



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS VERACRUZ

POSTGRADO EN AGROECOSISTEMAS TROPICALES

**DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA Y LIBERACIÓN DE NUTRIENTES
DE DOS LEGUMINOSAS ARBÓREAS EN UN PASTIZAL CON ÁRBOLES
DISPERSOS, EN UN CLIMA CÁLIDO SUBHÚMEDO**

DELIA IVETTE BRUNO EUTIMIO

TESIS
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

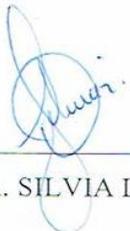
MAESTRA EN CIENCIAS

TEPETATES, MANLIO FABIO ALTAMIRANO, VERACRUZ
2020

La presente tesis, titulada: **Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes de dos leguminosas arbóreas en un pastizal con árboles dispersos, en un clima cálido subhúmedo**, realizada por la alumna: **Delia Ivette Bruno Eutimio**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
AGROECOSISTEMAS TROPICALES
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



DRA. SILVIA LÓPEZ ORTIZ

ASESOR :



DRA. MÓNICA DE LA CRUZ VARGAS MENDOZA

ASESOR :



DRA. YARENI PERRONI VENTURA

ASESOR:



DR. JOSAFHAT SALINAS RUIZ

Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, México, 20 de noviembre de 2019

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA Y LIBERACIÓN DE NUTRIENTES DE DOS LEGUMINOSAS ARBÓREAS EN UN PASTIZAL CON ÁRBOLES DISPERSOS, EN UN CLIMA CÁLIDO SUBHÚMEDO

Delia Ivette Bruno Eutimio, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2020

Se estudió la dinámica de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca producida por las leguminosas *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense*, en el microambiente generado bajo sus copas, en un ambiente de clima cálido subhúmedo. Durante 32 semanas, se recolectaron bolsas de descomposición y se monitoreó la humedad del suelo y la temperatura ambiental bajo las copas y a pleno sol, y se modeló la dinámica de descomposición de la hojarasca en cuatro tratamientos: sombra de *L. acapulcense*/ hojarasca de *L. acapulcense*, sombra de *L. acapulcense*/ hojarasca de *V. pennatula*, sombra de *V. pennatula*/ hojarasca de *L. acapulcense*, sombra de *V. pennatula*/ hojarasca de *V. pennatula*. Los resultados indican que los parámetros de calidad como (C/N, celulosa, lignina y hemicelulosa) fueron buenos predictores en el proceso de descomposición. La masa remanente de la hojarasca fue similar en todos los tratamientos ($p= 0.999$). A las 32 semanas, la masa remanente de *L. acapulcense* fue 75% en ambas condiciones de sombra y para *V. pennatula* fue 73 %. La constante de descomposición (k) osciló entre -0.00090 y -0.00096 . En el proceso de descomposición, independientemente del ambiente donde se descomponga, solo se observó la fragmentación de la hojarasca durante el tiempo estudiando. El nitrógeno y el fósforo aumentaron al final del experimento lo que sugiere una inmovilización de estos nutrimentos por microorganismos (e.g. hongos y bacterias) asociados a este componente. Se concluye que la descomposición y liberación de nutrientes por estas especies con relación C/N altas y descomponiéndose en ambientes de clima subhúmedo, es lenta.

Palabras clave: árboles leguminosos tropicales, descomposición de hojarasca, nutrientes en el suelo

LITTER DECOMPOSITION AND NUTRIENT RELEASE FROM TWO LEGUME TREE SPECIES SCATTERED IN PASTURES UNDER A TROPICAL SUB-HUMID WARM CLIMATE

Delia Ivette Bruno Eutimio, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2020

The decomposition and nutrient release by litter from the legumes *Vachellia pennatula* and *Lysiloma acapulcense* were assessed under their canopies in a tropical sub-humid warm climate. Over a 32-week period, decomposition litterbags were collected from the field and soil humidity and temperature were measured in four treatments: litter from *L. acapulcense* under shade from *L. acapulcense* (1), litter from *V. pennatula* under shade from *L. acapulcense* (2), litter from *L. acapulcense* under shade from *V. pennatula* (3), and litter from *V. pennatula* under shade from *V. pennatula* (4). Litter composition parameters (C/N ratio, cellulose, lignin and hemicellulose) were good predictors of decomposition. Remnant litter biomass at 32 weeks was similar in all treatments ($p = 0.999$), leaving 75% of *L. acapulcense* and 73% of *V. pennatula* undecomposed. The decomposition rate (k) ranged from -0.00090 to -0.00096 across treatments, showing a low decomposition rate, where only litter fragmentation took place during the 32-week period, across decomposition conditions. Nitrogen and P increased at the end of the study suggesting nutrient sequestration by microorganisms (e.g. fungi and bacteria) associated with the litter during the study period. We conclude that litter decomposition and nutrient release from these tree species which have a high C/N ratio are slow under tropical sub-humid warm climate conditions.

Key words: tropical legume trees, litter decomposition, soil nutrients.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres José y Enedina que siempre me han aconsejado y cuidado con mucho amor.

A mi abuelita Lugarda por ponerme siempre en sus oraciones. A mi primo Nahamán[†] y mi abuelito Epifanio[†] sus consejos siempre estuvieron presentes.

A mi consejo particular conformado por la Dra. Silvia López Ortiz, Dra. Mónica de la Cruz, Dr. Josafhat Salinas y la Dra. Yareni Perroni por el apoyo y los consejos que me brindaron.

A la Dra. Silvia por todo el apoyo incondicional que me brindó a lo largo de la investigación, gracias por ser tan exigente, sin usted esto no sería posible. La admiraré por siempre.

A Israel Ojeda Reyes por estar a mi lado, te agradezco por apoyarme y por el amor incondicional que me brindas. Agradezco a Dios por ponernos en el mismo camino.

A Nancy Soto por ser la amiga en quien puedo confiar, gracias por los maravillosos momentos que pasamos. Dios te bendiga amiga mía.

A Vania por cuidarme y preocuparte por mí, gracias por la amistad que me brindaste y por todos los consejos.

A mi mejor amigo Abimael García fue un placer conocerte, gracias por todos los consejos amigo. A la Química Nora por su apoyo en el laboratorio, además de la linda amistad que formamos.

A mis amigos: Marlen Ingrid, Paola, Tatiana, Maricruz, Abimael Lagunes, Ciro, Mónica Elena, Iván, Osmar, Argelia por la amistad y los consejos que me brindaron, sin duda se volvieron parte importante de mi vida.

Al Colegio de Postgraduados Campus Veracruz por permitirme realizar mis estudios de Maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo financiero que me otorgaron a lo largo de dos años.

A Norma y José Luis trabajadores del Colegio de Postgraduados quienes me acompañaron desde el inicio de la investigación.

DEDICATORIA

A Dios por ser mi fortaleza.

A mi hermano José Carlos † porque siempre me animaste a perseguir mis sueños. Todos mis logros son por ti.

“Estudia la naturaleza, ama la naturaleza, mantente cerca de la naturaleza. Nunca te fallará”.

Frank Lloyd Wright

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2. 1 La teoría general de sistemas y su enfoque en los agroecosistemas	4
2. 2 Agroforestería	5
2. 3 Árboles dispersos en ambientes de pastoreo.....	6
2. 4 La hojarasca como principal resultado de la producción primaria neta (PPN).....	7
2. 5 Descomposición y ciclaje de nutrientes vía hojarasca	8
2. 6 Factores que intervienen en la descomposición de la hojarasca	10
2. 7 Modelación de la descomposición de la hojarasca	12
2. 8 Árboles leguminosos que aportan hojarasca.....	12
2. 8. 1 <i>Vachellia pennatula</i> como árbol disperso en pastizales.....	12
2. 8. 2 <i>Lysiloma acapulcense</i> como árbol disperso en pastizales.....	13
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4. 1 Localización geográfica del área de estudio y sitio experimental	16
4. 2 Recolección de hojarasca.....	17
4. 3 Diseño experimental.....	17
4. 4 Procedimiento experimental	18
4. 4. 1 Descomposición.....	18
4. 4. 2 Monitoreo de las condiciones bajo la copa de los árboles	19
4. 4. 3 Liberación de nutrientes	20
4. 4. 4 Análisis químico	20
4. 5 Análisis estadístico	21
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	23
5. 1 Condiciones bajo la copa de los árboles	23
5. 2 Composición química y liberación de nutrientes de la hojarasca	25
5. 3 Descomposición de la hojarasca	27

6. CONCLUSIONES	32
7. LITERATURA CITADA	33

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.	Composición química inicial y final (%) de la hojarasca de <i>Vachellia pennatula</i> y <i>Lysiloma acapulcense</i> en un periodo de 32 semanas, durante la época húmeda y seca, en un clima cálido subhúmedo.....	26
Cuadro 2.	Ecuaciones de regresión exponencial ajustadas al peso seco libre de cenizas remanente en función del tiempo, de la hojarasca de <i>Lysiloma acapulcense</i> (LYAC) y <i>Vachellia pennatula</i> (VAPE).....	29
Cuadro 3.	Tasas de descomposición (k) por tipo de especie y vegetación.....	30

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Modelo de cambios químicos y factores que regulan la velocidad de la descomposición. Berg (2000).....	9
Figura 2.	<i>Vachellia pennatula</i> como árbol disperso en potreros en un ambiente de clima cálido subhúmedo.	13
Figura 3.	<i>Lysiloma acapulcense</i> como árbol disperso en potreros en un ambiente de clima cálido subhúmedo.....	14
Figura 4.	Ubicación del municipio de Paso de Ovejas, Veracruz.....	16
Figura 5.	Esquema de un bloque experimental.....	18
Figura 6.	Temperatura bajo la sombra de <i>Lysiloma acapulcense</i> y <i>Vachellia pennatula</i> de junio de 2018 a enero de 2019, en condiciones de un clima cálido subhúmedo.....	23
Figura 7.	Humedad del suelo bajo la sombra de <i>Lysiloma acapulcense</i> y <i>Vachellia pennatula</i> de junio de 2018 a enero de 2010.....	24
Figura 8.	Pérdida de peso seco (g) libre de cenizas de <i>L. acapulcense</i> y <i>V. pennatula</i> , en un periodo de 32 semanas, en condiciones de clima cálido subhúmedo.....	27
Figura 9.	Pérdida de peso seco (g) libre de cenizas de los componentes de la hojarasca de <i>L. acapulcense</i> y <i>V. pennatula</i> en condiciones de clima cálido subhúmedo.....	28

1. INTRODUCCIÓN

Los árboles asociados a los pastizales brindan múltiples servicios ecosistémicos, estos pueden ser directos e indirectos y son esenciales para el desarrollo sostenible de los sistemas de producción; en conjunto estos servicios mejoran, protegen y recuperan la fertilidad de los suelos, además suavizan los rigores del clima (Serna, 2009). Uno de los principales beneficios de los árboles es el aporte de hojarasca, este material al depositarse al suelo forma una capa que se conoce como mantillo, que lo protege de los cambios de temperatura y humedad (Schlatter *et al.*, 2003; Schlatter *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2008).

La hojarasca se considera como una de las principales vías de transferencia de nutrientes al suelo ya que al descomponerse libera nutrientes que son esenciales para el crecimiento de las plantas (Vitousek y Sanford 1986; Montagnini y Jordan 2002; Sayer y Tanner 2010). Se ha demostrado que los nutrientes que la hojarasca libera constituyen entre el 70-90 % del total de nutrientes requeridos por las plantas (Waring y Schlesinger, 1985), por tal motivo, la tasa de descomposición es un proceso fundamental para el funcionamiento de los ecosistemas (Liu *et al.*, 2000). La descomposición de la hojarasca es un proceso ecológico fundamental en el reciclaje de los nutrientes y se encuentra regulado por variables físicas como la temperatura, humedad, radiación ultravioleta, y características fisicoquímicas del suelo, así como por aspectos bióticos como la comunidad de invertebrados en el suelo, y la cantidad y calidad de la hojarasca, entre otros (Wardle y Lavelle 1997; Mungai y Motavalli, 2006; Carrera *et al.*, 2009).

