



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

**DIVISIÓN DE EDUCACIÓN
PROGRAMA DE POSGRADO**

Título de la tesis

Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la producción y descomposición de la hojarasca

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y el Programa de Posgrado
como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Por

Oscar Rafael Lanuza Lanuza


Turrialba, Costa Rica

2016

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**


FIRMANTES:




Fernando Casanoves, Ph.D.
Director de tesis




Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero




Karen Holl, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Diego Delgado, M.Sc.
Miembro Comité Consejero



Mario A. Piedra Marín, Ph.D.
Decano Programa de Posgrado



Oscar Rafael Lanuza Lanuza
Candidato

ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DEL DOCUMENTO

El presente documento está constituido por dos secciones. La primera, formada principalmente por una parte introductoria donde se definen la importancia, los objetivos y el alcance del estudio; posteriormente se presenta una revisión del “estado del arte” o del conocimiento en el tema específico de investigación.

La segunda sección la constituyen dos artículos científicos (formato artículo científico); está integrada por una introducción específica al tema de cada artículo, los materiales y métodos utilizados, los resultados obtenidos y las conclusiones a las que el autor llegó después del análisis de los resultados en el cada estudio.

Dedicatoria

*A mis hijos Jeimy y Antony, a mi esposa Janitzia por su paciencia;
A mi madre Jerónima,
A mis hermanos Carlos, Ana.*

Agradecimientos

A mi comité de tesis, Fernando Casanoves, *Ph.D.*, Karen Holl, *Ph.D.*, Bryan Finegan, *Ph.D.*, Diego Delgado, *MSc.* Por su trabajo y consejos.

A Rakan Zahawi, *Ph.D.*, Karel Van der Mersch, *Ph.D.*, Guillermo Peguero *Ph.D.* y a los miembros de la Unidad de Biometría del CATIE, por su apoyo y comentarios durante la realización de este proyecto de investigación.

A la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua y a la Facultad Regional Multidisciplinaria de Estelí, por su apoyo profesional y económico.

Al gobierno de Alemania a través del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por su apoyo económico.

La infraestructura experimental fue financiada por la *National Science Foundation* (NSF; DEB 05-15.577 para KDH y RAZ) y la Earthwatch Foundation.

Los análisis de suelo, el alojamiento en la Estación Biológica Las Cruces y la colaboración de Juan Abel Rosales fueron financiados por el proyecto *National Science Foundation* (NSF DEB 14-56520).

A Juan Abel Rosales por su excelente asistencia en campo en San Vito, Coto Brus, Costa Rica. Al personal del Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE por su apoyo con espacio y equipos. A los propietarios de los terrenos donde se desarrolla el proyecto de restauración por su disponibilidad a colaborar.

Un profundo agradecimiento a todo el personal de CATIE por hacerme sentir de esta Institución una segunda casa y a mis compañeros de maestría por su gran amistad durante estos dos años.

CONTENIDO

Índice de figuras.....	viii
Índice de cuadros	viii
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS.....	x
RESUMEN	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. OBJETIVOS DEL ESTUDIO	3
1.1.1. Objetivo general	3
1.1.2. Objetivos específicos	3
1.2. Hipótesis	3
2. MARCO REFERENCIAL	4
2.1. Importancia de los bosques neotropicales y los servicios ambientales de soporte.....	4
2.2. Productividad primaria neta en bosques tropicales.....	4
2.3. Dinámica de nutrientes en bosques tropicales	5
2.3.1 Factores que intervienen en la descomposición de la hojarasca	7
2.4. Restauración ecológica de bosques tropicales	9
3. Literatura citada.....	12
4. ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN.....	19
ARTÍCULO 1. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la producción y entrada de nutrientes por la hojarasca	19
Resumen.....	19
4.1. INTRODUCCIÓN	20
4.2. MÉTODOS	21
4.2.1. Sitio de estudio.....	21
4.2.2. Diseño experimental y tratamientos	21
4.2.3. Producción de hojarasca.....	22
4.2.4. Contenido químico de la hojarasca y entrada de nutrientes al suelo del bosque	23
4.2.5. Clima y variables de dosel	23
4.2.6. Muestreo de suelo.....	23
4.2.7. Análisis de datos.....	23
4.3. RESULTADOS	24
4.3.1. Producción de hojarasca.....	24
4.3.2. Contenido de nutrientes de la hojarasca y entradas.....	26
4.4. DISCUSIÓN	28

4.4.1.	Producción de hoja y nutrientes	28
4.5.	CONCLUSIONES	31
4.6.	Agradecimientos	31
4.7.	Literatura citada	31
4.8.	Anexos	36
	ARTÍCULO 2. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la descomposición de hojarasca y dinámica de nutrientes	38
	Resumen.....	38
4.9.	INTRODUCCIÓN	39
4.10.	MÉTODOS	40
4.10.1.	Sitio de estudio	40
4.10.2.	Diseño experimental	41
4.10.3.	Variables	41
4.10.3.1.	Colecta de hojarasca	41
4.10.3.2.	Mezcla de hojarasca y colocación en campo.....	41
4.10.4.	Análisis químico de la hojarasca	42
4.10.5.	Análisis de datos	42
4.11.	RESULTADOS	43
4.11.1.	Características químicas de la hoja.....	43
4.11.2.	Descomposición de la hojarasca.....	43
4.11.3.	Mineralización de nutrientes	43
4.11.3.1.	Efecto del tiempo	43
4.11.3.2.	Efecto de la masa remanente	45
4.12.	DISCUSIÓN	48
4.13.	CONCLUSIONES	50
4.14.	Agradecimientos	51
4.15.	Literatura citada	51

Índice de figuras

Figura 1. Vías del ciclaje de nutrientes de bosques tropicales. Tomado de Bruijnzeel (1991) .	6
Figura 2. Modelo de cambios químicos y factores que regulan la velocidad la descomposición. Tomado de Berg (2000).	8
Figura 3. Escalera de la restauración ecológica (Chazdon 2008).....	10
Figura 4. Secuencia temporal de tres estrategias comunes para restaurar la cobertura forestal. Tomado de Corbin y Holl (2012).....	12
Figura 5. Diseño de parcelas y trampas de hojarasca (cuadros negros). La superficie plantada se encuentra sombreada en gris y el área sin plantar en blanco.....	22
Figura 6. Producción media mensual ($\text{kg ha}^{-1} \pm \text{E.E}$) de hojarasca entre octubre 2015 y setiembre 2016 en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. *Indica los momentos donde el promedio de producción de hojarasca del bosque referencia y la plantación difirió del promedio de la isla (Anexo, Cuadro 8). La regeneración natural difirió de todos los tratamientos en todos los meses usando LSD Fisher ($p<0,05$).....	25
Figura 7. Peso remanente (%) y tasa de mineralización del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N de la hoja de plantación y bosque referencia (primario) durante 190 días de descomposición usando LSD Fisher ($p<0,05$), Coto Brus, Costa Rica.	46
Figura 8. Cambios en la concentración del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N con la pérdida de masa en la descomposición de hoja de plantación y un bosque referencia (primario) en un periodo de 190 días usando LSD Fisher ($p<0,05$), Coto Brus, Costa Rica.	47

Índice de cuadros

Cuadro 1. Producción anual de hojarasca por componente ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) entre octubre 2015 y setiembre 2016 (media \pm E.E.), en la regeneración natural, isla, plantación y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).	25
Cuadro 2. Porcentaje (media \pm E.E.) de hoja total agrupado por especie (octubre 2015 a setiembre 2016) en plantación, isla y regeneración natural en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).26	26
Cuadro 3. Concentración promedio de nutrientes de la hojarasca (media \pm E.E.) para tres periodos de análisis en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).....	27
Cuadro 4. Entrada anual de nutrientes de la hojarasca al suelo (media \pm E.E.) en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).	27
Cuadro 5. Análisis de correlación entre las principales variables químicas de la hojarasca y el suelo en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica.	28
Cuadro 6. Variables del suelo (media \pm E.E.) para todas las unidades experimentales ($n=18$, 5 plantaciones, 5 islas, 5 regeneración natural y 3 bosque referencia), Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).....	36

Cuadro 7. Promedio de área basal (media \pm E.E.) de especies en plantación e isla en dos periodos de medición y su incremento ($m^2 ha^{-1}$), Coto Brus, Costa Rica.....	36
Cuadro 8. Prueba de hipótesis de contraste para la producción mensual de hojarasca en isla, plantación, regeneración natural y bosque referencia de octubre 2015 a septiembre 2016, Coto Brus, Costa Rica.....	37
Cuadro 9. Concentración inicial de nutrientes y la relación de los principales componentes químicos de hoja de dos bosques contrastantes, Coto Brus, Costa Rica	43
Cuadro 10. Concentración de nutrientes remanentes (media \pm E.E.) de la hoja y relación promedio de los principales componentes químicos luego de 190 días de descomposición, Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales dentro de una columna indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).....	45

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
FAO: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
MEA: *Millennium Ecosystem Assessment*
OET: Organización de Estudio Tropicales
PPN: Productividad primaria neta
PPNA: Productividad primaria neta aérea
PVC: Policloruro de vinilo

RESUMEN

Gran parte de los bosques tropicales actuales son parches relativamente pequeños, inmersos en una matriz agrícola. La condición de degradación actual, exige promover enfoques alternativos, eficientes y más económicos que las plantaciones típicas. Las estrategias de restauración activa (islas de árboles) pueden facilitar la recuperación natural de estos bosques en menor tiempo que la recuperación natural, porque aumentan la producción de hojarasca y la entrada de nutrientes al suelo. Se evaluó la dinámica de la producción, las entradas de nutrientes al suelo por la hojarasca y el efecto de los tratamientos de restauración sobre la descomposición de la hojarasca y el patrón de liberación de nutrientes de dos mezclas de hoja que contrastaban en sus contenidos iniciales de nutrientes. Los cuatro tratamientos de restauración comprenden: plantación (toda el área plantada), islas de árboles (siembra de árboles en seis parches de tres tamaños diferentes), control (regeneración natural), y bosque referencia (primario) 10-12 años después de su establecimiento. Los tratamientos se establecieron en parcelas de 50 × 50 m en cinco sitios replicados en el sur de Costa Rica. Las especies plantadas incluían dos especies nativas productoras de madera (*Terminalia amazonia* y *Vochysia guatemalensis*) intercaladas con dos especies fijadoras de nitrógeno (*Inga edulis* y *Erythrina poeppigiana*). La producción de hojarasca fue similar en plantación, bosque referencia e isla, pero todos ellos significativamente mayores comparado con regeneración natural ($n=216$; $F=21,8$; $p<0,0001$). La hoja fue el mayor componente en todos los tratamientos ($RN=91,8 \pm 0,5\%$, $I=90,6 \pm 0,6\%$, $P=91,3 \pm 0,6\%$, $BR=86,6\% \pm 0,7$). En la regeneración natural y la isla la producción de hojas es dominada por otras dicotiledóneas (92,9 y 46,0% respectivamente), mientras en la plantación fue 11,8%. Esto sugiere mayor establecimiento de otras especies en la isla. En la plantación, *Vochysia* e *Inga* dominan la productividad de hojarasca (41,2% y 33,2% respectivamente). Las entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu, Mn y Fe al suelo por la hojarasca no difirieron entre isla, plantación y bosque referencia, pero todas fueron superiores a la regeneración natural. La relación C:N y el N fue similar en todos los tratamientos, a pesar que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantaciones e islas. No se encontró efecto del tratamiento de restauración sobre la descomposición de ambos sustratos ($F=0,8$; $p=0,9678$), pero si hubo efecto del tiempo ($F=325,4$; $p<0,0001$) y de sustrato ($F=10,8$; $p=0,0112$). El sustrato remanente del bosque referencia fue menor ($79 \pm 1\%$) que el de plantación ($83 \pm 1\%$). El contenido de N fue mayor en la hoja de plantación, mientras que el Ca, Mg, K, C y la relación C:N fue mayor en la hoja del bosque referencia al inicio y durante la descomposición. Se encontró una tendencia creciente sobre el N, P, Ca y un declive en el contenido de K, Mg, C y en la relación C:N. Los resultados indican que en el mediano plazo, las islas de árboles son tan eficientes en la producción de hojarasca y entradas de nutrientes al suelo como una plantación tradicional o un bosque maduro. Las tasas de descomposición y liberación de nutrientes en estos sistemas en restauración están determinadas por la cantidad y calidad química de la hojarasca que llega al suelo, por lo que especies fijadoras de nitrógeno y de alta eficiencia en el uso de nutrientes deben ser promovidos para restaurar el ciclaje de nutrientes en sistemas degradados. Concordamos que la nucleación aplicada es una alternativa viable que permite acelerar la recuperación de bosques degradados a menor costo que las plantaciones tradicionales.

