DESCOMPOSICIÓN Y CICLO DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES DE MÉXICO

Javier ÁLVAREZ-SÁNCHEZ
Laboratorio de Ecología, Facultad de Ciencias, UNAM.
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria 04510, MÉXICO, D.F.

RESUMEN

Uno de los procesos más importantes en los ecosistemas es la descomposición, proceso en el cual la materia orgánica es transformada a sus compuestos elementales. Esta constituida por las siguientes etapas: trituración, lixiviación, catabolismo y humificación, las cuales son reguladas por factores climáticos, las propiedades físicas del suelo, las características químicas del recurso y la actividad de la biota del suelo. La evapotranspiración actual, el contenido de lignina y en menos casos la concentración de C y N, se han utilizado para describir y predecir los patrones temporales de descomposición. En México se han realizado estudios de descomposición en varios tipos de ecosistemas, desde pastizales y matorrales hasta selva bajas y tropicales húmedas, reportando la mayoría de los trabajos resultados de experimentos con hojas; solo en dos casos se han estudiado la fracción leñosa y la composición de algunos grupos de la fauna desintegradora. Finalmente, se plantea la necesidad de profundizar en el conocimiento de la diversidad de la biota desintegradora, las cadenas tróficas en que se estructura y la influencia de la descomposición en la disponibilidad de nutrientes en el suelo y en el balance de carbono a nivel ecosistémico.
Palabras Clave: carbono, nitrógeno, mineralización, selvas tropicales, Los Tuxtlas

ABSTRACT

Decomposition is one of the most important ecosystem processes. It implies the transformation of organic matter to more simple chemical elements. The steps of this process are: comminution, leaching, mineralization and humification, which in turn are regulated by climate, physical soil properties, chemical quality of decomposing material and the activities of decomposer biota. Actual evapotranspiration, lignin contents and C and N contents have been used to describe and predict temporal patterns. In Mexico this process has been analyzed in several kinds of ecosystems, from grasslands to tropical forests. The main approach has been the experimental analysis of leaf decomposition, although in two studies wood was the analyzed substrate. Only in two other studies some groups of the decomposer fauna were described. Finally, the importance of decomposer biota diversity and food webs is discussed. Consequently it is proposed to include in future studies more about decomposing biota, food webs and the influence of decomposition in the carbon cycle and in the availability of soil nutrients.
Key Words: carbon, nitrogen, mineralization, tropical forests, Los Tuxtlas

INTRODUCCIÓN

La descomposición consiste en una serie de procesos físicos y químicos por medio de los cuales la hojarasca se reduce a sus constituyentes químicos elementales (Aerts 1997). Constituye éste uno de los procesos más importantes en los ecosistemas por su aporte de nutrientes al suelo (Aber & Melillo 1991), por su repercusión en el presupuesto global de carbono debido a la cantidad de este elemento que es regresada a la atmósfera (como consecuencia de la respiración de los desintegradores, Aerts 1997), y porque a través de la propia cadena de desintegradores fluye una cantidad importante de energía que, dependiendo del estado sucesional del sistema, puede acumularse en mayor o menor medida en el suelo como mantillo y humus.

Ya en el suelo, dos terceras partes de la materia se descompone por lo general en un año, después de lo cual el proceso se hace más lento debido a que algunos componentes de los residuos son descompuestos más lentamente que otros, y también porque se forman sustancias estables que previenen subsecuentes ataques de los microbios del suelo (Killham 1994). Las celulosas (que representan más de la mitad de los residuos de C), las hemicelulosas (que representan una tercera parte) y la lignina, son los componentes más abundantes de dichos residuos vegetales (Mason 1976).

La descomposición consta de cuatro etapas (Singh & Gupta 1977): i) Trituración, que es el fraccionamiento de los tejidos, ii) Lixiviación, que se refiere a la pérdida de los compuestos más solubles por medio de corrientes de agua, iii) Catabolismo (incluye a la mineralización y a la humificación), que es la transformación que realiza la microflora de los compuestos orgánicos a su forma orgánica, de tal forma que los nutrientes puedan ser utilizados nuevamente por las plantas y completándose así el ciclo de nutrientes (Swift *et al.* 1979) y iv) Humificacion, es decir, la neoformacion de materia organica por los microorganismos.

Estas fases se presentan simultáneamente, y al final del proceso los microorganismos usan compuestos de carbono tanto para biosíntesis como para abastecimiento de energía (Paul & Clark 1996). Así, el producto último del rompimiento de la materia orgánica del suelo, si este está lo suficientemente aireado, es el dióxido de carbono, por lo que la producción de dióxido de carbono se puede utilizar como indicador de las tasas de descomposición (Killham 1994).

Análisis de patrones

El clima es el principal factor que regula el proceso de descomposición, el cual actúa conjuntamente con las características químicas, dureza y grosor de la

hojarasca, la propia fauna desintegradora y, finalmente, con las características del suelo que favorececen la actividad de los desintegradores, tales como la porosidad, aireación y contenido de materia orgánica (Couteaux *et al.* 1995).

