

PRODUCCIÓN, PÉRDIDA DE PESO Y TASAS DE DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN CAFETALES TRADICIONAL Y RÚSTICO, Y SELVA MEDIANA, EN VERACRUZ, MÉXICO

PRODUCTION, WEIGHT LOSS AND DECOMPOSITION RATES OF LEAF LITTER IN TRADITIONAL AND RUSTIC COFFEE SYSTEMS AND MEDIUM TROPICAL FOREST IN VERACRUZ, MEXICO

Luis Villavicencio-Enríquez

University of Bangor, Wales. Correo-e: luviencz@yahoo.com

RESUMEN

Se realizó un estudio para analizar la producción, pérdida de masa y tasa de descomposición de hojarasca en parcelas agroforestales con Sistema Tradicional de Café (STC), Sistemas Rústico de Café (SRC) y Selva mediana subperennifolia (Smsp), en San Miguel, Veracruz, México. En cada sistema se establecieron tres cuadrantes al azar (1000 m²). La colecta de hojarasca producida por el dosel se realizó cada 15 días, durante un año calendario. La descomposición de la hojarasca se evaluó en bolsas de polietileno que contenían 10 g (peso seco) de las especies dominantes y una mezcla representativa por sistema. Las bolsas se colectaron en siete fechas durante 352 días. La tasa de descomposición (*k*) fue alta para *Piper hispidum* y para la hojarasca en SRC, en todas las fechas de muestreo, indicando un posible efecto del microclima o de la calidad de hojarasca. Las *k* menores se obtuvieron en *Robinsonella mirandae/Coffea arabica* y *Mastichodendron capirii*, en STC y Smsp. El resto de hojarascas mostraron tasas medianas de descomposición; *R. mirandae* no mostró diferencias entre sistemas. El estudio demostró la importancia de la producción y calidad de hojarasca, así como de los factores medioambientales, en la descomposición, en los sistemas de estudio.

Recibido: 11 de agosto, 2010
Aceptado: 16 de abril, 2012
doi: 10.5154/r.rchscfa/2010.08.049
[http:// www.chapingo.mx/revistas](http://www.chapingo.mx/revistas)

ABSTRACT

A study was conducted to analyze production, mass loss and decomposition rates of leaf litter in agroforestry plots with traditional coffee system (TCS), rustic coffee system (RCS) and medium tropical forest (mtf), in San Miguel, Veracruz, Mexico. In each system, three quadrants were randomly established (1000 m²). The collection of leaf litter produced by the canopy was performed every 15 days, during a calendar year. Leaf litter decomposition was evaluated in litterbags containing 10 g (dry weight) of the dominant species and a representative mixture per system. Litterbags were collected on seven dates during 352 days. The decomposition rate (*k*) was high for *Piper hispidum* and leaf litter in RCS, in all sampling dates, indicating a possible effect of microclimate or quality of leaf litter. The lowest *k* values were obtained in *Robinsonella mirandae/Coffea arabica* and *Mastichodendron capirii*, in TCS and mtf. The rest of the leaf litter showed average rates of decomposition; *Robinsonella mirandae* showed no differences among systems. The study demonstrates the importance of leaf litter quality and production, and the environmental factors in the decomposition of the study systems.

PALABRAS CLAVE: Agroforestería, ecología forestal, descomposición de materia orgánica, producción primaria

KEYWORDS: agroforestry, forest ecology, organic matter decomposition, primary production.

INTRODUCCIÓN

La producción primaria neta (PPN) es un proceso básico en los ecosistemas terrestres. En él se establece el vínculo entre la descomposición orgánica y los procesos de ciclaje de nutrientes, que es la ruta más importante de transferencia de energía dentro del ecosistema (Aerts & De Caluwe, 1997; Álvarez-Sánchez, 1995; Álvarez-Sánchez & Guevara, 1993; Meentemeyer, Box, & Thompson, 1982). La NPP se distribuye de cuatro formas: 1) se almacena como biomasa (incluyendo las raíces), 2) se segrega de materia orgánica soluble, 3) se consume por animales e insectos y 4) se deposita

INTRODUCTION

Net primary production (NPP) is a basic process in terrestrial ecosystems. The bond between organic decomposition and nutrient cycling processes is established in NPP, which is the major route of energy transfer within the ecosystem (Aerts & De Caluwe, 1997; Álvarez-Sánchez, 1995; Álvarez-Sánchez & Guevara, 1993; Meentemeyer, Box, & Thompson, 1982). NPP is distributed in four ways: 1) stored as biomass (including roots), 2) obtained from soluble organic matter, 3) consumed by animals and insects and 4) deposited on soil as leaf litter. The production of large amounts of annual leaf lit-

como hojarasca en el suelo. La producción anual de cantidades grandes de hojarasca es característica de ecosistemas tropicales, particularmente, en las selvas perennifolias y subperennifolias. También se caracterizan por la heterogeneidad de la hojarasca que está influida por la cantidad, calidad y estacionalidad (Burghouts, Ernsting, Korthals, & De Vries, 1992).

Usualmente, la descomposición se mide como la pérdida de peso a través del tiempo. Algunos factores considerados en la descomposición de materia orgánica son la influencia de microorganismos descomponedores, emanación de CO₂, fraccionamiento isotópico y enriquecimiento de ¹³C en los perfiles del suelo (Bjorn & Comstedt, 2007). La mayoría de los estudios sobre la descomposición en selvas y bosques, se han centrado en los componentes aéreos del árbol, como el follaje (Melillo et al., 1989; Proctor, 1983; Sundarapandiam & Swamy, 1999), cortezas, ramas y madera (Harmon, Whigham, Sexton, & Olmsted, 1995).

Para Aerts (1997) existen tres factores de importancia que controlan los procesos de descomposición en los ecosistemas: el clima, la calidad del recurso y las colonias de microorganismos descomponedores. Estos microorganismos se consideran el factor principal en las zonas con condiciones climáticas extremas (Bjorn & Comstedt, 2007; Couteaux, Bottner, & Berg, 1995; Melillo et al., 1993; Swift, Heal, & Anderson, 1979; Zhou et al., 2008). Teóricamente, la hojarasca se compone de una fracción lábil de azúcares y proteínas que se descomponen con rapidez, y de otra fracción más recalcitrante, formada de lignina, fenoles, celulosa y hemicelulosa que se descomponen lentamente (Binkley, 1986).

Dos etapas básicas están involucradas en el proceso de descomposición. La primera implica la fragmentación física y química que sufre la materia orgánica por medio de herbívoros pequeños, insectos y otros organismos. Posteriormente, los microorganismos como bacterias y hongos reducen aún más la materia. Ésta se mineraliza en moléculas orgánicas básicas como amonio, fosfato, dióxido y agua, que permanecen disponibles para las plantas y microorganismos o que pueden ser lixiviados fuera del sistema. La segunda etapa en el proceso de descomposición es el catabolismo, donde la materia orgánica se divide en partes todavía más pequeñas, a través de procesos químicos (Aerts, 1997; Swift & Anderson, 1989). Una vez fragmentada la hojarasca, sus componentes se mezclan con el resto del sustrato en el suelo, y los componentes más lábiles como el N, P y fenoles son lavados por la acción del agua, principalmente. Estos influyen en la primera etapa del proceso de descomposición, cuando la mineralización y la humificación ocurren; después, otros compuestos más resistentes como la lignina, fenoles y taninos actúan como principales agentes para desacelerar el proceso

ter is a characteristic of tropical ecosystems, especially in perennial forests and medium tropical forests. It is also characterized due to the heterogeneity of leaf litter, which is influenced by quantity, quality and seasonality (Burghouts, Ernsting, Korthals, & De Vries, 1992).

Typically, decomposition is measured as the weight loss over time. Some factors that have been considered in organic matter decomposition are: the influence of decomposing microorganisms, emission of CO₂, isotope fractionation and ¹³C enrichment in soil profiles (Bjorn & Comstedt, 2007). Most studies on decomposition in forests have focused on tree aerial components, such as foliage (Melillo *et al.*, 1989; Proctor, 1983; Sundarapandiam & Swamy, 1999), barks, branches and wood (Harmon, Whigham, Sexton, & Olmsted, 1995).

For Aerts (1997), there are three important factors that control the processes of decomposition in ecosystems: climate, quality of the resource and colonies of decomposing microorganisms. These microorganisms are considered the main factor in areas with extreme weather conditions (Swift, Heal & Anderson, 1979; Melillo et al., 1993; Couteaux, Bottner & Berg, 1995; Bjorn & Comstedt, 2007; Zhou et al., 2008). Theoretically, leaf litter is composed of a labile fraction of sugars and proteins, which decompose quickly, and another more recalcitrant fraction, consisting of lignin, phenols, celluloses and hemicelluloses, which decompose slowly (Binkley, 1986).

Two basic stages are involved in the decomposition process. The first stage comprises physical and chemical fragmentation of organic matter caused by small herbivores, insects and other organisms. Subsequently, microorganisms such as bacteria and fungi continue reducing organic matter, which is mineralized in basic organic molecules such as ammonium, phosphate, dioxide and water, which remain available for plants and microorganisms or can be leached out of the system. The second stage in the decomposition process is catabolism, in which organic matter is divided into even smaller parts by means of chemical processes (Aerts, 1997; Swift and Anderson, 1989). Once the leaf litter is fragmented, its components are mixed with the rest of the substrate in soil, and the most labile components such as N, P, and phenols are washed by the action of water. These components affect the first stage of the decomposition process, when mineralization and humification occur; later, other more resistant compounds such as lignin, phenols and tannins act as primary agents to decrease decomposition. The early stages of decomposition are strongly influenced by weather, water soluble nutrient concentrations and structural carbohydrates in leaf litter, while the later stages of decomposition are influenced by the lignin concentration (Berg, 2000). The most common model to describe the process of decomposition has been the simple or negative exponential (Jenny, Gesseli, & Bing-

de descomposición. Las primeras etapas de descomposición se ven fuertemente influidas por el clima, las concentraciones de nutrientes solubles en agua y carbohidratos estructurales en hojarasca, mientras que las últimas etapas de la descomposición por la concentración de lignina (Berg, 2000). El modelo más utilizado para describir el proceso de descomposición ha sido el exponencial sencillo o negativo (Jenny, Gessei, & Bingham, 1949), al igual que en estudios realizados en los trópicos (Álvarez-Sánchez & Becerra-Enriquez, 1996; Cuevas & Medina, 1988; Frangi & Lugo, 1985; Gong & Ong, 1983; Harmon et al., 1995; Landsberg & Gower, 1997; Saldarriaga, 1994; Songwe, Okali, & Fesehun, 1995).