Si los nutrientes de alguna especie son liberados rápidamente, estos pueden perderse por lixiviación o por volatilización (Palma *et al.*, 1998; Schlesinger, 2000) por el contrario, si la descomposición es muy lenta, el capital de nutrimentos disponible para las plantas puede ser insuficiente, y limitar el crecimiento y desarrollo (Jordan, 1985; Swift y Anderson 1989; Bubb *et al.*, 1998; Montagnini y Jordan 2002). La deposición de la hojarasca y liberación de nutrientes de

árboles puede ser la manera de retribuir nutrientes en los suelos destinados a pastoreo, formando sistemas silvopastoriles, en los que los árboles tienen la función de captar carbono y nutrientes para el sistema (Thomas, 1992; Del Valle., 2003).

En el caso de la recuperación de áreas degradadas por la actividad ganadera, los árboles leguminosos se consideran una alternativa favorable para la restauración y sostenibilidad de los ecosistemas de pastizal (Avendaño *et al.*, 2017). En este sentido, para garantizar el éxito dentro de un sistema silvopastoril, es necesario determinar cuáles son las especies gramíneas y arbóreas apropiadas para asociarse (Hernández y Russell, 2001).

En el centro de Veracruz, uno de los principales sistemas de producción es la ganadería de bovinos que se manejan bajo pastoreo extensivo. Esta forma de manejo ha propiciado la deforestación de grandes extensiones de selvas tropicales, fragmentándolas a parches en paisajes antropizados (Guevara y Lina-Noriega, 2004; Rzedowski, 2006), donde el ciclaje de nutrientes ha sido modificado.

En los territorios de selva baja caducifolia, hay especies que se pueden integrar en los sistemas de producción animal y contribuir en la sustentabilidad de estos tales como: *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *Vachellia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger, antes *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth (Camacho-moreno *et al.*, 2017). La primera es una especie de estados sucesionales más avanzados (Suárez *et al.*, 2012) y la segunda es una especie ruderal (Salas, 1993). Estas dos aportan cantidades considerables de hojarasca y crean islas de fertilidad, incrementando la fertilidad bajo sus copas en comparación con el suelo fuera del dosel (Avendaño *et al.*, 2017), además forman parte importante en la economía de las familias debido al valor cultural que poseen (Bautista *et al.*, 2011; Camacho *et al.*, 2015).

La dinámica de la descomposición ha sido estudiada con detalle principalmente en zonas con clima templado (Álvarez-Sánchez y Becerra, 1996). Sin embargo, existen pocos estudios que expliquen la dinámica de la hojarasca en los pastizales, donde los nutrientes disponibles para la vegetación son escasos (Bardgett y Shine, 1999; Sanchez *et al.*, 2008).

El objetivo de este trabajo fue estimar la descomposición y la liberación de nutrimentos de la hojarasca producida por las especies leguminosas *L. acapulcense* y *V. pennatula*, como componentes de un sistema de pastizal, en un ambiente de clima cálido subhúmedo. Conocer más sobre estas dos especies permitirá generar información ecológica básica para el rediseño de los pastizales en los agroecosistemas.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2. 1 La teoría general de sistemas y su enfoque en los agroecosistemas

El concepto de teoría general de sistemas (TGS) fue utilizado por primera vez por el Biólogo Von Bertalanffy en su libro *General Systems Theory* en el año de 1968, a partir de esta publicación el enfoque sistémico fue promulgado con su perspectiva holística muy diferente al enfoque tradicional, en el que veían la realidad como un compuesto de partes separadas (Bertalanffy, 1989).

En la teoría general de sistemas, Bertalanffy resalta la definición de sistema, la cual ha sido abordado por varios autores. En la definición más simple, se entiende como sistema al conjunto de elementos que tienen una estrecha relación entre sí y mantienen una relación directa o indirecta y cuyo comportamiento global persigue un mismo objetivo (Arnold y Osorio, 1998), por su parte Arras-Vota (2010) añade que los sistemas son identificables por una frontera que los delimita y se encuentran operando en un ambiente con el que guardan una estrecha relación. Podemos encontrar sistemas abiertos o cerrados, los sistemas abiertos permiten una relación con el medio circundante, estos sistemas toman en cuenta su medio, su entorno en totalidad, mientras que los sistemas cerrados se encuentran aislados por completo del ambiente externo (Bertoglio, 1993).

Más que una teoría, la TGS la podemos concebir como una metodología estructurada cuyo propósito es estudiar el sistema como un todo, de una manera integral, donde se analizan los componentes y las relaciones e interrelaciones que existen en ellas, y con esto conducir a un conocimiento general y global de un sistema (Tamayo, 1999).

Para este fin se aterrizó la TGS al fenómeno agrícola, el agroecosistema, es la unidad de estudio de la agroecología basado en la teoría general de sistemas y se ha abordado desde el paradigma de sistemas complejos, en el cual el enfoque agroecológico a proveído un estudio más completo tanto para la ganadería como para la agricultura debido a que permite estudiar al sistema como un todo.

Este pensamiento se caracteriza por incluir a los procesos ambientales, económicos y sociales sin dejar a un lado la cultura y la política cuya interacción rebasa a las unidades de producción.

Esta investigación aborda el estudio de las interacciones en la interface ecológica nivel árbol-suelo, donde los árboles dispersos en potreros conforman un sistema agroforestal denominado silvopastoril, compuesto por hierbas forrajeras, árboles y ganado integrados a otros subsistemas y que en conjunto pueden ser abordado como un agroecosistema, conformado por componentes bióticos como animales, árboles, cultivos, y los componentes abióticos como el suelo, temperatura y precipitación. Todos esos componentes interactúan y permiten obtener y sostener rendimientos. Este agroecosistema es la unidad mínima en la que se puede estudiar a la agricultura, y dentro de esta unidad se pueden identificar interacciones ecológicas de los seres vivos con el medio físico, objetivo de esta investigación.

2. 2 Agroforestería

La Agroforestería es un sistema de manejo del suelo en donde convergen al menos un componente leñoso con un cultivo agrícola, combinados con animales de forma simultánea o de manera secuencial formando sistemas agroforestales (SAF), que, a largo plazo, puedan garantizar una productividad aceptable (Musálem, 2001). La agroforestería se considera también como una innovación productiva que se enfoca en la conservación de la naturaleza (Ospina, 2006). Los SAF ponen énfasis en el uso de los árboles nativos y de uso múltiple, además, los sistemas silvopastoriles (SSP) son especialmente útiles para familias de bajos recursos y en ambientes frágiles ya que estos sistemas toman en cuenta los valores socioculturales en mayor grado en comparación con otros sistemas y son más complejos que los monocultivos (Kass, 1992).

Aunque los sistemas agroforestales son ambientes modificados o perturbados y están lejos de ser ambientes naturales, son superiores en complejidad comparados a los monocultivos y tienden a

imitar a los ecosistemas naturales porque incluyen una mayor diversidad vegetal (Sinclair, 1992). Los sistemas agroforestales se han intentado clasificar de varias formas, una de las primeras clasificaciones la realizaron Combe y Budowski (1979) y Nair (1985) quienes agruparon los SAF en tiempo y espacio, que dependen de la secuencialidad o simultaneidad del componente arbóreo y del cultivo que lo acompaña (perenne o anual). En la clasificación de los SAF secuenciales se integra a la agricultura migratoria y los sistemas Taungya (cultivos anuales intercalados con árboles frutales o forestales). Por otra parte, los sistemas simultáneos agrupan a aquellas combinaciones de árboles con cultivos o con pasturas que se encuentran en el mismo tiempo y lugar, mientras que en los SAF lineales se encuentran agrupadas las cercas vivas, los setos vivos y las cortinas rompevientos (Montagnini, 1992).

2. 3 Árboles dispersos en ambientes de pastoreo

Las combinaciones de las leñosas perennes con ganado pueden ser diversas, por tal motivo se han generado diferentes clasificaciones de sistemas silvopastoriles, una de ellas son los árboles dispersos en potreros, cuyo objetivo principal es la producción ganadera y como secundario la producción de madera, leña, frutas, etc., o la provisión de servicios como la sombra. En los sistemas con árboles dispersos, la principal fuente de forraje para el ganado es la hierba, sin embargo, el follaje y otras partes de los árboles también puede formar parte del forraje (Bustamante y Romero, 1991). La presencia de los árboles en los potreros puede suceder de forma natural, como resultado de procesos de sucesión vegetal o ruderal, cualquiera que sea el caso, en condiciones naturales; tanto el arreglo espacial y la cantidad de leñosas será determinada por las condiciones agroecológicas del sitio (Atta Krah, 1993). Este sistema también puede ser moldeado por el manejo del hombre, que selecciona las especies arbóreas que desea tener o por ser resistentes al manejo del suelo y sobreviven de esta manera se van estableciendo dentro de los potreros (Budowski, 1983;

Bautista-Tolentino, 2011); así la densidad y el arreglo de las especies arbóreas son reguladas por el hombre, con frecuencia la función de los árboles en los potreros es producir leña, alimento para el ganado en el estiaje o como fuente de sombra (Alfaro y Rojas 1986; Bazill *et al.*, 1994).

Bautista-Tolentino (2011) señala que, en ambientes con clima tropical seco en el centro de Veracruz, las especies más utilizadas dentro de los potreros como árboles dispersos son: *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. Will., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Caesalpinia cacalaco* Bonpl., *Tabebuia rosea* (Bertol.) A.DC., *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson, *Diphysa carthagenensis* Jacq., *L. acapulcense* y *A. pennatula*. estas especies tienen un gran valor en la economía de las familias, a pesar de que tienen un manejo escaso, limitando su potencial productivo.

2. 4 La hojarasca como principal resultado de la producción primaria neta (PPN)

La productividad primaria neta (PPN) se refiere a la diferencia que existe entre la fotosíntesis total (productividad primaria bruta) y la respiración total de las plantas en un ecosistema, es decir a la nueva materia orgánica total producida en un intervalo de tiempo específico (Clark *et al.*, 2001). Este nuevo tejido producido puede ser acumulado en el organismo por lo que existe un incremento de la biomasa, o puede ser utilizado para renovar la estructura reproductiva y con esto renovar tejido que se ha perdido por la caída de hojas (Álvarez, 1982).

La producción de hojarasca se considera un componente importante de la productividad de los ecosistemas y la caída de la hojarasca se utiliza como la medida de la productividad primaria neta (Arenas, 1995; Prause *et al.*, 2003). La hojarasca actúa como un sistema de entrada y salida de nutrientes acorde con la proporción que cae de hojarasca, su descomposición contribuye a regular el ciclo de nutrientes y la fertilidad del suelo (Martín *et al.*, 1996; Berg, 2000; Lebret *et al.*, 2001; Ranger *et al.*, 2003). Los valores de PPN promedio encontrados en los bosques tropicales son

aproximadamente 22000 kg ha⁻¹ año⁻¹, mientras que el bosque semicaducifolio tropical produce 16000 kg ha⁻¹ año⁻¹, los pastizales templados producen 6000 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Montagnini y Jordan 2002), y las pasturas tropicales naturales pueden producir hasta 5329 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Nahed *et al.* 2001).

2. 5 Descomposición y ciclaje de nutrientes vía hojarasca

La descomposición de la hojarasca es una de las principales vías de transferencia de nutrientes al suelo (Sánchez- Islas *et al.*, 2008). Los nutrientes que se liberan en este proceso constituyen de 70 a 90 % del total de nutrientes que requieren las plantas para su crecimiento en un sistema (Liu *et al.*, 2006)

El proceso de descomposición ocurre principalmente en tres fases (Figura 1), en primer lugar, existe una lixiviación de los compuestos orgánicos solubles (azúcares, ácidos orgánicos, proteínas, fenoles etc.) y de algunos minerales inorgánicos (K, Ca, Mg, Mn, etc.) (Davis *et al.*, 2003). La segunda fase es la colonización microbiana que viene después de la lixiviación de los compuestos solubles. En esta etapa, la población de bacterias y hongos aumenta debido a que existe una alta cantidad de nutrientes disponibles en la hoja, y conforme transcurre el tiempo esta disponibilidad disminuye, la presencia de los organismos es determinada por factores como la temperatura, humedad y la calidad de la hojarasca (Isaac y Nair, 2005). Por último, la hojarasca pasa por un proceso de ruptura y conversión a fracciones pequeñas, que puede ocurrir en cualquier momento por procesos bióticos (actividad de la fauna) y abióticos (impacto de las gotas de lluvia, desecación etc.) (Hossain y Hoque, 2008). El resultado final del proceso descomposición son los nutrientes que serán aprovechados por las plantas (Lampking, 1998).