Lavelle *et al.* (1993), propusieron un modelo que identifica los siguientes factores determinantes de la descomposición: los factores climáticos (particularmente los regímenes de temperatura y precipitación), las propiedades físicas del suelo, las características químicas del recurso, y la regulación biológica a través de las interacciones entre macro y microorganismos del suelo. Aunque Anderson & Swift (1983) demostraron que hay grandes traslapamientos entre las tasas de descomposición entre bosques templados y tropicales, hay variaciones que son más grandes dentro de los sitios que resaltan la importancia de factores biológicos y edáficos locales (Lavelle *et al.* 1993); por ejemplo, en bosques templados la forma de vida, el hábito deciduo o perennifolio e incluso la coloración de la hojarasca, pueden explicar la variabilidad en la disminución del peso del tejido a lo largo de la descomposición (Cornelissen 1996).

Analizado de ésta manera, el coeficiente de descomposición (k), que indica la relación caída de hojarasca/acumulación, varía de 0.5 en los bosques templados, a 2.0 en las selvas tropicales. Dicho de otra manera, las tasas de fraccionamiento de la materia orgánica en las selvas tropicales oscilan entre un 2 y 5% por año (Brown & Lugo 1982, Golley 1983), aunque existen casos en los cuales el proceso puede ser más rápido como el caso de las hojas de *Ficus yoponensis* en la selva de Los Tuxtlas en Veracruz, en donde toda la descomposición ocurrió en tres meses (Alvarez-Sanchez & Becerra 1996); por otro lado, la descomposición en los bosques templados es mucho más lenta, con valores entre 0.4 y 1% por año (Golley 1983). Estas diferencias pueden atribuirse principalmente a las temperaturas altas y humedad constante que existen en las zonas tropicales, condiciones que propician la lixiviación de los compuestos más solubles, así como también el establecimiento de la fauna desintegradora que fraccionará el material, y de la microflora que será la principal responsable de la mineralización (Kiffer *et al.* 1982).

Meentemeyer (1978) propuso que la evapotranspiración actual y el contenido de lignina controlan en mayor medida las tasas de descomposición en los ecosistemas terrestres, demostrando que el control de la evapotranspiración actual sobre la descomposición ocurre a través de un efecto indirecto en la química de la hojarasca. Golley (1983) a partir de los datos de Meentemeyer (1978), demostró que existe una relación lineal entre la hojarasca en descomposición y la evapotranspiración actual anual que va desde los sistemas árticos hasta las selvas tropicales. Recientemente Aerts (1997) demostró que la evapotranspiración actual predice de mejor manera las constantes de descomposición de la hojarasca

(expresada como valores de k). Por ello, la evapotranspiración actual, la cual es tres veces más alta en la región tropical húmeda con respecto a los bosques templados, puede ocasionar tasas de descomposición hasta cuatro veces mayores en las primeras, como lo hemos mencionado anteriormente.

La caída y descomposición de la hojarasca muestran patrones temporales que reflejan variaciones ambientales en los vientos, temperatura, y principalmente en la distribución de la precipitación. En los ecosistemas con una estación seca, bien o poca definida (como en las selvas tropicales húmedas), la caída de hojarasca es máxima durante ese período (Golley 1983, Álvarez-Sánchez & Guevara 1993), y su descomposición es más rápida en el siguiente período húmedo (Madge 1965), alcanzando tasas de descomposición hasta 30% más altas en éstos períodos de humedad (Álvarez-Sánchez & Becerra 1996).

Por otro lado, una serie de estudios realizados en México en matorrales sarcocaules de Baja California y caracterizados por una menor precipitación, demostraron que la exposición del material vegetal a la radiación, las altas temperaturas y la humedad originaron mayores tasas de descomposición (Maya 1995), mientras que la descomposición de la hojarasca en una selva baja caducifolia de Jalisco ocurrió prácticamente durante la estación lluviosa (Martínez-Yrízar 1980, 1984). En otro estudio en un pastizal del desierto chihuahense (Montaña *et al.* 1988) la precipitación estuvo asociada con la temperatura.

La relación carbono/nitrógeno (C/N) se ha considerado como un índice de la calidad de la hojarasca que permite predecir parcialmente la descomposición (Heal, Anderson & Swift 1997). Esto es, si hay más concentración de C y muy poco N en la hojarasca en descomposición, se inmovilizará más N en la microbiota desintegradora, y por lo tanto habrá menos N para ser asimilado por las plantas; por el contrario, con un índice más pequeño (es decir, más concentración de N), el N inmovilizado será menor y estará más disponible para las plantas. Vitousek *et al.*(1994) y Thompson & Vitousek (1997), por ejemplo, observaron que la disponibilidad de N limita la descomposición.

Las concentraciones de N, P, la tasa C/N, la concentración de lignina y las tasas lignina/N y lignina/P, tienen en general un valor menos predictivo en la descomposición de hojarasca (Meentemeyer 1978). En las selvas tropicales , sin embargo, la amplia diversidad de especies y la variación interespecífica en la concentración de nutrientes, ligninas y polifenoles, determinan que en éstos ecosistemas el contenido de nutrientes y el tipo de materia organica en la hojarasca esta fuertemente relacionado con la velocidad de su descomposición (Meentemeyer 1978, Cuevas & Medina 1988, Palm & Sánchez 1990); de este modo se les puede considerar como buenos predictores del proceso, pues además en general tienen altas concentraciones de N y bajas tasas lignina/N en la

hojarasca (Heal *et al.*1997, Scowcroft 1997) y además los nutrientes más móviles (K, P) declinan rápidamente al inicio de la descomposición y el N se puede acumular (Cornejo *et al.* 1994, Torres, datos no publicados)