En México, en los estudios de descomposición de hojarasca se ha utilizado el método de bolsas para descomposición (litterbags) o la observación directa de la pérdida de peso en campo. Tales estudios se han realizado en ecosistemas como: selva baja caducifolia (Martínez-Yrizar, 1980; 1984), selva caducifolia secundaria (Xuluc-Tolosa, Vester, Ramírez-Marcial, Castellanos-Albores, & Laurece, 2003), zonas áridas (Maya & Arriaga, 1996; Montaña, Ezcurra, & Carrillo, 1988), bosques templados (Ezcurra & Becerra, 1987), bosque de pino-encino y pastizales (Montaña et al., 1988), selva alta perennifolia (Álvarez-Sánchez & Guevara, 1993) y selva mediana subperennifolia (Harmon et al., 1995). Este estudio se realizó con el objeto de estudiar la influencia de los procesos básicos de producción y descomposición de hojarasca en cafetales tradicionales y rústicos, y selva mediana subperennifolia, para el funcionamiento y manejo de estos sistemas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El municipio de Amatlán de los Reyes está situado en la latitud 18° 51' N y longitud 96° 55' O, a una altitud de 830 m, con una superficie total de 148,88 ha. La precipitación media anual es de 1,913 mm y la temperatura media anual de 23.5 °C. El clima es semicálido húmedo con lluvias en verano (A)C (m) a (i')g (García, 1987). Los suelos se clasifican como vertisoles y rendzinas con un pH de 6.0 (Food and Agriculture Organization [FAO], 2007).

Se establecieron tres cuadrantes (100 m²) representativos para cada uno de los siguientes sistemas agroforestales: 1) Sistema Tradicional de Café (STC), 2) Sistema Rústico de Café (SRC) y 3) Sistemas de selva mediana subperennifolia (Smsp). En cada sitio se colocaron aleatoriamente tres trampas de red de polietileno (apertura de 1 cm) con forma de embudo para colecta de hojarasca (1 m²). Las trampas se colocaron a una altura aproximada de 50 cm del suelo, para evitar daños por microorganismos o por humedad al permitir un flujo mayor de aire (Swift et al., 1979).

La hojarasca fresca se colectó cada 15 días durante un año calendario (2006). Cada colecta se procesó

ham, 1949); also common in tropical studies (Álvarez-Sánchez & Becerra-Enriquez, 1996; Cuevas & Medina, 1988; Frangi & Lugo, 1985; Gong & Ong, 1983; Harmon et al., 1995; Landsberg & Gower, 1997; Saldarriaga, 1994; Songwe, Okali, & Fesehun, 1995).

In Mexico, the litterbag method is the most widely used to measure decomposition and weight loss in situ. Such studies have been conducted in ecosystems such as: low deciduous forest (Martínez-Yrizar, 1980, 1984), secondary deciduous forest (Xuluc-Tolosa, Vester, Ramírez-Marcial, Castellanos-Albores & Laurece, 2003), arid regions (Maya & Arriaga, 1996; Montaña, Ezcurra, Carrillo, 1988), temperate forests (Ezcurra and Becerra, 1987) pine-oak forest and grassland (Montaña et al., 1988), high evergreen forest (Álvarez-Sánchez and Guevara, 1993) and medium tropical forest (Harmon et al., 1995). This study was carried out to evaluate the influence of the basic processes of production and decomposition of leaf litter in traditional and rustic coffee plots and medium tropical forest, for functioning and management of these systems.

MATERIALS AND METHODS

The municipality of Amatlán de los Reyes is located at 18° 51' N and 96° 55' W and 830 m altitude, with a total surface of 148.88 ha. Average annual rainfall is 1913 mm per year, average annual temperature of 23.5 °C. The climate is semi-warm with rains in summer (A)C (m) a (i')g (García, 1987). Soils are classified as vertisols and rendzina with a pH of 6.0 (Food and Agriculture Organization [FAO] 2007).

Three quadrants (1000 m²) representative for each of the following agroforestry systems were established: 1) traditional coffee system (TCS), 2) rustic coffee system (RCS) and 3) medium tropical forest (mtf). At each site, three funnel-shaped trap nettings made of polyethylene (1cm aperture), were randomly placed to collect leaf litter (1 m²). Traps were positioned at a height of 50 cm from the soil to prevent damages caused by microorganisms or moisture, due to a greater air flow (Swift et al., 1979).

Fresh leaf litter was collected every 15 days during a calendar year (2006). Each collection was processed, sorting out leaf litter from that material damaged by microorganisms, insects or animals; and also according to the dominant species and others. Samples were manually cleaned with distilled water and dried for 48 h in an oven at 60 °C. The production of dry weight (kg·ha⁻¹) was measured per system, dominant species and others (Anderson and Ingram, 1989; Palm & Rowland, 1997). To measure decomposition, 252 litterbags of 10 x 10 cm and 1 mm mesh aperture were prepared to enable the entry of moisture and microorganisms (Swift et al., 1979). Litterbags were filled with 10 g leaf litter of the dominant species and representative mixtures from each system (Table 1).

separando el material que no fuera hojarasca y aquél dañado por microorganismos, insectos o animales; también de acuerdo con las especies dominantes y otras. La hojarasca se limpió manualmente con agua destilada y se secó por 48 h en un horno a 60 °C. La producción de peso seco ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) se midió por sistema, por especies dominantes y otras (Anderson & Ingram, 1989; Palm & Rowland, 1997). Para medir la descomposición se prepararon 252 bolsas de polietileno de 10 x 10 cm y 1 mm de apertura de malla, para permitir la entrada de microorganismos y humedad (Swift et al., 1979). Las bolsas se llenaron con un peso seco de 10 g de hojarasca de las especies dominantes y mezclas representativas por sistema (Cuadro 1).

CUADRO 1. Contenidos de hojarasca en bolsas para medir descomposición por sistema (litterbags).

STC	SRC	Smsp
+ <i>Robinsonella mirandae</i>	+ <i>Robinsonella mirandae</i>	+ <i>Robinsonella mirandae</i>
^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>
* <i>Mastichodendron capirii</i>	* <i>Piper hispidum</i>	* <i>Croton officinalis</i>
Mezcla de hojarasca	Mezcla de hojarasca	Mezcla de hojarasca

Nota: + = *Robinsonella mirandae*; ^ = *Robinsonella mirandae/Coffea arabica*; * = Especies dominantes; mezcla= Mezcla de hojarasca general por sistema.

TABLE 1. Leaf litter content in litterbags to obtain the decomposition per system.

TCS	RCS	mtf
+ <i>Robinsonella mirandae</i>	+ <i>Robinsonella mirandae</i>	+ <i>Robinsonella mirandae</i>
^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	^ <i>Robinsonella-mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>
* <i>Mastichodendron capirii</i>	* <i>Piper hispidum</i>	* <i>Croton officinalis</i>
Litter mixture	Litter mixture	Litter mixture

Nota: TCS: traditional coffee system, RCS: rustic coffee system, mtf: medium tropical forest, *=dominant species, Mixture= leaf litter mixture per system.

Las series de bolsas se colocaron en los sitios a nivel del suelo. Éstas se recolectaron durante los intervalos de muestreo, los días 1, 11, 22, 44, 88, 176 y 352. En cada muestreo, el material restante en las bolsas con hojarasca se procesó para obtener el peso seco por medio de limpiado y secado en estufa (48 h a 60 °C) (Palm & Rowland, 1997). La pérdida de peso se determinó con el modelo exponencial simple:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

Donde W_0 y W_t son el peso al inicio del experimento y después del tiempo t (años), respectivamente; k es la constante de la tasa de descomposición.

La constante k se calculó de acuerdo con la fórmula de Olson (1963):

$$\ln(x_0/x_t) = -kt$$

Donde x_0 es el peso original de la hojarasca, x_t es el peso remanente en el momento t .

El análisis de los datos se realizó con ANDEVA univariadas y regresiones simples, para determinar la

A set of litterbags were placed at ground level. These samples were collected during the sampling intervals on days: 1, 11, 22, 44, 88, 176 and 352. At each sampling collection, the remaining material in litterbags was processed to obtain the dry weight after washing and drying the samples in an oven (48 h at 60 °C) (Palm & Rowland, 1997). The simple exponential model was used to determine weight loss:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

Where W_0 and W_t represent the initial weight and weight after t (years), respectively; k is the decomposition rate constant.

The constant k was obtained according to Olson's formula (1963):

$$\ln(x_0/x_t) = -kt$$

Where x_0 is the original litter weight, x_t is the remaining weight at the moment t , and t is the time in years.

The data analysis was performed using univariate Anova and simple regressions to determine the correlation between weight loss and litter quality (Steel & Torrie, 1986).

