

CAÍDA DE HOJARASCA Y RETORNO DE NUTRIENTES EN BOSQUES MONTANOS ANDINOS DE PIEDRAS BLANCAS, ANTIOQUIA, COLOMBIA

JORGE ANDRÉS RAMÍREZ-CORREA, CLAUDIA MARCELA ZAPATA-DUQUE, JUAN DIEGO LEÓN-PELÁEZ y MARÍA ISABEL GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ

RESUMEN

En un bosque montano natural de roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) y en plantaciones forestales de pino pátula (*Pinus patula* Schldl. y Cham.) y de ciprés (*Cupressus lusitanica* Mill.) de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia, fueron medidos durante dos años los flujos de nutrientes a través de la hojarasca. En cada ecosistema se emplearon 20 trampas de hojarasca (0,5m² cada una) con el fin de recoger el material desprendido del dosel para su posterior separación en fracciones y análisis químico. Las cantidades de hojarasca fina siguieron el orden: pino pátula (8362,47kg·ha⁻¹·año⁻¹), roble (7877,20kg·ha⁻¹·año⁻¹) y

ciprés (3725,97kg·ha⁻¹·año⁻¹). Las cantidades de nutrientes que retornaron a través de la hojarasca foliar de la especie dominante en cada bosque fueron C>N>Ca>K>Mg>S>P en bosque de roble, C>N>P>Ca>Mg>K>S en plantación de pino pátula, y C>Ca>N>K>S>Mg>P en plantación de ciprés. Los resultados muestran un menor retorno de elementos hasta el piso del bosque en las plantaciones de coníferas y un retorno real posiblemente más lento como producto de los mayores valores de la relación C/N del material foliar de las especies de coníferas.

Introducción

El incremento de la presión humana sobre los bosques montanos tropicales ha conllevado una fuerte regresión de estos ecosistemas y su posterior reemplazo por plantaciones forestales de rápido crecimiento. En Colombia, las formaciones boscosas de tierra fría, conocidas como robleales (bosques dominados por *Quercus humboldtii* Bonpland) se encuentran seriamente amenazadas, condición que implica conocer las propiedades estructurales y funcionales de dichos ecosistemas, así como de los conformados en las áreas donde estos han sido desplazados.

La hojarasca foliar es la principal fuente de nutrientes del suelo forestal (Vitousek y Sanford, 1986; Landsberg y Gower, 1997) y representa ~80% del total de nutrientes retornados al suelo por los detritos del árbol (Santa Regina *et al.*, 2001). La cantidad y naturaleza de la hojarasca tienen una importante relación con la formación del suelo y el mantenimiento de su fertilidad, de ahí que la cuantificación de su producción y naturaleza sea una importante aproximación para la comprensión de los bosques y del ciclaje de nutrientes (Rai y Proctor, 1986).

La importancia del estudio del ciclo biogeoquímico de los bosques radica en que éste es un proceso

integrador en el que participan y por el que se ven afectadas características estructurales y funcionales del ecosistema: fotosíntesis, respiración, absorción radical, etc. (Cole y Rapp, 1981; Rodà, 1993; Moreno, 1994).

Esta investigación pretende verificar la hipótesis que ante condiciones edáficas limitantes para la productividad, las plantaciones forestales de coníferas son menos dependientes que los bosques naturales de las reservas edáficas. Esto implica que dichas plantaciones produzcan hojarasca con un bajo contenido de nutrientes, que a su vez mostrarían menores fluctuaciones a lo largo del año que aquellas del bosque natural. Para ello se cuantifica la producción de hojarasca y

PALABRAS CLAVE / Bosques Montanos Tropicales / *Cupressus lusitanica* / Flujos de Nutrientes / Hojarasca / *Pinus patula* / Plantaciones Forestales Tropicales / *Quercus humboldtii* /

Recibido: 14/02/2006. Modificado: 06/03/2007. Aceptado: 26/03/2007.

Jorge Andrés Ramírez-Correa. Ingeniero Forestal, Universidad Nacional de Colombia (UNC). Estudiante de Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, UNC, Colombia. Investigador, Proyecto DIME. e-mail: nicro@une.net.co

Claudia Marcela Zapata-Duque. Ingeniera Forestal, UNC. Ingeniera de Investigación Forestal Smurfit Cartón de Colombia. e-mail: marcela.zapata@smurfitkappa.com.co

Juan Diego León-Peláez. Ingeniero Forestal y Ph.D. en Ciencias Agrarias y Ambientales Universidad de Salamanca (US), España. Profesor, UNC, Colombia. Dirección: Facultad de Ciencias Agropecuarias. Calle 64 Cra. 65. Medellín, Colombia. e-mail: jdleon@unalmed.edu.co

María Isabel González-Hernández. Licenciada en Ciencias Químicas y Ph.D. en Ciencias Químicas, US, España. Profesora, US, España. e-mail: mimg@gugu.usal.es

las tasas de circulación de nutrientes en un roble natural (*Quercus humboldtii* Bonpl.) y en plantaciones de pino pátula (*Pinus patula* Schltdl. y Cham) y de ciprés (*Cupressus lusitanica* Mill.).

Área de estudio

La zona de estudio se localiza al oriente del departamento de Antioquia, Colombia, cuenca hidrográfi-

ca de la quebrada Piedras Blancas, a una altitud aproximada de 2400m (Figura 1). La temperatura media anual es de 14,9°C, la humedad relativa promedio anual 82%, y la precipitación media anual (1942-1997) de 1698mm (datos de la Estación Chorrillos, Empresas Públicas de Medellín, 2353msnm). La distribución de la precipitación en el período de estudio se presenta en la Figura 2. Estas condiciones climáticas se corresponden con la zona de vida bosque húmedo Montano Bajo (bh-MB; Holdridge, 1987). La fisiografía se caracteriza por colinas de pendiente media y suelos derivados de ceniza volcánica de baja fertilidad (Tschinkel, 1972) dispuestos sobre anfibolita.

Métodos

Métodos de campo

Entre febrero y marzo 2001 se establecieron tres parcelas permanentes de 0,5ha en bosques de roble, pino pátula y ciprés. Algunas características estructurales y edáficas de estos bosques se presentan en las Tablas I Y II, respectivamente. En cada parcela se dispusieron sistemáticamente 20 trampas (Proctor, 1983) para la recolección de hojarasca, número considerado aceptable (Stocker *et al.*, 1995) que permite un error estándar de la media <5% (Anderson e Ingram, 1993). Cada trampa consistió en una sección circular de 0,5m² localizada a 50cm sobre la superficie del terreno, elaborada en tela de malla fina para recuperar los órganos vegetales de menor tamaño y permitir, a su vez, la salida del agua de lluvia. Se adoptó una frecuencia quincenal de muestreo (Rai y Proctor, 1986) de la totalidad del material durante dos años (marzo 2001 - marzo 2003). Con el fin de registrar el contenido de humedad del suelo en cada parcela (Figura 2) se instalaron en el horizonte A bloques de yeso con electrodos de acero inoxidable, empleando para su lectura semanal instantánea un lector digital Delmhorst modelo KS-D10.

Métodos de laboratorio

Las muestras de cada trampa se separaron diferenciando las fracciones constituyentes de la hojarasca de cada cobertura en hojas de la especie dominante (HSp); hojas de especies diferentes (HOSp); material leñoso, incluyendo ramas de <2cm de diámetro y frutos leñosos (ML); y material no identificable, incluyendo estructuras reproductivas (MNI).

Las fracciones separadas por componente según parcela se secaron

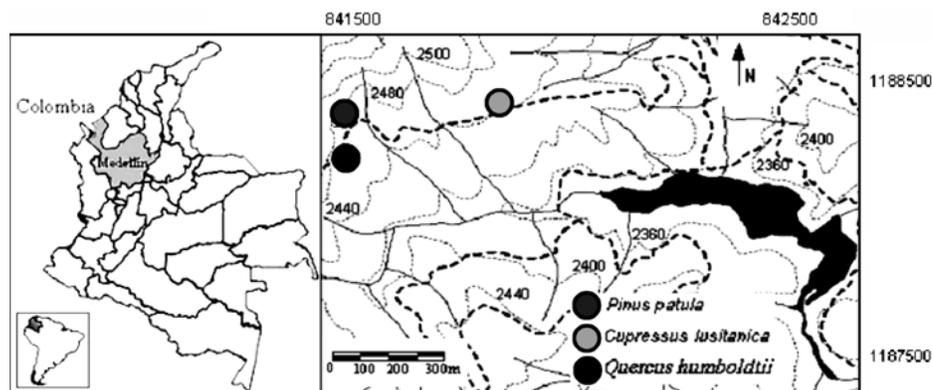


Figura 1. Localización del área de estudio.

