecology* 7: 603-608.
- Cortez, J., Demard, J.M., Bottner, P., y Jocteur Monrozier, L. 1996. Decomposition of mediterranean leaf litters: a microcosm experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. *Soil Biol. Biochem.* 28: 443-452.
- Cotler, H.A. 2005. Características y manejo de suelos en ecosistemas templados de montaña. Dirección de Manejo Integral de Cuencas Hídricas, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Couteaux, M.M., Bottner, P., y Berg, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Tree* 10: 63-66.
- Das, A.K. y Ramakrishnan, P.S. 1985. Litter dynamics in khasi pine (*Pinus kesiya* Royle ex Gordon) of north-eastern India. *Forest Ecology and Management* 10: 135-153.
- Devi, N.B. y Yadava, P.S. 2006. Seasonal dynamics in soil microbial biomass, C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India. *Applied Soil Ecology* 31: 220-227.

- Eguiluz-Piedra, T. 1982. Clima y distribución del género *Pinus*. *Ciencia Forestal* 7: 30-44.
- Ezcurra, E. y Becerra, J. 1987. Experimental decomposition of litter Tamaulipan cloud forest: A comparison of four simple models. *Biotropica* 19: 290-296.
- Farjon, A. y Styles, B.T. 1997. *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica* 75: 1 - 291.
- García-Álvarez, A. y Bello, A. 2004. Diversidad de los organismos del suelo y transformaciones de la materia orgánica. *Memorias. I Conferencia Internacional Eco-Biología del Suelo y el Compost*. León, España.
- García-Palacios, P., Maestre, F.T., Kattge, J., y Wall, D.H. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters* 16: 1045-1053.
- García-Velásquez, L.M., Ríos-Quintana, A., y Molina-Rico, L.J. 2010. Estructura, composición vegetal y descomposición de hojarasca en el suelo, en dos sitios de un bosque nublado andino (reforestado y en sucesión espontánea), en Peñas Blancas, Calarcá (Quindío), Colombia. *Actual Biol.* 32: 147-164.
- Gaspar-Santos, E.S., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., y Álvarez-Solís, J.D. 2015. Acumulación y descomposición de hojarasca en bosques secundarios del sur de la Sierra Madre de Chiapas, México. *Bosque* 36: 467-480.
- Gernandt, D.S., y Pérez-de la Rosa, J.A. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 126-133.
- Gessel, S.P., Cole, D.W., Johnson, D.W. y Turner J. 1981. The nutrient cycles of two Costarican forests. *Progress in Ecology* 3: 23 – 44.
- Golley, F.B. 1983. Decomposition. Pp. 157-166. En: Golley, F.B. (ed.). *Tropical rainforest ecosystems: structure and function*. *Ecosystems of the world*. Elsevier, Amsterdam.
- Gómez-Valencia, R. 2002. Descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de cuatro especies arbóreas en dos microambientes de una selva alta perennifolia. Tesis de licenciatura, UNAM, México.

- González, G., Seastedt, T.R., y Donato, Z. 2003. Earthworms, arthropods and plant litter decomposition in aspen (*Populus tremuloides*) and lodgepole pine (*Pinus contorta*) forest in Colorado, USA. *Pedobiologia* 47: 863-869.
- González, G., y Seastedt, T.R. 2001. Soil Fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology* 82: 955-964.
- Graça, M., Bärlocher, F., y Gessner, M.O. 2005. Methods to study litter decomposition. Springer, Holanda.
- Guzmán-Mendoza, R., Zavala-Hurtado, J.A., Castaño-Meneses, G. y León-Cortés, J.L. 2014. Comparación de la mirmecofauna en un gradiente de reforestación en bosques templados del centro occidente de México. *Madera y Bosques* 20: 71 – 83.
- Hansen, R.A. 1999. Red oak litter promotes a microarthropod functional group that accelerates its decomposition. *Plant and Soil* 209: 37-45.
- Harmon, M.E., Whigham, D.F., Sexton, J., y Olmsted, I. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27: 305-316.
- Heal, O.W., Flanagan, P.W., French, D.D., y MacLean, S.F. 1981. Decomposition and accumulation of organic matter, pp. 587-633. En: L.C. Bliss, O.W. Heal y J.J. Moore (eds.). *Tundra Ecosystems: A comparative Analysis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Heneghan, L., Coleman, D.C., Zou, X., Crossley Jr, D.A., y Haines, B.L. 1998. Soil microarthropod community structure and litter decomposition dynamics: A study of tropical and temperate sites. *Applied Soil Ecology* 9: 33-38.
- Hunter, M.D., Adi, S., Pringle, C.M., y Coleman, D.C. 2003. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia* 47: 101-115.
- INAFED. 2010. Enciclopedia de las delegaciones y municipios de México.
- INEGI. 2005. Marco Geoestadístico Municipal.
- INIA. 2015. El suelo. Semana de la Ciencia y Tecnología.