RESULTS AND DISCUSSION

Results of the total leaf litter production (Table 2) show that TCS had the highest production throughout the year with $9121.45 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, followed by mtf and RCS with $8,190.03$ and $5,752.66 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, respectively. These results are similar to those reported by Didham (1998) in ranges of continuous forest, where leaf litter production was $6,196$ and $7,948 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$, and to those reported by McDonald & Healey (2000), who reported an average litter production of $9,319 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ in a secondary rainforest of Jamaica. It also agrees with

correlación entre la pérdida de peso y la calidad de hojarasca (Steel & Torrie, 1986).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados de la producción total de hojarasca (Cuadro 2) muestran que en el STC se obtuvo la producción mayor a lo largo del año con 9,121.45 t·ha⁻¹·año⁻¹, seguido por Smsp y SRC con 8,190.03 y 5,752.66 t·ha⁻¹·año⁻¹, respectivamente. Estos resultados son similares a los reportados por Didham (1998) en rangos de bosque continuo, donde la producción de hojarasca fue de 6,196 a 7,948 kg·ha⁻¹·año⁻¹, y a los de McDonald y Healey (2000), quienes reportaron una media de producción de hojarasca de 9,319 kg·ha⁻¹·año⁻¹ en selva tropical secundaria en Jamaica. También concuerdan con la revisión realizada por Proctor, Anderson, Fogden, y Vallack (1983), la cual muestra medias similares de producción de hojarasca en otros bosques tropicales.

El peso promedio total de hojarasca recogida en el STC fue 9,121.50 kg·ha⁻¹·año⁻¹. Las especies dominantes fueron *Cecropia obtusifolia* (27.6 %), *Heliocarpus appendiculatus* (18.2 %) y *R. mirandae* (14.1 %). El total de hojarasca colectada en el SRC fue 5,752.7 kg·ha⁻¹·año⁻¹, y las especies con mayor producción fueron *R. mirandae* (14.3 %), *H. appendiculatus* (13.5 %), *Stemmaldenia donell-smithii* y *Croton officinalis* (11.3 %). El total de hojarasca colectada en Smsp fue 8,190 kg·ha⁻¹·año⁻¹, con *C. officinalis* (27.5 %), *Syderoxylon capiri* (17.4 %), *P. hispidum* (1.9 %) y *R. mirandae* (10.2 %) como principales especies productoras (Cuadro 2). *C. arabica* tuvo un pequeño aporte de hojarasca en el STC y SRC, similar al encontrado por Beer (1988).

La producción mayor de hojarasca se obtuvo durante la época seca (enero a mayo). Una segunda temporada de producción se estableció al final de la época de lluvias, en el mes de noviembre (Figura 1) y coincide con la temporada de huracanes en el golfo de

a review of other studies conducted by Proctor, Anderson, Fogden & Vallack (1983), showing average litter production similar to those in other tropical forests.

The total average weight of leaf litter collected in TCS was 9,121.50 kg·ha⁻¹ year⁻¹. The dominant species were *Cecropia obtusifolia* (27.6 %), *Heliocarpus appendiculatus* (18.2 %) and *R. mirandae* (14.1 %). The total weight of leaf litter collected in RCS was 5752.7 kg·ha⁻¹ year⁻¹, and the species with the highest production were: *R. mirandae* (14.3 %), *H. appendiculatus* (13.5 %), *Stemmaldenia donellsmithii* and *Croton officinalis* (11.3 %). The total leaf litter collected in mtf was 8,190.00 kg·ha⁻¹·year⁻¹, with *C. officinalis* (27.5 %), *Syderoxylon capiri* (17.4 %), *Piperhispidum* (1.9 %) and *R. mirandae* (10.2 %) as the main producing species (Table 2). *Coffea arabica* had a small litter contribution in TCS and RCS, similar to that reported by Beer (1988).

The highest leaf litter production occurred during the drought season (January to May). A second production season was set at the end of the rainy season in November (Figure 1), coinciding with the hurricane season in the Gulf of Mexico. Changes in leaf litter production may be an effect of the phenology of species and seasonality. These results are similar to those shown by Álvarez-Sánchez & Guevara (1993)

Leaf litter weight loss through time

Leaf litter weight loss during the drought season (January to June) showed patterns of the first stage of decomposition, with an accelerated weight loss and a consequent deceleration of the decomposition process during the rainy season (July to December). In all systems *R. mirandae* decomposed rapidly during the first 176 days, almost linearly, but showed a slower rate during the last 176 days, with a percentage remaining weight of 14 to 16 % and no differences in weight loss between systems (Figure 2 a). The average weight loss

CUADRO 2. Producción promedio de hojarasca de especies dominantes por sistema.

Especie	STC	SRC	Smsp
	kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹		
<i>Robinsonella mirandae</i>	604.86	772.14	837.93
<i>Coffea arabica</i>	145.86	58.74	11.88
<i>Mastichodendron capirii</i>	385.70	3.80	63.08
<i>Piper hispidum</i>	47.19	299.91	976.56
<i>Croton officinalis</i>	20.16	584.64	2,252.16
<i>Cecropia obtusifolia</i>	2,519.20	451.20	582.80
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	1,657.50	650.25	441.15
<i>Spondias mombin</i>	N.d.	260.48	520.96
<i>Syderoxylon capiri</i>	176.88	344.38	1,425.76
<i>Stemmaldenia donnel-smithii</i>	8.32	588.80	336
Otras especies	3,555.78	1,738.33	741.75

STC: Sistema Tradicional de Café, SRC: Sistema Rústico de Café, Smsp: Selva mediana subperennifolia. N.d. = no hay datos.

TABLE 2. Average leaf litter production (kg·ha⁻¹·year⁻¹) per dominant species.

Species	TCS	RCS	mtf
<i>Robinsonella mirandae</i>	604.86	772.14	837.93
<i>Coffea arabica</i>	145.86	58.74	11.88
<i>Mastichodendron capirii</i>	385.70	3.80	63.08
<i>Piper hispidum</i>	47.19	299.91	976.56
<i>Croton officinalis</i>	20.16	584.64	2,252.16
<i>Cecropia obtusifolia</i>	2,519.20	451.20	582.80
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	1,657.50	650.25	441.15
<i>Spondias mombin</i>	N.d.	260.48	520.96
<i>Syderoxylon capiri</i>	176.88	344.38	1,425.76
<i>Stemmaldenia donnel-smithii</i>	8.32	588.80	336
Other species	3,555.78	1,738.33	741.75

TCS: traditional coffee system, RCS: rustic coffee system, mtf: medium tropical forest, N.d. = no data

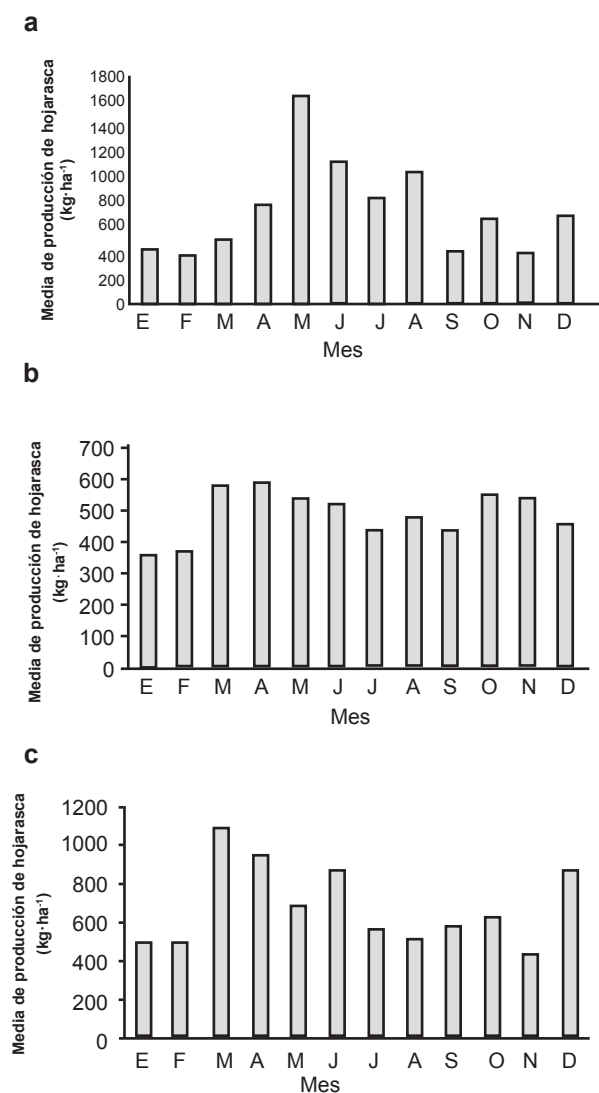


FIGURA 1. Variaciones en la media mensual de producción de hojarasca en a) Sistema Tradicional de Café (STC), b) Sistema Rústico de Café (SRC) y c) Selva mediana subperennifolia (Smsp).

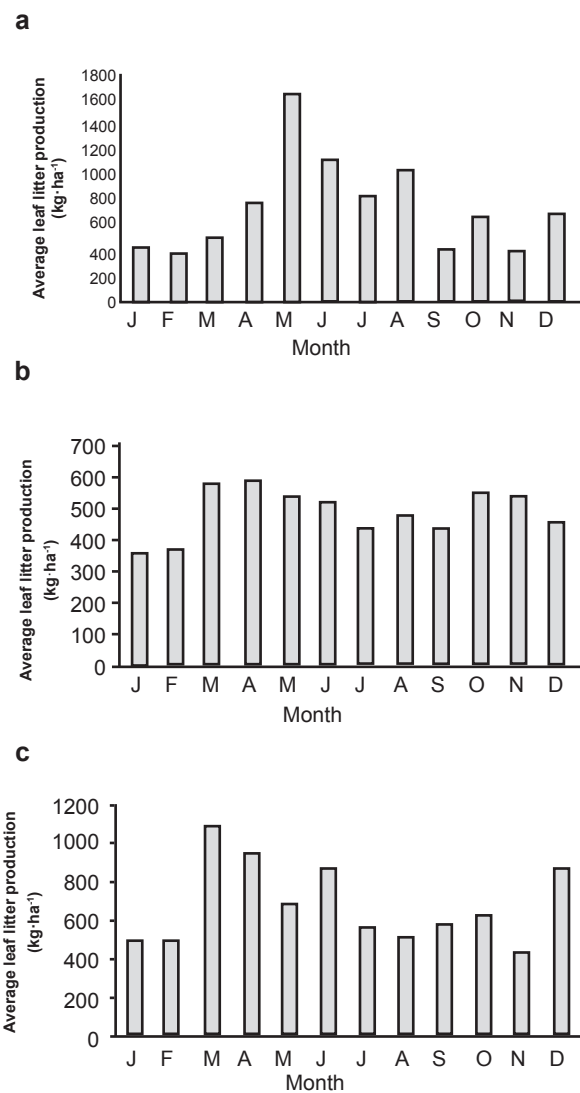


FIGURE 1. Variation in average monthly leaf litter production in a) Traditional Coffee System (TCS), b) Rustic Coffee System (RCS) and c) medium tropical forest (mtf).