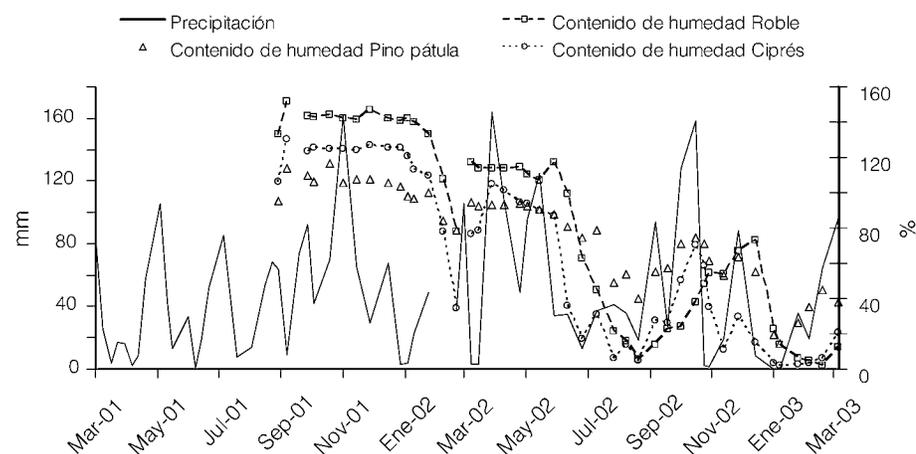


Figura 2. Distribución de la precipitación y el contenido de humedad por parcela a lo largo del período de estudio.

TABLA I
CARACTERIZACIÓN DE LOS BOSQUES ESTUDIADOS

Parcela	Edad* (años)	Árboles** (ha ⁻¹)	DAP promedio (cm)	Área basal (m ² ·ha ⁻¹)	Biomasa*** (Mg·ha ⁻¹)
Roble		358	15,9	17,3	166,4
Pino pátula	42	439	23,1	41,7	328,1
Ciprés	42	615	18,2	36,6	194,8

* Plantaciones establecidas en julio 1 de 1965. ** Árboles con DAP≥10 cm. DAP: Diámetro a la altura del pecho. *** Calculada a partir de ecuaciones de biomasa. (UNC, 1999).

TABLA II
ALGUNAS PROPIEDADES FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL HORIZONTE A DEL SUELO EN LAS TRES PARCELAS ESTUDIADAS

Parcela	pH	S C N C:N				Ca Mg K CIC P				Fe Mn Zn Cu				Da (Mg·m ⁻³)	
		(%)				(cmol·kg ⁻¹)				(mg·kg ⁻¹)					
Roble	4,70	0	6,70	0,32	20,51	0,16	0,18	0,13	7,47	1,10	98,78	1,36	3,16	1,00	0,57
Pino pátula	4,70	0	6,73	0,33	20,32	0,20	0,13	0,25	9,58	1,20	70,00	1,56	1,26	0,80	0,46
Ciprés	5,10	0	13,80	0,60	22,87	0,10	0,13	0,25	8,78	0,70	43,20	1,70	1,04	0,40	0,80

a 60°C (Aussenac *et al.*, 1972) hasta peso constante y se pesaron en una balanza analítica. Para la determinación química

cada fracción fue homogenizada y molida. Los elementos determinados fueron C, N, Ca, Mg, K, P, S, Cu, Fe, Mn y Zn. Los análisis fueron realizados cada seis semanas, para lo cual se combinaron las muestras recolectadas de cada fracción durante dicho período; es decir, se realizó una determinación para cada parámetro y fracción de cada parcela, sobre una muestra compuesta por el material acumulado resultante de los tres eventos de muestreo quincenal.

Los procedimientos seguidos para los análisis de Ca, Mg, K, P, Cu, Fe, Mn y Zn fueron los de *American Society of Agronomy* y *Soil Science Society of America* (Page, 1982; Klute, 1986), usando espectrofotometría de absorción atómica y de UV visible, en el Laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Las determinaciones de C, N y S fueron practicadas mediante el determinador LECO CNS 2000 del Área de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca, España.

Procesamiento y análisis de datos

Dado que la producción de hojarasca es la variable con mayor influencia sobre el cálculo del flujo total de elementos al suelo

forestal, se realizaron pruebas de diferencias de medias entre los valores de necromasa correspondientes a cada fracción en las diferentes parcelas. Para la verificación de posibles relaciones entre las variables climáticas y la producción de hojarasca, se practicaron análisis de correlación. Adicionalmente, con el fin de determinar la existencia de relaciones entre la precipitación, la masa de hojarasca foliar y las concentraciones de elementos químicos presentes en esta última, se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para las diferentes coberturas.

Con el fin de atender las fluctuaciones estacionales de la concentración de elementos y de la producción de hojarasca, los valores de concentración elemental empleados fueron los de medias ponderadas por la producción de cada período; de otra manera, el cómputo de una media aritmética restaría importancia relativa a las épocas de mayor producción. A partir de estas concentraciones y de los valores de producción de hojarasca de cada fracción, fueron calculados los flujos de nutrientes respectivos.

Resultados y Discusión

Producción de hojarasca

La dinámica de la caída de hojarasca durante el período de estudio se presenta en la Figura 3. La Tabla III muestra la producción anual de hojarasca fina para las diferentes fracciones.

En bosques húmedos tropicales la producción de hojarasca oscila entre 7 y 15Mg·ha⁻¹·año⁻¹ de materia seca (Jordan, 1983), correspondiendo los más bajos valores a bosques de tierras altas (Lundgren, 1978; Kunkel-Westphal y Kunkel, 1979; Tanner, 1980; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards, 1982; Proctor *et al.*, 1983; Veneklaas, 1991; Zou *et al.*,

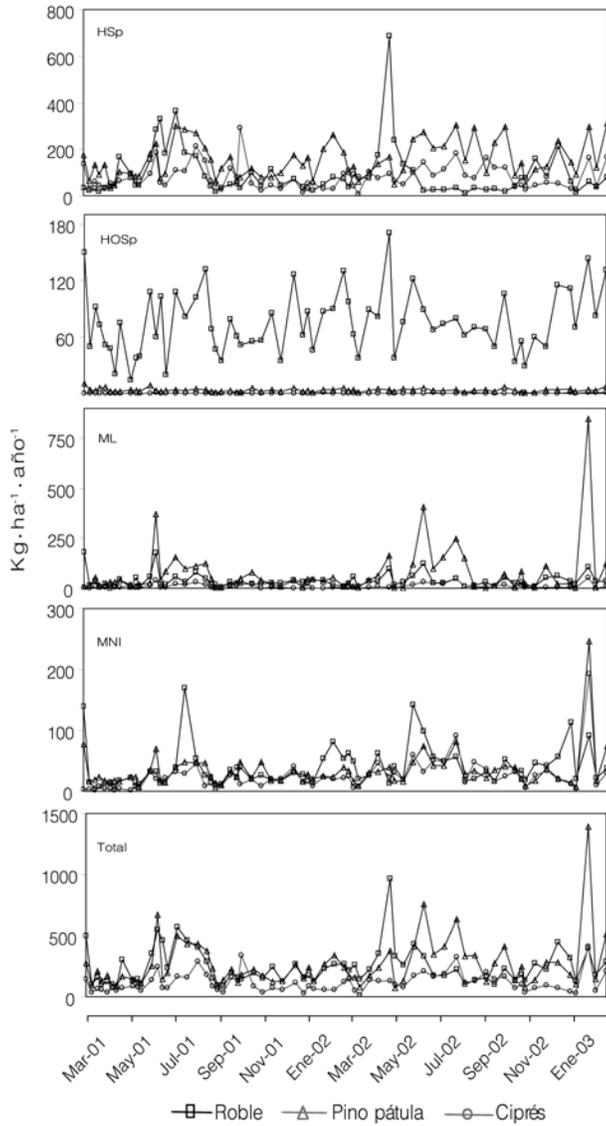


Figura 3. Dinámica de la producción de hojarasca para las diferentes fracciones por parcela.