- Jenny, H., Gessel, S.P. y Bincham, F.T. 1949. Comparative studies of the decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* 68: 419-432.
- Kavvadias, V.A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G., Stamatelos, G. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management* 144: 113-127.
- Kendrick, W.B. 1959. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Canadian Journal of Botany* 37: 907 – 912.
- Kochy, M. y Wilson, S.D. 1997. Litter decomposition and nitrogen dynamics in aspen forest and mixed-grass prairie. *Ecology* 78: 732 – 739.
- Koleff, P., Soberón, J. y Smith, A. 2004. Madrean pine oak woodland. Pp. 204 – 217. En: Mittermeier, R.A., Robles-Gil, P., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. y Fonseca, G.A.B. (eds.). *Hotspots (Biodiversidad amenazada II): nuevas ecorregiones terrestres prioritarias del mundo*. Cemex – Agrupación Sierra Madre, México.
- Kurihara, Y., y Kikkawa, J. 1986. Trophics Relations of Decomposers, pp. 127- 160. En: J. Kikkawa y D.J. Anderson (eds.). *Community Ecology*. Blackwell Sci Pub. Melbourne.
- Kurz-Beeson, C., Couteaux, M.M., Thiéry, J.M., Björn, B. y Remacle, J. 2005. A comparison of litterbag and direct observation methods of Scots pine needle decomposition measurement. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 2315 – 2318.
- La Caro, F., y Rudd, R.L. 1985. Leaf litter disappearance rates in Puerto Rican Montane Rain Forest. *Biotropica* 17: 269-276.
- Lal, R., Follett, R.F., Kimble, J., y Cole, C.V. 1999. Managing U.S. cropland to sequester carbon in soil. *Journal of Soil and Water Conservation* 54: 374-381.
- Lang, G. 1974. Litter dynamics in a mixed oak forest on the New Jersey Piedmont. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 101: 277 - 286.
- Lavelle, P. 1984. The soil system in the humid tropics. *Biol. Int.* 9: 2-15.

- 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.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., y Dhillon, S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.
- Lee, K.E. y Wood, T.G. 1971. *Termites and soils*. Academic Press, Londres.
- León, R. 1994. Estudio del proceso de descomposición de frutos de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Licenciatura, UNAM, México.
- Loranger, G., Ponge, J.F., Imbert, D., y Lavelle, P. 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils* 35: 247-252.
- Lusk, C.H., Donoso, C., Jimenez, M., Moya, C., Oyarce, G., Reinoso, R., Saldaña, A., Villegas, P., y Matus, F. 2001. Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 705-710.
- MacLean, D.A. y Wein, R.W. 1978. Weight loss and nutrient changes in decomposing litter and forest floor material in New Brunswick forest stands. *Canadian Journal of Botany* 56: 2730 – 2749.
- Martinez-Castillo, B.E. 2014. Descomposición de la fracción foliar de *Pinus patula* Schltdl. & Cham. y dinámica de la producción de hojarasca en un bosque manejado en el estado de Hidalgo. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, México.
- Martínez-Falcón, A.P., Moreno, C.E., y Pavón, N.P. 2015. Litter fauna communities and litter decomposition in a selectively logged and an unmanaged pine-oak forest in Mexico. *Bosque* 36: 81-93.
- Martinez-Yrizar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura, UNAM, México.