México Los cambios en la producción de hojarasca pueden ser un efecto de la fenología de las especies y la estacionalidad climática. Estos resultados son similares a los mostrados por Álvarez-Sánchez y Guevara (1993).

Pérdida de peso de la hojarasca a través del tiempo

La pérdida de peso de la hojarasca durante la estación seca (enero a junio), mostró patrones característicos de la primera fase de descomposición con una pérdida acelerada de peso y una consecuente desaceleración durante la temporada de lluvias (de julio a diciembre). En todos los sistemas *R. mirandae* se descompuso rápidamente durante los primeros 176 días, casi de forma lineal. Sin embargo, mostró un ritmo mucho más lento durante los últimos 176 días con un porcentaje de peso restante de 14 a 16 % y sin diferencias en la pérdida de peso entre los sistemas (Figura 2a). La pérdida de peso promedio durante la estación seca (0 a 176 días) fue de 65 % y durante la temporada de lluvias (176 a 352 días) 17 % más. No hubo diferencias significativas entre los sistemas y sus réplicas. Se observaron tendencias similares de las tasas de descomposición en las bolsas que contenían *R. mirandae/C. arabica* y la hojarasca mezclada (Figura 2b y 2c). Durante los primeros 176 días se observó una pérdida rápida de peso y una tasa de descomposición de peso seco remanente más lenta en el STC (34.7 y 39.3 %) y Smsp (43.3 y 33.3 %). En el SRC, los pesos restantes en *R. mirandae/C. arabica* y la Mezcla de hojarasca siguieron la misma tendencia en los primeros 176 días, pero mostraron diferencias en pérdida de peso a los 352 días con un peso restante de tan sólo 8 % (la pérdida mayor de peso) y 12.7 %, respectivamente, para cada especie.

La pérdida de peso en las bolsas con *R. mirandae/C. arabica* fue de 55 a 62 %; no mostraron diferencias durante la estación seca en los tres sistemas. En cambio, durante la temporada de lluvias se observó la pérdida mayor de peso, 87 % en SRC, en comparación con 67 % de pérdida en la última fecha de muestreo (día 352) para STC y Smsp (Figura 2b).

En el STC, la especie dominante *M. capirii* (Figura 2d) mostró la pérdida menor de peso (44.7 % peso restante), seguido por *C. officinalis* en Smsp (30.7 %) y *P. hispidum* en SRC (0.7 %). La Mezcla de hojarasca mostró patrones diferentes de pérdida en los tres sistemas, siguiendo el orden de STC > Smsp > SRC con pérdidas de 60, 64 y 92 %, respectivamente. Esto puede deberse a las diferencias en las calidades de hojarasca contenidas en las bolsas. La pérdida de peso en hojarasca de especies dominantes del sistema siguió diferentes patrones. *M. capirii* y *C. officinalis* tuvieron pérdidas aproximadas de 55 % durante la estación seca y no registraron más pérdidas durante la temporada de lluvias. Tal vez, durante los primeros 176 días, *M. capirii* y *C. officinalis*

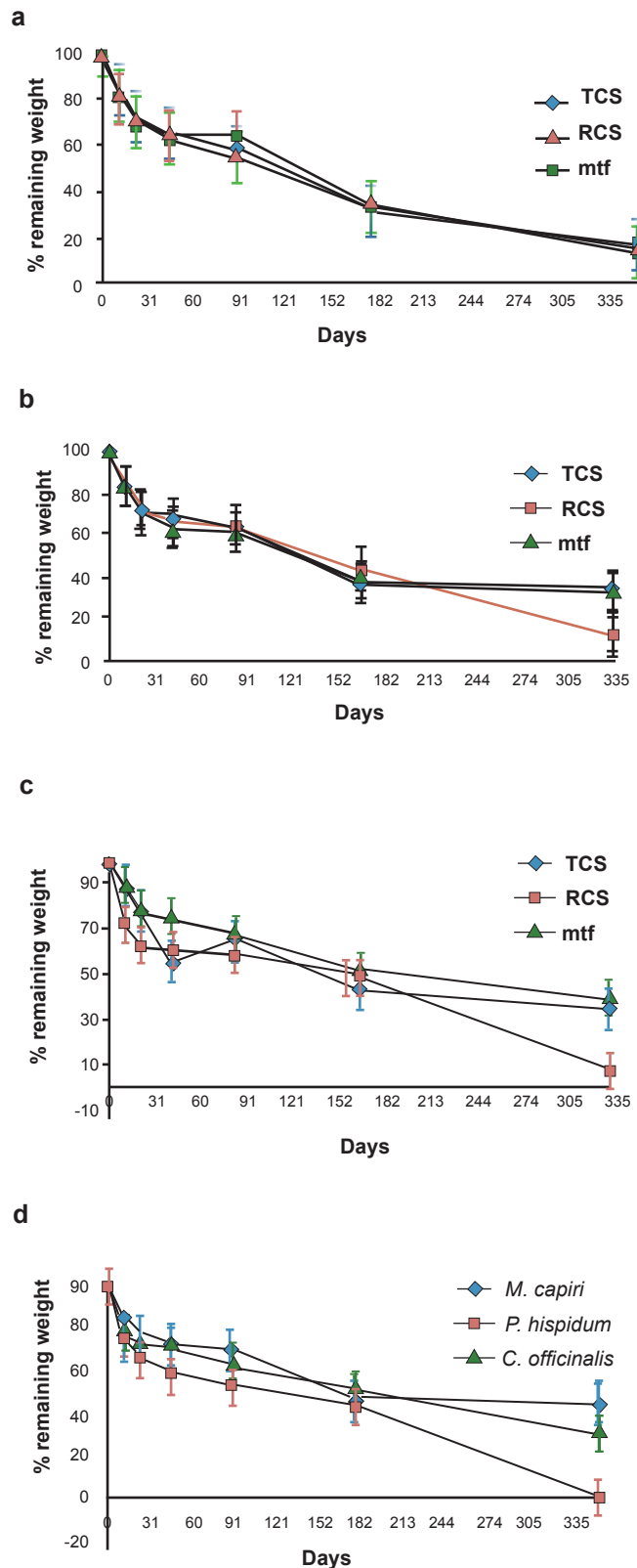


Figure 2. Percentage of remaining weight in (a) *Robinsonella mirandae*, (b) *Robinsonella mirandae/Coffea arabica*, (c) leaf litter mixture and (d) *Mastichodendron capirii*, *Piper hispidum* and *Croton officinalis* in TCS, RCS and mtf in San Miguel, Mexico.

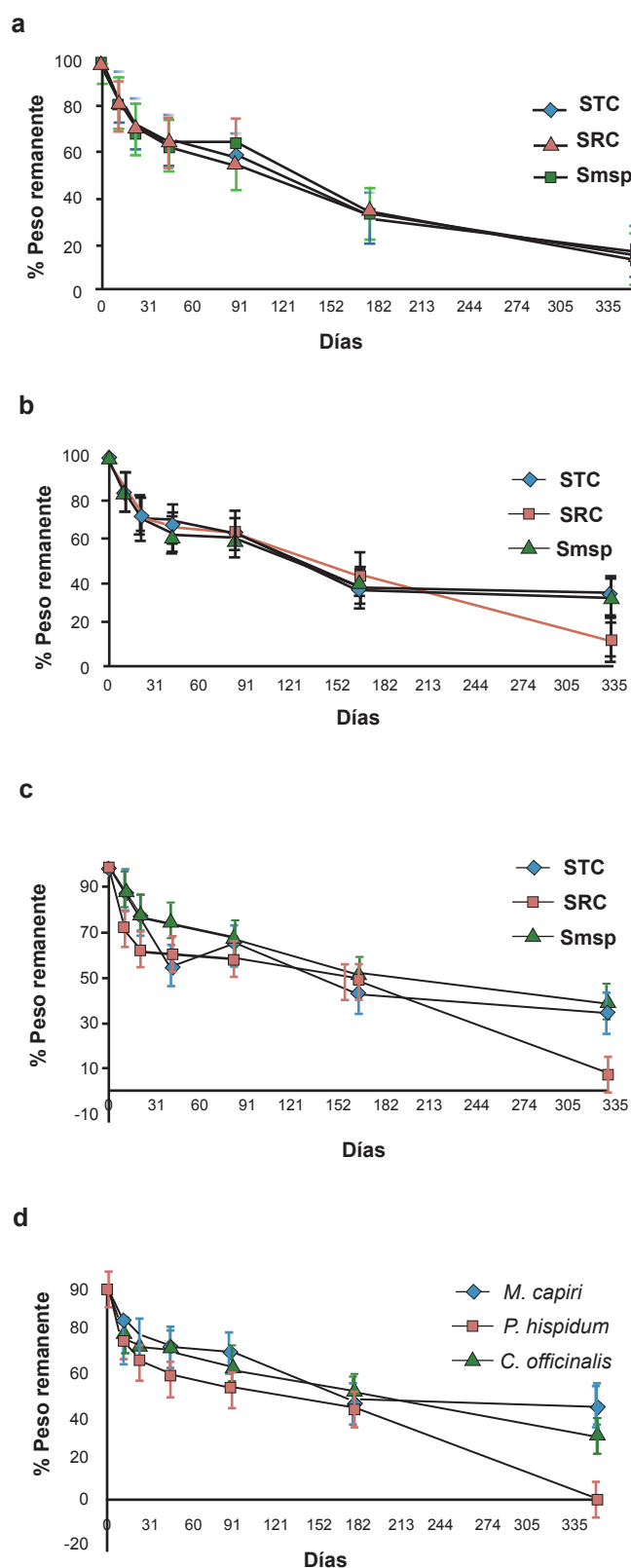


FIGURA 2. Peso remanente de a) *Robinsonella mirandae*, b) *Robinsonella mirandae/Coffea arabica*, c) Mezcla de hojarasca y d) *Mastichodendron capirii*, *Piper hispidum* y *Croton officinalis*, en el Sistema Tradicional de Café (STC), Sistema Rústico de Café (SRC) y Selva mediana subperennifolia (Smsp) de San Miguel, Veracruz, México.

during the drought season (0 to 176 days) was 65 %, and during the rainy season (from day 176 to 352) 17 % greater. There were no significant differences among systems and their replications. Similar trends were observed in the decomposition rates in litterbags containing *R. mirandae* / *C. arabica* and mixed leaf litter (Figure 2 b and c). During the first 176 days, a rapid weight loss and a slow decomposition rate for TCS (34.7 and 39.3 %) and mtf (43.3 and 33.3 %) was observed. In the case of RCS, remaining weight in *R. mirandae/C. arabica* and leaf litter mixture followed the same trend in the first 176 days, but showed differences in weight loss at 352 days with a remaining weight of only 8.0 % (the highest weight loss) and 12.7 % respectively for each species.