TABLA III
PRODUCCIÓN DE HOJARASCA (±DS) EN LAS TRES PARCELAS ESTUDIADAS (kg·ha⁻¹·año⁻¹)

Parcela	Período	Hojas de la especie dominante	Hojas de otras especies	Material leñoso	Material no identificable	Total
Roble	2001-2002	3229,56 ±87,29	2562,03 ±33,69	1269,99 ±38,00	1145,41 ±34,45	8206,00 ±139,12
	2002-2003	2760,46 ±128,29	2315,77 ±33,89	1124,97 ±29,31	1346,20 ±31,19	7547,40 ±166,90
	Media	2995,01 ±106,66 a	2438,90 ±33,80 b	1197,48 ±34,79 a	1245,81 ±33,59 a	7877,20 ±151,76 a
Pino pátula	2001-2002	4886,81 ±70,78	121,94 ±2,09	1784,94 ±65,32	1015,05 ±16,01	7808,73 ±129,20
	2002-2003	4869,38 ±83,37	93,53 ±1,66	2813,23 ±169,93	1140,08 ±44,14	8916,22 ±267,54
	Media	4878,09 ±77,72 b	107,73 ±1,90 a	2299,09 ±124,62 b	1077,56 ±31,99 ab	8362,47 ±206,16 a
Ciprés	2001-2002	2754,29 ±58,04	6,63 ±0,18	350,09 ±9,63	555,60 ±11,97	3666,61 ±71,03
	2002-2003	2437,09 ±48,30	10,13 ±0,31	348,47 ±13,80	989,63 ±35,84	3785,33 ±85,87
	Media	2595,69 ±53,64 a	8,38 ±0,26 a	349,28 ±11,64 c	772,62 ±26,98 b	3725,97 ±78,69 b

Cálculos sobre una base de muestreo quincenal (n=52). a, b y c indican diferencias (letras distintas) o no (letras iguales) entre las medias de las diferentes parcelas; prueba de t para p<0,05.

1995; Priess *et al.*, 1999; McDonald y Healey, 2000), los cuales a su vez concuerdan con los aquí encontrados en el roble. Con respecto a las plantaciones de coníferas la producción media para la parcela de pino pátula se asemeja a la encontrada en otras plantaciones de origen tropical (Lundgren, 1978; Egunjobi y Onweluzo, 1979; Brassell *et al.*, 1980; Smith *et al.*, 1998; Cuevas y Lugo, 1998); a diferencia de esta parcela, en la de ciprés los valores de producción fueron similares a aquellos reportados para bosques de coníferas de regiones templadas por Huber y Oyarzum (1983), Dames *et al.*, (1998), Santa Regina y Tarazona (2001), y Crockford y Richardson (1998).

La mayor producción de hojarasca foliar de la especie dominante (HSp) fue encontrada en pino pátula, siendo la excepción los valores pico registrados en la parcela de roble en los períodos julio-agosto de los dos años de estudio, a los cuales siguieron períodos de baja producción (Figura 3). Ello es probablemente producto de la ocurrencia de una fenofase propia de la especie caducifolia, como estrategia competitiva en un ecosistema de composición mixta.

Esta fracción (HSp) fue la que tuvo mayor participación en la hojarasca total, con un aporte de 38,0% en roble, 58,3% en pátula y 69,6% en ciprés. En el caso de roble la fracción HOSp aportó un porcentaje similar (31,0%). Consecuentemente, en la parcela de roble y a lo largo de todo el estudio, los valores registrados para la fracción HOSp fueron siempre mayores que los encontrados para dicha fracción en las parcelas de pino pátula y ciprés, dada la mayor mezcla de especies propia del bosque natural, a pesar de la dominancia de la especie roble en dicho ecosistema. El proceso de sucesión en las plantaciones forestales estudiadas ha alcanzado un escaso desarrollo, aún cuando no han tenido manejo y no ha sido controlada la competencia. De aquí la clara dominancia de cada una de las especies plantadas en la fracción HSp y la escasa participación en la fracción HOSp.

El mayor valor de participación de la hojarasca foliar, que comprende las fracciones HSp y HOSp., en el total de hojarasca, fue encontrado en la parcela de ciprés (69,8%) seguido de roble (68,9%) y pino pátula (59,5%). Estos valores se localizan entre los mínimos y máximos reportados para la fracción foliar del total de hojarasca, de 48% (Steinhardt, 1979) y 96% (Tanner, 1980) respectivamente. Asimismo, estarían dentro de los valores propuestos por Meentemeyer *et al.*, (1982), quienes sugirieron que esta participación en los trópicos húmedos es inferior al 70%.

La representación de la fracción material leñoso (ML) en el total de hojarasca fue de 15,2%, 27,4% y 9,3% en las parcelas de roble, pino pátula y ciprés, respectivamente. En el caso de las parcelas de roble y pino pátula se observó correspondencia entre los picos de máxima producción de esta fracción y los de la hojarasca foliar, permaneciendo relativamente constantes los valores en la parcela de ciprés. Los valores encontrados para esta fracción en la parcela de roble fueron similares a los registrados por Spain (1984) en bosques tropicales (12,5-17,5%) y a aquellos reportados para otros bosques tropicales en Papua Nueva Guinea (Edwards, 1977), Panamá (Haines y Foster, 1977) y Brasil (Klinge y Rodríguez, 1968). El intervalo encontrado para las plantaciones de coníferas aquí estudiadas es más amplio. En la parcela de pino pátula, el mayor porcentaje de la fracción ML encontrado para las tres coberturas estudiadas se explica, en parte, por la caída frecuente de conos leñosos, los cuales conforman parcialmente esta fracción, siendo de gran tamaño en el caso particular de esta parcela. La fracción material no identificable (MNI) representó el 15,8% del total de hojarasca en la parcela de roble, 12,9% en la de pino pátula y 20,7% en la de ciprés.

Brown y Lugo (1982) pusieron en evidencia la relación existente entre la producción de hojarasca y las condiciones climáticas (razón entre temperatura media anual y precipitación media anual), y Bray y Gorham (1964) encontraron que la hojarasca foliar estaba relacionada ($p < 0,05$) con la precipitación media anual. En estudios en bosques lluviosos tropicales de Karnataka, India, Rai y Proctor (1986) registraron sincronía entre los períodos de menor precipitación y los picos de producción de hojarasca. En contraposición, Spain (1984) no encontró relaciones claras entre la producción de hojarasca (total y foliar) y variables tales como la altitud, latitud y precipitación.

En ninguna de las parcelas aquí estudiadas se registró una clara relación entre la cantidad de lluvia y la caída de hojarasca foliar durante los dos años de monitoreo. Sin embargo, esta fracción sí se encuentra correlacionada con la intensidad promedio de la lluvia en el período, así como con la cantidad de agua asociada con las lluvias de máxima intensidad en los períodos coincidentes con el muestreo, así como con el del período inmediatamente anterior (Zapata *et al.*, 2007). Esta situación podría deberse a que, en ocasiones, precipitaciones de intensidad elevada están acompañadas de vientos de gran velocidad, con lo cual los

mayores valores de producción de hojarasca, supuestamente relacionados con tales eventos de lluvia, son en realidad producto del golpe de la masa de aire que ocasiona el desprendimiento de hojas de manera anticipada (Huber y Oyarzum, 1983) o podría explicarse por el impacto físico producido por las gotas de lluvia.

Por otra parte, tampoco se encontró una clara relación entre el contenido de humedad del suelo y la dinámica de la caída de hojarasca total en ninguna cobertura ($p > 0,05$). Los análisis de correlación entre esta variable y la producción de hojarasca total para la frecuencia de muestreo quincenal practicada, solo arrojaron una relación significativa en pino pátula ($r = -0,37$, $p < 0,05$). La falta de relación entre ambas variables puede estar determinada por la reconocida capacidad de almacenamiento de agua de los suelos desarrollados a partir de cenizas volcánicas, con lo cual, probablemente, no se explicarían de manera satisfactoria los picos de producción de hojarasca a partir de una disponibilidad insuficiente de agua para las plantas.