Por ejemplo en una selva tropical de los Tuxtlas, Veracruz, se observó que las hojas de *Nectandra ambigens* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* tuvieron una concentración más baja de Mg, K, Ca y P y una mayor concentración de metabolitos secundarios (Osuna & Pérez- Amador, datos no publicados), mientras que la concentración de macronutrientes y metabolitos primarios fue más alta en *Ficus yoponensis* y *Poulsenia armata* (Alvarez-Sánchez & Becerra 1996). En general, las tasas de descomposición de hojarasca fueron más altas para éstas últimas especies. Estos patrones de descomposición de hojarasca coinciden con los patrones espacio-temporales de producción y acumulación de hojarasca en el suelo, distribuyéndose la hojarasca de *Nectandra* y *Pseudolmedia* con mayor amplitud y extensión a través del suelo de la selva, y la de *Ficus* y *Poulsenia* únicamente en la sombra debajo de la copa de los árboles, los cuales además son mucho menos numerosos. De esta forma, estas últimas especies contribuyen menos al acervo de detritos en el suelo al disminuir la acumulación de los mismos por la alta descomposición, lo cual puede alterar no sólo la colonización en esos sitios sino también los procesos a nivel del ecosistema como la dinámica de la materia orgánica (Russell & Vitousek 1997). Por otro lado, *N. ambigens* y *P. oxyphylllaria* al acumular mas detritos debido a su más lenta descomposición influyen (de acuerdo a Russell & Vitousek 1997) en la profundidad con la que pueden enraizar las plantas, en la capacidad de acumulación de agua del suelo y en la capacidad de almacenaje de nutrientes del ecosistema.

La complejidad de las cadenas de desintegradores también está asociada tanto a los patrones de descomposición como a una materia organica mas compleja, ya que cadenas más simples se observaron en las hojas en descomposición de *F. yoponensis*, y cadenas más complejas (por su número de niveles) y con mayor abundancia y diversidad de desintegradores, se presentaron en la hojarasca de *N. ambigens* (Barajas & Alvarez-Sánchez, datos no publicados). De acuerdo a Lavelle *et al.* (1993), ello probablemente se debe a que éstos desintegradores incrementan la actividad microbiana, acelerando así la descomposición.

Así mismo al ser la fracción foliar la mayor proporción de la hojarasca en las selvas tropicales (hasta alrededor de un 68%, según Alvarez-Sánchez & Guevara, 1993), se favorece notablemente el crecimiento y reproducción de los hongos y las bacterias, lo que a su vez repercute en un mayor transporte y dispersión por diversos integrantes de la meso y macrofauna quienes diseminan sus propágulos al fragmentar las hojas (Lavelle *et al.* 1993).

Finalmente la descomposición puede también ser inhibida cuando los microorganismos por alguna razón física quedan incluidos en microagregados del suelo y no tienen contacto con el sustrato a descomponer (Lavelle *et al.* 1993). Además, Vitousek y Sanford (1986), demostraron que los patrones de ciclaje de nutrientes provenientes de la descomposición, dependen finalmente de la cantidad y tipo de arcillas minerales, ya que estas pueden cubrir los sustratos orgánicos a través de la adsorción de moléculas orgánicas o por el secuestro de la materia orgánica y de los nutrientes entre capas de arcilla de filosilicatos (Lavelle *et al.* 1993).

Estudios llevados a cabo en México. Ecosistemas naturales

En general, todos los estudios realizados hasta el momento en México han correlacionado los cambios en las tasas de descomposición con los cambios en humedad, particularmente la precipitación. Además, también en todos los casos las tasas de descomposición (medidas como la proporción de peso remanente en bolsas de malla) han disminuido a través del tiempo y se han medido utilizando la fracción foliar de la hojarasca.

Los estudios sobre descomposición en México empezaron con los trabajos que realizó Martínez-Yrízar (1980, 1984), quien analizó las tasas de descomposición de las hojas de especies arbóreas de una selva baja caducifolia en el occidente del país usando bolsas de malla, que es una forma directa de estudiar la descomposición (Singh & Gupta 1977, Anderson & Swift 1983) (Cuadro1). La autora determinó que existen diferencias en la descomposición al comparar diferentes tamaños de malla, siendo más rápida con malla grande ya que se permite el acceso de la mayoría de los grupos de la fauna desintegradora. Estos experimentos fueron realizados paralelamente a estudios de producción de hojarasca en dicho lugar, considerando entonces las especies más importantes en cuanto a su contribución al mantillo. Esta tendencia de estudiar a las especies mas importantes ha continuado en los estudios de descomposición, lo cual es lógico ya que se busca en primera instancia determinar principalmente de qué especies provenien los recursos que son desintegrados y mineralizados en el suelo.

Uno de los intereses que ha existido históricamente a nivel mundial en los estudios de descomposición, ha sido tratar de ajustar a modelos las tasas de descomposición para darle un mayor rigor a los datos, así como también para poder predecir en el corto y mediano plazo el proceso. En este sentido, Ezcurra y Becerra (1987), realizaron un experimento en condiciones controladas de laboratorio utilizando las hojas de especies arbóreas de un Bosque Mesófilo (Cuadro 1). Su principal interés, fue probar el ajuste de modelos matemáticos derivados por ellos mismos del exponencial negativo simple y del doble

exponencial negativo, los cuales fueron propuestos anteriormente por Jenny *et al.* (1949), Olson (1963) y Bunnel & Tait (1974), respectivamente.