The weight loss in litterbags containing *R. mirandae/C. arabica* was 55 and 62 %; no differences were observed during the drought season in all three systems. On the other hand, during the rainy season the weight loss in RCS was 87 %, the highest weight loss in comparison to 67 % in the last sampling date (day 352) for TCS and mtf (Figure 2b).

The dominant species in TCS *M. capirii* (Figure 2d) showed the lowest weight loss (44.7 % remaining weight) followed by *C. officinalis* in mtf (30.7%) and *P. hispidum* in RCS (0.7 %). Leaf litter mixtures showed different patterns of loss in the three systems, following the order of TCS>mtf> RCS with losses of 60, 64 and 92 %, respectively. This may be due to the differences in quality of leaf litter contained in the bags. The weight loss in dominant species of the system followed different patterns. *M. capirii* and *C. officinalis* had losses of approximately 55 % during the dry season and did not record more losses during the rainy season. Perhaps for the first 176 days, *M. capirii* and *C. officinalis* lost most of its soluble compounds and nutrients that serve as food for colonies of decomposing organisms and due to environmental factors. Meanwhile, *P. hispidum* lost about 65 % dry weight during the dry season and 100 % at the end of the experiment.

For all systems, the remaining dry weight varied in the following order of magnitude: *R. mirandae* > *R. mirandae/C. arabica* > mixed leaf litter > dominant species (*P. hispidum* > *C. officinalis* > *M. capirii*). The initial weight loss varied significantly between mixtures of species and systems, but not difference was observed between replications. *Cecropia obtusifolia* and other species such as *Dipholis minutiflora*, *Cordia alliodora*, *Malinkara zapota* and *M. capirii*, have big leaves and develop a thick waxy cuticle that can resist the decomposition. Meanwhile, other species such as *Inga spp.* have a faster rate of decomposition, because they have less layers of cuticle that the other species mentioned.

perdieron la mayor parte de sus compuestos solubles y nutrientes que servían como alimento para colonias de descomponedores, debido a factores del ambiente. Por su parte, *P. hispidum* perdió alrededor de 65 % de peso seco durante la estación seca y el 100 % al final del experimento.

En todos los sistemas, el peso seco restante varió en el siguiente orden de magnitud: *R. mirandae* > *R. mirandae/C. arabica* > Mezcla de hojarasca > Especies dominantes (*P. hispidum* > *C. officinalis* > *M. capirii*). La pérdida inicial de peso relativo varió significativamente entre las mezclas de especies y sistemas, pero no entre repeticiones. *Cecropia obtusifolia* y otras especies como *Dipholis minutiflora*, *Cordia alliodora*, *Malinkara zapota* y *M. capirii*, tienen hojas grandes y desarrollan una cutícula cerosa y gruesa que puede resistir a la descomposición. Por su parte, otras especies como *Inga* spp., tienen un ritmo más rápido de descomposición debido a que carecen o tienen capas menores de cutícula que las especies mencionadas.

Variación en las tasas de descomposición de la hojarasca (*k*) a través del tiempo

Los coeficientes de la tasa de descomposición (*k*) para todas las especies variaron de -0.1278 (*R. mirandae/C. arabica*, en Smsp) a 3.912 (*P. hispidum*). Los valores de *k* fueron comparativamente mayores en toda la hojarasca probada, en los últimos 176 días de incubación. La *k* anual estimada fue ligeramente superior en *R. mirandae* (Figura 3a) que en *R. mirandae/C. arabica* (Figura 3b); los valores más bajos se obtuvieron en la Mezcla de hojarasca (Figura 3c) y en *M. capirii* y *C. officinalis* (Figura 3d). Los valores de *R. mirandae* oscilaron entre 0.05 y 3.912 (días 11 y 352, respectivamente), y para *R. mirandae/C. arabica* variaron de 0.1278 a 3.912 (día 11 y 352, en el mismo orden).

En el SRC, el valor más bajo se registró en la Mezcla de hojarasca al inicio del experimento y se mantuvo así la mayor parte del tiempo, oscilando alrededor de 0.1508 (día 11) (Figura 3c). *M. capirii* registró el valor mayor al inicio del experimento (1.1054) y se conservó igual durante la estación seca (primeros 176 días), aunque al comienzo de la temporada de lluvias los índices de descomposición fueron menores a 1.0788. Las *k* mayores se registraron después del día 22 del experimento (Figura 3d), lo cual muestra, cómo la primera fase de descomposición tuvo un efecto mayor en la descomposición de hojarasca. *C. officinalis* (Figura 3c) mostró la *k* menor al inicio del experimento y se mantuvo constante durante la mayor parte del experimento. Las tasas medias de descomposición de *P. hispidum* registraron 0.301 g, en promedio, durante los primeros 11 días, y los valores más altos, así como la pérdida mayor de peso seco (3.912 g) se presentaron al final del experimento (Figura 3d).

Variation in leaf litter decomposition rates (*k*) through time

The decomposition rate coefficient (*k*) for all species ranged from -0.1278 (*R. mirandae/C. arabica* in mtf) to 3912 (*P. hispidum*). The values of *k* were comparatively greater in all leaf litter tested in the last 176 days of incubation. The estimated annual *k* was slightly higher in *R. mirandae* (Figure 3a) than in *R. mirandae/C. arabica* (Figure 3b); the lowest values were obtained in leaf litter mixture (Figure 3c) and in *M. capirii* and *C. officinalis* (Figure 3d). The values of *R. mirandae* ranged between 0.05 and 3,912 (day 11 and 352, respectively), and in the case of *R. mirandae/C. arabica*, values ranged from 0.1278 to 3912(day 11 and 352, on the same order).

In the case of RCS, the lowest value was recorded in leaf litter mixture at the start of the experiment and it remained unchanged most of the time, oscillating around 0.1508 (11 d) (Figure 3c). *M. capirii* had the highest value at the start of the experiment (1.1054) and it remained the same during the dry season (first 176 days), although when the rainy season started the decomposition rates were less than 1.0788. The highest *k* values were after day 22 of the experiment (Figure 3d), which shows how the first stage of decomposition had a greater effect on leaf litter decomposition. *C. officinalis* (Figure 3c) showed the lowest *k* at the start of the experiment and it remained constant for most of the experiment. The average decomposition rates obtained in *P. hispidum* recorded 0,301 g, in the first 11 days, the highest values for *k*, and the highest dry weight loss (3.912 g) at the end of the experiment (Figure 3d).

Changes in *k* did not follow the same general trend in all systems (Figure 3). Most of the curves of *R. mirandae* in TCS and mtf, *R. mirandae/C. arabica* in TCS, RCS and mtf, leaf litter mixture in TCS and RCS and *P. hispidum*, showed a rapid increase followed by a decrease in decomposition through time. In contrast, the curves of *R. mirandae* in RCS, leaf litter mixture in mtf and *M. capirii* were asymptotic proving that there was no further increase in *k* after 200 days. In leaf litter of *C. officinalis* (low-quality litter) *k* increased initially, and decreased rapidly after 200 days; the curve was dome shaped. The different forms in curves and uneven values in regression coefficients indicate the different rates of change in *k* of leaf litter for each system.

The analysis of variance showed that leaf litter decomposition rates did not vary significantly among replications of each system, but differences were observed among leaf litter, system and sampling time. All polynomial regression equations were highly significant, with $P \leq 0.01$ (Table 3). The interaction between time and type of leaf litter per system was significant. This implies that changes in *k* through time were not exactly the same for

Los cambios en k de las hojarascas no siguieron la misma tendencia en todos los sistemas (Figura 3). La mayoría de las curvas de *R. mirandae* en el STC y Smsp; *R. mirandae/C. arabica* en el STC, SRC y Smsp; la Mezcla de hojarasca en el STC y SRC; y las de *P. hispidum*, mostraron un incremento rápido, seguido por una disminución en la descomposición a través del tiempo. En cambio, las curvas de *R. mirandae* en el SRC, la Mezcla de hojarasca en Smsp, y *M. capirii* fueron asintóticas, lo que prueba que no hubo mayor incremento en k , después de 200 días. En la hojarasca de *C. officinalis* (hojarasca de baja calidad), k se incrementó en un inicio, para disminuir rápidamente después de 200 días; la curva presentó forma de cúpula. Las formas diferentes en las curvas y los valores desiguales en los coeficientes de regresión, indicaron los diferentes cambios en k de la hojarasca para cada sistema.

El ANDEVA mostró que las tasas de descomposición de la hojarasca no variaron significativamente entre las repeticiones de cada sistema, pero sí entre la hojarasca, los sistemas y el tiempo de muestreo. Todas las ecuaciones polinomiales de regresión fueron altamente significativas ($P \leq 0.01$) (Cuadro 3). La interacción fue significativa entre el tiempo y tipo de hojarasca por sistema. Esto implica que los cambios en k a través del tiempo no fueron exactamente iguales en los sistemas, sino que varían con respecto a las diferencias de los mismos (Figura 3).