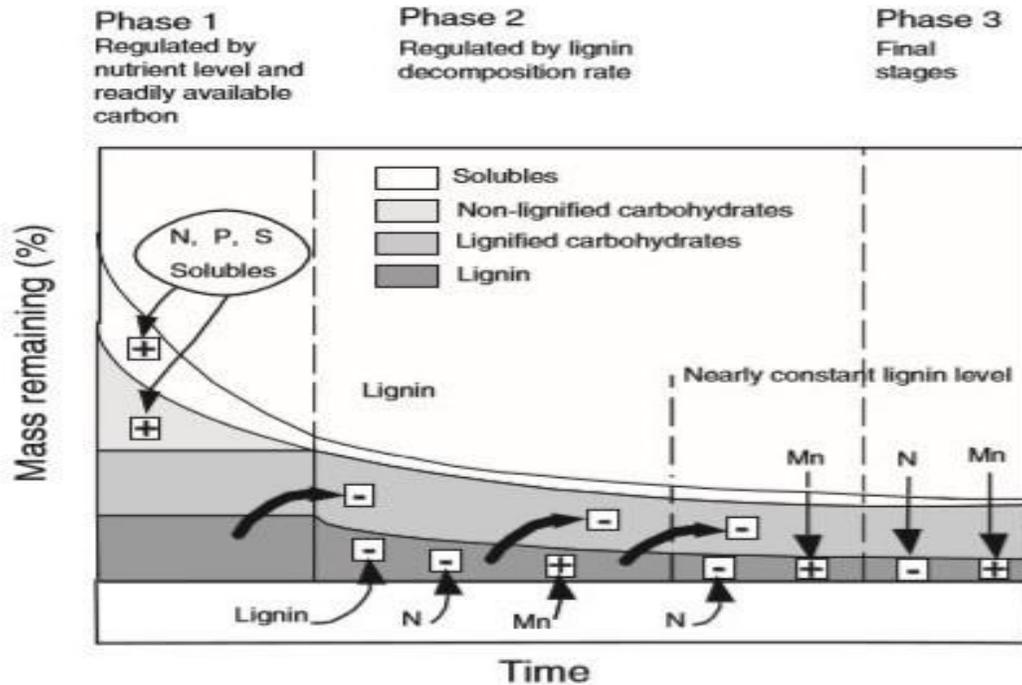


Figura 1. Modelo de cambios químicos y factores que regulan la velocidad de la descomposición. Berg (2000).

La cantidad de hojarasca en el suelo y la concentración de nutrientes que contiene determinan la cantidad de cada uno de los elementos que retornarán al suelo. Entre el 30 y 70 % del total de los nutrientes almacenados anualmente se encuentran en las hojas ya que tienen una alta demanda al resto de órganos del árbol (Piatek y Allen, 2000).

Las especies de plantas difieren en la cantidad y calidad química de la hojarasca, y por tanto, en la cantidad de nutrientes que aportan al suelo. Sin embargo, las especies leguminosas se conocen por aportar una alta concentración de nutrientes (Crespo y Pérez 2000). En concordancia con lo anterior, un estudio realizado en México demostró que la hojarasca de *Leucaena leucocephala* aporta 22.0, 443.0 y 0.96 kg MS ha⁻¹ año⁻¹ de N, C, y P respectivamente. Mientras que, al combinar esta especie con *M. oleifera* en el mismo espacio, juntas aportan 23.2 y 363.8 kg MS ha⁻¹ año⁻¹ de N y C, que son superiores a *L. leucocephala* sola. Se encontró también que *L. leucocephala* + *G. ulmifolia* combinadas hacen el mayor aporte de P total (0.74 kg MS ha⁻¹ año⁻¹) (Petit *et al.*, 2011).

2. 6 Factores que intervienen en la descomposición de la hojarasca

La descomposición de la hojarasca es regulada por tres factores principalmente: el clima, la calidad de la hojarasca y los microorganismos presentes en el suelo (Aerts, 1997).

Autores como Hobbie (1992) Vuuren *et al.* (1993) Couteaux *et al.* (1995) Mtambanengwe y Kirchman (1995) y Cornelissen (1996) destacan que la composición química de la hojarasca es el factor que más influye en el proceso de descomposición. En teoría, la hojarasca se compone de una fracción lábil compuesta de azúcares y de proteínas la cual se descompone rápido, por tal motivo la pérdida inicial de la masa se debe a la pérdida de estas sustancias solubles (Pelegri *et al.*, 1997), por otra parte, contiene una fracción recalcitrante que se encuentra formado de lignina, fenoles, celulosa y hemicelulosa componentes que tienen una descomposición lenta, retardando la velocidad de la descomposición (Binkley, 1986; Crespo, 2015).

Las relaciones C/N, lignina/N y lignina/P se usan para predecir la descomposición (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Attiwill y Adams 1993; Aerts 1997; Heal *et al.* 1997; Palm y Rowland 1997; Murphy *et al.* 1998). La descomposición de la hojarasca cuando la relación C/N es más alta, es lenta. Esto sucede, si hay más concentración de carbono y poco nitrógeno, el N será un elemento limitante para los organismos (bacterias y hongos) y pueden tener una competencia con las plantas para obtener este elemento (Daufresne y Loreau, 2001). Los valores de la relación C/N se han clasificado como: <8: Muy buena, 8-10: Buena, 12-15: Mediana, 15-20: Deficiente, 20-30: Mala y >30: Muy mala. (Swift, y Anderson, 1989). La hojarasca con altas concentraciones de lignina puede tener una relación L/N alta. La descomposición dependerá de organismos que puedan degradarla, por lo tanto, a mayores concentraciones de lignina la descomposición será más lenta Berg (2000). Estas relaciones mencionadas con anterioridad pueden ser fuertes y por lo tanto se

consideran como los principales impulsores en el ciclaje de nutrientes en un sistema (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Wright *et al.* 2004).

Los factores climáticos también influyen en el proceso de descomposición de la hojarasca (Brown *et al.*, 1994; Mctierman *et al.*, 2003). La temperatura es un factor importante que regula las poblaciones descomponedoras, ya que al disminuir la temperatura la actividad de los organismos también disminuye mientras que otros señalan que la humedad aumenta el proceso de descomposición ya que se encuentra asociado directamente con el lavado de los compuestos más solubles y de manera indirecta en el desarrollo de la condición favorable para la fauna encargada de la descomposición (Jansson y Berg, 1985; Trofymow *et al.*, 2002).

Los organismos en el suelo juegan un papel importante en la descomposición. Los que participan en el proceso de descomposición se clasifican en dos grupos: a) descomponedores que incluyen bacterias y hongos que participan en la primera etapa de la descomposición consumiendo azúcares, aminoácidos y otros compuestos más solubles, y b) los organismos detritívoros que son los consumidores y se alimentan del detritus y de las poblaciones de microorganismos que se encuentran asociados a la hojarasca (Martius *et al.*, 2004; Decaens *et al.*, 2004). La convergencia entre los descomponedores y los diferentes tipos de detritívoros regula el proceso de descomposición de la hojarasca (Begon *et al.*, 1988).

En la segunda etapa la descomposición se hace más lenta debido a que en esta parte lo que queda son los componentes recalcitrantes como la celulosa, lignina y proteínas más complejas, haciendo a la materia más difícil de degradar, por lo que participan en esta etapa hongos más especializados como los Ascomycetes, Basidiomycetes y Actinomycetes.

2. 7 Modelación de la descomposición de la hojarasca

La modelación del proceso de descomposición ha sido abordada en diversas investigaciones, desde la aplicación de modelos computacionales que tratan de simular los procesos que se realizan en las fases de la descomposición hasta la aplicación de modelos matemáticos. Sin embargo, la mayoría de las investigaciones emplean los modelos matemáticos, debido a que son más sencillos. El más aceptado es el modelo propuesto por Jenny *et al.*, (1949) y Olson (1963) utilizado para explicar el proceso de descomposición, este asume que la materia se pierde por unidad de tiempo (Aerts, 1997), a la fecha, es el más empleado en investigaciones de diferentes ecosistemas. Bunnell y Tait (1974) propusieron un modelo doble exponencial, que asume que la hojarasca se conforma de una fracción lábil y otra con una fracción recalcitrante, en el cual cada fracción tiene diferente tasa de descomposición.

2. 8 Árboles leguminosos que aportan hojarasca

2. 8. 1 *Vachellia pennatula* como árbol disperso en pastizales

Vachellia pennatula es un árbol leguminoso nativo de México, Colombia y Venezuela (Salas, 1993; Andrade *et al.*, 2009). En México, geográficamente está presente en los estados de Sonora, Oaxaca, Chihuahua, Chiapas, Michoacán, Guerrero, México, San Luis Potosí y Veracruz (SEMARNAT, 2005). En Veracruz, esta especie se encuentra asociada comúnmente en los pastizales con ganado y en sitios perturbados (Purata *et al.*, 1999) (Figura 2).

Vachellia pennatula es un árbol de porte bajo, que alcanza de 8 a 12 metros de alto, su tronco raramente rebasa los 25 cm de diámetro, su copa se extiende ampliamente y su parte superior tiene forma plana (Salas, 1993), sus espinas son fuertes y cortas de aproximadamente de 1 a 1.5 cm de largo, sus hojas son bipinnadas con numerosos folíolos de 2 a 3 mm de largo y de 0.5 a 1.5 mm de ancho. Los meses de floración son de abril a junio y fructifica de agosto a enero (McVaugh, 1987;

Andrade *et al.*, 2007). Entre los usos se señala que esta especie se utiliza con propósitos medicinales, ocasionalmente como madera, ornamental y como leña (Salas, 1993; Siles *et al.*, 2013).



Figura 2. *Vachellia pennatula* como árbol disperso en potreros en un ambiente de clima cálido subhúmedo.

2. 8. 2 *Lysiloma acapulcense* como árbol disperso en pastizales

Lysiloma acapulcense es una especie arbórea de la familia de las leguminosas y se distribuye desde el sur de México por toda América Central (Barrance *et al.*, 2003). En México se distribuye en los estados de Sonora, Tamaulipas, Sinaloa, San Luis Potosí, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Querétaro, Hidalgo, Guerrero, Oaxaca, Veracruz y Chiapas (CATIE, 2003; Pennington y Sarukhán, 1968) (Figura 3).



Figura 3. *Lysiloma acapulcense* como árbol disperso en potreros en un ambiente de clima cálido subhúmedo.

L. acapulcense forma parte de las selvas bajas caducifolias o medianas caducifolias, es una especie típica en zonas con vegetación secundaria. Es un árbol que llega alcanzar hasta los 15 m de altura con un diámetro a la altura del pecho de 75 cm (Penington y Sarukhán, 1968). La forma de su copa es aparasolada, florece de abril a mayo y fructifica de agosto a marzo y la caída de la hoja es de febrero a marzo (Camacho-Moreno *et al*, 2017). Entre sus múltiples usos se señala que el fuste y sus ramas se utilizan como combustible, además de postes para cercos y el follaje como alimento para el ganado, en la industria su corteza se utiliza para curtir pieles debido a su contenido de taninos, en la medicina sus semillas son utilizadas contra las amibas (Boyás *et al*, 1993; CATIE, 1984).

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1 Hipótesis

- 1.- La hojarasca de *Vachelia pennatula* tiene una velocidad de descomposición más rápida que *Lysiloma acapulcense* debido a que tiene una menor relación Carbono: nitrógeno, que la hace menos recalcitrante.
- 2.- *Vachelia pennatula* tendrá una mayor liberación de nutrientes resultado de una mayor velocidad en la descomposición de su hojarasca.
- 3.- El microambiente generado por *Vachelia pennatula* permitirá velocidades mayores de descomposición incluso de material diferente a la misma especie, por las condiciones climáticas locales bajo el dosel.

3.2 Objetivo

Estimar la descomposición y la liberación de nutrientes de la hojarasca producida por las especies leguminosas *Lysiloma acapulcense* y *Vachellia pennatula* bajo el efecto del microambiente generado bajo su copa, para la descomposición de material vegetal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Localización geográfica del área de estudio y sitio experimental

La investigación se realizó en la comunidad de Xocotitla, municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México ($19^{\circ}1'58.27''$ - $19^{\circ}12'54.18''$ N, $96^{\circ}25'25.28''$ - $96^{\circ}30'46.29''$ O) (Figura 4), a una altitud que varía entre los 10 y 400 msnm (INEGI, 2009) y pertenece a la Llanura Costera del Golfo que cuenta con paisajes de planicies bajas marginales y se caracteriza por tener sistemas montañosos y lomeríos de relieve moderado (Chiappy-Jhones *et al.*, 2002). El clima es cálido subhúmedo Aw0''(w)(i)' g que se considera el más seco de los cálidos subhúmedos, la precipitación media anual es de 909 mm que se distribuye entre los meses de junio a octubre, la temperatura media anual es de 25.2 °C (García, 2004).