Con respecto a las zonas áridas, Montaña *et al.* (1988), publicaron un estudio sobre la descomposición de hojarasca en pastizales del norte de México, el único estudio realizado hasta el momento en éste tipo de ecosistemas; paralelamente realizaron un experimento en un bosque de pino-encino, que es el único que tambien hasta el momento se ha realizado en ecosistemas templados (Cuadro 1). Estos autores analizaron también los cambios a través del tiempo de las concentraciones de C y N, cuya tasa decreció fuertemente con el avance de la descomposición. Observaron que las tasas de descomposición se asociaron, además de con la precipitación, con la temperatura, y encontraron que el tiempo predice adecuadamente las pérdidas de masa en las bolsas de malla.

Maya (1995), llevó a cabo un estudio de campo en un Matorral Sarcocaule usando también material foliar de *Jatropha cinerea, Fouquieria diguetti, Cyrtocarpa edulis* y *Prosopis articulata* (Cuadro 1). Además de utilizar malla grande y malla chica en las bolsas, y de realizar dos experimentos uno en la estación húmeda y otro en la estación seca, consideró también la variable luz, ya que colocó muestras debajo de la cobertura de los árboles y en zonas abiertas. Concluyó que fue determinante la exposición de las hojas en descomposición a la radiación, las altas temperaturas y la humedad, y que las termitas movilizaron también gran parte de la hojarasca hacia las capas profundas del suelo.

Los estudios de descomposición de madera se iniciaron con el trabajo de Castillo (1987), quien utilizó un método indirecto al establecer subjetivamente cuatro categorías de descomposición. Esta autora registró un mayor porcentaje de pasálidos (38.3%) en troncos en etapas intermedias de pudrición (Cuadro 1), encontrando 14 especies de pasálidos en el 63.8% de total de troncos muestreados (265). Más tarde Harmon *et al.* (1995), en una selva mediana subperennifolia de Yucatán (Cuadro 1), utilizaron un método directo para evaluar la descomposición en maderas; sus resultados indicaron altas tasas de descomposición en algunas especies de árboles como *Bursera* (hasta 0.62 por año), aunque en otras (como *Drypetes, Manilkara* y *Mastrichodendron*) la presencia de compuestos resistentes a la descomposición provoco bajas tasas, de hasta 0.008. La madera es degradada particularmente por hongos e insectos (principalmente termitas), pero el duramen puede permanecer por años sin desintegrarse (Alvarez Sánchez & Harmon, datos no publicados).

Nuñez (1998) realizó un estudio en un matorral del desierto sonorense (Cuadro 1). Además de determinar que la máxima descomposición se presentó en la época de lluvias, y que en los sitios con vegetación más densa se registró el mayor potencial microbiano, incorporó por primera vez el análisis de la descomposición

de hojarasca mezclada de varias especies, la cual tuvo tasas de descomposición intermedias entre las hojas de *Olneya tesota* y *Encelia farinosa* (con 183 días). Este estudio consideró también la transferencia de C a través del mantillo.

Cuadro 1

Estudios llevados a cabo en México y publicados sobre descomposición terrestre. Métodos directos se refiere al uso de bolsas de malla u observación directa de la proporción de peso remanente (PPR, en biomasa); métodos indirectos se refiere al establecimiento de categorías cualitativas de descomposición o a la determinación del Coeficiente de Descomposición (K = caída de hojarasca/acumulación de hojarasca). C: carbono; N: nitrógeno.

Tipo de Vegetación	Método	Factores analizados	Estructura utilizada	Fuente
Selva Baja caducifolia	Directo	PPR	Hojas	Martínez-Yrízar 1980, 1984
Bosque Mesófilo de Montaña	Directo	PPR	Hojas	Ezcurra & Becerra 1987
Bosque Mesófilo de Montaña	Indirecto	Categorías, escarabajos pasálidos	Troncos	Castillo 1987
Pastizales y Bosque de pino-encino	Directo	PPR, C/N	Hojas	Montaña *et al.* 1988
Selva alta perennifolia	Directo	PPR, gravedad específica	Ramas	Muñoz 1992
Selva alta perennifolia	Indirecto	K	Hojarasca total	Álvarez-Sánchez & Guevara 1993
Selva alta perennifolia	Directo	PPR	Frutos	León 1994
Selva mediana subperennifolia	Directo	PPR, propiedades anatómicas	Troncos	Harmon *et al.* 1995
Matorral sarcocaule	Directo	PPR, radiación	Hojas	Maya 1995
Selva alta perennifolia	Directo	PPR	Hojas	Álvarez-Sánchez & Becerra 1996
Selva alta perennifolia	Directo	PPR, meso y macrofauna	Hojas	Barajas 1996
Matorral desértico	Directo	PPR, C, potencial microbiano	Hojas	Núñez 1998
Bosque Mesófilo de Montaña	Directo	PPR, Hyphomycetes	Hojas	Heredia 1999

Por lo que se refiere a la Selva Tropical Húmeda, Alvarez-Sánchez & Guevara (1993), efectuaron una primera estimación de las tasas de descomposición utilizando un método indirecto que relaciona la caída con la acumulación de hojarasca en un coeficiente que puede ser anual (K) o mensual (k') (Olson 1963, Edwards 1977, Birk & Simpson 1980) (Cuadro 1). El coeficiente fue de 5.1 para el ciclo que empezó en la estación lluviosa, y 2.9 para la sequía; el coeficiente de descomposición mensual fue más alto durante los meses lluviosos: octubre y noviembre (0.86 mes^{-1} y 0.68 mes^{-1} ,respectivamente).