Palabras claves: Bosques tropicales, restauración activa, regeneración natural, hojarasca, descomposición, dinámica de nutrientes, Costa Rica.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales brindan importantes servicios ecosistémicos de soporte, regulación y culturales (MEA 2005) y tienen un rol relevante en la regulación del ciclo mundial del carbono como fuente o como sumidero en función de su estado, dinámica, edad, perturbación, estrés y otros factores (Dixon *et al.* 1994; Lewis 2006). Gran parte de los bosques tropicales actuales, son parches relativamente pequeños y aislados, incrustados dentro de paisajes agrícolas (Malhi *et al.* 2014). Los agentes que conducen esta degradación se relacionan con las altas tasas de deforestación y degradación, principalmente con fines agrícolas y ganaderos (FAO 2007). Estas condiciones alteran los ciclos de nutrientes, y acrecientan la fuga de nutrientes del ecosistema (Walker y Rendell 2007).

La restauración de estos bosques es indispensable considerando la escala e intensidad de su degradación y la necesidad de mantener procesos ecológicos vitales para la provisión de servicios ecosistémicos (Lamb *et al.* 2005). Tradicionalmente, las plantaciones de árboles mixtas o monoespecíficas han sido propuestas como estrategias de restauración activa por presentar múltiples beneficios en el proceso de recuperación de suelos degradados (Guariguata *et al.* 1995; Parrotta 1995; Powers *et al.* 1997; Montagnini 2001; Lamb y Gilmour 2003; Cusack y Montagnini 2004). Generalmente se considera que las plantaciones mixtas deben tener prioridad sobre las plantaciones puras. Sin embargo, Butler *et al.* (2008) no encontraron diferencias en la abundancia y riqueza de especies del sotobosque entre plantaciones puras y mixtas, lo que sugiere que plantaciones con mayor diversidad de especies de árboles no conducen necesariamente a una mayor diversidad de árboles en regeneración en el sotobosque (Chazdon 2014).

Recientemente, se ha demostrado que la nucleación aplicada (siembra de árboles en parches) representa una alternativa prometedora para la restauración, ya que es más barata que las plantaciones típicas, y permite acelerar la recuperación del bosque (Holl *et al.* 2011; Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013). La nucleación aplicada imita el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), creando micro hábitats favorables que facilitan la colonización de especies de sucesión tardía, dando lugar a una composición de especies más similares a un bosque (Holl *et al.* 2011). Además, atraen dispersores de semillas, aumentando la lluvia de semillas de árboles (zoócoras), la densidad y riqueza de especies en comparación con áreas desprovistas de árboles como el caso de pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010). Este nuevo enfoque, representa un nivel intermedio entre los métodos pasivos y de plantación, comprende un modelo prometedor si se valora el costo-beneficio (Bechara *et al.* 2016). Este enfoque debe ser considerado como una estrategia viable y alternativa a las plantaciones a gran escala para restaurar los fragmentos de bosques actuales (Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013).

Cada estrategia de restauración debe ser basada en una comprensión detallada de la ecología del sistema a restaurar (Holl 2013) y de las barreras que limitan su establecimiento (Holl 2002; Meli 2003), pues cada sitio tiene características de perturbación y de resiliencia diferenciadas. Por lo que, monitorear la productividad de estos sistemas es clave para evaluar

su estado de recuperación, y los procesos que lo limitan. El monitoreo de la producción de hojarasca es importante para la comprensión de los ciclos de nutrientes, del crecimiento del bosque, las vías de sucesión, los flujos de carbono y la ecología de la perturbación (Zhou et al. 2007). La caída de hojarasca ha sido utilizada como una medida de la productividad primaria neta (Wardle y Lavelle 1997; Clark *et al.* 2001a). En bosques tropicales maduros la hojarasca representa aproximadamente el 60% de la producción primaria neta aérea y entre el 0,9-6,0 Mg C ha⁻¹ yr⁻¹ (Clark *et al.* 2001b); por lo tanto, es un parámetro clave en la medición, el modelado y predicción de la dinámica de los ecosistemas terrestres (Liski *et al.* 2005).

La disponibilidad del nitrógeno (N) y fósforo (P) influyen en los patrones y la magnitud de la producción primaria neta (PPN), principalmente a través de un efecto regulatorio sobre el crecimiento vegetal (Koerselman y Arthur 1996; Aerts y Chapin 2000; Cleveland *et al.* 2013). Además, es influenciada por variables ambientales como la temperatura, la precipitación y la radiación (Masunaga y Wakatsuki 2003; Zhang *et al.* 2014). La producción, caída y descomposición de hojarasca representa el proceso clave de transferencia de materia orgánica y reciclaje de nutrientes desde la vegetación al suelo (Vitousek y Sanford 1986; Montagnini y Jordan 2002). La hojarasca desempeña un papel esencial en el mantenimiento del ciclo de nutrientes en los bosques tropicales en el largo plazo (Vitousek y Sanford 1986; Sayer y Tanner 2010; Paudel *et al.* 2015).

La descomposición de residuos vegetales es un proceso ecológico fundamental del reciclaje de nutrientes (Wardle y Lavelle 1997). Este proceso es controlado por múltiples factores, incluyendo el clima, calidad del sustrato y la biota, la estructura y la textura del suelo (Lavelle *et al.* 1993; Hättenschwiler *et al.* 2005). La composición química de la hojarasca incluyendo las concentraciones iniciales de N y P, las relaciones C:N y C:P, lignina, y las relaciones lignina:N, lignina:P, celulosa y polifenoles han sido de mucho interés por su valor predictivo sobre las tasas de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Attiwill y Adams 1993; Aerts 1997; Heal *et al.* 1997; Palm y Rowland 1997; Murphy *et al.* 1998). Se ha sugerido que hojarasca con altos contenidos iniciales de nutrientes y bajas relaciones C:N indican rápidas pérdidas de masa (Hättenschwiler *et al.* 2005). Entender el funcionamiento de estos procesos y los factores que lo limitan, es clave para entender el impacto de estos modelos de restauración y su viabilidad para replicarlos en paisajes similares.

En este estudio se evaluaron los efectos de diferentes modelos de restauración ecológica a mediano plazo (10-12 años) sobre la producción, descomposición de la hojarasca y la dinámica de los nutrientes. Esta investigación forma parte del monitoreo a largo plazo de un proyecto de restauración único desde el punto vista de su diseño y tiempo de implementación, ubicado en el Área de Conservación La Amistad Pacífico (ACLA-P) en el Pacífico Sur de Costa Rica.

1.1. OBJETIVOS DEL ESTUDIO

1.1.1. Objetivo general

Evaluar la producción de hojarasca, su descomposición y liberación de nutrientes al suelo en dos estrategias de restauración activa y compararlas con áreas en regeneración natural y bosques de referencia.

1.1.2. Objetivos específicos

Evaluar la producción y la concentración de nutrientes de la hojarasca y las entradas al suelo del bosque de dos estrategias de restauración activa después de 10-12 años de implementación y compararla con áreas de regeneración natural y bosques de referencia.

Evaluar el efecto de las estrategias de restauración sobre la tasa de descomposición y dinámica de nutrientes de la hojarasca de cuatro especies sembradas en las plantaciones e islas y compararlas con las de un bosque de referencia.

1.2. Hipótesis

La producción de hojarasca y entrada de macro y micronutrientes al suelo será similar en islas, plantaciones y los bosques de referencia, pero todas superiores comparadas con las áreas en regeneración natural, debido a una mayor densidad de árboles por área, una menor apertura del dosel y a una mayor calidad química de la hojarasca producida.

La hojarasca de plantaciones tendrá mayores tasas de descomposición por presentar mayor nitrógeno inicial y relaciones C:N más bajas.

Las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca serán mayores en los bosques de referencia que en la plantación típica, la plantación en isla y la regeneración natural.

2. MARCO REFERENCIAL

2.1. Importancia de los bosques neotropicales y los servicios ambientales de soporte

Los bosques tropicales son importantes por su extensión geográfica, riqueza biológica y por su complejidad ecológica (Harstshorn 2002). Brindan importantes servicios ecosistémicos de soporte, regulación, culturales y recreativos a quienes lo utilizan (MEA 2005; FAO 2015). A pesar de su importancia, desde 1990 al 2005 en América Latina y el Caribe se han perdido alrededor de 64 millones de hectáreas de bosques por transformación de tierras forestales en tierras agrícolas y pecuarias, en asentamientos humanos y por deforestación y degradación de tierras forestales (FAO 2007; FAO 2015).

La deforestación y las quemadas alteran los ciclos de nutrientes y acrecientan la fuga de nutrientes del ecosistema (Walker y Rendell 2007). Según Ewel *et al.* (1981), tras una perturbación como una quema, la capacidad de intercambio catiónico se ve aumentada en casi el doble y, de acuerdo a las investigaciones de Sánchez (1981), esto es muy probablemente debido al aumento considerable del pH en los primeros 30 centímetros del suelo inmediatamente después de la quema. Los cationes presentes en las cenizas suelen ser, sin embargo, muy susceptibles a la lixiviación, volatización, escorrentía y por tanto solo una pequeña parte es absorbida por las plantas (Allen 1985).

Los cambios en las propiedades químicas, físicas y biológicas del suelo, así como de la dinámica de nutrientes posteriores a la deforestación y a las quemadas, suelen ser muchos y muy drásticos. Guariguata y Ostertag (2002), indican que características como la densidad aparente y el pH aumentan, mientras que disminuyen la porosidad del suelo, la materia orgánica y el Carbono (C) y Nitrógeno total (N) del suelo. En conclusión, la deforestación y quema aumentan a largo plazo la acidez del suelo y reducen su fertilidad (Guariguata y Ostertag 2002).

2.2. Productividad primaria neta en bosques tropicales

La fotosíntesis es el proceso por el cual la mayor parte de la energía química del carbono entra en los ecosistemas. Las plantas son las mayores productoras primarias de los ecosistemas terrestres; su capacidad de fotosíntesis es controlada por la disponibilidad de luz, dióxido de carbono atmosférico, agua, nutrientes que se requiere para producir enzimas fotosintéticas (nitrógeno), temperatura y los contaminantes (Chapin III *et al.* 2011). La productividad primaria neta (PPN) en un ecosistema, es la diferencia entre la fotosíntesis (productividad primaria bruta, PPB) y la respiración total de las plantas en el ecosistema; o sea, el crecimiento neto de todos los organismos, sobre y bajo el suelo, más la hojarasca (Clark *et al.* 2001a); dicho de otra manera, es la ganancia neta de carbono por la vegetación (Chapin III *et al.* 2011). La energía fijada por la fotosíntesis soporta directamente el crecimiento de plantas y la producción de materia orgánica que es consumida por los animales y microbios del suelo (Chapin III *et al.* 2011).