- Martínez-Yrizar, A. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría, UNAM, México.
- Mas, J.F., Velázquez, A., Díaz-Gallegos, J.R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, C., Bocco, G., Castro, R., Fernández, T., y Pérez-Vega, A. 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5: 249-261.
- Maya, Y. 1995. Fenología, producción y descomposición de hojarasca de las especies dominantes en una comunidad vegetal de zonas áridas. Tesis de Maestría, UNAM, México.
- Maya, Y., y Arriaga, L. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant over storey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* 34: 23–35.
- Medina, J.G., y Tejero-Diez, J.D. 2006. Flora y vegetación del parque estatal Atizapán-Valle Escondido, Estado de México, México. *Polibotánica* 21: 1-43.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- Meentemeyer, V. y Berg, B. 1986. Regional variation in rate of mass-loss of Scots pine needle litter in Swedish pine forests as influenced by climatic and litter quality. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1: 167 – 180.
- Melillo, J., Aber, J., y Muratore, J. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- Minderman, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology* 56: 355-362.
- Mirov, N.T. 1976. The genus *Pinus*. The Ronald Press, Nueva York.
- Mo, J., Brown, S., Xue, J., Fang, Y., Li, Z., Li, D. y Dong, S. 2007. Response of nutrient dynamics of decomposing pine (*Pinus massoniana*) needles to simulated N deposition in a disturbed and a rehabilitated forest in tropical China. *Ecological Research* 22: 649 – 658.

- Montaña, C., Ezcurra, A., Carrillo, A., y Delhoume J.P. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico, a comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments* 14: 55–60.
- Muñoz, M. 1992. Análisis de la descomposición de ramas (fracción fina) en una selva húmeda tropical. Tesis de Licenciatura, UNAM, México.
- Murphy, K.L., Klopatek, J.M., y Klopatek, C.C. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8: 1061-1071.
- Neher, D.A., y Barbercheck, M.E. 1998. Diversity and function of soil mesofauna, pp. 27-47. En: W.W. Collins y C.O. Qualset (eds.). *Biodiversity in Agroecosystems*. CRC Press, Florida.
- Nixon, K.C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. Pp. 447 – 458. En: Ramammorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Núñez-Quevedo, S. 1998. Producción de hojarasca, dinámica del mantillo, descomposición foliar y potencial microbiano del suelo en tres comunidades contrastantes del desierto sonorense. Tesis de Maestría. UNAM, México.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 40: 322-331.
- Palm, C.A., y Sánchez, P.A. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22: 330-338.
- Pandey, U. y Singh, J.S. 1982. Leaf litter decomposition in an oak conifer forest in Himalaya: the effects of climate and chemical composition. *Forestry* 55: 47 – 59.
- Pastor, J., Stillwell, M.A., y Tilman, D. 1987. Nitrogen mineralization and nitrification in four Minnesota old fields. *Oecología* 71: 481-485.
- Paustian, K., Andrén, O., Janzen, H.H., Lal, R., Smith, P., Tian, G., Tiessen, H., Van Noordwijk, M., y Woomeer, P.L. 1997. Agricultural soils as a sink to mitigate CO₂ emissions. *Soil Use and Management* 13: 230-244.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M., y Castellanos, A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter

- decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- Petersen, H., y Luxton, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 288-388.
- Pouyat, R.V., McDonnell, M.J., y Pickett, S.T.A. 1997. Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosystems* 1: 117-131.
- Raich, J.W., y Schlesinger, W.H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B: 81-99.
- Reiners, W.A. y Reiners N.M. 1970. Energy and nutrient dynamics of forest floors in three Minnesota forests. *Journal of Ecology* 58: 497 – 519.
- Rickards, J. y Piguerón, C. 2003. Financiamiento de programas para conservación de ecosistemas templados de montaña. Pp. 301 – 315. En: Sánchez, O., Vega, E., Peters, E. y Monroy, O. (eds.). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología, México.
- Rocha-Laredo, A.G., y Ramírez-Marcial, N. 2009. Producción y descomposición de hojarasca en diferentes condiciones sucesionales del bosque de pino-encino en Chiapas, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 84: 1-12.
- Rochow, J.J. 1974. Litter fall relations in a Missouri forest. *Oikos* 25: 80 - 85.
- Rojas-Serrano, C. 2014. Transformaciones y continuidades en el manejo del bosque y relaciones de género en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Tesis de Doctorado, Colegio de Posgraduados, México.
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Ciencias* 6: 47-56.
- Santos, P.F., y Whitford, W.G. 1981. The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan Desert Ecosystem. *Ecology* 62: 654-663.
- Saryildiz, T., Anderson, J.M. y Kucuk, M. 2005. Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality and decomposition in Northeast Turkey. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 1695 – 1706.
- Schlesinger, W.H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 51-81.