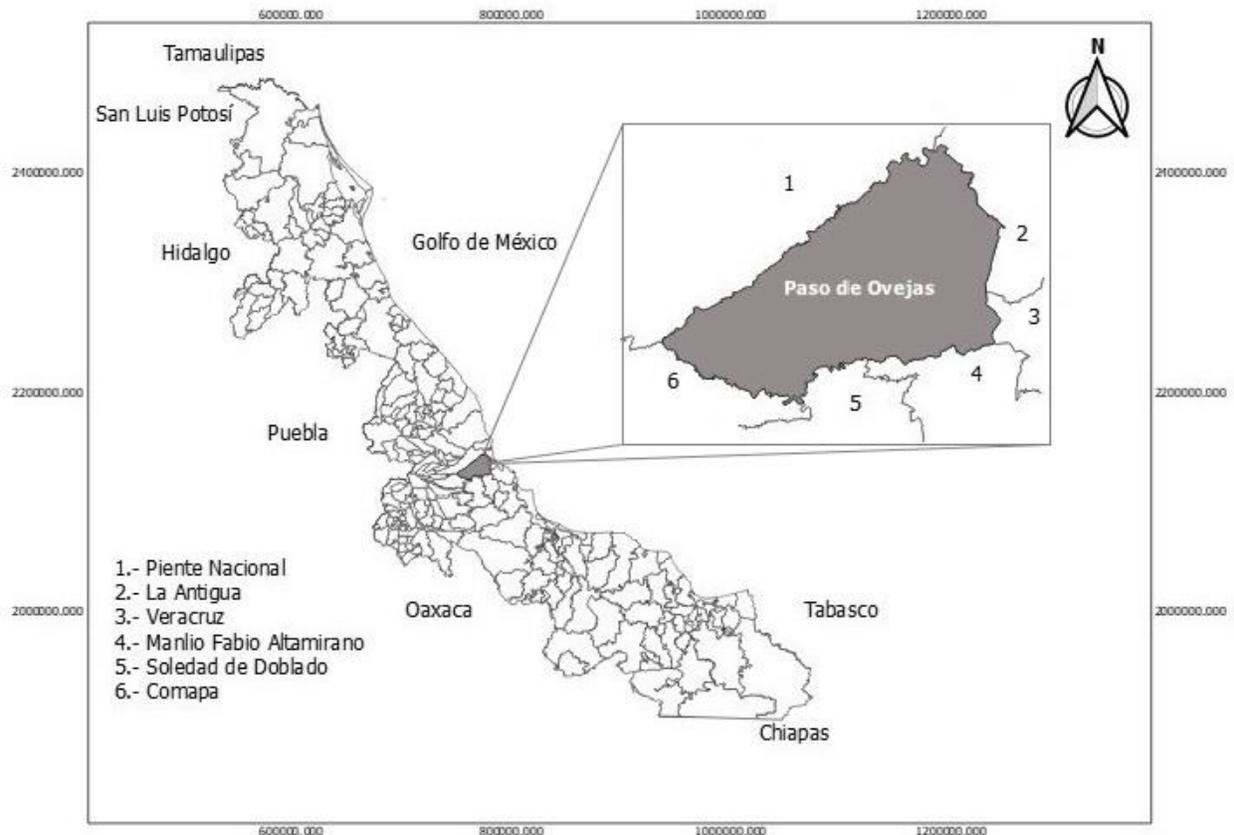


Figura 4. Ubicación del municipio de Paso de Ovejas, Veracruz.

El sitio experimental es un potrero de 18 ha clasificado como sistema silvopastoril con árboles dispersos. El estrato herbáceo del sitio está dominado por las gramíneas *Hiparrhenia rufa* y *Megathyrsus maximus*; mientras que, la especie arbórea más abundante asociada al pastizal en el periodo de evaluación era *V. pennatula*. El tipo de suelo que predomina en el sitio es vertisol, con alto contenido de arcilla (IUSS-WRB, 2007).

4. 2 Recolección de hojarasca

La hojarasca de *L. acapulcense* y *V. pennatula* se recolectó de tres árboles de cada especie, entre febrero y abril de 2018. Se utilizaron piezas de nylon cuadradas (2 x 2 m) como trampas de hojarasca y se colocaron sobre el suelo bajo las copas de los árboles. La hojarasca acumulada se recolectó cada 7 días durante los meses que perduró la senescencia (febrero a abril) y después se separó en los componentes: folíolos, raquis primarios y secundarios de cada especie de árbol.

4. 3 Diseño experimental

Se utilizó un diseño de bloques al azar en el que cada bloque estaba constituido de dos condiciones: sombra de *L. acapulcense* y de *V. pennatula* (Figura 5), en cada condición se probó la descomposición de la hojarasca de ambas especies de árbol. Estas combinaciones generaron cuatro tratamientos: sombra de *L. acapulcense*/ hojarasca de *L. acapulcense*, sombra de *L. acapulcense*/ hojarasca de *V. pennatula*, sombra de *V. pennatula*/ hojarasca de *L. acapulcense*, sombra de *V. pennatula*/ hojarasca de *V. pennatula*.

En cada árbol se colocaron 10 bolsas con material de su misma hojarasca y 10 bolsas con material de la otra especie evaluada (n = 20 bolsas de descomposición por árbol). Adicionalmente, en todos los árboles evaluados se colocaron tenían 3 bolsas de descomposición, una con cada fracción de su hojarasca (folíolos, raquis primario y raquis secundario), con el fin de confirmar que componente se descompone más rápido.

Además, se colocaron bolsas de descomposición que estuvieran expuestas a pleno sol, con el fin de observar si la sombra de los árboles influye en el proceso de descomposición. Se colocaron seis bolsas de descomposición en la condición sol, cada bloque tenía 3 bolsas con hojarasca de *V. pennatula* y tres con hojarasca de *L. acapulcense*.

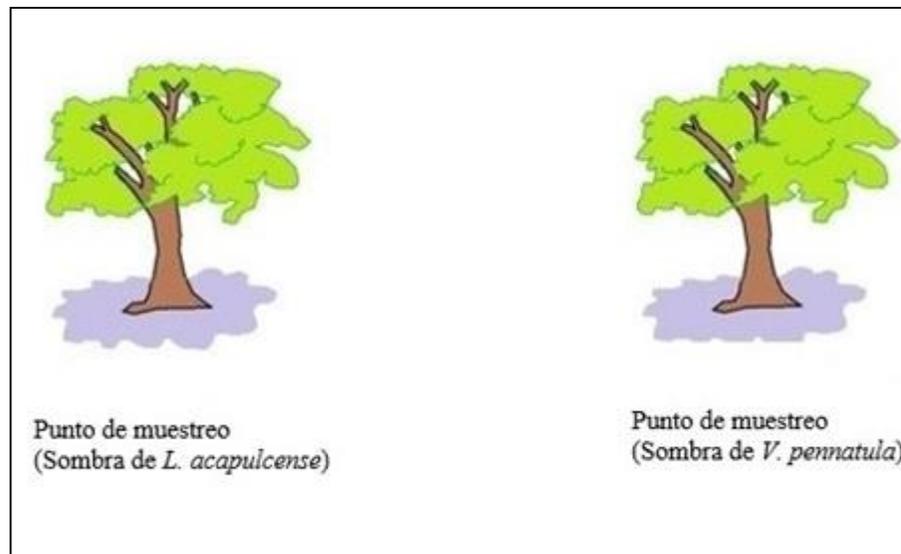


Figura 5. Esquema de un bloque experimental

4. 4 Procedimiento experimental

4. 4. 1 Descomposición

Se estudió la descomposición de la hojarasca con el método de “litterbags”. Se elaboraron bolsas (10 x 10 cm) con una malla de tela tipo tul con luz de 0.05 mm, para evitar pérdida de folíolos antes de que suceda la fragmentación natural de la hojarasca. Se corrigió el peso de la hojarasca a base seca, para ello se tomaron cuatro submuestras de 10 g (base fresca) de cada componente: raquis primarios, raquis secundarios y folíolos y se pusieron a secar en una estufa a 65°C por 24 horas hasta obtener peso constante, para determinar el porcentaje de materia seca.

En cada bolsa se colocaron 10 g de hojarasca en base seca que incluyeron: folíolos, raquis primarios y secundarios en la proporción que originalmente tenían las hojas de *L. acapulcense*

(0.44, 0.35 y 0.21) y *V. pennatula* (0.38, 0.39 y 0.23). Las bolsas con *L. acapulcense* contenía 4.84, 4.02 y 2.38 g y las de *Vachellia pennatula* 4.23, 4.37, 2.58 g, respectivamente.

Las bolsas que contenían las diferentes fracciones de la hojarasca por separado, con folíolos, raquis primario y secundario de *L. acapulcense* contenían 4.55, 4.36 y 4.39 g (en base seca), respectivamente; las bolsas con folíolos, raquis primario y secundario de *V. pennatula* contenían 4.51, 4.41 y 4.47 g, respectivamente.

Las bolsas se etiquetaron para su reconocimiento, se colocaron de manera aleatoria debajo de las copas de los árboles, de forma que tuvieran contacto con el horizonte orgánico, y se fijaron al suelo con un hilo atado a clavos metálicos. Las bolsas se recolectaron al azar a los 7, 14, 28, 56, 84, 112, 140, 168, 196, 224 días después de iniciado el experimento. Las bolsas de la condición sol y las que contenían las diferentes fracciones de la hojarasca se recogieron únicamente al final del experimento (224 días después).

Después de cada recolección, las bolsas se limpiaron cuidadosamente para remover cualquier residuo de suelo adherido, posteriormente se extrajo la hojarasca de las bolsas y se colocaron en una estufa con circulación de aire forzado, durante 24 horas, a 65°C hasta alcanzar peso constante.

4. 4. 2 Monitoreo de las condiciones bajo la copa de los árboles

Se registraron las condiciones de temperatura ambiente bajo la copa de dos árboles (un árbol de cada especie) y de humedad del suelo en todos los árboles durante todo el experimento, y también se determinó el porcentaje de humedad en la condición sol (sin sombra), con el fin de comparar la condición fuera y bajo las copas de los árboles. La temperatura se midió con Data Loggers portables (marca Elitech, modelo RC-5) y se colocó bajo un individuo de cada especie de árbol. Las mediciones de estas variables se hicieron coincidir con los muestreos de recolección de las bolsas con hojarasca.

La humedad del suelo se determinó con el método gravimétrico (NOM-021-RECNAT-2000). Se colectaron submuestras de suelo obtenidas de forma aleatoria bajo cada árbol (n= 3 submuestras/árbol), a una profundidad de 10 cm, posteriormente se etiquetaron y se pesaron en fresco (aproximadamente 50 g) y se secaron en una estufa a 105°C, hasta obtener peso constante. El porcentaje de humedad se obtuvo con la fórmula siguiente:

$$\% \text{ de humedad} = \frac{\text{peso del bote con suelo fresco} - \text{peso del bote con suelo secado a } 105^{\circ}\text{C}}{\text{peso del bote con suelo secado a } 105^{\circ}\text{C} - \text{peso del bote con tapa}} \times 100$$

4. 4. 3 Liberación de nutrientes

Se estimó la liberación de nutrientes de la hojarasca de ambas especies de árbol, y se realizó por la diferencia entre el contenido de nutrientes de la hojarasca inicial y el contenido final, dando como resultado la cantidad de nutrientes liberados. También se calculó la magnitud en que los nutrientes y las fracciones disminuyeron y aumentaron en la hojarasca a los 224 días.