No todos los componentes de la PPN se pueden medir directamente en el campo, debido a transformaciones (consumo, descomposición, mortalidad, reabsorción). En la práctica, las medidas de la PPN se limitan a la hojarasca y a los incrementos de la biomasa sobre el suelo; el

producto se considerada equivalente a la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Clark *et al.* 2001a). Por tal razón, la caída de hojarasca ha sido utilizada como una medida de la productividad primaria neta (Wardle y Lavelle 1997; Clark *et al.* 2001a). En bosques tropicales maduros, la hojarasca representa aproximadamente el 60% de la primaria neta aérea y entre el 0,9-6,0 Mg C ha⁻¹ yr⁻¹ (Clark *et al.* 2001b).

La disponibilidad del N y P influyen en los patrones y la magnitud de la PPN, principalmente a través de un efecto regulatorio sobre el crecimiento vegetal (Koerselman y Arthur 1996; Aerts y Chapin 2000; Cleveland *et al.* 2013). Múltiples evidencias sugieren que en los bosques tropicales de tierras bajas el P regula en gran medida, la producción de hojarasca y ciclaje de nutrientes (Vitousek 1982; Vitousek 1984; Silver 1994; Vitousek *et al.* 2010). Esta limitación se traduce en una mayor eficiencia en el uso del P por las plantas (Vitousek 1982; Vitousek 1984).

La hojarasca es un parámetro clave en la medición, el modelado y predicción de la dinámica de los ecosistemas terrestres (Liski *et al.* 2005). La producción de hojarasca es influenciada por variables ambientales como la temperatura, la precipitación y la radiación (Masunaga y Wakatsuki 2003; Zhang *et al.* 2014). Además, la producción de hojarasca es muy variable mientras avanza la sucesión del bosque; Ewel (1976) reportó un incremento de la hojarasca conforme aumentó la edad de la vegetación, con un mínimo de 4,6 t ha⁻¹ yr⁻¹ en un bosque de 1 año edad y un máximo de 10 t ha⁻¹ yr⁻¹ a los 14 años. Brown y Lugo (1990) reportaron un rápido incremento de la producción de hojarasca durante los primeros 15 años de sucesión, alcanzando un promedio de 8 t ha⁻¹ yr⁻¹ a los 20 años. Leigh y Windsor (1990) encontraron que la hojarasca de un bosque tropical lluvioso maduro alcanza unas 7,5 t ha⁻¹ yr⁻¹. Chave *et al.* (2010) determinaron, a través de un meta-análisis, que la hojarasca de los bosques tropicales maduros es ligeramente superior en promedio 8,61 t ha⁻¹ yr⁻¹ a la de los bosques secundarios 8,01 t ha⁻¹ yr⁻¹.

En sistemas en restauración, la producción de hojarasca varía con las especies sembradas. Por ejemplo, Celentano *et al.* (2011), al comparar la producción de hojarasca en seis sitios bajos diferentes métodos de restauración (plantaciones mixtas, plantaciones en islas, controles sin plantación y bosques secundarios), encontraron que la producción de hojarasca fue mayor en bosques secundarios (7,29 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) y plantaciones (6,29 Mg ha⁻¹ yr⁻¹), intermedia en islas (3,52 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) y más baja en los controles (1,41 Mg ha⁻¹ yr⁻¹). Además, reportaron que la producción de hojarasca se correlaciona negativamente con la apertura de copas, positivamente con la altura del dosel y muestra un aumento significativo durante los meses más secos.

2.3. Dinámica de nutrientes en bosques tropicales

El ciclo de nutrientes en bosques tropicales consiste en un complejo conjunto de mecanismos directos e indirectos de retroalimentación entre el suelo y la vegetación; se puede considerar como la transferencia de nutrientes entre varios compartimentos a través de diferentes sendas (Bruijnzeel 1991) (Figura 1). En la mayoría de los ecosistemas terrestres la descomposición de residuos vegetales es un proceso ecológico fundamental del reciclaje de nutrientes (Wardle y Lavelle 1997). La producción, caída y descomposición de hojarasca

representa el proceso clave de transferencia de materia orgánica y reciclaje de nutrientes desde la vegetación al suelo (Vitousek y Sanford 1986; Montagnini y Jordan 2002).

Los bosques tropicales primarios en su mayoría son autogenerados y requieren los nutrientes que provienen principalmente de la descomposición de la materia orgánica, la lluvia y el lavado de copa para su crecimiento y renovación (Jordan *et al.* 1980; Bruijnzeel 1991) (Figura 1). Los bosques tropicales lluviosos son particularmente susceptibles a la pérdida de nutrientes como resultado de la rápida descomposición de la hojarasca y los intensos periodos de lluvia (Jordan y Herrera 1981). Por tal razón, la hojarasca desempeña un papel esencial en el mantenimiento del ciclo de nutrientes en los bosques tropicales a largo plazo (Vitousek y Sanford 1986; Sayer y Tanner 2010; Paudel *et al.* 2015). Cualquier interrupción significativa en el proceso de reciclaje de nutrientes tendría como consecuencia su deterioro (Wadsworth 2000).

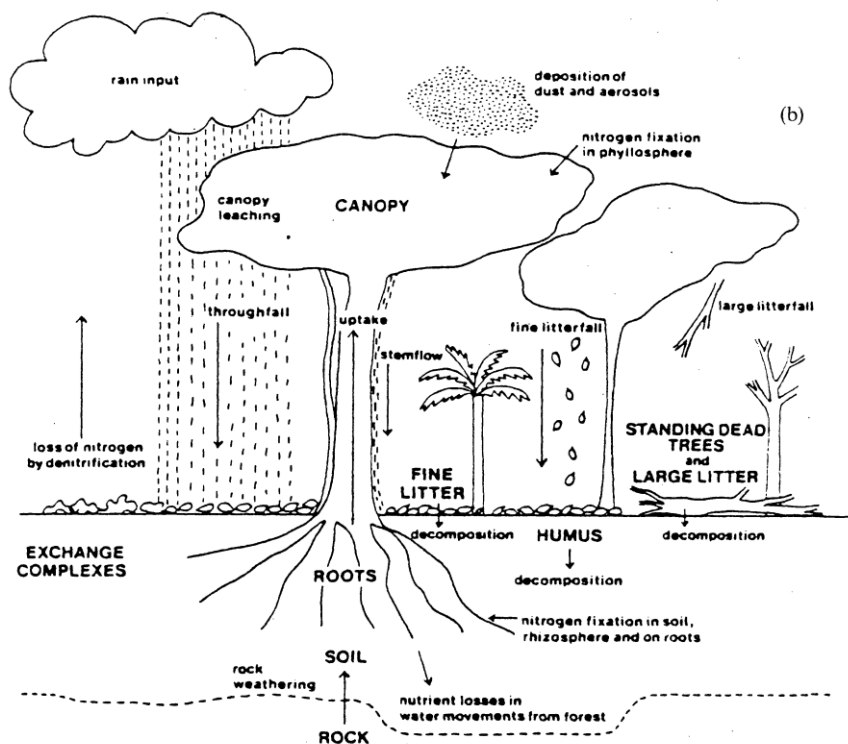


Figura 1. Vías del ciclaje de nutrientes de bosques tropicales. Tomado de Bruijnzeel (1991)

Los factores que afectan el ciclaje de nutrientes en los bosques tropicales son el clima, la composición de especies, el estado sucesional y la fertilidad del suelo (Vitousek y Sanford 1986). Por ejemplo, Ewel (1976) reportó que las entradas de nutrientes vía hojarasca de bosques secundarios (1-14 años) en Guatemala varía con la edad sucesional (N 74-179, P 3,3-6,6, K 11-24, Ca 71-212 y Mg 40-79 kg ha⁻¹ respectivamente). Por su parte, Bergamini Scheer *et al.* (2011) evaluaron el ingreso de nutrientes de la hojarasca que retorna en bosques tropicales en diferente estado sucesional en Brasil y el ingreso anual de nutrientes al suelo desde la vegetación más desarrollada fue el doble (93 N, 79 Ca, 24 K, 15 Mg, 6 P, 1,7 Mn, 0,94 Fe, 0,18 Zn, 0,09 Cu y

11,2 Al kg ha⁻¹ respectivamente) que los aportes de la vegetación menos desarrollada, a excepción del Al.

En sistemas en restauración en Costa Rica, la entrada de nutrientes al suelo vía hojarasca depende de la composición de especies del dosel, de la calidad química y de la cantidad que entra al suelo. Por ejemplo, Celentano *et al.* (2011) (ver descripción arriba) reportaron que bosques secundarios tuvieron mayor aporte de todos los nutrientes excepto N en comparación con plantación donde se sembraron especies fijadoras de nitrógeno intercaladas con maderables. Aunque las islas de árboles tenían tasas de hojarasca más bajas (menor número de árboles por área), los resultados fueron similares a las plantaciones en las entradas de Mg, K, P, Zn y Mn.

La composición química de la hojarasca que llega al suelo puede limitar o favorecer el ciclaje de nutrientes. Por ejemplo, Leblanc *et al.* (2006) concluyeron que *I. edulis* puede promover secuestro de C y la acumulación de N a largo plazo en el suelo por poseer altas concentraciones de material recalcitrante (lignina y polifenoles). Sin embargo, puede limitar la descomposición y liberación de otros nutrientes (Palm y Sánchez 1990). Munguía *et al.* (2003) evaluaron la calidad de diferentes sustratos solos y combinados y concluyeron que los altos contenidos de N, P, K y hemicelulosa, pero bajo contenido de polifenoles de *E. poeppigiana* se correlacionan positivamente con las tasas de descomposición y liberación de nutrientes y favorecen la descomposición de las demás especies en mezclas. La producción, caída y descomposición de la hojarasca es un elemento clave para mantener la fertilidad de los suelos y la diversidad de los bosques tropicales, por lo que entender los factores que limitan o facilitan estos procesos es clave para entender su funcionamiento.

2.3.1 Factores que intervienen en la descomposición de la hojarasca

La producción y la descomposición de hojarasca representan una de las principales vías para la transferencia de nutrientes entre las plantas y el suelo (Melillo *et al.* 1982; Vitousek 1984; Vitousek y Sanford 1986; Babbar y Ewel 1989; Lavelle *et al.* 1993; Moorhead *et al.* 1999; Baker *et al.* 2001; Montagnini y Jordan 2002; Barlow *et al.* 2007; Berg y McClaugherty 2008; González-Rodríguez *et al.* 2011; Paudel *et al.* 2015). Las tasas y vías de la descomposición involucran un conjunto de factores organizados jerárquicamente: el clima, mineralogía de arcilla y estado de los nutrientes del suelo, calidad química de los recursos en descomposición, efecto de macroorganismos y las relaciones mutualistas entre macro y microorganismos (Lavelle *et al.* 1993). Las concentraciones iniciales de N y P, las relaciones C:N y C:P, las concentraciones de lignina y relaciones lignina:N, lignina:P, celulosa y polifenoles tienen un gran valor predictivo sobre las tasas de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Attiwill y Adams 1993; Aerts 1997; Heal *et al.* 1997; Palm y Rowland 1997; Murphy *et al.* 1998). Otros factores como la temperatura, humedad, disponibilidad de oxígeno, el pH, la diversidad de especies de hojarasca y su alta palatabilidad favorecen la descomposición por parte de microorganismos (Hammel 1997; Hättenschwiler *et al.* 2005; Berg y McClaugherty 2008).