Flujo de bioelementos

La composición química media anual de las diferentes fracciones de la hojarasca y el retorno de nutrientes correspondiente se presentan en las Tablas IV y V, respectivamente. Por otra parte, la evolución de las concentraciones foliares para todo el periodo de estudio se muestra en la Figura 4. Como punto de partida, y de conformidad con los análisis de componentes principales (ACP) practicados, se encontró que para ninguna de las parcelas existe un efecto estadísticamente significativo de la precipitación sobre los contenidos elementales de la hojarasca foliar. En términos generales para el conjunto de elementos estudiados, los resultados del ACP muestran en el caso del roble natural, un patrón relativamente similar para las concentraciones con respecto a la cantidad de hojarasca foliar (Figura 5), evidenciando para la mayoría cierta independencia de ella.

Los elementos que mostraron mayor variación en los valores de concentración en las hojas desprendidas del dosel fueron aquellos que son más afectados por el agua de lluvia como agente de lavado. Así, el Mg, de un carácter intermedio en cuanto a su lavado potencial, mostró un coeficiente de variación (CV) del 42% en la parcela de pino pátula como máximo absoluto entre las tres coberturas, mientras que el máximo absoluto para K, elemento de la mayor movilidad, se encontró en la parcela de roble (CV= 82%). Como regla general las mayores variaciones para el

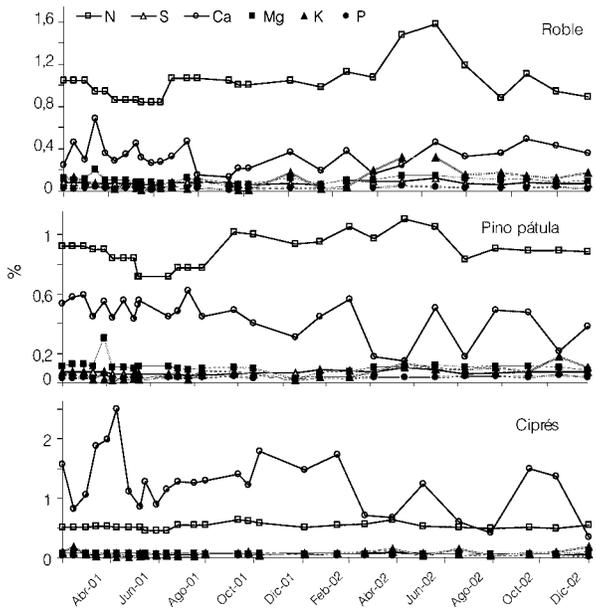


Figura 4. Evolución temporal de las concentraciones elementales para la fracción HSp por parcela.

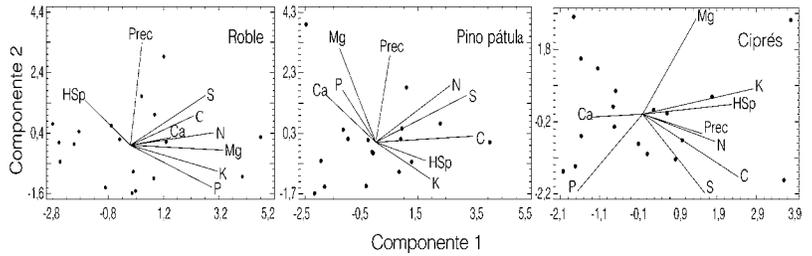


Figura 5. Análisis de componentes principales para la hojarasca foliar de las diferentes parcelas de estudio.

conjunto de elementos durante el período de estudio fueron encontradas en el roble, producto posiblemente de la menor susceptibilidad al lavado de los órganos foliares de las coníferas.

Para la totalidad de elementos, el carbono fue el más abundante en todos

los ecosistemas y fracciones, siendo su concentración promedio del 40% (Tabla IV). A lo largo del estudio su concentración fue relativamente constante en todas las fracciones. En términos de flujo, el retorno de este elemento al suelo presentó grandes diferencias en las diferentes fracciones, especialmente en HSp (Tabla V), siendo cercano al doble de su aporte en pino pátula (2062,96kg·ha⁻¹·año⁻¹) con

TABLA IV
CONCENTRACIÓN MEDIA ANUAL DE NUTRIENTES (±DS) EN LAS FRACCIONES DE LA HOJARASCA FINA POR COBERTURA

Parcela	Fracción	C	N	Ca	Mg (%)	K	P	S	Cu	Fe	Mn	Zn
Roble	HSp	42,15 ±2,04	0,97 ±0,20	0,35 ±0,12	0,10 ±0,03	0,07 ±0,09	0,03 ±0,01	0,08 ±0,02	5,65 ±2,78	47,65 ±42,24	494,40 ±188,8	27,95 ±11,66
	HOSp	41,44 ±1,85	1,05 ±0,25	0,84 ±0,43	0,16 ±0,05	0,11 ±0,10	0,03 ±0,01	0,11 ±0,02	8,56 ±5,02	74,52 ±48,35	532,58 ±337,3	22,51 ±10,58
	ML	40,94 ±2,14	0,71 ±0,31	0,79 ±0,38	0,11 ±0,03	0,07 ±0,07	0,03 ±0,01	0,06 ±0,01	11,43 ±15,48	83,75 ±51,76	595,18 ±292,8	38,65 ±16,07
	MNI	41,14 ±2,01	1,64 ±0,37	0,86 ±0,61	0,15 ±0,05	0,18 ±0,15	0,05 ±0,01	0,13 ±0,03	12,07 ±8,88	180,06 ±112,7	832,62 ±364,1	53,31 ±20,54
Pino pátula	HSp	42,21 ±2,20	0,92 ±0,10	0,46 ±0,13	0,10 ±0,04	0,06 ±0,04	0,03 ±0,01	0,07 ±0,01	5,83 ±6,96	58,56 ±42,76	272,70 ±85,72	35,13 ±29,17
	HOSp	39,66 ±2,20	1,3 ±0,18	0,9 ±0,22	0,17 ±0,03	0,11 ±0,02	0,92 ±0,16	0,09 ±0,02	14,62 ±20,09	146,79 ±45,29	324,8 ±22,12	31,14 ±11,00
	ML	42,42 ±2,64	0,42 ±0,26	0,34 ±0,17	0,05 ±0,04	0,04 ±0,07	0,03 ±0,01	0,06 ±0,03	7,38 ±10,66	65,72 ±41,62	102,14 ±76,72	31,71 ±20,70
	MNI	42,04 ±6,74	1,03 ±0,08	0,32 ±0,15	0,07 ±0,03	0,07 ±0,06	0,04 ±0,01	0,01 ±0,03	23,25 ±30,86	127,96 ±73,37	156,77 ±70,26	54,14 ±28,35
Ciprés	HSp	39,46 ±2,37	0,50 ±0,05	1,15 ±0,49	0,07 ±0,01	0,07 ±0,05	0,03 ±0,01	0,06 ±0,01	8,94 ±18,64	101,30 ±50,73	75,78 ±9,08	47,62 ±25,86
	HOSp	38,03 ±0,29	0,75 ±0,03	1,80 ±0,11	0,18 ±0,02	0,15 ±0,04	0,81 ±0,14	0,13 ±0,00	136,77 ±2,12	112,48 ±20,33	364,21 ±15,91	145,87 ±9,72
	ML	42,78 ±2,43	0,36 ±0,09	0,75 ±0,37	0,05 ±0,02	0,06 ±0,04	0,03 ±0,01	0,05 ±0,01	14,05 ±48,42	126,51 ±55,97	41,36 ±16,26	35,78 ±17,84
	MNI	42,61 ±2,43	0,36 ±0,09	0,75 ±0,37	0,05 ±0,02	0,06 ±0,04	0,03 ±0,01	0,05 ±0,01	14,05 ±48,42	126,51 ±55,97	41,36 ±16,26	35,78 ±17,84

HSp: hojas de la especie dominante, HOSp: hojas de otras especies, ML: material leñoso, MNI: material no identificable. Cálculos de concentración de nutrientes sobre una base de muestreo de seis semanas.