4. 4. 4 Análisis químico

Las muestras de hojarasca iniciales y las recolectadas en campo se trituraron en un molino Willey (marca Thomas scientific, modelo 3383-L10) para realizar los análisis químicos. Se determinó el contenido de cenizas por el método (AOAC, 1990), se pesó 1 g de cada muestra, y se colocaron en una mufla (marca Felisa, modelo FE-350) a 550 °C durante 6 horas. El contenido de cenizas se determinó con la formula siguiente:

$$\frac{(\text{peso del crisol} + \text{cenizas}) - (\text{peso del crisol vacío})}{\text{peso muestra (en gramos)}} * 100 = \% \text{ de cenizas}$$

Los contenidos de C y N se obtuvieron por el método Dumas, en un analizador de CHN (marca PERKIN ELMER, modelo 2400). El contenido de P se obtuvo por Digestión Húmeda (método de reactivo fosfovanadatomolibdato). El contenido de Celulosa, hemicelulosa y lignina con el método (Van Soest y Wine, 1968).

4. 5 Análisis estadístico

La variable temperatura medida en el ambiente bajo la copa de (*V. pennatula* y *Lysiloma acapulcense*) solo se describen con estadística descriptiva.

La variable humedad del suelo se analizó con un modelo lineal generalizado con medidas repetidas con respuesta normal, y el modelo incluyó el efecto de la condición (mencionada como tratamiento en el modelo), semana de evaluación y la interacción de condición con semana. La variable masa remanente de hojarasca se analizó con un modelo lineal generalizado con medidas repetidas, con respuesta exponencial. Se utilizó el procedimiento GLIMMIX y la matriz de covarianza simetría compuesta (CS) y la prueba de LSmeans a un nivel de significancia $\alpha = 0.05$.

El modelo estadístico para ambas variables fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \text{rep}(\text{bloque})_{kl} + \text{Trat}_i + \text{tiempo}_j + (\text{Trat} * \text{tiempo})_{ij} + \varepsilon_{ijkl}$$

Donde Y_{ijkl} es la variable respuesta, μ es la media general, $\text{rep}(\text{bloque})_{kl}$ es el efecto aleatorio de repetición dentro del bloque asumiendo $\text{rep}(\text{bloque})_{kl} \sim N(0, \sigma_{\text{rep}(\text{bloque})}^2)$, Trat_i es el efecto fijo debido a la condición de sombra i , tiempo_j es el efecto fijo debido al tiempo de medición j , $(\text{Trat} * \text{tiempo})_{ij}$ es el efecto de la interacción de la condición de sombra con el tiempo de medición j , ε_{ijkl} es el error aleatorio.

Todos los análisis se realizaron con el paquete Statistical Analysis System (SAS 9.4).

Los datos de la masa remanente también se utilizaron para realizar un ajuste de regresión y predecir la descomposición en el tiempo utilizando el modelo de regresión simple (Olson 1963):

$$y_{ij} = \alpha_i * \exp^{-k_i * t}$$

Donde y_{ij} es la fracción de masa remanente, α_i intercepción, k_i es la constante de descomposición y t es el tiempo expresado en días.

Los parámetros de las ecuaciones resultantes no se compararon, pero con las constantes de descomposición obtenidas por medio de los modelos, se calculó el tiempo necesario para una desaparición de la hojarasca del 50% ($t_{0.5} = -0.69/k$) y el tiempo necesario para alcanzar 99% de descomposición ($t_{0.99} = -4.60/k$) (Olson 1963; Arunachalam y Singh 2002), en cada uno de los tratamientos.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Condiciones bajo la copa de los árboles

Las temperaturas máximas bajo los árboles ocurrieron durante los primeros días del mes de junio de 2018 (28.7 °C bajo *V. pennatula* y 27.8 °C bajo *L. acapulcense*) y septiembre (27.7°C bajo *V. pennatula* y 27 °C bajo *L. acapulcense*), las más bajas se observaron en diciembre y enero del 2019, en ambas condiciones; en diciembre se registró 22.8 °C bajo *L. acapulcense* y 22.9 °C bajo *V. pennatula*, en enero se mantuvo (22.6 °C) bajo *L. acapulcense* y (23.5°C) bajo *V. pennatula* (Figura 6). La tendencia fue que la temperatura bajo *L. acapulcense* fue menor que a la sombra de *V. pennatula*. Este comportamiento puede estar relacionado a que la densidad foliar de *L. acapulcense* es mayor a *V. pennatula* creando un microclima distinto con menor radiación bajo su copa (De Gante- Ramírez, 2018).

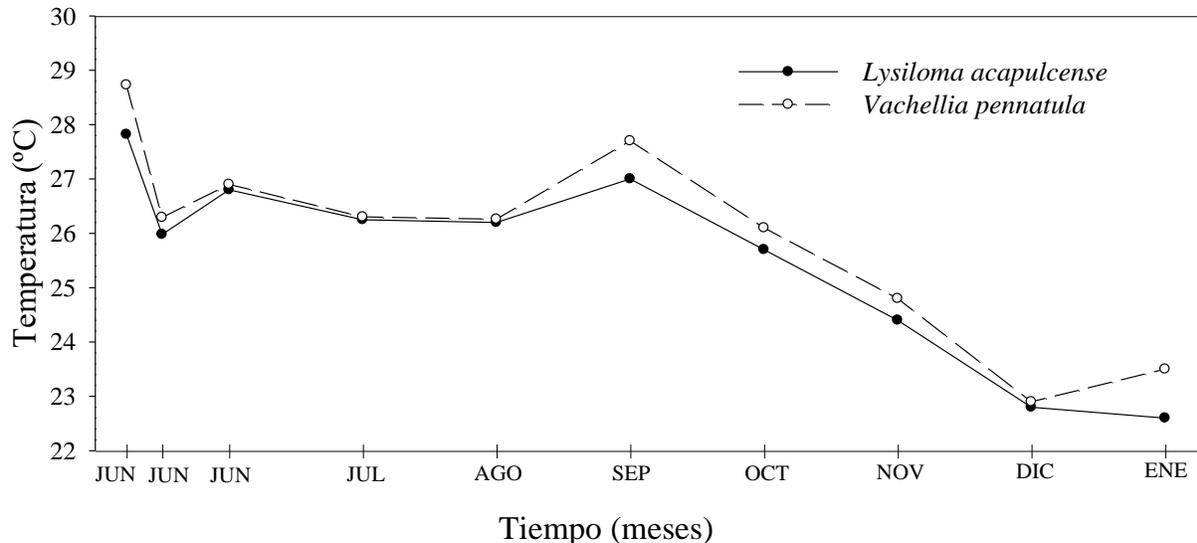


Figura 6. Temperatura bajo la sombra de *Lysiloma acapulcense* y *Vachellia pennatula* de junio de 2018 a enero de 2019, en condiciones de un clima cálido sub-húmedo.

La humedad del suelo varió marginalmente por la condición de sombra ($P= 0.098$) y de manera significativa por efecto del momento en el tiempo (semana) ($P<0.0001$; Figura 7). Bajo el dosel de

L. acapulcense se conservó mayor humedad en el suelo (30.9 %) que a plena luz (27.1 %; $P < 0.05$) y bajo *V. pennatula* (26.2%; $P < 0.05$), está documentado que *L. acapulcense* conserva mayor humedad bajo su dosel, porque es una especie con mayor índice de área foliar (De Gante- Ramírez, 2018) y porque mantiene su follaje más tiempo durante el año (Camacho- Moreno *et al.*, 2017). Los niveles de humedad en suelo tuvieron dos picos, uno a finales de junio durante la época de lluvias (43.5 % en *L. acapulcense*, 38.7% en *V. pennatula* y 41.7% en la condición sol) y otro en el periodo de transición a época seca a finales de octubre (47.23% en *L. acapulcense*, 36.3% en *V. pennatula* y 40.4% en la condición sol) que coincidieron con los periodos de mayor precipitación en la región. Las tres condiciones tuvieron los niveles más bajos de humedad a principios de junio que es la última parte del estiaje (17.9 %, 14.9 % y 13.71 %), y en general, *V. pennatula* conservó menos humedad bajo su dosel a través del tiempo. Esto puede deberse a que la radiación incidente sea mayor bajo esta especie por tener menos índice de área foliar, incluso menor que en pleno sol, porque en pleno sol, se conservó una cubierta vegetal de gramíneas que alcanza a mantener un microclima favorable que mantiene la humedad.

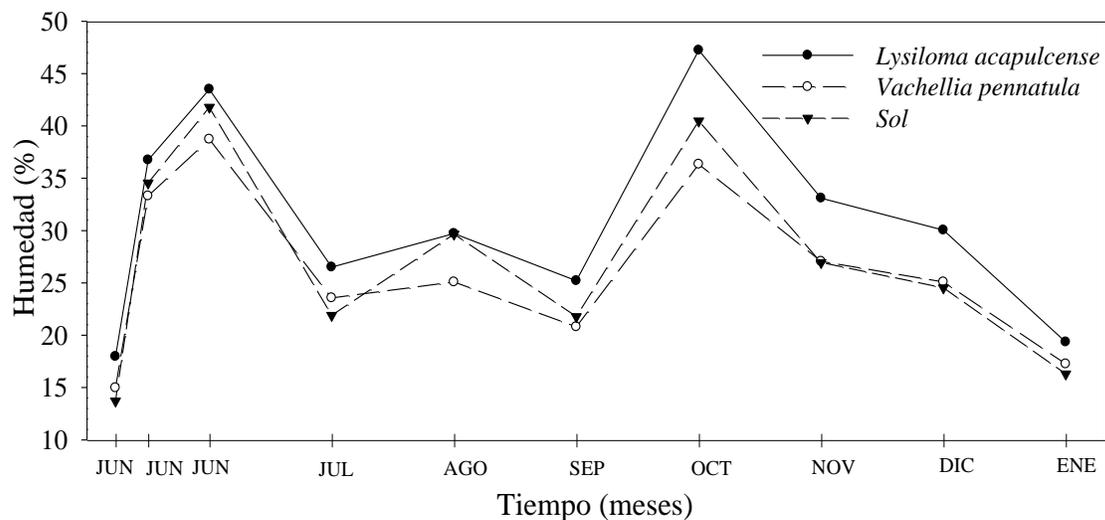


Figura 7. Humedad del suelo bajo la sombra de *Lysiloma acapulcense* y *Vachellia pennatula* de junio de 2018 a enero de 2019.

5. 2 Composición química y liberación de nutrientes de la hojarasca

Los resultados indican que la hojarasca de *L. acapulcense* presentó 3.83 % más C al inicio del experimento en comparación con la hojarasca de *V. pennatula*. Sin embargo, la hojarasca de *V. pennatula* presentó ligeramente más N. Con esas concentraciones de C y N iniciales, *L. acapulcense* tenía una relación C/N mayor que *V. pennatula*. Lo anterior confirma lo reportado por Avendaño-Yáñez *et al.* (2017) que la sitúa como la especie más recalcitrante. En este sentido se esperaba que la descomposición de *L. acapulcense* fuera más lenta que *V. pennatula*. Sin embargo, no se observaron diferencias entre especies en el periodo del estudio. Al término de la investigación, la relación C/N en todos los tratamientos, al igual que la hojarasca de *L. acapulcense* y *V. pennatula* en la condición sol seguían siendo altas, lo que sugiere que la recalcitrancia en ambas especies es alta y la calidad de la hojarasca es baja (mayor C que N; Swift y Anderson, 1989). Este resultado probablemente se explique por los componentes utilizados en esta investigación, dado que estos incluyeron además de los folíolos, los raquis primarios y raquis secundarios. A diferencia de los folíolos, los raquis primarios y secundarios son materiales más lignificados y con menor tasa de descomposición y liberación de nutrientes (Boniche *et al.*, 2008). Estos resultados difieren a lo encontrado con Castellanos *et al.* (2011) quienes encontraron relaciones de C/N más bajas en las hojas de *Leucaena leucocephala* porque no incluyeron los componentes más recalcitrantes (raquis primarios y secundarios). Aunque se observó un ligero incremento de C en la hojarasca remanente de *V. pennatula* en la condición sol posiblemente a la adhesión y acumulación de microorganismos que colonizaron la hojarasca y que se estabilizaron como parte de la hojarasca remanente (Wafar *et al.*, 1997).

Al final de la investigación, la concentración de P total y N aumentaron visiblemente en todos los tratamientos, al igual que en las muestras de la condición del sol. Se ha reportado en otros estudios

de descomposición; esto puede suceder cuando la descomposición es lenta y los microorganismos que participan en el proceso (bacterias, hongos) se adhieren a la hojarasca y su biomasa contribuye a la cantidad de nutrientes que se contabiliza, además puede atribuirse también a la fijación de N atmosférico y por consecuencia existe una inmovilización de estos elementos (Porter, 1975; Montaña *et al.*, 1988; Castellanos *et al.*, 2011).