Un estudio reciente levado a cabo por Heredia (1999) ha abierto las puertas al análisis de un grupo muy importante en la descomposición: la microbiota. Esta autora estudio la sucesión de hongos hyphomycetes en la descomposición de las hojas de *Quercus germana, Q. Xalapensis* y *Liquidámbar styraciflua,* especies importantes del Bosque Mesolfilo de Montaña (Cuadro 1). Se trata de un estudio pionero en el que se observó que conforme avanzó la descomposición, disminuyó la riqueza especifica y la diversidad de estos hongos, concluyendo que los hyphomycetes constituyen una comunidad dinamica en la que existe reemplazamiento de especies.

Un estudio de caso: la selva tropical húmeda de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", del Instituto de Biología de la UNAM.

Los estudios llevados a cabo en esta región pueden dividirse en cuatro tipos:

1. Estudios de descomposición de hojarasca en los que se ha descrito la pérdida de biomasa foliar, carpelar y leñosa, describiendo el cambio en las tasas de descomposición (k), y realizándose también el ajuste de los datos a modelos de carácter predictivo.

En este caso se encuentra el estudio de Alvarez-Sánchez & Becerra (1996), en el que se analizó la descomposición de las hojas de especies arbóreas de la selva como *Nectandra ambigens, Pseudolmedia oxyphyllaria, Ficus yoponensis* y *Poulsenia armata*; en función de variaciones topográficas y presencia de claros (Cuadro 1). Los autores encontraron que i) existen diferencias en la descomposición entre las especies (*Nectandra ambigens* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* tuvieron tasas más lentas al permanecer en el suelo casi dos años, mientras que *Ficus yoponensis* y *Poulsenia armata* se desintegraron en tres meses), ii) la descomposición fue en promedio 30% más rápida durante la época de lluvias y iii) no se observaron diferencias significativas en la descomposición entre los claros y zonas con el dosel cerrado. En este experimento se determinó que la calidad de la hojarasca (en cuanto a su contenido de nutrientes) se relaciona

con la descomposición, ya que las especies con tasas de desaparición más altas tuvieron una mayor concentración de macronutrientes en las hojas, siendo el N y el P los nutrientes con mayor permanencia en los tejidos (Torres & Alvarez-Sánchez, datos no publicados).

Los frutos han sido objeto también de estudios de descomposición (Cuadro 1). León (1994) llevó a cabo un experimento sobre el cambio en el estado de la descomposición de los frutos con dos modalidades: a) Usando bolsas de malla, y b) Haciendo observaciones *in situ* utilizando cajas de exclusión. Se consideraron en éste trabajo las siguientes especies, en orden de mayor a menor velocidad de descomposición: *Ficus yoponensis* (35 días), *Turpinia occidentalis* (44), *Dendropanax arboreus* (66), *Faramea occidentalis* (76), *Brosimum alicastrum* (90), *Licaria velutina* (120), *Sapindus saponaria* (280), *Chamedorea alternans* (450) y *Astrocaryum mexicanum* (que después de 120 días había perdido sólo el 10% de su peso). Para este tipo de estructuras, en la mayoría de los casos la tasa de descomposición se ajustó a un modelo lineal. Aspectos como la morfología del fruto y sus semillas, la composición química, cantidad, forma de dispersión y la latencia de las semillas, mantuvieron una estrecha relación con la velocidad de descomposición de los frutos.

Muñoz (1992) llevó a cabo el primer trabajo en México en donde se analizó la descomposición de las ramas (Cuadro 1). Utilizando la técnica de cosecha (Chapman 1976), se observó que la descomposición de las ramas fue altamente estacional, aunque no se encontraron diferencias entre los dos diámetros utilizados (< 2cm y > 15 cm). Hubo diferencias significativas entre las especies, *Nectandra ambigens* y *Ficus yoponensis*, perdiendo en el primer caso 40% de su peso en ocho meses y 0.3 g de gravedad específica (relaciones peso/volumen, de acuerdo a Barajas 1987), mientras que la segunda perdió 50% entre los ocho meses y un año, con un decremento en ese lapso de 0.1 g en la gravedad específica (Alvarez-Sánchez & Muñoz, datos no publicados).

2. Actividad de la fauna y desintegradora.

Barajas (1996) estudió las cadenas de desintegradores asociadas a las hojas en descomposición de *N. ambigens* y *F. yoponensis* (Cuadro 1). Sus principales resultados indican 19 grupos de meso y macrofauna, siendo la cadena trófica en la hojarasca de *N. ambigens* (la de mayor tasa de desintegración) más compleja (con más niveles) y más diversa que la que se observó en la hojarasca de *F. Yoponensis* (Barajas & Alvarez-Sanchez, datos no publicados).