TABLA V
FLUJO DE NUTRIENTES MEDIO ANUAL (±DS) EN LAS FRACCIONES DE LA HOJARASCA FINA POR COBERTURA

Parcela	Fracción	C	N	S	Ca	Mg	K	P	Cu	Fe	Mn	Zn
Roble	HSp	1271,26 ±119,78	30,34 ±2,70	2,32 ±0,23	9,60 ±0,61	2,97 ±0,23	3,37 ±0,43	0,83 ±0,06	0,02 ±0,00	0,19 ±0,02	1,54 ±0,13	0,08 ±0,01
	HOSp	1010,37 ±37,46	25,61 ±1,19	2,69 ±0,11	20,58 ±1,43	3,95 ±0,18	3,30 ±0,30	0,86 ±0,04	0,03 ±0,00	0,2 ±0,02	1,58 ±0,11	0,07 ±0,00
	ML	489,40 ±28,55	9,67 ±1,00	0,73 ±0,05	9,67 ±0,78	1,37 ±0,08	1,03 ±0,09	0,39 ±0,02	0,02 ±0,00	0,11 ±0,01	0,81 ±0,05	0,05 ±0,00
	MNI	515,09 ±25,13	20,29 ±1,29	1,61 ±0,10	10,99 ±0,86	1,78 ±0,12	2,82 ±0,31	0,55 ±0,03	0,02 ±0,00	0,21 ±0,02	0,99 ±0,07	0,07 ±0,00
	Total	3286,12 ±152,81	85,91 ±4,11	7,35 ±0,35	50,88 ±2,64	10,09 ±0,48	10,53 ±0,96	2,62 ±0,12	0,09 ±0,00	0,70 ±0,04	5,02 ±0,21	0,26 ±0,01
Pino pátula	HSp	2062,96 ±79,65	43,36 ±1,66	3,33 ±0,15	20,13 ±0,90	4,68 ±0,20	3,44 ±0,27	1,78 ±0,09	0,04 ±0,00	0,27 ±0,02	1,34 ±0,07	0,21 ±0,02
	HOSp	42,85 ±1,60	1,41 ±0,06	0,10 ±0,00	0,98 ±0,05	0,19 ±0,01	0,11 ±0,01	0,98 ±0,04	0,00 ±0,00	0,02 ±0,00	0,04 ±0,00	0,00 ±0,00
	ML	982,11 ±121,93	10,43 ±1,21	1,31 ±0,17	7,69 ±0,74	1,12 ±0,09	1,16 ±0,12	0,83 ±0,11	0,03 ±0,00	0,19 ±0,03	0,27 ±0,03	0,09 ±0,01
	MNI	462,89 ±44,97	11,49 ±1,10	0,99 ±0,09	3,39 ±0,21	0,8 ±0,05	0,91 ±0,07	0,38 ±0,02	0,04 ±0,01	0,17 ±0,02	0,19 ±0,01	0,07 ±0,01
	Total	3549,16 ±179,78	67,96 ±2,92	5,83 ±0,29	31,85 ±1,38	6,74 ±0,25	5,58 ±0,36	3,00 ±0,19	0,10 ±0,01	0,63 ±0,04	1,92 ±0,09	0,38 ±0,03
Ciprés	HSp	1123,74 ±55,44	14,03 ±0,78	1,73 ±0,09	29,30 ±1,53	1,65 ±0,08	1,95 ±0,16	0,90 ±0,04	0,03 ±0,00	0,27 ±0,02	0,19 ±0,01	0,14 ±0,01
	HOSp	3,19 ±0,24	0,06 ±0,01	0,01 ±0,00	0,15 ±0,01	0,02 ±0,00	0,01 ±0,00	0,07 ±0,01	0,00 ±0,00	0,00 ±0,00	0,00 ±0,00	0,00 ±0,00
	ML	149,77 ±11,00	1,29 ±0,11	2,08 ±1,02	2,43 ±0,17	0,18 ±0,01	0,23 ±0,03	0,11 ±0,01	0,01 ±0,00	0,04 ±0,00	0,01 ±0,00	0,01 ±0,00
	MNI	335,57 ±28,39	4,89 ±0,37	0,54 ±0,04	7,48 ±0,58	0,62 ±0,05	0,71 ±0,09	0,31 ±0,02	0,03 ±0,01	0,10 ±0,01	0,07 ±0,01	0,05 ±0,00
	Total	1595,50 ±69,3	19,98 ±1,01	2,44 ±1,08	39,27 ±1,64	2,18 ±0,10	2,91 ±0,20	1,31 ±0,06	0,04 ±0,01	0,42 ±0,03	0,28 ±0,02	0,2 ±0,01

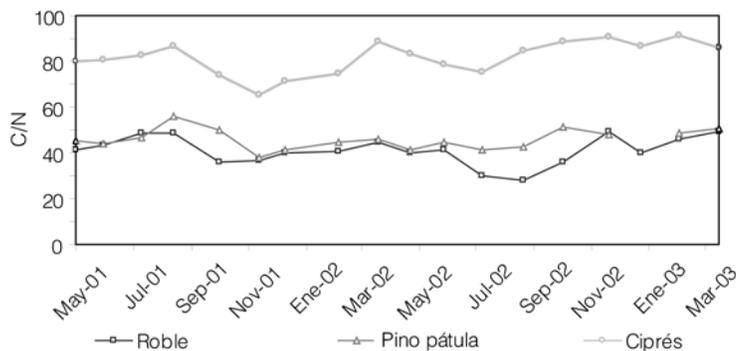


Figura 6. Evolución temporal de la relación C/N para la fracción HSp por parcela.

relación a roble ($1271,26\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) y ciprés ($1123,74\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). Comportamiento similar se halló para el material leñoso, con valores de $982,11\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, $489,40\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y $149,77\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ para pino pátula, roble y ciprés, respectivamente. Los mayores valores de producción de las fracciones señaladas en pino pátula explican la mayor circulación de C en dicho ecosistema.

Las concentraciones medias de N fueron superiores en la fracción foliar de la cobertura de roble, y similares a las encontradas en pino pátula. Se destacan los valores hallados en ciprés, cercanos a la mitad de los correspondientes a las otras coberturas. Las concentraciones reportadas para este nutriente en la fracción foliar en los bosques naturales de tierras altas fluctúan entre 0,39 y 1,76% para bosques naturales (Lundgren, 1978; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards, 1982; Veneklaas, 1991; Vitousek *et al.*, 1995; Herbohn y Congdon, 1998; Vera *et al.*, 1999) y entre 0,34 y 0,68% para plantaciones forestales (Lundgren, 1978; Cuevas y Lugo, 1998); los valores más bajos presentados por los bosques de coníferas coinciden con los aquí encontrados en ciprés, caso contrario de pino pátula, donde se hallaron valores muy similares a los de roble, cercanos a 0,92%.

Las concentraciones de N mostraron variaciones relativamente bajas durante los dos años de monitoreo, encontrándose los valores máximo y mínimo absolutos en las coberturas de roble y ciprés (CV= 18,4 y 9,9%, respectivamente). Una situación análoga fue verificada para la relación C/N. Como se desprende de la Figura 6, para la parcela de ciprés se verifican los valores máximos absolutos de este parámetro, con lo cual el material foliar correspondiente a esta cobertura, es de carácter acidificante y presentará una mayor dificultad para su descomposición y con ello un retorno real de elementos consecuentemente más lento.

mayores en roble (Tabla V). Los valores para el flujo de N en el robledal se encuentran entre los reportados por diversos autores para bosques montanos tropicales (Lundgren, 1978; Edwards, 1982; Fassbender y Grimm, 1981; Veneklaas, 1991; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995), que definen el intervalo $22,00\text{-}96,70\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Por otra parte, Lundgren (1978) reportó para plantaciones forestales de *C. lusitanica* y *P. patula* de Tanzania localizadas en zonas altas, valores entre 30 y $33\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, de tal forma que los presentes registros de circulación de N son superiores en la parcela de pino pátula, e inferiores en la de ciprés. Aunque los contenidos totales de materia orgánica y N en estos suelos son altos, ensayos realizados por Tschinkel (1972) muestran su baja tasa de mineralización, indicando deficiencia de este elemento, lo que podría explicar sus bajas concentraciones en la hojarasca foliar de ciprés, mostrando una mayor eficiencia en el uso de este nutriente como especie más exigente en calidad de sitio (bajas tasas de circulación de N; Vitousek, 1982). Por el contrario, *P. patula*, especie menos exigente, presenta menores índices de eficiencia en el uso de nutrientes, los que se refleja en altas tasas de circulación en el caso del N. Resultados similares han sido encontrados en bosques de tierras altas, donde el N es factor limitante para el crecimiento (Montagnini y Jordan, 2002), dadas las bajas tasas de descomposición y, por ende, baja disponibilidad.