A escala mundial, los reguladores directos más importantes de la descomposición de la hojarasca son factores climáticos y calidad de la camada (Zhang *et al.* 2008; Zhang y Wang

2015). Sin embargo, a escala regional otros factores pueden ser importantes o incluso ser dominantes de la descomposición (Lavelle *et al.* 1993). Zhang *et al.* (2008) propusieron que la combinación de nutrientes total (NT) y elementos de C:N representan el 70,2% de la variación en las tasas de descomposición de las hojas, al combinar la latitud, la temperatura media anual, las relaciones C:N y los nutrientes totales juntos representan el 87,54% de la variación en las tasas de descomposición de la hojarasca.

La descomposición de la hojarasca es determinada por una serie de factores que actúan a diferentes escalas temporales y espaciales (Wardle y Lavelle 1997), por lo que este proceso en un entorno natural puede ser descrito solo en términos generales (Berg y McLaugherty 2008). La hojarasca está compuesta de una fracción lábil que se descompone con rapidez como los azúcares y las proteínas, y de una fracción recalcitrante de más lenta descomposición compuesta por celulosa, grasas, ceras, taninos y lignina (Wider y Lang 1982) (Figura 2). La descomposición de la hojarasca comienza con la colonización de bacterias, ascomicetos y hongos imperfectos que consumen los elementos menos recalcitrantes; posteriormente el material más lignificado es colonizado por hongos aeróbicos filamentosos principalmente basidiomicetos que la degradan aún más (Hammel 1997; Berg y McLaugherty 2008).

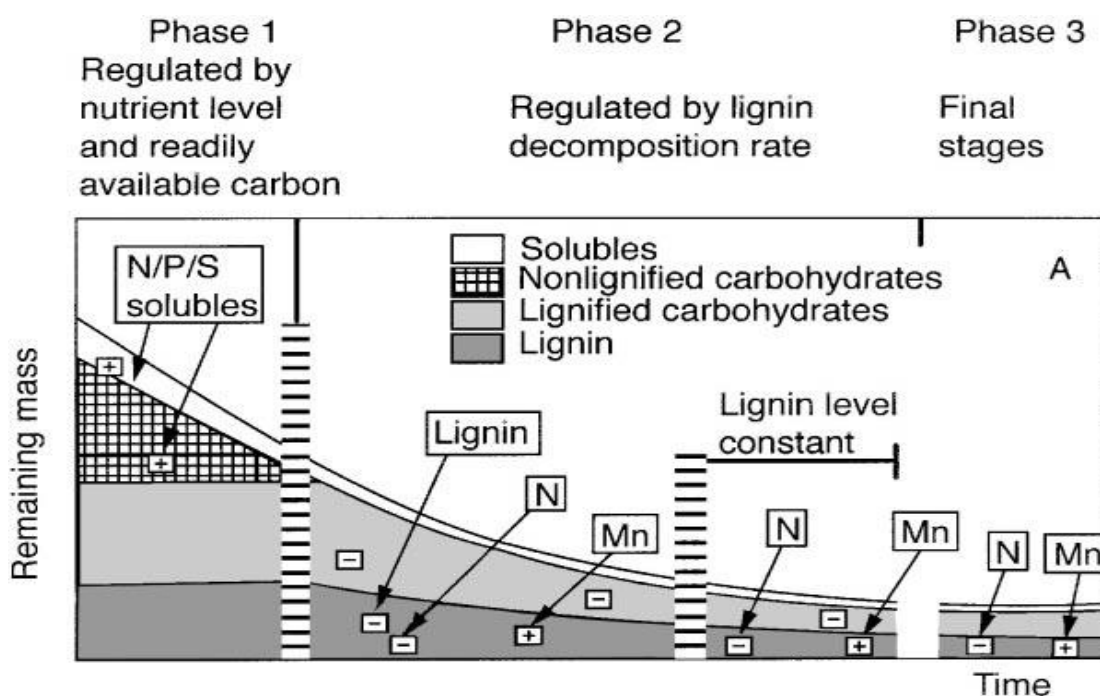


Figura 2. Modelo de cambios químicos y factores que regulan la velocidad la descomposición. Tomado de Berg (2000).

La concentración de lignina del sustrato es un buen indicador para predecir la tasa de descomposición de la hojarasca de los bosques; sus estructuras de polisacáridos limitan la descomposición de la hojarasca y tienden a dominar a largo plazo la forma de la curva de descomposición una vez que los componentes más lábiles se han eliminado (Meentemeyer 1978). La hojarasca altamente lignificada es menos digerible y su descomposición depende de organismos que pueden degradar la lignocelulosa; por lo tanto, mayores contenidos de lignina

conlleven a bajas tasas de descomposición del sustrato y a lentas tasas de liberación de nutrientes (Hammel 1997). Por el contrario, la degradación de carbohidratos solubles es un proceso bastante rápido y crean altos niveles de nutrientes, en particular N, P y S que son normalmente los principales nutrientes limitantes para el crecimiento microbiano y que estimulan la degradación microbiana de celulosa y hemicelulosa (Hammel 1997; Berg y McLaugherty 2008). Camadas de hojarasca con altos contenidos iniciales de nutrientes y bajas relaciones C:N indican rápidos pérdidas de masa de la hojarasca (Hättenschwiler *et al.* 2005).

El nitrógeno es uno de los factores comúnmente limitantes de la descomposición de la hojarasca ya que determina el crecimiento y el volumen de la biomasa microbiana en la mineralización del C orgánico (Heal *et al.* 1997). La relación teórica crítica de los residuos vegetales de C:N es aproximadamente 30:1; en una relación mayor, el nitrógeno es el elemento limitante para los organismos heterótrofos (bacterias y hongos) ya que deben competir con las plantas por este recurso (Daufresne y Loreau 2001). Es decir, el poco nitrógeno disponible no es liberado al suelo por los microorganismos (inmovilizado) mediante el proceso de mineralización y con el tiempo su disponibilidad para las plantas será menor (Montagnini y Jordan 2002). Cuando la relación C:N es inferior a 30:1, los microorganismos son limitados por el carbono; en este caso, la mineralización neta del N aumenta la disponibilidad del nitrógeno inorgánico del suelo, lo que puede aumentar su absorción por las plantas disminuyendo la relación C:N de la hojarasca (Kaye y Hart 1997).

Las fuertes asociaciones encontradas entre las tasas de descomposición y los rasgos de las hojas vivas y la hojarasca representan una prueba más de que los caracteres de hojas, y por lo tanto la calidad de la camada, son los principales impulsores de la rotación de nutrientes en el sistema (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Wright *et al.* 2004). La descomposición de la hojarasca y la mineralización de nutrientes tienen efectos importantes para el crecimiento de las plantas, la composición de la comunidad de descomponedores y el funcionamiento de los ecosistemas. Por lo tanto, entender su influencia en la inversión y recuperación de nutrientes y carbono en las plantas es esencial para entender la dinámica de los ecosistemas.

Tradicionalmente, el modelo más empleado para explicar el proceso de descomposición ha sido el exponencial simple discutido a detalle por Olson (1963); es decir, $W_f = W_i e^{-kt}$, donde W_f es el peso seco remanente; W_i es el peso seco inicial o cantidad inicial de cada elemento mineral; k es la constante de descomposición o liberación de nutrientes; t el tiempo de descomposición de la hojarasca en días y e es el logaritmo natural. Este modelo es bastante usado en zonas tropicales donde la hojarasca se descompone casi por completo. Aunque en la literatura existe una diversidad de modelos donde se contemplan diferentes modelos de descomposición (ver Wider y Lang 1982; Manzoni *et al.* 2012), para este caso de estudio se usará el modelo más simple para describir el proceso de descomposición.

2.4. Restauración ecológica de bosques tropicales

La restauración en su sentido estricto, es un proceso práctico que acelera la dinámica de los ecosistemas alterados, busca recuperar su estructura, función y diversidad de manera tal que cumplan roles ecosistémicos similares a los de antes de su perturbación (SER 2004) (Figura 3).

Considerando los evidentes problemas ecológicos que acarrearán la degradación y deforestación actual sobre la provisión de servicios ecosistémicos, el desarrollo de estrategias efectivas de restauración de los bosques tropicales es indispensable, especialmente dada la escala e intensidad de la degradación actual de estos bosques y la necesidad de mantener procesos ecológicos vitales (Lamb *et al.* 2005). Con esto se busca, entre otras cosas, reducir las emisiones de carbono de origen antropogénico causadas por la deforestación y la degradación de los bosques, recuperar hábitat para la biodiversidad y proveer bienes y servicios ecosistémicos (Chazdon 2008).

Cada estrategia de restauración debe estar basada en una comprensión detallada de la ecología del sistema a restaurar (Holl 2013) y de las barreras que limitan su establecimiento (Holl 2002; Meli 2003), pues cada sitio tiene características de perturbación y de resiliencia diferenciadas. La regeneración de los bosques tropicales naturales puede ser detenida si el sistema ha cruzado un umbral ecológico que resulta en un nuevo estado estable degradado (Lamb *et al.* 2005). Por lo tanto, la selección del método más apropiado de restauración depende del estado particular de degradación del ecosistema, de su resiliencia y velocidad de restauración, tipo de uso anterior, paisaje o matriz circundante, los objetivos deseados, los recursos económicos y humanos disponibles y de la voluntad política, disponibilidad de semillas, oportunidad de riego, fertilización y preparación del terreno (Primack y Massardo 2001; Chazdon 2008; Holl y Aide 2011).

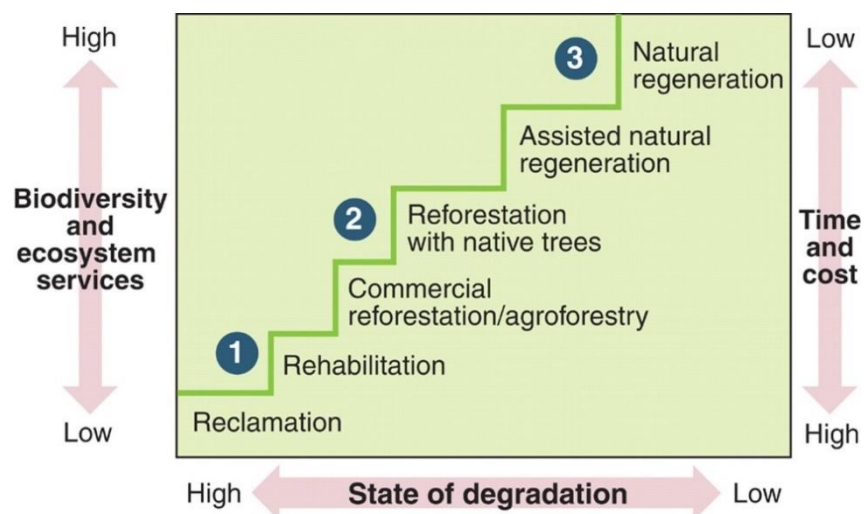


Figura 3. Escalera de la restauración ecológica (Chazdon 2008)

Tradicionalmente, las plantaciones de árboles mixtas o monoespecíficas han sido propuestas como estrategias de restauración activa por presentar múltiples beneficios en el proceso de recuperación de suelos degradados (Guariguata *et al.* 1995; Parrotta 1995; Powers *et al.* 1997; Montagnini 2001; Lamb y Gilmour 2003; Cusack y Montagnini 2004). Generalmente se considera que las plantaciones mixtas deben tener prioridad sobre las plantaciones puras. Sin embargo, Butler *et al.* (2008) no encontraron diferencias en la abundancia y riqueza de especies del sotobosque entre plantaciones puras y mixtas, lo que sugiere que plantaciones con alta diversidad de especies de árboles no conducen necesariamente a una mayor diversidad de árboles en regeneración en el sotobosque (Chazdon 2014).