- Seastedt, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25-46.
- Setälä, H., Marshall, V.G., y Trofymow, J.A. 1996. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1661-1675.
- Shaw, R., y Harte, J. 2001. Control of litter decomposition in a subalpine meadow-sagebrush steppe ecotone under climate change. *Ecological Applications* 11: 1206-1223.
- Singh, J.S., y Gupta, S.R. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Botanical Review* 43: 449-528.
- Smith, V.C., y Bradford, M.A. 2003. Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology* 24: 197-203.
- Socarras, A. 2013. Mesofauna edáfica: indicador biológico de la calidad del suelo. *Pastos y Forrajes* 36: 5-13.
- Staaf, H., y Berg, B. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest II. *Canadian Journal of Botany* 60: 1561-1568.
- Standen, V. 1978. The influence of soil fauna on decomposition by microorganisms in Blanket Bog litter. *Journal of Animal Ecology* 47: 25-38.
- Stevenson, F.J. 1982. *Humus Chemistry*. Wiley, Nueva York.
- Styles, B.T. 1993. Genus *Pinus*: a mexican purview. Pp. 397 - 420. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Swift, M.J., Heal, O.W., y Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Tanner, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. *Journal of Ecology* 69: 263 – 275.
- Thaiutsa, B., y Granger, O. 1979. El clima y la descomposición de la hojarasca en el bosque tropical. *Unasyva* 31: 121-129.

- Torres, P.A., Abril, A.B. y Bucher, E.H. 2005. Microbial sucesión in litter decomposition in the Semi-arid Chaco woodland. *Soil Biol. Biochem.* 37: 49 – 54.
- Valencia, A.S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.
- Valle-Arango, J.I. 2003. Cantidad, calidad y nutrientes reciclados por la hojarasca fina en bosques pantanosos del pacífico sur colombiano. *Interciencia* 28: 443-449.
- Velázquez, A., Mas, J.F., Mayorga-Saucedo, L., Palacio, J.L., Bocco, G., Gómez-Rodríguez, L., Luna-González, L., Trejo, I., López-García, J., Palma, M., Peralta, A. y Prado-Molina, J. 2001. El inventario forestal nacional 2000: el potencial de uso y alcances. *Ciencias* 64: 13 – 19.
- Villalobos-Hernández, F.J. 1994. The role of soil organic matter in the sustainable management of grass grub *Costelytra zealandica* (White) in Canterbury pastures. Tesis de doctorado, Universidad de Lincoln, Nueva Zelanda.
- Villaseñor, O.D. 2014. Materia orgánica del suelo (presentación power point). Recuperado de <https://es.scribd.com/doc/316706559/materia-organica>
- Villavicencio-Enriquez, L. 2012. Producción, pérdida de peso y tasas de descomposición de hojarasca en cafetales tradicional y rústico, y selva mediana, en Veracruz, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 18: 159-173.
- Wang, S., Ruan, H., y Wang, B. 2009. Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 891-897.
- Wang, Y., Amundson, R. y Niu, X. 2000. Seasonal and actitudinal variation in decomposition of soil organic matter inferred from radiocarbon measurements of soil CO₂ flux. *Global Biogeochemical Cycles* 14: 199 – 211.
- Waring, R.H., y Schlesinger, W.H. 1985. *Forest ecosystems: concepts and management*. Academic Press, Orlando.
- Witkamp, M., y Olson, J.S. 1963. Breakdown of confined and nonconfined oak litter. *Oikos* 14: 138-147.

- Wood, T.G. 1974. Field investigations on the decomposition of leaves of *Eucalyptus delegatensis* in relation to environmental factors. *Pedobiol.* 14: 343-371.
- Zavala, C.F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica* 8: 47-64.
- Zerbino, S. y Altier, N. 2006. La Biodiversidad del Suelo. Su Importancia para el Funcionamiento de los Ecosistemas. Suplemento Tecnológico del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) 16: 8-10.