Los flujos obtenidos para N en la fracción leñosa fueron similares en las coberturas de roble y pino pátula, situación contraria a la encontrada en ciprés, donde fue cerca de diez veces inferior. Ello se explica tanto por las menores concentraciones de N de esa fracción en ciprés, como por la menor producción de esa fracción dentro del conjunto de parcelas.

Las concentraciones de P, a excepción de la fracción HOSp de las

El retorno de N al suelo mostró diferencias importantes en la hojarasca foliar entre coberturas. Así, los menores valores de circulación de N se registraron en ciprés, presentándose valores medios anuales hasta 3 veces superiores en pino pátula y 1,5 veces

parcelas de pino pátula y ciprés, concuerdan con los valores mínimos reportados para esta fracción en los bosques tropicales de tierras altas, cercanos a 0,02% (Lundgren, 1978; Medina *et al.*, 1981; Proctor *et al.*, 1983; Vitousek *et al.*, 1995; Cuevas y Lugo, 1998). Este comportamiento se debe, posiblemente, a la deficiente disponibilidad de este elemento en el oriente antioqueño (Tschinkel, 1972), ocasionada por procesos de inmovilización en suelos derivados de cenizas volcánicas, los que se caracterizan por una alta capacidad de cambio aniónico, similar a su capacidad de cambio catiónico. Esto contribuye significativamente a una alta capacidad de fijación de fosfatos solubles, dados los altos contenidos de minerales amorfos alofánicos, óxidos e hidróxidos de hierro y aluminio, en diferentes formas y estados químicos (Sánchez, 1976; Rodríguez y Molina, 1990). Así, el uso de P está posiblemente controlado por su disponibilidad, situación comúnmente encontrada en los trópicos.

Para este elemento se verifica una correlación lineal negativa significativa ($p < 0,05$) entre su concentración y la masa seca de la hojarasca foliar. Posiblemente esto refleja el desarrollo de un mecanismo de conservación del nutriente, conducente a una mayor eficiencia en su uso, ya que el P es ampliamente reconocido como limitante para la producción forestal en estos ecosistemas. Por otra parte, la falta de relación encontrada entre P y la masa seca foliar en las parcelas de coníferas podría reflejar la independencia de las reservas de dicho elemento en el suelo por parte de estas especies, las cuales tienen menores requerimientos que aquellas de formaciones naturales como el roble. En las tres coberturas los valores de concentración de P no mostraron diferencias significativas a lo largo del estudio, siendo las variaciones temporales dentro de cada cobertura muy similares entre sí (CV= 23%).

El retorno de P al suelo forestal a través de la fracción HSp, fue superior en pino pátula ($1,78\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) y similar en roble ($0,83\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) y ciprés ($0,90\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). Estos valores son inferiores a los reportados en la literatura (Lundgren, 1978; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards 1982; Medina *et al.*, 1981; Proctor *et al.*, 1983; Veneklaas, 1991; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995) y concuerdan con el valor reportado por Vitousek (1984) para bosques tropicales eficientes en el uso de P (flujo $< 3\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). El patrón señalado fue similar en la fracción ML, caso contrario a la fracción MNI, donde roble mostró valores superiores.

Alvarado (1985a, b) observó estructuras de tipo endomicorrizal en plantaciones forestales de ciprés, y de tipo ectomicorrizal en plantaciones forestales de pino pátula, ambas en la presente zona de estudio. El desarrollo de estas estructuras bien podría compensar las bajas tasas de retorno de P a través de la hojarasca foliar (Tabla V) que resultarían insuficientes para suplir las demandas de este elemento por la planta (Medina y Cuevas, 1996). En el ciclo de P esto es de importancia fundamental, ya que el manto fúngico que cubre la raíz puede acumular este elemento liberándolo posteriormente a la planta, cuando se presentan deficiencias.

En el caso del Ca, las concentraciones encontradas fueron superiores en la hojarasca foliar de las plantaciones forestales de coníferas. Al respecto, Lundgren (1978) expone que es común encontrar esta situación al comparar los valores de este elemento entre plantaciones forestales y bosques naturales. Esto podría deberse a la tendencia a aumentar el Ca por el envejecimiento y lignificación progresiva de los tejidos (Denaeyer, 1969), aparentemente acacidos con mayor fuerza en los ecosistemas señalados. El mayor valor de retorno de este elemento al piso forestal se presentó en ciprés, seguido de pino pátula y roble. Los valores son, en general, inferiores a los reportados por la literatura para bosques de zonas altas de la región tropical (Lundgren, 1978; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards, 1982; Veneklaas, 1991; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995), los que oscilan para la fracción HSp entre 24,81 y 136,00kg·ha⁻¹·año⁻¹.

La escasa relación entre el Ca y la caída de hojarasca puede explicarse por tratarse de un elemento metabólicamente inactivo e inmovilizado en forma de pectato y oxalato de Ca (Salisbury y Ross, 1992). Precisamente, del carácter inmóvil de este elemento se desprende el empleo de su concentración como referencia en los estudios de reabsorción de nutrientes (Vera *et al.*, 1999), ya que otros nutrientes minerales son retirados de las hojas antes de su desprendimiento de la planta. Para roble y pino pátula, en el caso de la fracción ML, se registró una situación opuesta a la recién descrita. Allí los flujos de Ca fueron siempre superiores a los encontrados en ciprés, lo cual se explica nuevamente a partir de los bajos valores de producción de esta fracción en dicha parcela.

Las concentraciones encontradas para Mg en la fracción HSp se corresponden con los menores valores reportados para un amplio número de bosques montanos de los trópicos

(Lundgren, 1978; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards 1982; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995; Cuevas y Lugo, 1998), situación favorecida por el origen volcánico del suelo y alta acidez, donde predominan los iones H⁺. Dentro de las diferentes fracciones, las mayores concentraciones para este elemento son siempre encontradas en la hojarasca foliar (HSp y HOSp). Las diferencias entre coberturas, en términos del flujo, fueron altas para el Mg. Así, para la fracción HSp, el mayor valor se registró en pino pátula, seguido de roble y finalmente ciprés. El flujo de este elemento en la fracción ML fue asimismo similar en roble y pino pátula, con retornos inferiores para ciprés. Por otra parte, la fracción MNI mostró un comportamiento similar en las plantaciones forestales, siendo menor el flujo de Mg en estas coberturas que el encontrado en roble.

Las concentraciones encontradas para K se corresponden con las inferiores reportadas por la literatura (Lundgren, 1978; Steinhardt, 1979; Medina *et al.*, 1981; Fassbender y Grimm, 1981; Edwards, 1982; Proctor, 1983; Veneklaas, 1991; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995; Cuevas y Lugo, 1998). A esta situación contribuyen factores como la longevidad del material y la verificación de procesos de retranslocación del elemento desde las hojas senescentes previo desprendimiento de la planta. Adicionalmente, la característica de encontrarse en las plantas en la forma K⁺ (sin formar compuestos) propicia su lixiviación por la lluvia. Bernhard-Reversat (1975) encontró que 70-80% del K retornado a través de hojas frescas era lavado en dos semanas, resultado similar al obtenido por Ewel (1976) en Guatemala. El carácter móvil de este elemento puede marcar un flujo preferencial de circulación por las aguas de escurrimiento cortical y de precipitación interna, antes que por la hojarasca. En el caso particular de las plantaciones de coníferas las concentraciones de K y Ca se comportan de manera inversa (r= -0,56 y -0,45 para pino pátula y ciprés, respectivamente; p<0,05), poniendo de manifiesto el conocido antagonismo entre ambos elementos, según el cual la absorción de K⁺ se ve suprimida por la abundancia de Ca²⁺.