La condición de deforestación actual, exige promover procesos de restauración más rápidos y eficientes que los procesos de colonización natural y a un menor costo que plantaciones de toda la zona perturbada (Corbin y Holl 2012). Recientemente se ha demostrado que la nucleación aplicada (Figura 4), representa una alternativa prometedora para la restauración ya que es más barata que las plantaciones típicas y permite acelerar la recuperación del bosque (Holl *et al.* 2011; Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013). Este nuevo enfoque, representa un nivel intermedio entre los métodos pasivos y de plantación, comprende un modelo prometedor si se valora el costo - beneficio (Bechara *et al.* 2016).

Las islas imitan mejor el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), creando microhábitats favorables para otras especies mediante la expansión hacia el exterior por clonación y/o facilitando la colonización de especies de sucesión tardía (Holl *et al.* 2011), dando lugar a una composición de especies más similares a un bosque. Las islas aumentan la heterogeneidad espacial, lo que facilita el establecimiento de nuevos reclutas que alcanzan valores superiores a las estrategias de restauración pasiva y similar a plantaciones típicas a pesar de que solo el 20% del área de isla es plantada originalmente (Holl *et al.* 2013; Zahawi *et al.* 2013). También, atraen dispersores de semillas, aumentando la lluvia zoócora de semillas de árboles, la densidad y la riqueza de especies en comparación con pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010). Además, las islas aumentan la diversidad y la heterogeneidad espacial de hojarasca del suelo, lo que puede acelerar la tasa de reciclaje de nutrientes y facilitar la recuperación de los bosques (Celentano *et al.* 2011).

El tamaño de la isla apropiada para promover la reforestación es del orden de 100 m²; islas de menor tamaño, por ejemplo 64 m² pueden ser significativamente menos eficientes (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010; Zahawi *et al.* 2013). Sin embargo, no existe una plantilla definitiva para el diseño y aplicación de nucleación aplicada, pero debe ser considerada como una estrategia viable y alternativa a las plantaciones a gran escala para restaurar los fragmentos de bosques actuales (Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013).

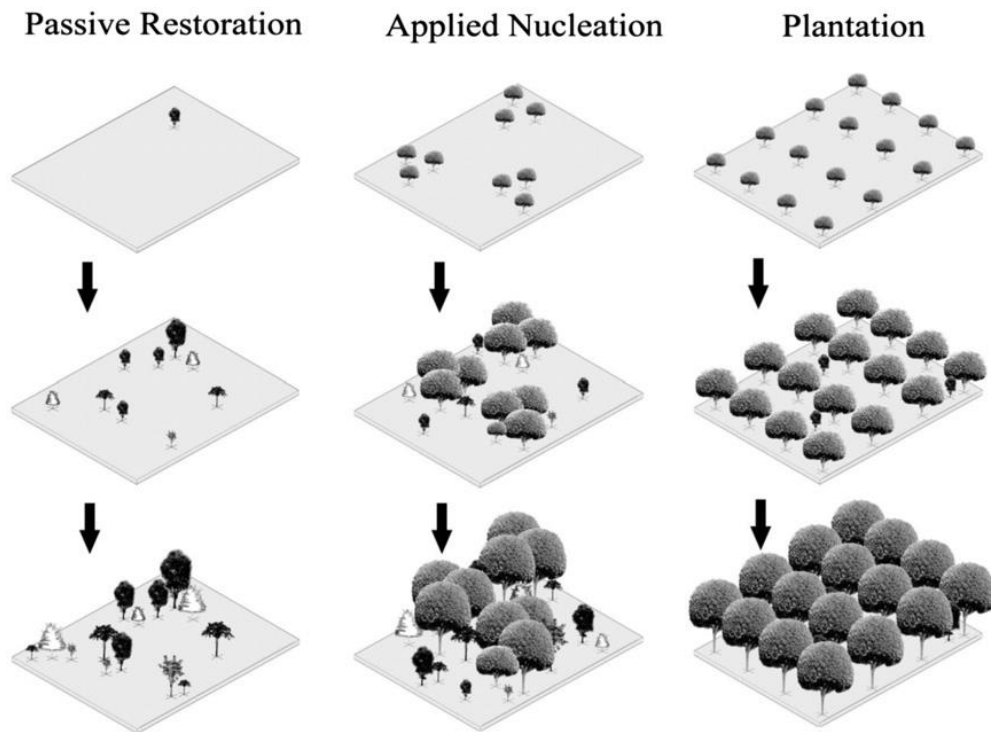


Figura 4. Secuencia temporal de tres estrategias comunes para restaurar la cobertura forestal. Tomado de Corbin y Holl (2012).

3. Literatura citada

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79(3):439-449.
- Aerts, R; Chapin, F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited. *Adv Ecol Res* 30:1-67.
- Aguilar, H; Ortiz, E; Vílchez, B; Chazdon, R. 2011. Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques en la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9(22):22-31.
- Allen, J. 1985. Soil response to forest clearing in the United States and the tropics: geological and biological factors. *Biotropica* 17(1):15-27.
- Anderson, JM; Proctor, J; Vallack, HW. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: III. Decomposition Processes and Nutrient Losses from Leaf Litter. *Journal of Ecology* (71): 2:503-527.
- Attiwill, PM; Adams, MA. 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124(4):561-582.
- Babbar, LI; Ewel, JJ. 1989. Descomposición del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21(1):20-29.
- Baker, TT; Lockaby, BG; Conner, WH; Meier, CE; Stanturf, JA; Burke, MK. 2001. Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* 65(4):1334-1347.
- Barantal, S; Schimann, H; Fromin, N; Hättenschwiler, S. 2014. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity

- effects on decomposition. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281:1796.
- Barlow, J; Gardner, TA; Ferreira, LV; Peres, CA. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247(1):91-97.
- Bechara, FC; Dickens, SJ; Farrer, EC; Larios, L; Spotswood, EN; Mariotte, P; Suding, KN. 2016. Neotropical rainforest restoration: comparing passive, plantation and nucleation approaches. *Biodiversity and Conservation* 25(11):2021-2034.
- Berg, B; Berg, MP; Bottner, P; Box, E; Breymeyer, A; de Anta, RC; Couteaux, M; Escudero, A; Gallardo, A; Kratz, W; Madeira, M; Mälkönen, E; McLaugherty, C; Meentemeyer, V; Muñoz, F; Piussi, P; Remacle, J; de Santo, AV. 1993. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20(3):127-159.
- Berg, B. 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133(1):13-22.
- Berg, B; McLaugherty, C. 2008. *Plant litter*. 2 ed. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag. 340 p. (Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration).
- Bergamini Scheer, M; Gatti, G; Wisniewski, C. 2011. Nutrient fluxes in litterfall of a secondary successional alluvial rain forest in southern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 59(4):1869-1882.
- Brokaw, N. 1990. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. In E. Leigh; A. Stanley; D. Windsor (eds). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa, Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute. p. 163-172.
- Brown, S; Lugo, AE. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Bruijnzeel, L. 1991. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystems: a review. *Journal of Tropical Ecology* 7(1):1-24.
- Butler, R; Montagnini, F; Arroyo, P. 2008. Woody understory plant diversity in pure and mixed native tree plantations at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 255(7):2251-2263.
- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Ostertag, R; Cole, RJ; Holl, KD. 2011. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. *Biotropica* 43(3):279-287.
- Clark, DA; Brown, S; Kicklighter, DW; Chambers, JQ; Thomlinson, JR; Ni, J. 2001a. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2):356-370.
- Clark, DA; Brown, S; Kicklighter, DW; Chambers, JQ; Thomlinson, JR; Ni, J; Holland, EA. 2001b. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11(2):371-384.
- Cleveland, CC; Houlton, BZ; Smith, WK; Marklein, AR; Reed, SC; Parton, W; Del Grosso, SJ; Running, SW. 2013. Patterns of new versus recycled primary production in the terrestrial biosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(31):12733-12737.

- Cole, RJ; Holl, KD; Zahawi, RA. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications* 20(5):1255-1269.
- Corbin, JD; Holl, KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265:37-46.
- Cusack, D; Montagnini, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188(1-3):1-15.
- Chapin III, FS; Matson, PA; Vitousek, P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. 2 ed. New York, Springer Science & Business Media. 529 p.
- Chave, J; Navarrete, D; Almeida, S; Alvarez, E; Aragão, LE; Bonal, D; Châtelet, P; Silva-Espejo, J; Goret, J-Y; Hildebrand, Pv. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences* 7(1):43-55.
- Chazdon, R; Montgomery, R. 2002. La adquisición de carbono en las plantas. In M. Guariguata; G. Kattan eds. *Ecología y Conservación de Bosque Neotropicales*. 1 ed. San José, CR, Libro Universitario Regional p. 225-250.
- Chazdon, RL. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320(5882):1458-1460.
- Chazdon, RL. 2014. *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago, United States, University of Chicago Press. 472 p.
- Daufresne, T; Loreau, M. 2001. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecosystem persistence. *Ecology* 82(11):3069-3082.
- Dixon, RK; Solomon, A; Brown, S; Houghton, R; Trexler, M; Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263(5144):185-190.
- Elliott, S; Blakesley, D; Hardwick, K. 2013. *Restauración de bosques tropicales: un manual práctico*. Trad. M. Conde-Prendes. Italia, Royal Botanic Gardens, Kew. 344 p.
- Ewel, J; Berish, C; Brown, B; Price, N; Raich, J. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican Wet Forest Site. *Ecology* 62(3):816-829.
- Ewel, JJ. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology* 64(1):293-308.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, R, Italia). 2007. *Situación de los Bosques del Mundo 2007*. Roma, Italia.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, R, Italia). 2015. *Evaluación de los recursos forestales mundiales: ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo?* Roma, 47 p.
- González-Rodríguez, H; Domínguez-Gómez, TG; Cantú-Silva, I; Gómez-Meza, MV; Ramírez-Lozano, RG; Pando-Moreno, M; Fernández, C. 2011. Litterfall deposition and leaf litter nutrient return in different locations at Northeastern Mexico. *Plant Ecology* 212(10):1747-1757.
- Grace, J; Mitchard, E; Gloor, E. 2014. Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biology* 2010:3238-3255.

- Guariguata, M; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In M. Guariguata; G. Kattan (eds.) *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Cartago, Costa Rica, Libro Universitario Regional. p. 591-623.
- Guariguata, MR; Rheingans, R; Montagnini, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: Implications for Forest Restoration. *Restoration Ecology* 3(4):252-260.
- Hammel, K. 1997. Fungal degradation of lignin. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Plant litter quality and decomposition UK*, University Press, Cambridges, Cad International. p. 12.
- Harstshorn, G. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In M. Guariguata; G. Kattan (eds.). *Cartago, Costa Rica, Libro Universitario Regional*. p. 59-82.
- Hättenschwiler, S; Tiunov, AV; Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191-218.
- Hättenschwiler, S; Coq, S; Barantal, S; Handa, IT. 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist* 189(4):950-965.
- Heal, O; Anderson, J; Swift, M. 1997. Plan litter quality and decomposition: An historical overview. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. 2 ed. UK University Press, Cambridge, CAB INTERNATIONAL. p. 27.
- Holl, K; Aide, T. 2011. When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management* 261:1588-1563.
- Holl, K. 2013. Is it possible to restore highly diverse rain forests? Rain forest restoration holds much promise in helping to conserve biodiversity and ecosystem services, but is not a substitute for preserving intact forest. *Restoring Tropical Forest*. *Nature Education Knowledge* 44.
- Holl, KD. 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90(1):179-187.
- Holl, KD; Zahawi, RA; Cole, RJ; Ostertag, R; Cordell, S. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology* 19(4):470-479.
- Holl, KD; Stout, VM; Reid, JL; Zahawi, RA. 2013. Testing heterogeneity–diversity relationships in tropical forest restoration. (journal article). *Oecologia* 173(2):569-578.
- Jordan, C; Golley, F; Hall, J; Hall, J. 1980. Nutrient Scavenging of Rainfall by the Canopy of an Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 12(1):61-66.
- Jordan, CF; Herrera, R. 1981. Tropical rain forests: ¿are nutrients really critical? *American Naturalist* 117(2):167-180.
- Kaye, JP; Hart, SC. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12(4):139-143.
- Koerselman, W; Arthur, FMM. 1996. The vegetation N:P Ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6):1441-1450.