Pérdida de peso en hojarasca a través del tiempo

Hay muchos conductores de descomposición que incluyen el efecto del entorno (macro y microclimático), la calidad del sustrato (Meentemeyer, 1978) y la composición de la comunidad de organismos descomponedores (Aerts, 1997; Aerts & De Caluwe, 1997; Parton et al., 2007; Swift et al., 1979). Estas pérdidas se deben a la influencia del catabolismo, remoción o exportación y consiguiente trituración y lixiviación. El porcentaje medio de pérdida de peso seco se determinó para cada una de las mezclas probadas en las bolsas de hojarasca sobre el tiempo de incubación *in situ*.

Una k inicial rápida fue seguida de una tasa más lenta. Esto indica un proceso de descomposición aparentemente dividido en dos fases controladas por diferentes factores: una fase inicial con un ritmo más rápido de k en peso, seguida de una fase con tasas de descomposición más lentas. Esto es congruente con los resultados reportados por otros autores (Anderson & Swift, 1983; Loranger, Ponge, Imbert, & Lavalle, 2002; Sundarapandian & Swamy, 1999; Swift & Anderson, 1989; Xuluc-Tolosa et al., 2003).

Durante los 352 d se observó en la colecta de las bolsas, que diferentes tipos de microorganismos, in-

each system; they vary regarding their own differences (Figure 3).

Leaf litter weight loss through time

There are several decomposition leads including the environment effect (macro and microclimate), quality of the resource (Meentemeyer, 1978) and the colonies of decomposing organisms (Aerts, 1997; Aerts & De Caluwe, 1997; Parton et al., 2007; Swift et al., 1979). These losses are due to the influence of catabolism, removal or export, grinding and lixiviation. The average dry weight loss was determined for each mixture tested in litter bags on incubation time *in situ*.

A rapid initial k was followed by a subsequent slower rate, which indicates that the decomposition process apparently is divided into two phases, controlled by several factors: an initial phase with a faster k rate and weight loss followed by a later stage with slower decomposition rates. This is consistent with those results reported by other authors (Anderson & Swift, 1983; Loranger, Ponge, Imbert & Lavalle, 2002, Swift & Anderson, 1989; Sundarapandian & Swamy, 1999; Xuluc-Tolosa et al., 2003).

During the litterbag collection on 352 days, it was observed that different types of microorganisms, insects and fungi influenced the decomposition process. The differences in weight loss between sites (RCS, TCS and mtf) have been caused by environmental factors or variation in litter quality (Sundarapandian & Swamy, 1999). This may be linked to the first decomposition stage, since it is strongly related to leaf litter water soluble compounds (Berg, 2000), and fragmentation caused by microorganisms and small insects. Meanwhile, the second stage decomposition rates are more influenced by the lignin content of leaf litter, delaying the decomposition and affecting soil and leaf litter around (Chadwick, Quideau, Graham & Wood, 1998, 2001; Couteaux et al., 1998, Melillo, Aber & Muratore, 1982, Preston & Trofymow, 2000). The relative k was slower during the second phase of decomposition (176-352 days), possibly due to the accumulation of recalcitrant elements, such as lignin and phenols. These elements decreased the rates of decomposition of resources when are not consumed, because these are not a source of energy for most decomposing organisms.

The greatest relative weight losses during the rainy season were for *P. hispidum* and all litterbags placed in the RCS, this could be due to physical site conditions such as soil moisture content, temperature and effects on the activity of decomposing microorganisms (Facelli & Pickett, 1991). During all sampling dates, the k coefficients were high for the entire leaf litter tested in the RCS and for the dominant species *C. officinalis*, which

sectos y hongos, influyeron en el proceso de descomposición. Las diferencias en la pérdida de peso entre los sistemas (SRC, STC y Smsp) pudieron ser causadas por factores ambientales o la variación en la calidad del sustrato (Sundarapandiam & Swamy, 1999). Esto puede estar vinculado con la primera fase de descomposición

probably shows an effect of microclimate or the leaf litter mixture in decomposition rates. The lowest decomposition rates were obtained for *M. capirii* and in leaf litter mixture in TCS and mtf; meanwhile the rest of the leaf litter showed average decomposition rates. Rates of decomposition had an increment during the dry season

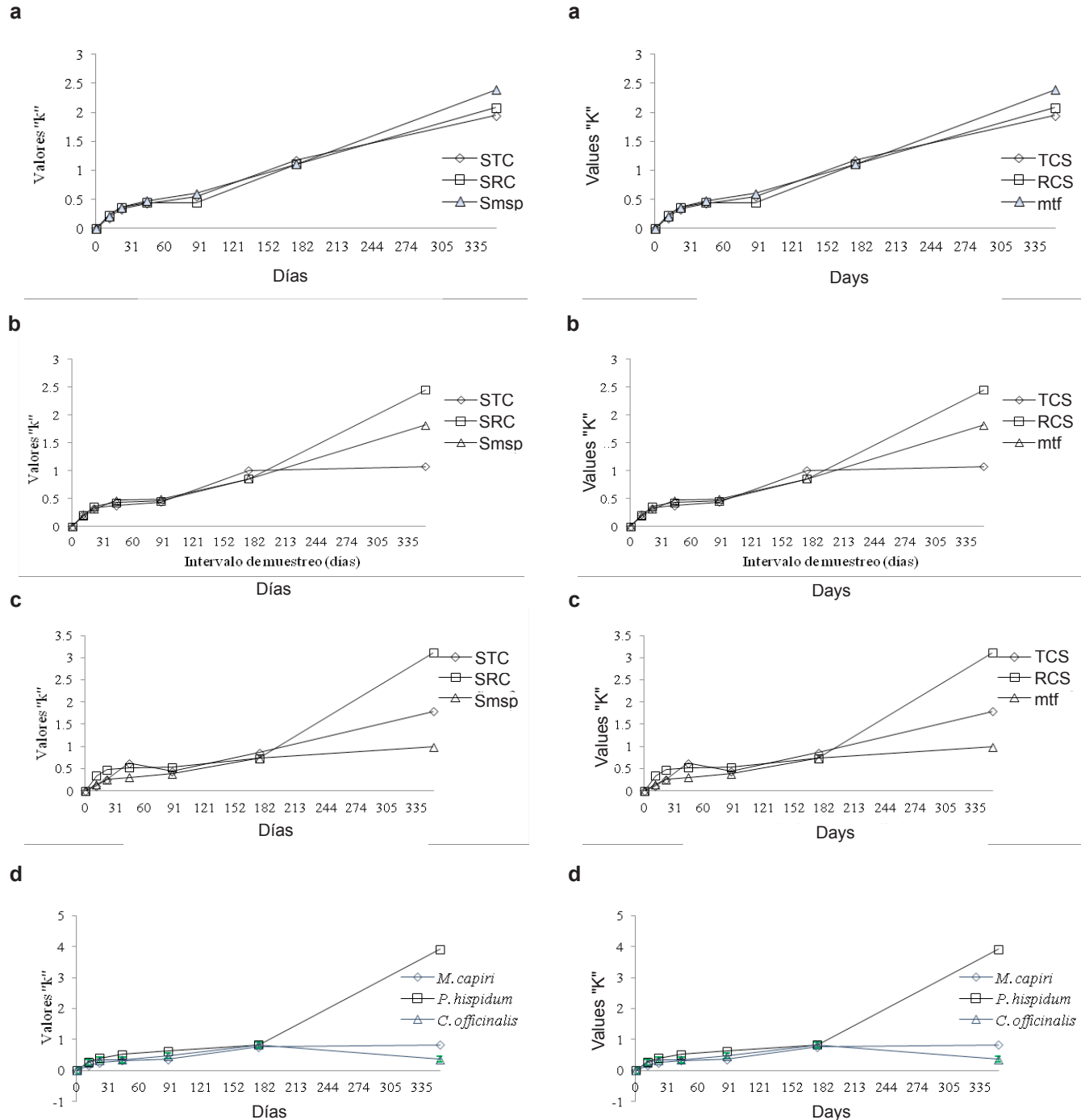


FIGURA 3. Variaciones en tasas de descomposición (valor k), a través del tiempo y sistema, de a) *Robinsonella mirandae*, b) *Robinsonella mirandae/Coffea arabica*, c) Mezcla de hojarasca y d) *Mastichodendron capiri*, *Piper hispidum* y *Croton officinalis*, en el Sistema Tradicional de Café (STC), Sistema Rústico de Café (SRC) y Selva mediana subperennifolia (Smsp) de San Miguel, Veracruz, México.

FIGURE 3. Variation in decomposition rates (k) through time and system in (a) *Robinsonella mirandae*, (b) *Robinsonella mirandae/Coffea arabica*, (c) leaf litter mixture and (d) *Mastichodendron capiri*, *Piper hispidum* and *Croton officinalis* in TCS and mtf, in San Miguel, Mexico.

CUADRO 3. Ecuaciones de regresión polinómicas que describen la variación en la tasa de descomposición (*k*) de hojarasca, a través del tiempo, en el Sistema Tradicional de Café (STC), Sistema Rústico de Café (SRC) y Selva mediana subperennifolia (Smsp) de San Miguel, Veracruz, México.