Los flujos de K por la hojarasca foliar (3,44kg·ha⁻¹·año⁻¹ para pino pátula, 3,37kg·ha⁻¹·año⁻¹ para roble y 1,95kg·ha⁻¹·año⁻¹ para ciprés) son inferiores a los límites inferiores reportados para bosques tropicales de tierras altas, entre 3,50 y 41,00kg·ha⁻¹·año⁻¹ (Lundgren, 1978; Edwards, 1982; Fassbender y Grimm, 1981; Veneklaas, 1991; Herbohn y Congdon, 1993; Vitousek *et al.*, 1995).

Para S se encontraron concentraciones similares (0,06-0,08%) entre coberturas. La importancia de este elemento en áreas continentales, es sin embargo menor, viéndose realizada en inmediaciones a zonas costeras. Por otra parte, las concentraciones medias encontradas para Cu y Zn en la fracción HSp fueron muy bajas (6 y 48ppm, respectivamente), obteniéndose para ambos elementos los mayores valores en ciprés; para estos elementos se alcanzaron los mayores valores de flujo en la cobertura de pino pátula.

En el caso del Cu los valores encontrados en este estudio son ligeramente superiores a los reportados para bosques de regiones templadas (Santa Regina y Gallardo, 1989) y bastante inferiores a los encontrados por Del Valle (2003) en bosques húmedos del Pacífico Colombiano (0,07kg·ha⁻¹·año⁻¹). Para el Zn la situación es contraria, ya que en comparación con los referentes recién indicados, los flujos fueron siempre inferiores en las coberturas estudiadas.

Las concentraciones medias de Fe y Mn en la fracción HSp presentaron diferencias más notorias entre coberturas. Para Fe se encontró el mayor valor en ciprés, en tanto que para Mn éste se obtuvo en roble. Este patrón prácticamente se mantuvo para el caso de Fe en términos de flujo anual, en tanto que para Mn los mayores valores se alcanzaron en roble, en correspondencia con las mayores concentraciones del elemento.

En síntesis, considerando el retorno potencial de hojarasca fina hasta el piso forestal, el ecosistema de pino pátula es el más productivo de los aquí estudiados (8362,47kg·ha⁻¹·año⁻¹). Sin embargo, el ecosistema de robledal es el que mayores cantidades de nutrientes retorna al piso del bosque, con excepción de P, para el que se tienen los mayores retornos vía hojarasca foliar en la parcela de pino pátula. Al parecer esta situación es producto de menores exigencias del elemento por esta especie, que no suponen la verificación de mecanismos de conservación, como es el caso de la retranslocación foliar. A partir de estas consideraciones, que colocan además al ciprés, en cuanto a retorno potencial, por debajo de pino pátula, son claros los efectos que se pueden desprender del proceso de descomposición en las plantaciones de coníferas sobre las propiedades químicas del suelo mineral, especialmente en sus primeros centímetros, cuando se establece la comparación con el ecosistema de robledal. Sumado a lo anterior, la relación C/N encontró su máximo en la parcela de ciprés, seguida de pino pátula, por lo que la descomposición de la hojarasca foliar de estas es-

pecies tendrá mayor dificultad y supondrá una más lenta liberación de los elementos contenidos en ella. Desde el punto de vista de la bioquímica del suelo, los cambios que se susciten por reemplazo de bosques naturales por plantaciones de coníferas como las aquí estudiadas serán desfavorables, dado que supondrán una circulación limitada de bioelementos en el suelo, y con ello una afectación de la vida microbiana, en buena parte indicadora de la calidad del suelo.

Con los resultados obtenidos se verifica la hipótesis de partida, de una menor dependencia de las reservas elementales del suelo por las especies de coníferas, produciendo hojarasca de menor calidad y con ello menor retorno y ciclaje de bioelementos con respecto al ecosistema de roble.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental y a la Estación Forestal de Piedras Blancas del Departamento de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, y al personal de ambas dependencias, por su colaboración en las tareas de campo y de laboratorio; al Laboratorio del Área de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca, España; a Empresas Públicas de Medellín por su autorización para realizar la investigación en predios de su propiedad y suministro de información pluviométrica.

REFERENCIAS

- Alvarado B (1985a) Determinación de micorrizas en *Cupressus sp.* En Orozco FH (Ed.) *Investigaciones sobre micorrizas en Colombia N° 2*. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. pp. 111-117.
- Alvarado B (1985b) Efecto de las ectomicorrizas en el desarrollo de *Pinus patula*. En Orozco FH (Ed.) *Investigaciones sobre micorrizas en Colombia N° 2*. Sociedad Colombiana de la Ciencia del Suelo. pp. 131-137.
- Anderson JM, Ingram JSI (1993) *Tropical Soil Biology and Fertility: A Handbook Methods*. C.A.B. International. Wallingford, Oxford, RU. 221 p.
- Aussenac G, Bonneau M, Le Tacon F (1972) Restitution des éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'Est de la France. *Oecol. Plant.* 7: 1-21.
- Bernhard-Reversat F (1975) Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de Basse Côte d'Ivoire. VI Les cycles des macroéléments La terre et la vie 29: 229-254.
- Brassell HM, Unwin GL, Stocker GC (1980) The quality, temporal distribution and mineral-element content of litterfall in two forest types at two sites in tropical Australia. *J. Ecol.* 68: 123-139.
- Bray JR, Gorham E (1964) Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research* 2: 101-157.
- Brown S, Lugo AE (1982) The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 14: 161-187.
- Cole DW, Rapp M (1981) Elemental cycling in forested ecosystems. En Reichle DE (Ed.) *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp. 341-409.
- Crockford R, Richardson D (1998) Litterfall, litter and associated chemistry in a dry sclerophyll eucalypt forest and a pine plantation in South-eastern Australia: 1. Litterfall and litter. *Hydrol. Proc.* 12: 365-384.
- Cuevas E, Lugo A (1998) Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species. *Forest Ecol. Manag.* 112: 263-279.
- Dames JF, Scholes MC, Straker CJ (1998) Litter production and accumulation in *Pinus patula* Schiede plantations of the Mpumalanga Province, South Africa. *Plant Soil* 203: 183-190.
- Del Valle JI (2003) Cantidad, calidad y nutrientes reciclados por la hojarasca fina en bosques pantanosos del pacífico sur colombiano. *Interciencia* 28: 443-449.
- Denaeyer DS (1969) Apports d'éléments minéraux par les eaux de précipitations, d'égouttements sous couvert forestier et d'écoulements le long des trocs. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 102: 355-372.
- Edwards PJ (1977) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology* 65: 971-992.
- Edwards PJ (1982) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. V. Rates of cycling in throughfall and litter fall. *J. Ecol.* 70: 807-827.
- Egunjobi JK, Onweluzo BS (1979) Litter fall, mineral turnover and litter accumulation in *Pinus caribaea* L. stands at Ibadan, Nigeria. *Biotropica* 11: 251-255.
- Ewel JJ (1976) Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *J. Ecol.* 64: 293-308.
- Fassbender HW, Grimm V (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31: 39-47.
- Haines BL, Foster RB (1977) Energy flow through litter in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 65: 147-155.
- Herbohn JL, Congdon RA (1993) Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland and wet tropical rain forest. II. Litterfall. *J. Trop. Ecol.* 9: 365-380.
- Herbohn JL, Congdon RA (1998) Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland wet tropical rain forest. III. Nutrient returns to the forest floor through litterfall. *Journal of Tropical Ecology* 14: 217-229.
- Holdridge LR (1987) *Ecología Basada en Zonas de Vida*. IICA. San José, Costa Rica. 216 pp.
- Huber A, Oyarzum C (1983) Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* (D. Don.). *Bosque* 1: 1-11.
- Jordan CF (1983) Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. En Golley FB (Ed.) *Ecosystems of the World, Vol. 14A, Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function*. Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp. 117-135.
- Klinge H, Rodriguez WA (1968) Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. *Amazoniana* 1: 287-310.
- Klute A (Ed; 1986) *Methods of soil analysis. Part 1. Physical and mineralogical methods*. 2nd ed. Am. Soc. Agron. / Soil Sci. Soc. Am. Madison, WI, EEUU. 1188 pp.
- Kunkel-Westphal I, Kunkel P (1979) Litter fall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf-shedding by some common tree species. *J. Ecol.* 67: 665-686.
- Landsberg JJ, Gower ST (1997) *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic Press. Nueva York, NY, EEUU. 345 pp.
- Lundgren B (1978) Soil conditions and nutrient cycling under natural and plantation forests in Tanzanian highlands. *Reports in Forest Ecology and Forest Soils* 31. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, Suecia. 428 pp.
- McDonald MA, Healey JR (2000) Nutrient cycling in secondary forests in the Blue Mountains of Jamaica. *Forest Ecology and Management* 139: 257-278.
- Medina E, Cuevas E (1996) Biomass production and accumulation in nutrient-limited rain forest: implications for responses to global change. En Gash JHC, Nobre CA, Roberts JM, Victoria RL (Eds.) *Amazonian Deforestation and Climate*. Chichester, RU, pp. 221-239.
- Medina E, Cuevas E, Weaver PL (1981) Composición foliar y transpiración de especies leñosas del Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. *Acta Cient. Venez.* 32: 159-165.
- Meentemeyer V, Box EO, Thompson R (1982) World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience* 32: 125-128.
- Montagnini F, Jordan CF (2002) Reciclaje de nutrientes. En Guariguata MR, Kattan G (Eds.) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Cartago, Costa Rica. pp. 167-191.
- Moreno MG (1994) *Balances de Agua y Nutrientes en Rebollares (Quercus pyrenaica Willd.) de la Vertiente Salmantina de la Sierra de Gata*. Tesis. Universidad de Salamanca. España. 470 pp.
- Page AL (Ed; 1982) *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. Am. Soc. Agron. / Soil Sci. Soc. Am. Madison, WI, EEUU. 1159 pp.
- Priess J, Then C, Fölster H (1999) Litter and fine-root production in three types of tropical premontane rain forest in SE Venezuela. *Plant Ecology* 143: 171-187.
- Proctor J (1983) Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison. En Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (Eds.) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications; Oxford; RU. pp. 267-273.
- Proctor J, Anderson JM, Fogden SCL, Vallaack HW (1983) Ecological studies in four contrasting lowland rainforest in Gunung