- Lamb, D; Gilmour, D. 2003. Rehabilitation and restoration of degraded forests. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources and World Wide Fund, Cambridge, Inglaterra. 122 p.
- Lamb, D; Erskine, PD; Parrotta, JA. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310(5754):1628-1632.
- Lavelle, P; Blanchart, E; Martin, A; Martin, S; Spain, A. 1993. A Hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25(2):130-150.
- Leblanc, HA; Nygren, P; McGraw, RL. 2006. Green mulch decomposition and nitrogen release from leaves of two *Inga* spp. in an organic alley-cropping practice in the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 38(2):349-358.
- Leigh, E; Stanley, A; Windsor, D. 1990. *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Trad. O. Londoño. Balboa, Panamá, Smithsonian Tropical Research Institute. 546 p.
- Leigh, E; Windsor, D. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de isla de Barro Colorado. In E. Leigh; A. Stanley; D. Windsor (eds). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Balboa, Panama, Smithsonian Institution. p. 179-190.
- Lewis, SL. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 361(1465):195-210.
- Liski, J; Palosuo, T; Peltoniemi, M; Sievänen, R. 2005. Carbon and decomposition model Yasso for forest soils. *Ecological Modelling* 189(1):168-182.
- Manzoni, S; Piñeiro, G; Jackson, RB; Jobbágy, EG; Kim, JH; Porporato, A. 2012. Analytical models of soil and litter decomposition: Solutions for mass loss and time-dependent decay rates. *Soil Biology and Biochemistry* 50:66-76.
- Masunaga, T; Wakatsuki, T. 2003. Dynamics of litter production and its quality in relation to climatic factors in a super wet tropical rain forest, West Sumatra, Indonesia. *Tropics* 12(2):115-130.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment, Washinton, DC). 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC, Island Press.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59(3):465-472.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28(10):581-589.
- Melillo, JM; Aber, JD; Muratore, JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63(3):621-626.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia* 26(10):498-503.
- Montagnini, F; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In M. Guariguata; G. Kattan (eds). *Cartago, Costa Rica, Libro Universitario Regional*. p. 167-191.

- Moorhead, D; Currie, W; Rastett, E; Parton, W; Harmon, M. 1999. Climate and litter quality controls on decomposition: an analysis of modeling approaches. *Global Biogeochemical Cycles* 13(2):575-589.
- Munguía, R; Beer, J; Harmand, J; Hagggar, J. 2003. Tasas de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca de *Eucalyptus deglupta*, *Coffea arabica* y de hojas verdes de *Erythrina poeppigiana* solas y en mezclas. *Agroforestería en las Américas* 41:62-68.
- Murphy, KL; Klopatek, JM; Klopatek, CC. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8(4):1061-1071.
- Olson, JS. 1963. Energy Storage and the Balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2):322-331.
- Palm, C; Rowland, A. 1997. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. p. 379-392.
- Palm, CA; Sánchez, PA. 1990. Decomposition and Nutrient Release Patterns of the Leaves of Three Tropical Legumes. *Biotropica* 22(4):330-338.
- Parrotta, JA. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6(5):627-636.
- Paudel, E; Dossa, GGO; Xu, J; Harrison, RD. 2015. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 353:97-106.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Cornelissen, JH; Vendramini, F; Cabido, M; Castellanos, A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218:21-30.
- Powers, JS; Hagggar, JP; Fisher, RF. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99(1-2):43-54.
- Primack, R; Massardo, F. 2001. Restauración ecológica. In R. Primack; R. Rozzi; P. Feinsinger; R. Dirzo; F. Massardo (eds). *México, Fondo de Cultura Económica*. p. 559-582.
- Sánchez, P. 1981. *Suelos del trópico: características y manejo*. Trad. E. Camacho. San José, Costa Rica, IICA. 660 p.
- Sayer, EJ; Tanner, EVJ. 2010. Experimental investigation of the importance of litterfall in lowland semi-evergreen tropical forest nutrient cycling. *Journal of Ecology* 98(5):1052-1062.
- SER (Society for Ecological Restoration, EEUU). 2004. *Principios de SER internacional sobre la restauración ecológica*. Washington, D.C, Science and Policy Working Group. 16 p.
- Shono, K; Cadaweng, E; Durst, P. 2007. Application of assisted natural regeneration to restore degraded tropical forestlands. *Restoration Ecology* 15(4): 620–626.
- Silver, WL. 1994. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia* 98(3/4):336-343.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119(4):553-572.

- Vitousek, P; Sanford, R. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17(1):137-167.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.
- Vitousek, PM; Porder, S; Houlton, BZ; Chadwick, OA. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20(1):5-15.
- Wadsworth, FH. 2000. Producción forestal para América tropical. Washington, DC., Departamento de Agricultura de los EE. UU. 628 p.
- Walker, J; Rendell, P. 2007. Retrogressive succession and restoration on old landscapes. In L. Walker; J. Walker; R. Hobbs (eds). *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer Science Business Media LLC. p. 69-89.
- Wardle, D; Lavelle, P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. p. 107-124.
- Wider, RK; Lang, GE. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63(6):1636-1642.
- Wright, IJ; Reich, PB; Westoby, M; Ackerly, DD; Baruch, Z; Bongers, F; Cavender-Bares, J; Chapin, T; Cornelissen, JHC; Diemer, M; Flexas, J; Garnier, E; Groom, PK; Gulias, J; Hikosaka, K; Lamont, BB; Lee, T; Lee, W; Lusk, C; Midgley, JJ; Navas, M-L; Niinemets, U; Oleksyn, J; Osada, N; Poorter, H; Poot, P; Prior, L; Pyankov, VI; Roumet, C; Thomas, SC; Tjoelker, MG; Veneklaas, EJ; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985):821-827.
- Yarranton, GA; Morrison, RG. 1974. Spatial Dynamics of a Primary Succession: Nucleation. *Journal of Ecology* 62(2):417-428.
- Zahawi, RA; Augspurger, CK. 2006. Tropical forest restoration: Tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16(2):464-478.
- Zahawi, RA; Holl, KD; Cole, RJ; Reid, JL. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50(1):88-96.
- Zhang, D; Hui, D; Luo, Y; Zhou, G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1(2):85-93.
- Zhang, H; Yuan, W; Dong, W; Liu, S. 2014. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20:240-247.
- Zhang, X; Wang, W. 2015. Control of climate and litter quality on leaf litter decomposition in different climatic zones. *Journal of Plant Research* 128(5):791-802.
- Zhou, G; Guan, L; Wei, X; Zhang, D; Zhang, Q; Yan, J; Wen, D; Liu, J; Liu, S; Huang, Z. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188(1):77-89.

4. ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

ARTÍCULO 1. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la producción y entrada de nutrientes por la hojarasca

Resumen

Gran parte de los bosques tropicales actuales, son parches relativamente pequeños e incrustados en una matriz agrícola. Las estrategias de restauración activas pueden facilitar la recuperación natural de estos bosques en menor tiempo que la recuperación natural porque aumentan la producción de hojarasca y la entrada de nutrientes al suelo. Se evaluó la dinámica de hojarasca y nutrientes menores en cuatro tratamientos: plantación (toda el área plantada), islas de árboles (siembra de árboles en seis parches de tres tamaños), control (regeneración natural) y bosque referencia (primario). Los tratamientos se establecieron en parcelas de 50 × 50 m en cinco sitios replicados ubicados en Coto Brus, al sur de Costa Rica; la producción anual de hojarasca se midió 10-12 años después de su establecimiento. Las especies plantadas incluían dos nativas productoras de madera (*Terminalia amazonia* y *Vochysia guatemalensis*) intercaladas con dos especies fijadoras de nitrógeno (*Inga edulis* y *Erythrina poeppigiana*). La producción de hojarasca y entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu, Mn y Fe al suelo luego de 10-12 años no difirió entre isla, plantación ni con el bosque referencia, pero todas fueron superiores a la regeneración natural. La relación C:N y el N fue similar en todos los tratamientos a pesar de que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantaciones e islas. La hoja de otras dicotiledóneas representó el 46,0% en isla y el 11,8% en plantación, sugiriendo mayor establecimiento de otras especies. En la plantación *Vochysia* e *Inga* dominan la productividad de hojarasca (41,2 % y 33,2% respectivamente). Los resultados indican que en el mediano plazo las islas de árboles son tan eficiente en la producción de hojarasca y entradas de nutrientes al suelo como una plantación tradicional o un bosque maduro. Concordamos que la nucleación aplicada es una alternativa viable que permite acelerar la recuperación de bosques degradados a menor costo que las plantaciones tradicionales.

Palabras claves: Restauración activa, plantación de árboles, producción de hojarasca, entrada de nutrientes, bosques tropicales, Costa Rica.

4.1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales tienen un papel fundamental en la regulación del ciclo mundial de carbono que está en función de su edad y del grado de perturbación y estrés al cual son sometidos (Dixon *et al.* 1994; Lewis 2006). A pesar de su importancia, la transformación de tierras forestales en tierras agrícolas y pecuarias ha sido evidente en América Latina (FAO 2007; FAO 2015). La deforestación y las quemadas que generalmente acompañan estos cambios de uso del suelo tienen impactos drásticos sobre las propiedades biológicas, químicas y físicas del suelo, que conllevan a una pérdida de su fertilidad (Guariguata y Ostertag 2002). Estas perturbaciones suelen alterar el ciclo de los nutrientes y acrecientan su fuga del ecosistema (Walker y Rendell 2007; Chapin III *et al.* 2011). Así, la baja disponibilidad de nutrientes del suelo limita la productividad primaria neta de estos bosques y por consiguiente la ganancia neta de carbono de estos ecosistemas (Chapin III *et al.* 2011).

Gran parte de los bosques tropicales actuales son parches relativamente pequeños y aislados, inmersos dentro de paisajes agrícolas (Malhi *et al.* 2014). La condición actual de degradación de estos fragmentos de bosques exige promover procesos de restauración más rápidos y eficientes que los procesos de colonización natural y a un menor costo que plantaciones de toda la zona perturbada (Corbin y Holl 2012). Tradicionalmente, plantaciones de árboles mixtas o monoespecíficas han sido propuestas como estrategias de restauración por presentar múltiples beneficios en el proceso de recuperación de suelos degradados (Guariguata *et al.* 1995; Parrotta 1995; Powers *et al.* 1997; Montagnini 2001; Lamb y Gilmour 2003; Cusack y Montagnini 2004). Recientemente, se ha demostrado que la nucleación aplicada representa una alternativa eficaz y más barata que las plantaciones típicas y permite acelerar la recuperación del bosque (Holl *et al.* 2011; Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013).