Sistema/Hojarasca	Ecuación	R ² %	ANDEVA (F)	P
STC <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.0892 + 0.006741 Time - 0.000004 Tiempo ²	85.8	54.37	0.000***
STC <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.1301 + 0.005143 Time + 0.000001 Tiempo ²	89.3	74.98	0.000***
STC Mezcla de hojarasca	D= 0.1427 + 0.005200 Time + 0.000003 Tiempo ²	81.3	39.23	0.000***
SRC <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.0847 + 0.006749 Time + 0.000011 Tiempo ²	89.1	73.47	0.000***
SRC <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.1804 + 0.002131 Time + 0.000012 Tiempo ²	77.2	30.49	0.000***
SRC Mezcla de hojarasca	D= 0.1448 + 0.004010 Time + 0.000002 Tiempo ²	47.6	8.18	0.003**
Smsp <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.1292 + 0.004397 Time + 0.000001 Tiempo ²	45.1	7.40	0.005**
Smsp <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.3218 + 0.000871 Time + 0.000025 Tiempo ²	79.7	35.41	0.000***
Smsp Mezcla de hojarasca	D= 0.0759 + 0.004753 Time - 0.000006 Tiempo ²	80.7	37.57	0.000***
STC <i>Mastichodendron capirii</i>	D= 0.1698 + 0.005242 Time - 0.000009 Tiempo ²	88.1	66.79	0.000***
SRC <i>Piper hispidum</i>	D= 0.2994 + 0.001138 Time + 0.000032 Tiempo ²	97.3	323.12	0.000***
Smsp <i>Croton officinalis</i>	D= 0.0975 + 0.006956 Time - 0.000018 Tiempo ²	65.2	16.87	0.000***

Nota: STC: sistema tradicional de café; SRC: sistema rústico de café y Smsp: selva mediana subperennifolia. D = descomposición. P≤0.001** = Muy significativa; P<0.000***=Altamente significativa.

TABLE 3. Polynomial regression equations that describe the variation of decomposition rate (*k*) in leaf litter through time, in traditional coffee system, rustic coffee system (RCS) and medium tropical forest (mtf), in San Miguel, Veracruz, México.

System/Leaf litter	Equation	R ² %	ANOVA (F)	P
TCS- <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.0892 + 0.006741 T - 0.000004 T ₂	85.8	54.37	0.000***
TCS <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.1301 + 0.005143 T + 0.000001 T ₂	89.3	74.98	0.000***
TCS-Leaf litter mixture	D= 0.1427 + 0.005200 T + 0.000003 T ₂	81.3	39.23	0.000***
RCS- <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.0847 + 0.006749 T + 0.000011 T ₂	89.1	73.47	0.000***
RCS- <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.1804 + 0.002131 T + 0.000012 T ₂	77.2	30.49	0.000***
RCS-Leaf Litter mixture	D= 0.1448 + 0.004010 T + 0.000002 T ₂	47.6	8.18	0.003**
Mtf- <i>Robinsonella mirandae</i>	D= 0.1292 + 0.004397 T + 0.000001 T ₂	45.1	7.40	0.005**
Mtf- <i>Robinsonella mirandae</i> / <i>Coffea arabica</i>	D= 0.3218 + 0.000871 T + 0.000025 T ₂	79.7	35.41	0.000***
Mtf-Leaf litter mixture	D= 0.0759 + 0.004753 T - 0.000006 T ₂	80.7	37.57	0.000***
TCS- <i>Mastichodendron capirii</i>	D= 0.1698 + 0.005242 T - 0.000009 T ₂	88.1	66.79	0.000***
RCS- <i>Piper hispidum</i>	D= 0.2994 + 0.001138 T + 0.000032 T ₂	97.3	323.12	0.000***
Mtf- <i>Croton officinalis</i>	D= 0.0975 + 0.006956 T - 0.000018 T ₂	65.2	16.87	0.000***

Note: D = decomposition, T=Initial time, T₂=Final time, P ≤ 0.001** = Significant, P < 0.000*** = Highly significant.

de la hojarasca, ya que se encuentra fuertemente relacionada con las concentraciones de los compuestos solubles en agua (Berg, 2000), así como por la fragmentación realizada por los microorganismos e insectos pequeños. Mientras tanto, las tasas de descomposición de la segunda fase están más influidas por el contenido de lignina de la hojarasca, lo que demora la descomposición y afecta al suelo y a la hojarasca de los alrededores (Chadwick, Quideau, Graham, & Wood, 1998, 2001; Couteaux et al., 1998; Melillo, Aber, & Muratore, 1982; Preston & Trofymow, 2000). La *k* relativa fue más lenta durante la segunda fase de descomposición (176-352 días), debido posiblemente a la acumulación de elementos recalcitrantes, como lignina y fenoles. Estos disminuyeron las tasas de descomposición de los recursos al no ser consumidos, por no ser una fuente de energía

(days 1 to 176) and decreased during the rainy season, to remain relatively constant during the last stage of the experiment (176-352 d). However, *P. hispidum*, leaf litter mixture and *R. mirandae* /*C. arabica* in RCS lost weight rapidly at the beginning of the experiment followed by *R. mirandae* in the three systems. *P. hispidum* showed the highest weight loss at end of the experiment.

The decomposition did not varied among sites, at least for *R. mirandae*, *R. mirandae*/*C. arabica* and leaf litter mixture (TCS and mtf), it seems to indicate that the chemical composition of leaf litter (leaf litter quality) in some cases can be affected by the overall mixture composed of the tree species of the canopy, in other words, each system that makes up the leaf litter placed in soil could be the primarily responsible for the decomposition, along with the decomposition dynamics (Beer, 1988; Liu,

para la mayoría de los organismos descomponedores.

Las pérdidas mayores de peso relativo durante la temporada de lluvias se presentaron en *P. hispidum* y todas las bolsas colocadas en el SRC. Esto podría deberse a determinantes de las condiciones físicas del sitio, como el contenido de humedad del suelo, la temperatura y sus efectos sobre la actividad de los microorganismos descomponedores (Facelli & Pickett, 1991). En el presente estudio, durante todas las fechas de muestreo, los coeficientes *k* fueron altos para toda la hojarasca a prueba en el SRC y para la especie dominante *C. officinalis*. Esto probablemente indica un efecto del microclima o de la Mezcla de hojarasca, en las tasas de descomposición. Las tasas menores de descomposición se obtuvieron en *M. capirii* y en la Mezcla de hojarasca en el STC y Smsp, mientras que el resto de la hojarasca mostró tasas medias. Éstas tuvieron un incremento durante la estación seca (días 1 a 176) y se desaceleró durante la temporada de lluvias, para mantenerse relativamente constante durante la última etapa del experimento (176-352 d). Sin embargo, además de *P. hispidum*, también la Mezcla de hojarasca y *R. mirandae/C. arabica* en el SRC perdieron peso rápidamente al inicio, seguidas de *R. mirandae* en los tres sistemas. *P. hispidum* mostró la mayor pérdida de peso al final del experimento.

La composición química de la hojarasca (calidad de hojarasca) en algunos casos puede ser afectada por la mezcla general compuesta de las especies arbóreas del dosel. La descomposición no varió entre los sitios, por lo menos para *R. mirandae*, *R. mirandae/C. arabica* y la Mezcla de hojarasca (STC y Smsp). Todo parece indicar, que cada uno de los sistemas de prueba que conforman la hojarasca general depositada en el suelo pudieran ser los principales responsables de la descomposición, junto con las dinámicas de descomposición (Beer, 1988; Liu, Daily, Ehrlich, & Luck, 2003) y la variación climática anual, particularmente, en las estaciones de seca y de lluvias (Beer, 1988; Dantas & Phillipson, 1989; Jackson, 1978; Kumar & Deepu, 1992; Liu, Fox, & Xu, 2003; Proctor, 1983; Proctor et al., 1983; Scott & Binkley, 1997).

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio parecen indicar que las fechas de producción máxima de hojarasca están relacionadas con la precipitación, la variación de la temperatura y la fenología. Las tasas de descomposición de hojarasca mostraron que la calidad de la misma y sus diferentes mezclas probadas son los principales impulsores de la descomposición. Estos resultados muestran la importancia que tiene la composición de especies arbóreas del dosel y su producción de hojarasca en los sistemas nativos, agroforestales tradicionales y rústicos. En este sentido, es importante hacer hincapié en la necesidad de estudios a largo plazo sobre la producción de

Daily, Ehrlich & Luck, 2003) and annual climatic variation, particularly, during the drought an rainy season (Beer, 1988, Dantas & Phillipson, 1989; Jackson, 1978; Kumar and Deepu, 1992, Liu, Fox, & Xu, 2003; Proctor, 1983, Proctor et al., 1983, Scott and Binkley, 1997).

CONCLUSIONS

The results of this study suggest that the maximum dates of leaf litter production are related to precipitation, variation of temperature and phenology. The decomposition rates showed that leaf litter quality and the different leaf litter mixture tested are the main decomposition leads. These results show the importance of the composition of canopy tree species and their leaf litter production in native, traditional and rustic systems. It is important to highlight the need for long-term studies on leaf litter production and decomposition rates. Studies would be useful to confirm seasonal periodicity, establish relations among leaf litter quality, production and rainfall and implement sustainability improvements.

ACKNOWLEDGEMENTS

I would like to thank to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) in Mexico. Thanks to Dr. Morag McDonald and Dr. Lauro Bucio-Alanis for their unconditional support during the performance of this study. Also, I would like to thank Dr. Fergus Sinclair, for his support at the University of Wales, Bangor.

End English Version

hojarasca y las tasas de descomposición. Los estudios serían de utilidad para confirmar periodicidad estacional, establecer relaciones entre la precipitación, producción y calidad de la hojarasca e implementar mejoras de sustentabilidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) en México, a la Doctora Morag McDonald y al Doctor Lauro Bucio-Alanis, por su apoyo incondicional durante la realización de esta investigación. También reconozco al Doctor Fergus Sinclair, por su apoyo en la University of Wales, Bangor.

REFERENCIAS

- Aerts, R. (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems, a triangular relationship. *Oikos*, 79, 439–449. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/3546886>
- Aerts, R., & De Caluwe, H. (1997). Nutritional and mediated controls on leaf litter decomposition species. *Ecology*, 78, 244–60. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2265993>
- Álvarez-Sánchez, J. (1995). *Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres mexicanos*. México, D.F.: UNAM.