- Mulu National Park, Sarawak. II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology* 71: 261-283.
- Rai SN, Proctor J (1986) Ecological studies on four rainforests in Karnataka, India. II. Litterfall. *J. Ecol.* 74: 455-463.
- Rodà F (1993) Funcionamiento de ecosistemas forestales: La circulación de nutrientes. Congreso Forestal Español. *Lourizan* 4: 529-542.
- Rodríguez RA, Molina L (1990) Cultivos múltiples, fertilización de maíz y fríjol en un andisol del oriente antioqueño. *Suelos Ecuatoriales* 20: 115-119.
- Salisbury FB, Ross CW (1992) *Fisiología Vegetal*. Iberoamérica. México DF. 759 pp.
- Sánchez PA (1976) *Properties and Management of Soils in the Tropics*. Wiley. Nueva York, NY, EEUU. 630 pp.
- Santa Regina I, Gallardo J (1989) Ciclos biogeoquímicos en bosques de la tierra de Bejar (Provincia de Salamanca). *Options Méditerranéennes. Series Seminars* 3: 147-149.
- Santa Regina I, Leonardi S, Rapp M (2001) Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe. *Forestry* 74: 1-10.
- Santa Regina I, Tarazona T (2001) Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry* 74: 11-28.
- Smith K, Gholz H, Oliveira F (1998) Litterfall and nitrogen-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecol. Manag.* 109: 209-220.
- Spain AV (1984) Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *Journal of Ecology* 72: 947-961.
- Steinhardt U (1979) Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56: 1-185.
- Stocker GC, Thompson WA, Fitzsimon AK, Thomas PR (1995) Annual patterns of litterfall in lowland and tableland rainforest in tropical Australia. *Biotropica* 27: 412-420.
- Tanner EVJ (1980) Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. *J. Ecol.* 68: 833-848.
- Tschinkel H (1972) Factores limitantes del crecimiento de plantaciones de *Cupressus lusitanica* en Antioquia, Colombia. *Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín* 27: 3-55.
- UNC (1999) *Cuenta del Bosque Cuenca de Piedras Blancas (Antioquia)*. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 96 pp.
- Veneklaas EJ (1991) Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *J. Trop. Ecol.* 7: 319-336.
- Vera M, Cavelier J, Santamaría J (1999) Reabsorción de nitrógeno y fósforo foliar en árboles de bosques montanos en los Andes Centrales de Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 47: 33-43.
- Vitousek P (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Naturalist* 119: 553-572.
- Vitousek P (1984) Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek PM, Gerrish G, Turner DR, Walker LR, Müeller-Dombois D (1995) Litterfall and nutrient cycling in four Hawaiian montane rainforests. *J. Trop. Ecol.* 11: 189-203.
- Vitousek PM, Sanford RL (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Systemat.* 17: 137-167.
- Zapata CM, Ramírez JA, León JD, González MI (2007) Producción de hojarasca fina en bosques de *Quercus humboldtii*, *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica* de Antioquia, Colombia. *Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín*. En prensa.
- Zou X, Zucca CP, Waide RB, McDowell WH (1995) Long-term influence of deforestation on tree species composition and litter dynamics of a tropical rain forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 78: 147-157.

LITTERFALL AND NUTRIENT RETURN IN MONTANE ANDEAN FORESTS FROM PIEDRAS BLANCAS, ANTIOQUIA (COLOMBIA)

Jorge Andrés Ramírez-Correa, Claudia Marcela Zapata-Duque, Juan Diego León-Peláez and María Isabel González-Hernández

SUMMARY

In a natural montane oak forest (*Quercus humboldtii* Bonpl.) and in pine (*Pinus patula* Schlttdl. y Cham.) and cypress (*Cupressus lusitanica* Mill.) plantations in Piedras Blancas, Antioquia, Colombia, nutrient litterflow was measured over two years. On each ecosystem twenty litter traps (0.5m² each one) were used to collect litterfall to be subsequently separated into fractions and chemically analyzed. Fine litterfall quantities followed the order pine plantation (8362.47kg·ha⁻¹·year⁻¹), oak forest (7877.20kg·ha⁻¹·year⁻¹) and cypress plantation

(3725.97kg·ha⁻¹·year⁻¹). Nutrients returning to the forest floor through leaf litter of the dominant species on each forest were C>N>Ca>K>Mg>S>P in oak forest, C>N>P>Ca>Mg>K>S in pine plantation, and C>Ca>N>K>S>Mg>P in cypress plantation. Results show a lower nutrients return reaching forest floor in pine and cypress plantations, and probably a slower real nutrient return as the result of higher C/N ratio values from leaf litter from coniferous species.

QUEDA DE SERAPILHEIRA E RETORNO DE NUTRIENTES NOS BOSQUES MONTANOS ANDINOS DE PIEDRAS BLANCAS, ANTIOQUIA, COLÔMBIA

Jorge Andrés Ramírez-Correa, Claudia Marcela Zapata-Duque, Juan Diego León-Peláez e María Isabel González-Hernández

RESUMO

Em um bosque montano natural de carvalho-roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) e em plantações florestais de pinus pátula (*Pinus patula* Schlttdl. e Cham.) e de cipreste (*Cupressus lusitanica* Mill.) de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia, foram medidos durante dois anos os fluxos de nutrientes a través da serapilheira. Em cada ecossistema foram empregadas 20 armadilhas de serapilheira (0,5m² cada uma) com o fim de recolher o material desprendido do dossel para sua posterior separação em frações e análise química. As quantidades de serapilheira fina seguiram a seguinte seqüência: pinus pátula

(8362,47kg·ha⁻¹·ano⁻¹), carvalho-roble (7877,20kg·ha⁻¹·ano⁻¹) e cipreste (3725,97kg·ha⁻¹·ano⁻¹). As quantidades de nutrientes que retornaram através da serapilheira foliar da espécie dominante em cada bosque foram C>N>Ca>K>Mg>S>P em bosque de carvalho-roble, C>N>P>Ca>Mg>K>S em plantação de pinus pátula, e C>Ca>N>K>S>Mg>P em plantação de cipreste. Os resultados mostram um menor retorno de elementos até o piso do bosque nas plantações de coníferas e um retorno real possivelmente mais lento como produto dos maiores valores da relação C/N do material foliar das espécies de coníferas.