Con base en los datos de la desaparición de las distintas fracciones de la hojarasca (Figura 9), es posible deducir que la mayor desaparición corresponde a los folíolos que probablemente se perdieron por fragmentación y en menor medida los raquis que son más fibrosos. Esto también explica que los componentes de las fracciones menos y no digeribles (hemicelulosa y lignina) aumentaron (Cuadro 1).

Cuadro 1. Composición química inicial y final (%) de la hojarasca de *Vachellia pennatula* y *Lysiloma acapulcense* en un periodo de 32 semanas, durante la época húmeda y seca, en un clima cálido subhúmedo.

Especie	Valor inicial	Sombra		Sol
		<i>L. acapulcense</i>	<i>V. pennatula</i>	
	Carbono % (final).....		
<i>L. acapulcense</i>	49.6	47.70(±0.64)	46.76(±0.85)	48.13(±0.33)
<i>V. pennatula</i>	47.7	45.80(±0.71)	47.36(±0.61)	47.93(±0.67)
	Nitrógeno % (final).....		
<i>L. acapulcense</i>	1.2	1.58(±0.13)	1.43(±0.03)	1.67(±0.34)
<i>V. pennatula</i>	1.3	1.55(±0.31)	1.64(±0.16)	1.62(±0.02)
	Fósforo % (final).....		
<i>L. acapulcense</i>	0.02	0.03(±0.00)	0.09(±0.07)	0.03(±0.00)
<i>V. pennatula</i>	0.02	0.04(±0.31)	0.06(±0.16)	0.03(±0.00)
	C/N (final).....		
<i>L. acapulcense</i>	41	30±(2.49)	32±(0.47)	30(±4.96)
<i>V. pennatula</i>	36	30±(5.43)	29±(3.29)	30(±0.47)
	Hemicelulosa (final).....		
<i>L. acapulcense</i>	2.0	6.98(±2.43)	4.93(±2.80)	2.79(±0.28)
<i>V. pennatula</i>	1.4	5.52(±1.77)	4.04(±2.32)	2.77(±0.18)

		Celulosa (final).....	
<i>L. acapulcense</i>	18.2	13.97(±1.26)	15.44(±1.68)	17.16(±0.35)
<i>V. pennatula</i>	15.3	13.35(±1.28)	14.12(±1.08)	16.98(±1.23)
		Lignina (final).....	
<i>L. acapulcense</i>	21.4	36.80(±1.29)	38.10(±1.95)	36.60(±0.95)
<i>V. pennatula</i>	22.2	39.69(±2.52)	37.61(±3.56)	41.28(±1.85)

Valores dentro del paréntesis indican la desviación estándar (±DE)

5.3 Descomposición de la hojarasca

La masa remanente de hojarasca a los 224 días de evaluación fue similar en todos tratamientos ($p=0.999$, Figura 3). A las 32 semanas, la hojarasca remanente de *L. acapulcense* fue 75% en ambas condiciones de sombra (*L. acapulcense* y *V. pennatula*) y en la hojarasca de *V. pennatula* fue 73 % en ambas condiciones de sombra (sombra de *L. acapulcense* y *V. pennatula*). Siendo ligeramente mayor en *L. acapulcense*. Esto puede deberse a que la calidad de la hojarasca de *V. pennatula* es mayor que *L. acapulcense* (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2017).

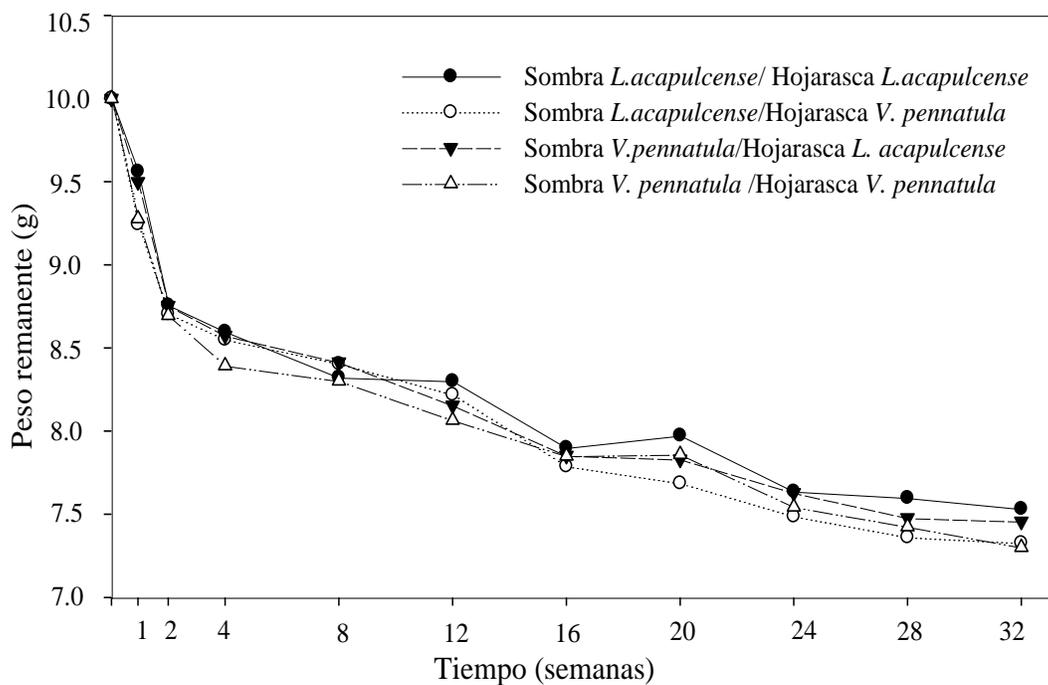


Figura 8. Pérdida de peso seco (g) libre de cenizas de *L. acapulcense* y *V. pennatula*, en un periodo de 32 semanas, en condiciones de clima cálido subhúmedo.

La masa remanente de la hojarasca que permaneció en la condición de sol (sin sombra) fue mayor al final del experimento (77% de *L. acapulcense* y 76% de *V. pennatula*). Estos resultados solo defirieron entre 2 y 3 puntos porcentuales de la masa remanente bajo la copa de los árboles. Este comportamiento puede atribuirse a que la cobertura arbórea modula los cambios ambientales bajo su copa, creando microclimas que favorecen la descomposición (Von-Arx *et al.*, 2012).

La descomposición de los diferentes componentes de la hojarasca (Folículos, raquis primario y raquis secundario) de *L. acapulcense* y *V. pennatula* fue mayor en la biomasa de folículos (entre 34.6 y 29 % en ambas especies de árbol) (Figura 9). Esto puede deberse a que los folículos son el material más lábil en mayor potencial para una rápida degradación en comparación a los raquis primario y secundario que son componentes más lignificados (Pandey *et al.*, 2006; Boniche *et al.*, 2008; Ibarra *et al.*, 2011;).

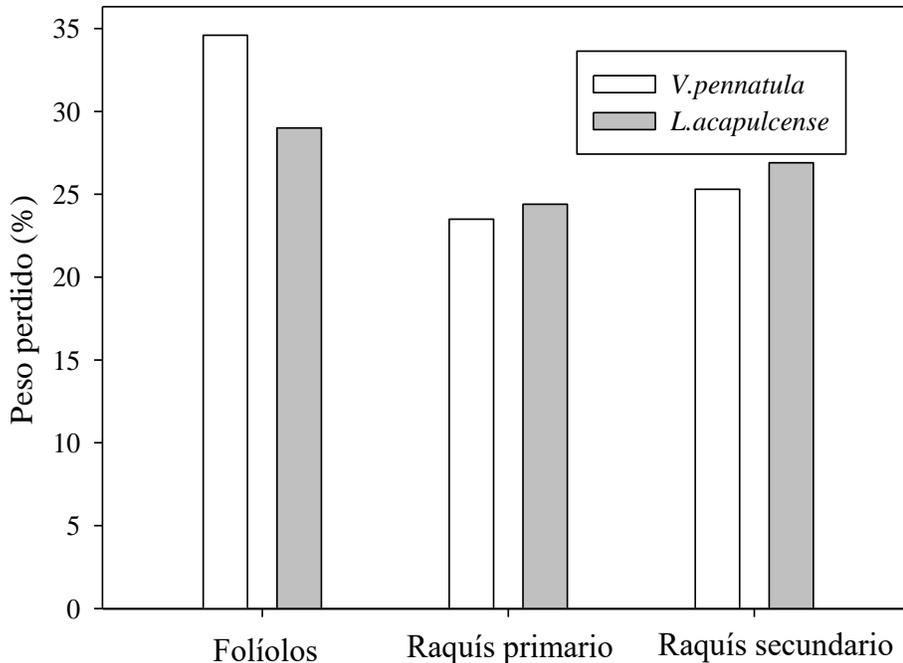


Figura 9. Pérdida de peso seco (%) libre de cenizas de los componentes de la hojarasca de *L. acapulcense* y *V. pennatula* en condiciones de clima cálido subhúmedo.

La relación entre la hojarasca y el tiempo (t) produjeron las expresiones matemáticas expuestas en el Cuadro 2, que describen la pérdida de peso en el tiempo. La tasa de descomposición osciló entre -0.00096 y -0.00090 . La más alta fue de la hojarasca de *V. pennatula* bajo la sombra de *L. acapulcense* y la tasa de descomposición más baja fue en hojarasca de *L. acapulcense* bajo su misma sombra.

Analizando el tiempo de residencia de la hojarasca en el suelo, la hojarasca de *V. pennatula* bajo la sombra de *L. acapulcense* tendría el menor tiempo (1.97) años para alcanzar una descomposición del 50 % y 13.14 años para una descomposición del 99 %, bajo las condiciones imperantes.

Cuadro 2. Ecuaciones de regresión exponencial ajustados al peso seco libre de cenizas remanente en función del tiempo, de la hojarasca de *Lysiloma acapulcense* (LYAC) y *Vachellia pennatula* (VAPE).

Hojarasca	Ecuación de regresión	<i>k</i>	t50%(días)	t99%(días)
Sombra <i>L. acapulcense</i>				
LYAC	$\gamma = 2.1967 e^{k*t}$	-0.00090	770	5117
VAPE	$\gamma = 2.1840 e^{k*t}$	-0.00096	722	4797
Sombra de <i>V. pennatula</i>				
LYAC	$\gamma = 2.1923 e^{k*t}$	-0.00093	745	4952
VAPE	$\gamma = 2.1785 e^{k*t}$	-0.00091	762	5060

K= constante de descomposición; t50%= Tiempo necesario para una descomposición de la hojarasca del 50%; t99%= Tiempo necesario para una descomposición de la hojarasca del 99%.

Las tasas de descomposición encontradas a través de los modelos de regresión exponencial (Cuadro 2), se consideran lentas y son características de ambientes de clima árido (Montaña *et al.*, 1988) y se consideran muy lentas comparadas a lo encontrado en estudios con hojarasca de otras leguminosas, expuestas en el Cuadro 3 (Sánchez *et al.*, 2009; 2001; Moro y Domingo 2008; Petit-Aldana *et al.*, 2011) en climas tropicales subhúmedos.

Cuadro 3. Tasas de descomposición (*k*) por tipo de especie y vegetación.

Especie	Tipo de vegetación	Componente	<i>k</i>	Autor
---------	--------------------	------------	----------	-------

<i>Lysiloma acapulcense</i>	Selva baja caducifolia	Folíolos, raquis primarios y secundarios	- 0.00090	Esta investigación
<i>Vachellia pennatula</i>	Selva baja caducifolia	Folíolos, raquis primarios y secundarios	- 0.00091	Esta investigación
<i>Pinus halpensis</i>	Bosque mediterráneo	Hojas	- 0.00044	García Ple <i>et al.</i> , 1989
<i>Guazuma ulmifolia</i>	N/D	Hojas	- 0.07	Petit-Aldana <i>et al.</i> , 2011
<i>Bactris gasipaes</i>	Bosque muy húmedo tropical	Folíolos, raquis, peciolos y tallo	- 0.036	Boniche <i>et al.</i> , 2008
<i>Leucaena leucocephala</i>	N/D	Hojas	- 0.007	Sánchez <i>et al.</i> , 2009
<i>Sporobolus airoides</i>	Pastizal	Hojas	- 0.0019	Montaña <i>et al.</i> , 1988
<i>Adenocarpus decorticans</i>	N/D	Hojas	- 0.53	Moro y Domingo, 2008
<i>Azelia xilocarpa</i>	Bosque seco	Hojas	- 0.39	Hanpattanakit y Chidthaisong., 2012

Las tasas de descomposición que se observaron son razonables considerando que el ambiente donde se realizó esta investigación tiene un clima cálido, considerado el más seco de los subhúmedos, donde también el régimen de precipitación es estacional concentrado en 4 meses y con cambios recientes en el patrón de precipitación que han originado eventos de precipitación cada vez más irregulares, todo esto en su conjunto no favorece las condiciones para el proceso de descomposición.