3. Estudios sobre la descomposición en el subdosel.

Aunque se trata de estudios que utilizaron la técnica de bolsas de malla, los experimentos efectuados por Gómez & Alvarez-Sánchez (datos no publicados) y Vargas & Alvarez-Sánchez (datos no publicados) sobre los cambios en la proporción de peso remanente, en la tasa C/N y en la modificación a lo largo de la descomposición de la fauna desintegradora (meso y macro) se llevaron a cabo con la hojarasca interceptada y retenida sobre la copa de la palma *Astrocaryum mexicanum*. Estas hojas pertenecieron a las especies arbóreas *N. Ambigens, P. Oxyphyllaria, F. yoponensis* y *P. armata. A. mexicanum* ha sido considerada como una trampa natural de hojarasca que intercepta alrededor del 47% del total de la caída de hojarasca en la selva (Alvarez-Sánchez & Guevara 1999).

4. Estudios a largo plazo.

Desde hace tres años, Harmon & Alvarez-Sánchez (datos no publicados), iniciaron un estudio a largo plazo de la descomposición de la madera de especies arbóreas de la selva. Mediante el análisis de los cambios en las propiedades estructurales de la madera (como densidad, tamaño, etc.), del cambio en el tiempo del contenido de macronutrientes, y de medidas de la actividad respiratoria de las termitas (principales degradadoras de este componente del mantillo leñoso) a partir de la producción de acetileno, se pretende hacer un análisis comparativo con otros ecosistemas en el mundo localizados en Oregon, Estados Unidos, Rusia, Corea y la Península de Yucatán en México.

Perspectivas a futuro

La descomposición es un proceso regulado física,química y biológicamente. En los tres casos es necesario continuar con las investigaciones en nuestro país.

Sin lugar a dudas, el efecto del clima por su escala de magnitud es muy importante, y es imprescindible incorporar en los estudios mediciones de la evapotranspiración actual que puedan correlacionarse con las tasas de descomposición.

En el contexto del ciclo de nutrientes, deberán ampliarse y detallarse los estudios acerca de la eventual disponibilidad diferencial de los recursos en el suelo, no sólo por la descomposición diferencial de las especies, sino también por la degradación de otras estructuras, tales como los grandes troncos en los que habitan las termitas. La presencia de éstas islas de fertilidad (Lavelle *et al.* 1993) será de gran relevancia en aquellos sistemas con deficiencias de nutrientes en el suelo. Como ya se ha mencionado, para Thompson & Vitousek (1996) la simple acumulación de detritos provenientes de la hojarasca en descomposición puede condicionar la dinámica de la materia orgánica, y eventualmente el establecimiento

de especies y (por lo tanto) la diversidad del sistema. Este es un campo de investigación totalmente inexplorado, y deberá contextualizarse como parte de los procesos "botton-up" en el ecosistema.

En México sólo existe un estudio en el que se está analizado la influencia de los metabolitos secundarios en la descomposición (Osuna & Pérez-Amador, datos un publicados), y aunque sabemos que especies con mayor concentración de éstos elementos tienen una descomposición más lenta, es conveniente incrementar este tipo de investigaciones (*v.g.* determinando las tasas lignina/N en la hojarasca).

Por lo que respecta a la regulación biológica, son muy recientes y escasos los estudios sobre este tema. Es necesario establecer esfuerzos conjuntos para avanzar en la identificación de las especies de la fauna desintegradora y buscar patrones generales de actividad. En este caso es prioritario realizar estimaciones de la actividad respiratoria de los organismos del suelo, y en particular de las termitas que es el grupo más importante, pues se sabe que la descomposición de la hojarasca por termitas, constituye aproximadamente el 70% del flujo de carbono total anual (Raich & Schlesinger 1992, en Aerts, 1997).

Debido a que se conoce muy poco acerca de los sistemas y procesos que participan en esta regulación biológica, es imprescindible realizar investigaciones sobre las comunidades microbianas del suelo, y determinar cómo interactúan con la fauna desintegradora. Sería conveniente también, determinar el papel que tienen las raíces, ya sea en las interacciones biológicas con los organismos del suelo a través de sus exudados o si ellas mismas son un recurso alternativo para los desintegradores.

La destrucción de los ecosistemas naturales tiene repercusiones no sólo en el balance global de carbono y el ciclo de nutrientes, sino también en el proceso de descomposición. Hasta ahora se había considerado que un incremento en las concentraciones de CO_2 reduciría la calidad de la hojarasca y las tasas de descomposición, y por lo tanto incrementaría el secuestro de carbono en los ecosistemas. Sin embargo Hirschel *et al.* (1997) no encontraron diferencias en la calidad de la hojarasca con incrementos en las concentraciones del CO_2 atmosférico. La fragmentación de los sistemas tropicales ha ocasionado un incremento significativo de la descomposición en las orillas de fragmentos de 100 ha, siendo el recambio de la hojarasca de tres a cuatro veces más rápida que hacia el interior de la selva (Didham 1998). La hipótesis que habrá que probar es si éstas diferencias se deben a la remoción de grandes cantidades de hojarasca por organismos del suelo (en particular las termitas), o si bien se trata de un efecto real del área (Didham 1998).