- Álvarez-Sánchez, J., & Becerra-Enríquez, R. (1996). Leaf decomposition in a Mexican rain forest. *Biotropica*, 28, 657–667. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2389052>
- Álvarez-Sánchez, J., & Guevara, S. (1993). Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical rain forest. *Tropical Ecology*, 34, 127–142. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2389052>
- Anderson, J. M., & Ingram, J. S. I. (1989). *Tropical soil biology and fertility, a handbook of methods*. Wallingford: CAB International.
- Anderson, J. M., & Swift, M. J. (1983). Decomposition in tropical forests. In S. L. Sutton, T. C. Withmore, & Chadwick, A.C. (Eds.), *Tropical rain forest, ecology and management* (pp. 287–309). Oxford: Blackwell.
- Beer, J. (1988). Litter production and nutrient cycling in coffee (*Coffea arabica*) or Cacao (*Theobroma cacao*) plantations with shade trees. *Agroforestry Systems*, 7, 103–114. doi: 10.1007/BF00046846
- Berg, B. (2000). Initial rates and limit values for decomposition of Scots pine and Norway spruce needle litter, a synthesis for N-fertilized forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 122–135. Obtenido de <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x99-94?journalCode=cjfr>
- Binkley, D. (1986). *Forest nutrition management*. New York: Wiley.
- Bjorn, B., & Comstedt, D. (2007). Isotope fractionation and ^{13}C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. *Journal of Oecologia*, 153, 1. doi: 10.1007/s00442-007-0700-8
- Burghouts, T. B. A., Ernsting, G., Korthals, G. W., & De Vries, T. H. (1992). Litterfall, leaf-litter decomposition and litter invertebrates in primary and selectively logged dipterocarp forest in Sabah, East Malaysia. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 335, 407–416. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/55627>
- Chadwick, O. A., Quideau, S. A., Graham, R. C., & Wood, H. B. (1998). Organic carbon sequestration under chaparral and pine after four decades of soil development. *Geoderma*, 83, 227–242. doi: 10.1016/S0016-7061(97)00142-0
- Chadwick, O. A., Quideau, S. A., Graham, R. C., & Wood, H. B. (2001). A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma*, 104, 41–60. doi: 10.1016/S0016-7061(01)00055-6
- Cuevas, E., & Medina, E. (1988). Nutrient dynamics within amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability, and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76, 222–235. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/4218661>
- Couteaux, M. M., Bottner, P., & Berg, B. (1995). Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 63–66. doi: 10.1016/S0169-5347(00)88978-8
- Dantas, M., & Phillipson, J. (1989). Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary amazonian 'Terra Firme' rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1(5), 27–36. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2559607>
- Didham, R. K. (1998). Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116, 397–406. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/4222100>
- Ezcurra, E., & Becerra, J. (1987). Experimental decomposition of litter in a Tamaulipan cloud forest, A comparison of four simple models. *Biotropica*, 4(19), 290–296. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2388624>
- Facelli J. M., & Pickett T. A. (1991). Plant litter, its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1). doi: 10.1007/BF02858763
- Food and Agriculture Organization (FAO). (2007). *Mapa mundial de suelos, leyenda revisada*. Roma, Italia: Sociedad Española de la Ciencia del Suelo.
- Frangi, J. L., & Lugo A. E. (1985). Ecosystem dynamics of a floodplain subtropical forest. *Ecological Monographs*, 55, 351–369. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1942582>
- García, E. (1987). *Modificaciones al sistema climático de Köppen* (4ª ed.). México. D.F.: UNAM.
- Gong, W. K., & Ong, J. E. (1983). Litter production and decomposition in a coastal hill dipterocarp forest. In S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick (Eds.), *Tropical rain forest, ecology and management* (pp. 275–285). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Harmon, M. E., Whigham, D. F., Sexton, J., & Olmsted, I. (1995). Decomposition and mass of dead wood in the dry tropical forests of the North-eastern Yucatán Peninsula, México. *Biotropica*, 27, 305–316.
- Jackson, J. F. (1978). Seasonality of flowering and leaf-fall in a brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10, 38–42. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2388103>
- Jenny, H., Gessel, S. P., & Bingham, F. T. (1949). Comparative study of decomposition of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68, 419–432. Obtenido de http://journals.lww.com/soilsci/Citation/1949/12000/Comparative_Study_of_Decomposition_Rates_of.1.aspx
- Kumar B. M., & Deepu J. K. (1992). Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in peninsular India. *Forest Ecology Management* 50, 181–201. doi: 10.1016/0378-1127(92)90335-7
- Landsberg, J. J., & Gower, S. T. (1997). *Applications of physiological ecology to forest management*. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Liu, J., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., & Luck, G. W. (2003). Effects of household dynamics on resource consumption and biodiversity. *Nature*, 421, 530–533. Obtenido de <https://fp.auburn.edu/sfws/ditchkoff/.../Liu%20et%20al%202003.pdf>
- Liu, W., Fox, J. E. D., & Xu, Z. (2003). Litterfall and nutrient dynamics in a montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, SW China. *Plant Ecology*, 164, 157–170. doi: 10.1023/A:1021201012950
- Loranger G., Ponge J. F., Imbert, D., & Lavelle, P. (2002). Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: Influence of litter quality. *Biology Fertility Soils*, 35, 247–252. doi: 10.1007/s00374-002-0467-3
- Martínez-Yrizar, A. (1980). *Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional*. Tesis, UNAM, Ciudad de México, México.
- Martínez-Yrizar, A. (1984). *Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales*. Tesis de maestría, UNAM, Ciudad de México, México.
- Maya, Y., & Arriaga, L. (1996). Litterfall and phenological patterns of the dominant over storey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments*, 34, 23–35. doi: 10.1006/jare.1996.0090
- McDonald, M. A., & Healey, J. R. (2000). Nutrient cycling in secondary forests in the blue mountains of Jamaica. *Forest Ecology and Management* 139, 257–278. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00442-4
- Melillo, J. M., Aber, J. D., Linkins, A. E., Ricca, A., Fry, B., & Nadelhoffer, K. J. (1989). Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum, plant litter to soil organic matter. *Plant and Soil* 115, 189–198. Obtenido de http://wikis.lib.ncsu.edu/images/1/1b/MEA_760_Melillo_1989.pdf
- Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63, 621–626. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1936780>

- Melillo, J. M., McGuire, A. D., Kicklighter, D. W., Moore, B., Voros-Marty, C. J., & Schloss, A. L. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234–240. Obtenido de <http://www.mendeley.com/research/global-climate-change-and-terrestrial-net-primary-production/>
- Meentemeyer, V. E. (1978). Macroclimate and lignin control of decomposition rates. *Ecology*, 59, 465–472. doi: 10.2307/1936576
- Meentemeyer, V. E., Box, O., & Thompson, R. (1982). World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, 32, 125–128. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1308565>
- Montaña, C., Ezcurra, A., Carrillo, A., & Delhoume J. P. (1988). The decomposition of litter, grasslands of northern Mexico, a comparison between arid and non arid environments. *Journal of Arid Environments*, 14, 55–60. Obtenido de http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_6/b_fdi_39-40/43444.pdf
- Olson, J. S. (1963). Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322–331. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1932179>
- Palm, C. A., & Rowland, A. P. (1997). A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In G. Cadisch, & K. E. Giller (Eds). *Driven by nature, plant litter quality and decomposition* (pp. 379–392). Wallingford: CAB.
- Parton, W., Silver, W. L., Burke, I. C., Grassens, L., Harmon, M. E., Currie, W. S., & Fasth, B. (2007). Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science*, 315, 362–364. Obtenido de http://www.planta.cn/forum/files_planta/science_361_148.pdf
- Preston, C. M., & Trofymow, J. A. (2000). Variability in litter quality and its relationship to litter decay in Canadian forests. *Canadian Journal Botany*, 78, 1269–1287. doi: 10.1139/cjb-78-10-1269
- Proctor J. (1983). Tropical forest litter fall. I. Problems of data comparison. In S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & A. C. Chadwick (Eds.), *Tropical rain forest, ecology and management* (pp. 267–273). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Proctor, J., Anderson, J. M., Fogden, S., & Vallack, H. W. (1983). Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. 2. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology*, 71, 261–283. Obtenido de <http://www.mendeley.com/research/ecological-studies-four-contrasting-lowland-rain-forests-gunung-mulu-national-park-sarawak-ii-litterfall-litter-standing-crop-preliminary-observations-herbivory/>
- Saldarriaga, J. G. (1994). *Recuperación de la selva de "Tierra Firme" en el alto río Negro. Amazonia colombiana-venezolana. Estudios en la Amazonia Colombiana*. Colombia: Ed. Presencia.
- Scott, N. A., & Binkley, D. (1997). Foliage litter quality and annual net N mineralization, Comparison across North American forest sites. *Oecologia*, 111, 151–159. Obtenido de http://wamercnr.colostate.edu/~dan/papers/Oecologia_111_1997.pdf
- Songwe N. C., Okali D. U. U., & Fasehun F. E. (1995). Litter decomposition and nutrient release in a tropical rainforest, Southern Bakundu Forest Reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 333–350. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/2560217>
- Steel, R., & Torrie, J. H. (1986). *Bioestadística, principios y procedimientos* (2ª ed). Mexico, D. F.: McGraw-Hill.
- Sundarapandian, S. M., & Swamy, P. S. (1999). Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Koydyar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*, 123, 231–244.
- Swift, M. J., & Anderson J. M. (1989). Decomposition. In H. Lieth, M. J. A. Werger, (Eds.), *Tropical rain forest ecosystems, biogeographical and ecological studies. Ecosystems of the World 14A* (pp. 547-569). New York: Elsevier Science.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Xuluc-Tolosa, F. J., Vester, H. F. M., Ramírez-Marcial N, Castellanos-Albores, J., & Lawrence, D. (2003). Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology Management*, 174, 401–412. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00059-2
- Zhou, G., Guan, L., Wei, X., Tang, X., Liu, S., Liu, J., Zhang, D., & Yan, J. (2008). Factors influencing leaf litter decomposition, an intersite experiment across China. *Plant and Soil*, 311, 61–72. doi:10.1007/s11104-008-9658-5