La vida media estimada para la hojarasca de ambas especies, implican hasta 5 años aproximadamente para integrarse al suelo completamente, lo cual es extremadamente largo para ambientes con temperaturas altas, sin embargo, son razonables cuando se considera que el periodo de descomposición activa se restringe a la época de mayor humedad que en la región se extiende

a 4 o 5 meses, estos datos encontrados son similares a los valores encontrados por Montaña *et al.* (1988) para *Aristida schiedeana* ($t_{0.5}$ = 503 días) e *Hilaria mutica* ($t_{0.5}$ = 909 días) en un ambiente árido en México, y difieren a la vida media encontrada en otras especies leguminosas (Castellanos-Barliza *et al.*, 2011; Rivera *et al.*, 2013).

6. CONCLUSIONES

1. La hojarasca de *V. pennatula* y *L. acapulcense* tienen diferente calidad química y potencial de degradación, sin embargo, la relación C/N de ambas fue alta y bajo las condiciones de este experimento, ambas especies tuvieron la misma tasa de descomposición.
2. El microclima generado por las copas de *L. acapulcense* y *V. pennatula* afectó de la misma forma la descomposición de la hojarasca a través del tiempo de evaluación (224 días). No hubo evidencia de que el tipo de sombra influyera en una rápida descomposición, por lo que la relación C/N fue un buen predictor de la lenta descomposición de la hojarasca.
3. La liberación de nitrógeno y fósforo no fue favorecida bajo el efecto de la sombra ni a pleno sol, más bien, el contenido de estos nutrientes se incrementó. Este comportamiento se atribuye a que los microorganismos que participan en el proceso de descomposición se adhieren a la hojarasca y los nutrientes que contienen también se contabilizan como parte de la hojarasca, al no haber liberación de nutrientes se deduce que la pérdida de peso se debió principalmente a la fragmentación.
4. Las tasas de descomposición encontradas a través de los modelos de descomposición se consideran lentas, en consecuencia, la vida media de la hojarasca es aproximadamente 5 y 13 años para una desaparición del 99 %. Los resultados son razonables y congruentes con la composición química de la hojarasca y con el ambiente donde se realizó la investigación, que limitan la descomposición y liberación de nutrientes.

7. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. and H. De Caluwe. 1997. Nutritional and plant mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244-26. doi. 10.2307 / 2265993
- Alfaro, M. e I. Rojas. 1992. Sistemas agroforestales en la cuenca superior del Rio Nosara. *In*: Montagini, F. (ed). *Sistemas agroforestales: principios y aplicaciones en lo trópicos*. Organización para Estudios Tropicales (OTS). San José, Costa Rica. pp: 277-330.
- Álvarez, S. F. J. 1982. Caída de hojarasca en una selva húmeda tropical de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 62 p.
- Álvarez-Sánchez, J. and E. R. Becerra. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* 28: 657-667. doi. 10.2307 / 2389052
- Andrade, M. G., G. Calderón, S. L. Camargo-Ricalde, R. Grether, H. M. Hernández, A. Martínez-Bernal, L. Rico, J. Rzedowski y M. Sousa S. 2007. Mimosoideae. *In*: Rzedowski, J. and G. Calderón de Rzedowski (eds.). *Familia Leguminosae, Subfamilia Mimosoideae*. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Instituto de Ecología 150: 1-229.
- AOAC. 1990. Official Method of Analysis of the Chemistry Association. 15a. ed. Washington D. C. USA.
- Arnold, A. y F. Osorio. 1998. Introducción a los conceptos básicos de la Teoría General de Sistemas. *Cinta de Moebio* 3: 40-49.
- Arras-Vota, A. 2010. *Comunicación organizacional* 3a. ed. UACH- Doble Hélice. Chihuahua, México. 237 p.
- Arunachalam, A. and N. D. Singh. 2002. Leaf litter decomposition of evergreen and deciduous *Dillenia* species in humid tropics of north-east India. *Journal Tropical Forest Science* 14: 105-115
- Atta-Krah, A. N. 1993. Trees and shrubs as secondary components of pasture. *In*: proceedings of the 17th Internacional Grassland Congress. 8-23 February. Australia. pp: 2045-2052.

- Attiwill, P. M. and A. M. Adams, 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124: 561-582.
- Avendaño-Yáñez, M. de la L., S. López-Ortiz, Y. Perroni and S. Pérez-Elizalde. 2018. Leguminous fertility islands in pastures. *Arid Land Research and Management* 32: 5770. doi.org/10.1080/15324982.2017.1377782
- Bardgett, R. D. and A. Shine. 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem functioning temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 317-321. doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00121-7
- Barrance, A. J., L. Flores, E. Padilla, J. E. Gordon and K. Schreckenberg. 2003. Tree and farming in the dry zone of southern Honduras I: campesino tree husbandry practices. *Agroforestry Systems* 59: 97-106. doi.org/10.1023/A:1026347006022
- Bautista-Tolentino, M., S. López-Ortiz, P. Pérez-Hernández, M. Vargas-Mendoza, F. Gallardo López y F. C. Gómez-Merino. 2011. Sistemas agro y silvopastoriles en la Comunidad El Limón, Municipio de Paso de Ovejas, Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14: 63-76. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=93915703005> [consultado noviembre 2018].
- Bazill, J. A. E., A. Méndez, L. Araya J. and A. MacLennan. 1994. Afforestation on cattle farms: anual report to ODA. MIRENEM/MAG/ODA Project. Esparza. Costa Rica. pp: 32.
- Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22. doi. 10.1016/S0378-1127(99)00294-7
- Bertalanffy, L. 1989. *Teoría General de Sistemas*. Fondo de Cultura Económica. México. pp. 311.
- Bertoglio, O. 1994. *Introducción a la Teoría General de Sistemas*. Editorial Limusa. 137 p.
- Binkley, D. 1986. *Forest nutrition management*. John Wiley & Sons, New York. 290 p.

- Boniche, J., A. Alvarado, E. Molina y T. J. Smyth. 2008. Descomposición y liberación de carbono y nutrimentos de los residuos de cosecha en plantaciones de pejíbaye para palmito en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 32: 73-86.
- Boyás, D. J. C., M. A. Cervantes S., J. M. Javelly G., M. M. Linares A., F. Solares A., R. M. Soto E., I. Naufal T. and L. Sandoval C. 1993. Diagnóstico Forestal del Estado de Morelos. SAGAR, INIFAP, CIRCE. 245 p.
- Brown, S., J. M. Anderson, P. L. Wooper, M. J. Swift and E. Barrios. 1994. Soil biological processes in tropical ecosystems. *In: The Biological management of tropical soil fertility.* (Eds. P.L. Wooper and M.J. Swift). John Wiley and Sons, Chichester, UK. p. 120.
- Bubb, K.A., Z.H. Xu, J.A. Simpson and P.G. Safigna. 1998. Some nutrient dynamics associated with litterfall and litter decomposition in hoop pine plantations of southeast Queensland, Australia. *Forest Ecology and Management* 110: 343-352. doi. org/10.1016/S0378-1127(98)00295-3
- Budowski, G. 1983. An attempt to quantify some current agroforestry practices in Costa Rica. *In: Hundley, P.A. (ed). Plant research and agroforestry. Proceedings of a Consultation Meeting held in Nairobi. 8-23 April. Nairobi, Kenya. pp: 43-62.*
- Bunnell, F. and E. N. Tait. 1974. Mathematical simulation models of decomposition processes. *In: Soil organism and decomposition in Tundra Holding (Eds.) A.J., Heal, S.F., MacLean, S., Flanagan, P.W. Tundra Biome Steering Committee (Stockholm), Sweden. pp. 207-225.*
- Bustamante, J. y F. Romero. 1991. Producción ganadera en un contexto agroforestal: Sistemas silvopastoriles. Carta de RISPAL. 3 p.
- Camacho-Moreno, E., S. López-Ortiz, C. Olguín-Palacios, A. Suárez-Islas, J. I. Valdez-Hernández y E. Pineda-Herrera. 2017. Fenología y arquitectura arbórea de *Calyptrothrix schiedeana* O. Berg, *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Beth y *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson en agroecosistemas de Veracruz. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 40: 19-35. doi.org/10.29298/rmcf. v8i40.33

- Carrera, A. L., M. J. Mazzarino, M. B. Bertiller, H. F. del Valle and E. M. Carretero. 2009. Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte phytogeographical province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73: 192-201. doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.09.016
- Carrera, A. and M. Bertiller. 2010. Relationships among plant litter, fine roots, and soil organic C and N across an aridity gradient in northern Patagonia, Argentina. *Écoscience* 17: 276-286. <http://www.jstor.org/stable/42905822> [consultado febrero 2019].
- Castellanos-Barliza, J. and J. D. León P. 2011. Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) establecidas en suelos degradados de Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59: 113-128. doi.10.15517/RBT.V59I1.3182
- CATIE, 1984. Especies para leña, arbustos y árboles para la producción de energía. National Academy of Sciences. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza; Turrialba, Costa Rica. 343 p.
- CATIE, 2003. Árboles de Centroamérica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 1091 p.
- Combe, J. and G. Budowski. 1979. Classification of traditional agroforestry techniques. *In: Workshop on traditional agroforestry systems in Latin America.* (Ed.). De las Salas, G., Turrialba, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. pp. 17-47.
- Cornelissen, H. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582. doi.10.2307 / 2261479
- Couteaux, M., P. Bottner and B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66. doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8
- Crespo, G. 2015. Factores que influyen en el reciclaje de nutrientes en pastizales permanentes, avances en el desarrollo de su modelación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 49: 1-10. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=193036208001> [consultado marzo 2019].

- Crespo, G. and A. A. Pérez. 2000. Mulch contribution to nutrient recycling in permanent pastures. Cuban Journal of Agricultural Science 33:329.
- Chiappy-Jhones, J., L. Gama, M. Soto-Esparza, D. Geissert y J. Chávez. 2002. Regionalización paisajística del Estado de Veracruz, México. Universidad y Ciencia 36: 87-113.
- Daufresne, T. and M. Loreau. 2001. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. Ecology 82 :3069-3082. doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3069:ESPPDIfont>2.0.CO;2
- Davis, S., C. Corronado-Molina, D. Childers and J. Day. 2003. Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. Aquatic Botany 75: 199-215. doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00176-6
- De Gante-Ramírez, P. 2018. Crecimiento, rendimiento y calidad nutritiva de gramíneas bajo el dosel de árboles leguminosos en el trópico subhúmedo. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Campus Veracruz. Tepetates, Manlio Fabio Altamirano, Veracruz, México. 64 p.
- Decaens, T., J. J. Jiménez, E. Barros, A. Chauvel, E. Blanchart, C. Fragoso and P. Lavelle. 2004. Soil macrofaunal communities in permanent pastures derived from tropical forest or savanna. Agriculture, Ecosystems and Environment 103: 301-312. doi.org/10.1016/j.agee.2003.12.005
- Del Valle, A. J. I. 2003. Cantidad, calidad y nutrimentos reciclados por la hojarasca fina de bosques pantanosos del Pacífico Sur Colombiano. Interciencia 28: 443-449. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33908303> [consultado marzo 2019].
- García, C., E. Prats, P. Vanrell, Ll. Sabater y M. Morey (1989-1990). Dinámica de la descomposición de las hojas de *Pinus halpensis* Mill. en Cap Des Pinar (Alcúdia Mallorca). Bolleti de la societat d' historia natural de les balears. 33:175-187.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5a ed. Instituto de Geografía- Universidad Nacional Autónoma de México. 90 p.