CONCLUSIONES

Los estudios de descomposición en México tienen aún amplias espectativas por cumplir. Es necesario aún realizar estudios desde el punto de vista taxonómico, ecológico, y en un contexto de manejo de recursos naturales.

Taxonómicamente es obvio señalar que no es conocida todavía la amplia diversidad de organismos del suelo. Su descripción y biología son un campo vasto de la ciencia incluso en todo el mundo. El nivel taxonómico de aproximación utilizado permitirá saber si efectivamente los cambios de diversidad a niveles taxonómicos amplios es mas probable que influyan en los procesos de los ecosistemas, asumiendo un alto grado de redundancia funcional (Beare *et al.* 1997). En cambio, los niveles finos de aproximación indicaran la importancia del mantenimiento de especies clave en la determinación de la estructura y funcion de los procesos en el suelo (Beare *et al.* 1997).

Ecológicamente, el proceso puede ser analizado desde varias vertientes:

i) Composición y función de la microflora del suelo.
ii) Estudio de la biología poblacional de los grupos más importantes de la fauna desintegradora, como lombrices, hormigas, coleópteros y termitas.
iii) Desde el punto de vista ecosistémico existen muchas preguntas por contestar con respecto a la estructuración de las cadenas tróficas en la hojarasca total y en particular, las que se establecen sobre los troncos y ramas en descomposición, la relación de la descomposición y la acumulación de detritos con la diversidad de especies y los efectos de la respiración de los organismos del suelo en el balance de carbono.

En ningún caso se han realizado experimentos en nuestro país donde se manipule el proceso de descomposición, y sus efectos en el ciclo de nutrientes paralelamente a la restauración de los ecosistemas, y mucho menos se ha llevado a cabo en agroecosistemas, o al menos en los ultimos 10 años no hay reportes al respecto publicados en la literatura. He aquí un campo totalmente inexplorado y del cual se podrían derivar una amplia gama de proyectos de investigación. Determinar las tasas de descomposición, mineralizacion y cambios en la disponibilidad de nutrientes, sera de gran utilidad en el manejo de los sistemas productivos. Aún el solo conocimiento de la acumulación de los residuos de la cosecha, su variación espacio-temporal y su contenido de nutrientes, seran un factor importante para determinar la composición y funcion de las comunidades de desintegradores del suelo (Beare *et al.* 1997).

No hay una relacion clara entre los patrones de intensificación agrícola y la biodiversidad, ni de las consecuencias de la perdida de biodiversidad en este tipo de ecosistemas. Tampoco hay datos claros que permitan afirmar si al reducir la diversidad de cultivos, tambien se reduciría la diversidad hipogea (Giller *et al.* 1997).

No solo en los agroecosistemas sino en los ecosistemas en general se da por hecho que la biodiversidad asegura la multiplicidad de funciones de los organismos, pero no hay datos que apunten a saber que relación existe entre la tasa y eficiencia de estas funciones y la biodiversidad de los organismos del suelo. Tampoco sabemos si la diversidad juega un papel para mantener estas funciones después de que ha ocurrido una perturbación (Giller *et al.* 1997). De acuerdo a estos últimos autores, será muy importante determinar si la restauración refuerza la biodiversidad y la reimplantación de funciones y procesos ecológicos. En este tipo de ecosistemas, la biodiversidad del suelo podría contribuir a la capacidad productiva del sistema asegurando la mineralización de nutrientes, y manteniendo las funciones del suelo y su resilencia a los riesgos ambientales. Por lo tanto, será muy importante estudiar la biodiversidad y la función de los ecosistemas a lo largo de gradientes de intensificación, o bien llevar a cabo estudios experimentales que comparen diferentes intensidades de practicas de manejo (Giller *et al.* 1997).

El conocimiento integral de los factores físicos y químicos, de los organismos y de los procesos biológicos involucrados en la descomposición, permitirá entender uno de los procesos más importantes en el ecosistema, tanto por la cantidad de energía que fluye a través de este proceso (y por lo tanto en la productividad primaria del ecosistema), como por sus efectos en el balance de C y en la disponibilidad de nutrientes, y eventualmente por su probable influencia en la diversidad.

LITERATURA CITADA

Aber, J.D. & J.M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems*. Saunders College Publishing, USA. 429 pp.

Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.

Álvarez-Sánchez, J. & R. Becerra. 1996. Leaf decomposition in a mexican tropical rain forest. *Biotropica*, 28(4b): 657-667.

Alvarez-Sanchez, J. & S. Guevara. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Trop. Ecol.*, 34: 127-142.

. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica*, 31(1): 89-92.

Anderson, J. & M. Swift. 1983. Decomposition in tropical forest. Pp. 287-309. *In*: S. Sutton, T. Whitmore & A. Chadwick (Eds.) *Tropical Rain Forests: Ecology and*

Management. Special Publication 2, British Ecological Society. Blackwell Scientific, Oxford, UK.

Barajas, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forest in Mexico. *IAWA Bull.* New Series, 8(2): 143-148.

Barajas, G. 1996. La 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. UNAM. México. 102 pp. (No publicado)

Beare, M., M. Vikram, G. Tian & S. Srivastava. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosistem function in the tropics: the role of decomposer biota. *Appl. Soil Ecol.* 6: 87-108.

Birk, E.M. & R.W. Sipmson. 1980. Steady state and the continuous input model of litter accumulation and decomposition in Australian eucalypt forest. *Ecology*, 61(3): 481-485.