A raíz de la siembra de árboles en parches, la nucleación aplicada imita el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), creando microhábitats favorables que facilitan la colonización de especies de sucesión tardía y dan lugar a una composición de especies más similares a un bosque (Holl *et al.* 2011). Además, atraen dispersores lo que aumenta la lluvia de semillas de árboles (zoócoras), la densidad y riqueza de especies en comparación con pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010) y aumentan la heterogeneidad espacial y facilitan el establecimiento de nuevos reclutas con valores superiores a las pasturas y similar a plantaciones típicas, en un menor área de plantación (Holl *et al.* 2013; Zahawi *et al.* 2013; Holl *et al.* 2016).

En este estudio se evaluaron los efectos a mediano plazo (10-12 años) de la restauración ecológica sobre la dinámica de la hojarasca y las entradas de nutrientes al suelo del bosque en un experimento de restauración en el sur de Costa Rica. Previamente se ha demostrado que las estrategias de restauración activas en este proyecto aumentan los aportes de hojarasca y nutrientes en comparación con áreas bajo procesos naturales (Celentano *et al.* 2011), facilitando la recuperación de suelos degradados. El proyecto compara dos estrategias de restauración activa (plantación mixta de árboles y plantación de “islas de árboles”) con áreas de restauración

pasiva basadas en la regeneración natural como modelos que pueden ser aplicados para restaurar otras regiones tropicales similares.

Debido a que el proceso de restauración es dinámico y debe superar múltiples barreras (Holl 1999), la evaluación periódica de la producción de hojarasca es importante para la comprensión de los ciclos de nutrientes, el crecimiento del bosque, las vías de sucesión, los flujos de carbono y la ecología de la perturbación (Zhou *et al.* 2007). El objetivo específico de este trabajo es evaluar la producción de hojarasca, la concentración de nutrientes de la hojarasca y las entradas de nutrientes al suelo del bosque de dos estrategias de restauración activa (a los 10-12 años) y compararla con áreas de regeneración natural y bosques de referencia (sin intervención). Nuestra hipótesis sostiene que las islas, las plantaciones mixtas de árboles y los bosques de referencia producen similar cantidad de hojarasca e incorporan similares cantidades de macro y micronutrientes al suelo, comparado a las áreas en regeneración natural debido a una mayor densidad de árboles por área, una menor apertura del dosel y por una mayor calidad química de la hojarasca producida.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en cinco sitios ubicados entre la Estación Biológica Las Cruces (8°47'7'' N-82°57'32'' W) y la ciudad de Agua Buena (8°44'42'' N-82°56'53'' W) en Coto Brus, Pacífico sur de Costa Rica. Los bosques en esta región se clasifican como bosque húmedo tropical premontano (Holdridge 1978). Gran parte de estos bosques fueron despejados rápidamente; la cobertura forestal paso de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en 2014. La mayor pérdida del bosque (>90%) se produjo durante dos intervalos de tiempo: 1947-1960 y 1960-1980, con una tasa de deforestación anual de 2,14 y 3,86%, respectivamente (Zahawi *et al.* 2015).

Los sitios de estudio abarcan un rango de elevación de 1000-1300 msnm, la temperatura media en la región es de 21°C con pocas variaciones durante el año, las precipitaciones anuales promedio varían entre 3000 y 4000 mm, con una estación seca evidente de diciembre a marzo. Mayores detalles de los sitios en Holl *et al.* (2011).

4.2.2. Diseño experimental y tratamientos

Los sitios de restauración se establecieron en tierras agrícolas degradadas (en su mayoría), entre junio del 2004 y julio del 2006, mediante un diseño de bloques incompletos aleatorizados en 13 sitios iniciales, de los cuales cinco se utilizaron para efectos de este estudio. En cada sitio (un bloque) se establecieron tres tratamientos (Figura 5). Los tratamientos fueron: plantación (P: toda la superficie plantada con una mezcla de cuatro especies arbóreas); islas (I: seis islas de árboles sembrados en parches de tres tamaños: 4 × 4 m, 8 × 8 m, y 12 × 12 m); y testigo (sin plantación de árboles, en adelante regeneración natural: RN). En tres de los cinco sitios utilizados, se evaluó una parcela adicional de un bosque de referencia como un cuarto tratamiento. Cada tratamiento dentro de cada bloque constituyó una unidad experimental; en este estudio se evaluaron en total 18 unidades experimentales de 50 × 50 m.

Los tratamientos plantaciones mixtas e islas de árboles constan de cuatro especies: dos especies maderables nativas (*Terminalia amazonia* (JF Gmel.) Exell (Combretaceae) y *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. (Vochysiaceae)), intercaladas con dos especies de árboles de rápido crecimiento naturalizados y fijadores de nitrógeno (*Erythrina poeppigiana* (Walp.) O. F. Cook e *Inga edulis* Mart.), ambas Fabaceae. Los tratamientos de restauración abarcaron un gradiente de intervención desde cero árboles plantados en áreas de regeneración, 86 árboles en el tratamiento de islas (344 árboles ha⁻¹) y 313 en plantación (1252 árboles ha⁻¹). Las plántulas fueron sembradas en filas alternadas con *Vochysia/Terminalia* e *Inga/Erythrina* y separadas 4 m entre filas y 2,8 m entre árboles. Todas las parcelas se despejaron a mano con machete durante 2,5 años después de la plantación para permitir a las plántulas crecer por encima de la altura de las gramíneas (Holl *et al.* 2011). Los tratamientos dentro de cada sitio fueron separados ≥ 5 m y los sitios (cada bloque) $\geq 0,7$ km (Reid *et al.* 2015).

4.2.3. Producción de hojarasca

En cada tratamiento se colocaron 12 canastas para recolectar hojarasca (estudio en proceso de lluvia de semillas Holl y Zahawi, ver mayores detalles en Reid *et al.* 2015). Las canastas con 0,25 m² de área fueron colocadas a aproximadamente 0,60 m sobre el nivel del suelo. En el tratamiento isla, una canasta fue ubicada dentro de cada isla mediana y grande, dos fueron colocadas dentro de un perímetro de 2 m de los árboles plantados y las restantes fueron ubicadas en áreas sin árboles (>2 m de la base de los árboles plantados, Figura 5). En los demás tratamientos, grupos de tres canastas (separadas entre 4-10 m) fueron distribuidas en cada uno de los cuatro cuadrantes de las parcelas (Celentano *et al.* 2011).

La hojarasca fue recolectada dos veces por mes durante 12 meses iniciando en octubre 2015. Luego de secar la hojarasca en un horno a 65°C por 72 h hasta peso constante, se clasificó en hojas, madera (<1 cm de diámetro), partes reproductivas (flores) y misceláneos (material vegetal indeterminado de pequeña dimensión) para cada muestreo. Se determinó la contribución individual por cada especie plantada, gramíneas, otras dicotiledóneas y misceláneos durante tres períodos de tiempo (diciembre 2015 a febrero de 2016, marzo a mayo de 2016 y junio a agosto de 2016). Todas las especies del bosque referencia se clasificaron como otras dicotiledóneas por su complejidad para identificarlas.

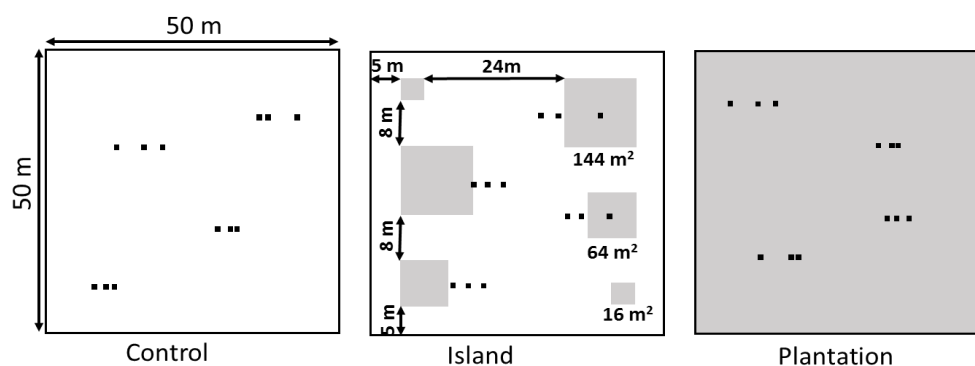


Figura 5. Diseño de parcelas y trampas de hojarasca (cuadros negros). La superficie plantada se encuentra sombreada en gris y el área sin plantar en blanco.

4.2.4. Contenido químico de la hojarasca y entrada de nutrientes al suelo del bosque

Se analizaron las concentraciones en porcentaje de C y N total, Ca, Mg, K, P y miligramos por gramo de Cu, Zn, Mn, Fe y las relaciones C:N, C:Ca, C:Mg, C:K y C:P de la hojarasca durante tres períodos de tiempo (diciembre 2015 a febrero 2016, marzo a mayo 2016 y junio a agosto 2016), usando una muestra compuesta para cada tratamiento en cada bloque y tiempo (N=56). El total de carbono y nitrógeno se determinó por el método de combustión utilizando un autoanalizador (ThermoFinnigan FlashEA 1112). La concentración de nutrientes (Ca, Mg, K, Cu, Zn, Mn y Fe) se determinó a partir de muestras de tejido vegetal secadas a 70°C, molidas y tamizadas por una malla de 1 mm (18/ASTM) (Díaz y Hunter 1978; Association of Official Agricultural Chemists 1984; Mills y Jones 1996) y se analizaron por absorción atómica usando equipo AAnalysis 100, Perkin Elmer. El fósforo se determinó por método colorimétrico desarrollando color azul de molibdeno (Molibdato de amonio y Cloruro Estannoso), leído en Espectrofotómetro UV/V a una longitud de onda de 660 nm. Se presenta la concentración promedio de nutrientes para todos los períodos de tiempo. Los aportes de nutrientes de la hojarasca al suelo se calcularon multiplicando la producción total de hojarasca del año (kg ha^{-1}) por la concentración promedio de nutrientes.

4.2.5. Clima y variables de dosel

Los datos de precipitación (mm), temperatura (°C) y humedad relativa (%) fueron proveídos diariamente por la estación meteorológica LCBS (Campbell Scientific®; (OTS 2016) (www.tropicalstudies.org/meteoro). Se determinó la cobertura de copas directamente encima de cada trampa utilizando un densiómetro a 1,30 m sobre el nivel del suelo, en dos momentos (enero-febrero, abril-mayo de 2016) y se promediaron los valores. Se estimó la altura de los árboles con un hipsómetro TRUEPULSE 200 (laser) y se midió el diámetro a la altura del pecho a 1,30 m sobre el nivel del suelo (dap) para cada árbol plantado en 2009 y 2016 (estudio en proceso, Holl y Zahawi). Se calculó el área basal para las especies plantadas usando la fórmula del diámetro cuadrático medio debido a que algunos árboles presentaron más de un eje.

4.2.6. Muestreo de suelo

Se tomaron 12 muestras de suelo a 10 cm de profundidad distribuidos cerca de las trampas, pero de forma aleatoria en cada tratamiento de restauración. En cada isla mediana y grande se tomaron tres muestras de suelo entre el centro y el borde de cada isla. Las muestras de cada parcela fueron mezcladas, secadas al aire y tamizadas (2 mm). El análisis químico se realizó en una única muestra compuesta por parcela siguiendo el protocolo estándar del laboratorio de suelos del CATIE (Díaz y Hunter 1978), como se describe a continuación: extracción en Olsen Modificado (pH 8,5) para determinación de Cu, Zn, Mn, Fe, K y P; extracción en Cloruro de Potasio 1N para determinación de Ca, Mg y Acidez Intercambiable; pH en agua; el total de Carbono y Nitrógeno por combustión.