- Guevara, S., A. y Lira-Noriega. 2004. De los pastos de la selva a la selva de los pastos: la introducción de la ganadería en México. *Pastos*. 34: 109-150.
- Hanpattanakit, P. and A. Chidthaisong. 2012. Litter Production and Decomposition in Dry Dipterocarp Forest and Their Responses to Climatic Factors. *GMSARN International Journal* 6: 169-174.
- Heal, O. W., J. M. Anderson and M. J. Swift. 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. *In: G. Cadisch; K. Giller (eds). Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. 2a. ed. UK University Press, Cambridge, Cab International. pp: 27.
- Hernández, D. S. and G. Russell. 2001. The tree-grass-soil interaction in silvopastoral systems. *In: Memory Second congress on agroforestry and livestock production in Latin America*. San José, Costa Rica. pp: 136-143.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7:336-339. doi.org/10.1016/0169-5347(92)90126-V
- Hossain, M. and F. Hoque. 2008. Litter production and decomposition in mangroves. *Indian Journal of Forestry* 31: 227-238.
- Ibarra, M., J. Caldentey y A. Promis. 2011. Descomposición de hojarasca en rodales de *Nothofagus pumilio* de la región de Magallanes. *Bosque* 32(3):227-233. doi.org/10.4067/S0717-92002011000300004
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Paso de Ovejas, Veracruz de Ignacio de la Llave.
http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/30/30126.pdf
[consultado febrero 2019].
- Isaac, S. and M. Nair. 2005. Biodegradation of leaf litter in the warm humid tropics of Kerala, India. *Soil Biology Biochemistry* 37:1656-1664. doi.10.1016/j. soilbio.2005.02.002

- IUSS-WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. Roma, FAO.
- Jansson, P. E. and B. Berg. 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate. Long term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany* 63:1008-1016. doi.10.1139/b85-136
- Jenny, H., S. P. Gessel and F.T. Bingham. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 68:419-432.
- Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Athens, Georgia Institute of Ecology, University of Georgia. 190 p.
- Kass, D. C. L. 1992. Agroforestales. Conferencia Curso Internacional Desarrollo de Sistemas Agroforestales. Turrialba. 5 p.
- Lampkin, N. 1998. Agricultura ecológica, 1ra. ed. Mundi-prensa, Madrid, España. 724 p.
- Liu, W., J. E. D. Fox and Z. Hu. 2000. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. *Ecological Research* 15: 435-447. doi. 10.1046/j.1440-1703.2000.00366.x
- Liu, W., J. E. D. Fox and Z. Hu. 2006. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and Uunnan, South-west China. *Ecological research* 15: 435- 447. doi. 10.1046 / j.1440-1703.2000.00366.
- Martius, C., H. Höfer, M. Garcia, J. Römbke and W. Hanagarth. 2004. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 68: 137-154. doi. 10.1023 / B: FRES.0000017468.76807.50
- Mctierman, K. B., M. M Couteaux, B. Berg, M. P. Berg, R. Calvo de Ant, A. Gallardo, W. Kratzs, P. Piussi, J. Remade and A. Virzo de Santo. 2003. Changes in chemical composition of *Pinus silvestris* needle litter during decomposition along a European coniferous forest climatic transect. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 801-812. doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00107-X

- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59:465-472. doi. 10.2307 / 1936576
- Melillo, J. M., D. Aber J. and F. Muratore J. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63(3):621-626. doi. 10.2307 / 1936780
- Montagnini, F. 1992. *Sistemas agroforestales: principios y aplicaciones en los trópicos*. 2a. ed. Organización para Estudios Tropicales. San José, Costa Rica. 622 p.
- Montagnini, F. y C. F. Jordan. 2002. Reciclaje de nutrientes. *In: Guariguata M. R, Kastán G (Eds.)*. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. pp: 167-191.
- Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo and J. P. Delhoume. 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. doi.org/10.1016/S0140-1963(18)31096-6
- Moro, J. M., y F. Domingo. 1996. Descomposición de hojarasca en la leguminosa *Adenocarpus decorticans*. Pérdida de peso y dinámica de los nutrientes. *Mediterránea. Serie de Estudios Biológicos* 15: 13-19. doi. 10.14198/MDTRRA1996.15.0
- Mtambanengwe, F. and H. Kirchmann. 1995. Litter from a tropical savanna woodland (Miombo): Chemical composition and C and N mineralization. *Soil Biology and Biochemistry* 27:1639-1651. doi.org/10.1016/0038-0717(95)00073-N
- Mungai, N. W. and P. P. Motavalli. 2006. Litter quality effects on soil carbon and nitrogen dynamics in temperate alley cropping systems. *Applied Soil Ecology* 31:32-42. doi. 10.1016 /j.apsoil.2005.04.009
- Murphy, K.L., M. Klopatek J. and C. Klopatek C. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8(4):1061-1071. doi. org/10.1890/1051-0761(1998)008[1061:TEOLQAfont>2.0.CO;2
- Musálem, M. A. 2001. *Sistemas agrosilvopastoriles*. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. 120 p.

- Nair, P. K. R. 1985. Clasificación de Agroforestry systems. International Center for Research in Agroforestry. Nairobi, Kenya. pp: 52.
- Odum, P.E. 1984. Properties of agroecosystems. *In: Agricultural Ecosystems* (Eds). Lowrance, R., B.R. Stinner and G.J. House). (Ed). John Wiley and Sons. USA. pp: 5-11.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and balance of producers and decomposer in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331. doi. org/10.2307/1932179
- Ospina, A. A. 2006. Agroforestería. Aportes conceptuales, metodológicos y prácticos para el estudio agroforestal. Santiago de Cali, Valle del Cauca: Editorial Asociación del Colectivo de Agroecología del Suroccidente Colombiano- ACASOC. Colombia 207 p.
- Palm, C. and A. Rowland. 1997. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. *In: G. Cadisch; K. Giller* (eds). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. pp: 379-392.
- Palma, R. M., J. Prause, A.V. Fontanive and M. P. Jimenez. 1998. Litter fall and litter decomposition in a forest of the Parque Chaqueño Argentino. *Forest Ecology and Management* 106: 205-210. doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00312-5
- Pandey, C. B., D. K. Sharmal and S. S. Bargali. 2006. Decomposition and nitrogen release from *Leucaena leucocephala* in central India. *Tropical Ecology* 47: 149-151.
- Pelegrí, S., V. H. Rivera-Monroy and R. Twilley. 1997. A comparison of nitrogen fixation (acetylene reduction) among three species of mangrove litter, sediments, and pneumatophores in south Florida, USA. *Hydrobiologia* 356:73-79. doi. 10.1023 / A: 1003124316042
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. FAO. 413 p.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, H. Cornelissen J., F. Vendramini, M. Cabido, A. Castellanos. 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. doi. 10.1023 / A: 1014981715532

Petit-Aldana, J., F. Casanova-Lugo, J. Solorio-Sánchez, L. Ramírez-Avilé. 2011. Producción y calidad de hojarasca en bancos de forraje puros y mixtos en Yucatán, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 17: 165-17. doi. org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.066

Piatek, K. B. and H. L. Alen. 2000. Site preparation effects on foliar N and P use, retranslocation, and transfer to litter in 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management* 129: 143-152. doi. org/10.1016/S0378-1127(99)00150-4

Porter, L. K. 1975. Nitrogen transfer in ecosystems. *Soil Biochemistry* 4: 1-30.

Prause, G. J., C. Arce y P. N. Angeloni. 2003. Variación mensual en el aporte de hojas de cuatro especies forestales nativas del Parque Chaqueño Húmedo (Argentina). *Revista de Ciencias Forestales-Quebracho*, 10: 39-45. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48101004> [consultado septiembre 2018].

Purata, S. E. 1999. Economic potential of the huizache, *Acacia pennatula* (Mimosoideae) in central Veracruz, Mexico. *Economic Botany* 53: 15-29. doi. 10.1007 / BF02860787

Rivera, V. R., P. L. Soto, C. A. Núñez, B. De Jung, M. G. Hernández y A. B. Ordóñez 2013. Producción y tasa de descomposición de hojarasca en acahuals de selva caducifolia en Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4: 20-30. doi. 10.29298 / rmcf. v4i20.367

Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.

Salas, J. B. 1993. *Árboles de Nicaragua*. Managua. IRENA. HISPIMER. 320 p.

Sayer, E. J. and E. V. Tanner. 2010. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology* 98(5):1052-1062. doi. org/10.1111/j.1365-2745.2010.01680.x

- Schlatter, J., R. Grez and V. Gerding. 2003. Manual para el reconocimiento de suelos. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. pp:1148.
- Schlatter, J., V. Gerding y S. Calderón. 2006. Aporte de la hojarasca al ciclo biogeoquímico en plantaciones de *Eucalyptus nitens*. *Bosque* 27: 115-125. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002006000200006>
- Schlesinger, W. H. 2000. Biogeoquímica: un análisis global. Ariel Ciencia, Barcelona, España. 577 p.
- Serna, A. 2009. Impacto del manejo del ecosistema del pastizal en la fertilidad natural y sostenibilidad del suelo. *Avances en Investigación Agropecuaria* 13: 3-16. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=837/83712256001> [consultado enero 2019].
- Siles, P., R. J. Martínez, R. F. Andino y L. Molina. 2013. Diversidad arbórea de cercas vivas y dos fragmentos de bosque en la comunidad de Santa Adelaida, Esteli. *Encuentro* 96:60-76. doi.org/10.5377/encuentro.v0i96.1270
- Sinclair, F. L. 1992 *Advances in agroforestry: In: Project desing, selection and management of components, and system evaluation. British Council short course, 29 March-10 April.* pp: 15-84.
- Suárez-Island, A., G. Williams-Linera, C. Trejo, J. I. Valdez-Hernández, V. M. Cetina-Alcalá and H. Vibrans. 2012. Local knowledge helps select species for forest restoration in a tropical dry forest of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems* 85: 35-55. doi.10.1007 / s10457-011-9437-9
- Swift, M., O. Heal. and J. Anderson. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems.* University of California Press, San Francisco, USA. 371 p.
- Swift, M.J., and J. M. Anderson. 1989. *Decomposition. In: H. Lieth and M.J.A. Werger (eds.). Tropical rain forest ecosystems: Biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the world 14A.* Elsevier Science, Nueva York. pp. 547- 569.
- Tamayo, A. A. 1999. Teoría general de sistemas. *Noos* 8:84-89.

- Thomas, R. J. 1992. The role of the legume in the nitrogen cycle of productive and sustainable pastures. *Grass and Forage Science* 47:133. doi. 10.1111 /j.1365-2494.1992.tb02256.x
- Trofymow, J. A., T. R. Moore, B. Titus, C. Prescott, I. Morrison, M. Siltanen, S. Smith, J. Fyles, R. Wein, C. Camiré, L. Duschene, L. Kozak, M. Kranabetter and S. Visser. 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forest: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 789-804. doi.org/10.4141/cjss10032
- Van Soest, P.J. y R. H. Wine. 1968 Determination of Lignin and Cellulose in Acid Detergent Fiber with Permanganate. *Association of Official Analytical Chemists* 1968 51: 780-785.
- Vitousek, P. and R. Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17(1):137-167. doi. 10.1146 / annurev.es.17.110186.001033
- Von-Arx, G., M. Dobbertin M. y M. Rebetez. 2012. Efectos espacio-temporales del dosel del bosque en el microclima del sotobosque en un experimento a largo plazo en Suiza. *Meteorología Agrícola y Forestal* 166: 144-155. doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.018
- Vuuren, M., F. Berendse and W. De Visser. 1993. Species and Site differences in the decomposition of litters ad roots from wet heathlands. *Canadian Journal of Botany* 71:167-173. doi. 10.1139 / b93-019
- Wafar, S., A. Untawale and M. Wafar. 1997. Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 111-124. doi.org/10.1006/ecss.1996.0152
- Wang, Q., S. Wang and Y. Huang. 2008. Comparisons of litterfall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology Management* 255: 1210-1218. doi. 10.1016/j.foreco.2007.10.026
- Wardle, D., and Lavelle P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. *In*: G. Cadisch; K. Giller (ed). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. pp: 107-124.
- Waring, R. H. and W.H. Schlesinger. 1985. *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. Academic Press. London. 340 pp.

Wright, I. J., B. Reich, P., M. Westoby, D. Ackerly, D., Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, C.H. Cornelissen J. M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, K. Groom P., J. Gulias, K. Hikosaka, B. Lamont B., T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. Midgley J. L. M. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, I. Pyankov V., C. Roumet, C. Thomas S., G. Tjoelker M., J. Veneklaas, E. and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985):821-827. doi. 10.1038 / nature02403