Brown, S. & A. Lugo. 1982. The storage and production of organic matter in Tropical Forest and their role in the Global Carbon Cycle. *Biotropica*, 14(3): 161-187.

Bunnel, F.L. & E.N. Tait. 1974. Mathematical simulation models of decomposition processes. Pp. 207-223. *In*: A.J. Holding *et al.*(Eds.). *Soil organisms and decomposition in tundra*. Tundra Biome Steering Committee, Stockolm, Sweden. 22.

Castillo, M.L. 1987. Descripción de la comunidad de Coleóptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Licenciatura. UNAM. México. 89 pp.

Cornejo, F., A. Varela & J. Wright. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos,* 70:183-190.

Cornelissen, J.H. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J. Ecology*, 84: 573-582.

Couteaux, M., P. Bottner & B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Tr. Ecol.Evol.*, 10: 63-66.

Cuevas, E. & E. Medina. 1988. Nutrient dynamics within amazonian forests II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76: 222-235.

Chapman, S.B. 1976. *Methods in Plant Ecology*. Wiley, New York, USA. 536 pp.

Didham, R. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116: 397-406.

Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a Montane Rain Forest in New Guinea. II. The prduction and disappeareance of litter. *J. Ecol.*, 65: 971-992.

Ezcurra, E. & J. Becerra. 1987. Experimental decomposition of litter Tamaulipan cloud forest: A comparison of four simple models. *Biotropica*, 19(4): 290-296.

Giller, K., M. Beare, P. Lavelle, A.-M. Izac & M. Swift. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl. Soil Ecol.* 6: 3-16.

Golley, F. 1983. Decomposition. Pp. 157-166. *In*: F. Golley (Ed.) *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands.

Harmon, M. E., D.F. Whighman, J. Sexton & I. Olmsted.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., J,M, Anderson & M.J. Swift. 1997. Plant litter quality and Decomposition: An Historical Overview. Pp. 3-32. *In*:G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). *Driven by Nature. Plant litter quality and decomposition.* University Press, Cambridge, London, UK.

Heredia, G. 1999. Diversidad y sucesión de los hyphomycetes de la superficie de las hojas en descomposición de tres especies arbóreas dominantes en un bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México.141 pp + anexos. (No publicado)

Hirschel, G., Ch. Korner & J.A. Arnone. 1997. The rising atmospheric CO_2 affect leaf litter quality and in situ decomposition rates in naitve plant communities?. *Oecologia*, 110: 387-392.

Jenny, H., S.P.Gessel & E.G. Bingham. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.*, 68:417-432.

Kiffer, E., H. Puig & G. Kilbertus. 1982. Biodegradation de feuilles *d'Eperua falcata* Aulb, en foret tropicale humede (Guyane Francaise). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18(2): 135-157.

Killham, K. 1994. *Soil Ecology*. Cambridge University Press, New York, USA. 242 pp.

Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin, A. Spain, F. Toutain, I. Barois & R. Schaefer. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130-150.

León, R. 1994. Estudio del proceso de descomposición de frutos de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis Licenciatura. UNAM. México. 78 pp. (No publicado)

Madge, D. 1965. Litterfall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia*, 5:273-278.

Martínez-Yrizar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis Licenciatura. UNAM. México. (No publicado)

. 1984. Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales. Tesis de Maestría. UNAM. México. (No publicado)

Mason, C.F. 1976. *Decomposition*. The Camelot Press Ltd, London, UK. 57 pp.

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. 93 pp. (No publicado)

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

Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo & J.P. Delhoume. 1988. The decomposition of litter in grasslans of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *J. Arid Environ.*, 14: 55-60.

Muñoz, M. 1992. *Análisis de la descomposición de ramas (fracción fina) en una selva húmeda tropical.* Tesis Licenciatura. UNAM. México. 115 pp. (No publicado)

Núñez, 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. 103 pp. (No publicado)

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

Palm, C. & P. Sanchez. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica*, 22(4): 330-338.

Paul, E.A. & F.E. Clark. 1996. *Soil Microbiology and biochemistry*. Academic Press Inc., San Diego, USA. 340 pp.

Russell, A, & P. Vitousek. 1997. Decomposition and potential nitrogen fixation in *Dicranopteris linearis* on Mauna Loa, Hawai. *J. Trop. Ecol.*, 13: 579-594.

Scowcroft, P. 1997. Mass and nutrient dynamics of decaying litter from *Passiflora mollissima* and selected native species in a Hawaiian montane rain forest. *J. Trop. Ecol.* 13: 407-426.

Singh, S. & S. Gupta. 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43:449-528.

Swift, M., O. Heal & J. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Studies in Ecology. No. 5. Univ. of Cal. Press, San Francisco, USA. 371 pp.

Thompson, M. & P. Vitousek. 1997. Asymbiotic nitrogen fixation and litter decomposition on a long soil-age gradient in Hawaiian Montane Rain Forest. *Biotropica*, 29(2): 134-144.

Vitousek, P. & R. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 17: 137-167.

Vitousek, P., D. Turner, W. Parton & R. Sanford. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'I: patterns, mechanisms and models. *Ecology*, 75(2): 418-429.

Recibido: 30 de septiembre 2000
Aceptado: 3 de agosto 2001