4.2.7. Análisis de datos

El experimento se estableció como un diseño de bloques incompletos (el tratamiento bosque referencia se replicó solamente en tres de los cinco sitios), con el sitio como el factor de bloqueo. Las diferencias en la hojarasca (producción total, por componente y hoja por especies)

entre las estrategias de restauración se analizaron mediante análisis de varianza usando modelos lineales generales y mixtos, con tratamientos y tiempo de colección como factores fijos y el sitio como un factor aleatorio. El mismo procedimiento se utilizó para comparar los contenidos químicos de la hojarasca, los aportes de nutrientes al suelo del bosque y el área basal por especie. Se realizó prueba de hipótesis mediante contrastes para evaluar las diferencias entre tratamientos sobre la producción anual de hojarasca en cada mes de evaluación.

Para contemplar las medidas repetidas en el tiempo se modelaron las estructuras de correlación; además, se probaron diferentes estructuras de varianza residual para considerar la falta de homogeneidad de varianzas en el tiempo (Di Rienzo *et al.* 2011). Para seleccionar el mejor modelo se usaron los criterios de información AIC y BIC. El supuesto de normalidad fue evaluado usando QQ-plot y la prueba de Shapiro-Wilks.

Las correlaciones entre la producción de hojarasca mensual y variables climáticas (precipitación, temperatura y humedad relativa) y las variables del dosel (altura y cobertura de copas) se realizaron mediante los coeficientes de correlación de Pearson. Se realizó un modelo de regresión lineal múltiple entre la productividad total de hojarasca (kg ha^{-1}) y las variables químicas del suelo (pH y nutrientes). Se determinó la correlación entre las entradas de los principales nutrientes, N, C, P y la relación C:N y N:P vía hojarasca (kg ha^{-1}) y sus relaciones con la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo para tres periodos de tiempo, pero en este estudio solo presentamos el acumulado. Nos centramos en estos nutrientes debido a que N y P varían en las diferentes especies como resultado de la translocación antes de la senescencia (Vergutz *et al.* 2012) y con la estacionalidad (Townsend *et al.* 2007) y estas relaciones influyen en las tasas de descomposición y la dinámica de nutrientes después de la deposición (Manzoni *et al.* 2010). Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015) y R versión 3.2.1 (R Core Development Team). En todos los casos se reportan las medias ± 1 error estándar y las medias se compararon usando la prueba LSD Fisher ($p < 0,05$).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Producción de hojarasca

La producción de hojarasca y biomasa total (hojas, madera, flores y misceláneos) fue similar en plantación, bosque referencia e isla, todos aquellos significativamente mayores comparado con la regeneración natural ($n=216$; $F=21,8$; $p<0,0001$) (Figura 6; Cuadro 1). La hoja fue el mayor componente en todos los tratamientos ($RN=91,8 \pm 0,5\%$, $I=90,6 \pm 0,6\%$, $P=91,3 \pm 0,6\%$, $BR=86,6\% \pm 0,7$). La producción de hojas y madera fue mayor en plantaciones, islas y bosques referencia y más baja en la regeneración natural, mientras que la producción de flores y misceláneos no difirió entre tratamientos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Producción anual de hojarasca por componente ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) entre octubre 2015 y setiembre 2016 (media \pm E.E.), en la regeneración natural, isla, plantación y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Producción ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque Referencia	F	P
Hoja	$2,8 \pm 0,7^b$	$6,5 \pm 0,7^a$	$7,8 \pm 0,7^a$	$6,5 \pm 0,9^a$	12,5	0,0010
Madera	$0,2 \pm 0,1^b$	$0,3 \pm 0,0^a$	$0,4 \pm 0,1^a$	$0,7 \pm 0,2^a$	5,9	0,0141
Flores	$0,0 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,1$	2,5	0,1218
Misceláneos	$0,1 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$0,3 \pm 0,0$	3,5	0,0574
Total	$3,1 \pm 0,9^b$	$7,2 \pm 0,8^a$	$8,6 \pm 0,7^a$	$7,4 \pm 0,9^a$	11,0	0,0017

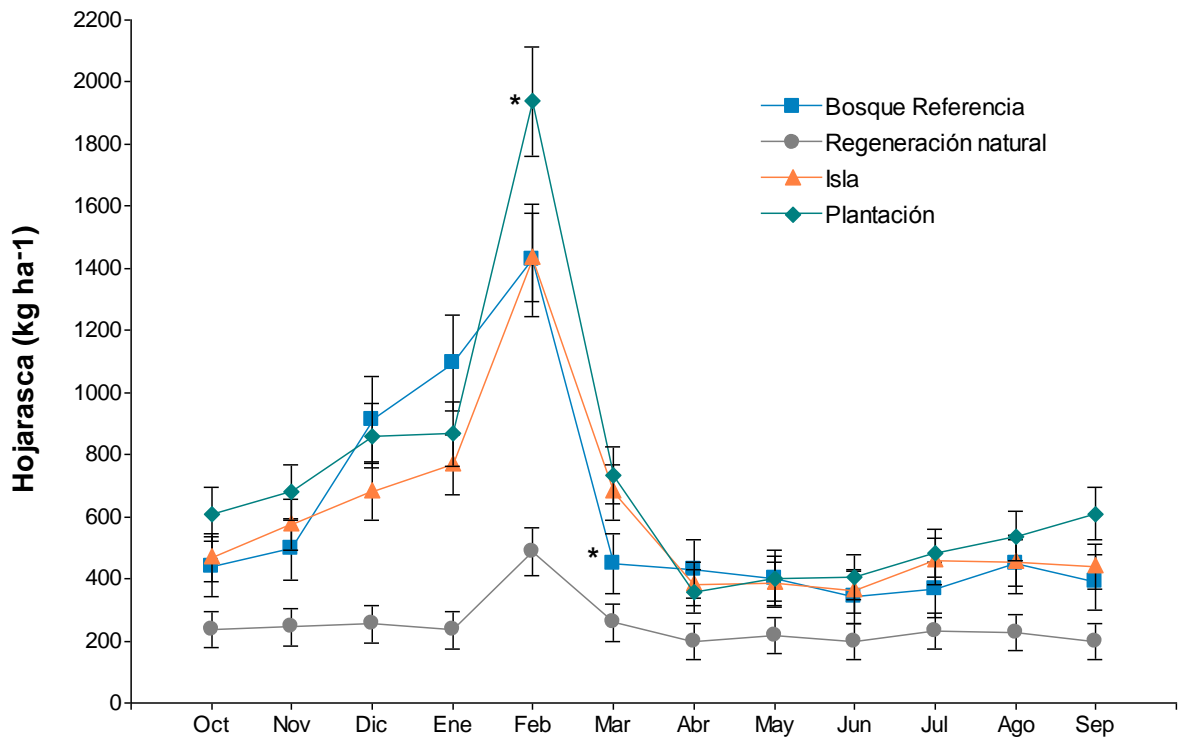


Figura 6. Producción media mensual ($\text{kg ha}^{-1} \pm$ E.E.) de hojarasca entre octubre 2015 y setiembre 2016 en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. *Indica los momentos donde el promedio de producción de hojarasca del bosque referencia y la plantación difirió del promedio de la isla (Anexo, Cuadro 8). La regeneración natural difirió de todos los tratamientos en todos los meses usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Para todos los tratamientos, la producción de hojarasca fue mayor entre enero a marzo (meses secos), mostrando un pico en febrero (Figura 6). De hecho, el 49,5% de la hojarasca es producida durante los cuatro meses más secos (diciembre-marzo), (RN=42,2 %, I=50,3%, P=51,8%, BR=53,7%). La producción de hojarasca se correlacionó con la temperatura máxima del aire ($n=216$; $r=0,42$; $p < 0,0001$), con la humedad relativa ($n=216$; $r=-0,59$; $p < 0,0001$), y con la precipitación ($n=216$; $r=-0,42$; $p < 0,0001$). La cobertura de dosel fue significativamente menor en la regeneración natural ($n=54$; $F=12,4$; $p < 0,0001$) respecto a isla, plantación y bosque referencia (RN= $74,2\% \pm 8,7$, I= $94,8\% \pm 0,8$, P= $99,0\% \pm 0,3$, BR= $99,4\% \pm 0,2$). La producción

de hojarasca (kg ha^{-1}) se correlacionó positivamente ($r=0,73$, $p=0,0005$) con la cobertura de dosel ($\text{RN}= 74,2 \% \pm 12,2$, $\text{I}= 94,8\% \pm 1,2$, $\text{P}=99,4\% \pm 0,3$, $\text{BR}=99,4 \% \pm 0,3$), y también con ($r= 0,72$; $p= 0,0007$) con su altura ($\text{RN}= 4,9 \text{ m} \pm 1,3$, $\text{I}= 8,3 \text{ m} \pm 1,5$, $\text{P}=12,2 \text{ m} \pm 0,7$, $\text{BR}=16,6 \text{ m} \pm 1,0$).

De las especies plantadas, *V. guatemalensis* e *I. edulis* aportaron mayoritariamente a la producción de hojarasca en plantación e isla (Cuadro 2). En la regeneración natural e isla la producción de hojas es dominada por otras dicotiledóneas (92,9 y 46,0% respectivamente). No hubo aporte de gramíneas a la hojarasca en plantación e isla. A pesar de que existen grandes diferencias en la producción de hojas entre tratamientos ($F=11,0$; $p= 0,0017$), ($\text{RN}= 3,1 \pm 0,9 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{I}= 7,2 \pm 0,8 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{P}= 8,6 \pm 0,7 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{Br}= 7,4 \pm 0,9 \text{ Mg ha}^{-1}$), no hubo diferencias entre sitios ($F=0,5$ $p=0,7097$).

Las especies con mayor área basal ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) para el 2016 fueron *V. guatemalensis* e *I. edulis* en isla ($23,0 \pm 7,7$ y $13,8 \pm 4,4$ respectivamente) y en plantación ($8,2 \pm 1,6$ y $5,9 \pm 1,4$ respectivamente). La primera, fue la especie con mayor incremento de área basal $19,7 \pm 6,2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El mayor incremento de todas las especies se observó en isla en relación a plantación (Anexo, Cuadro 7).

Cuadro 2. Porcentaje (media \pm E.E.) de hoja total agrupado por especie (octubre 2015 a septiembre 2016) en plantación, isla y regeneración natural en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).

Composición de especie	Hoja (%)			F	P
	Regeneración natural	Isla	Plantación		
<i>Inga edulis</i>	-	$24,7 \pm 10,1^a$	$33,2 \pm 10,1^a$	2,0	0,2291
<i>Erythrina poeppigiana</i>	$2,6 \pm 1,8^b$	$4,7 \pm 1,4^b$	$7,3 \pm 1,4^a$	4,8	0,0108
<i>Vochysia guatemalensis</i>	-	$18,7 \pm 6,0^b$	$41,2 \pm 6,0^a$	42,4	<0,0001
<i>Terminalia amazonia</i>	-	$2,2 \pm 0,4^b$	$7,5 \pm 0,4^a$	88,0	<0,0001
Gramíneas	$4,3 \pm 1,2^a$	$0,001 \pm 1,2^b$	$0,0 \pm 0,0^b$	8,4	0,0005
Otras dicotiledóneas	$92,9 \pm 6,2^a$	$46,0 \pm 6,2^b$	$11,8 \pm 6,2^c$	110,6	<0,0001

4.3.2. Contenido de nutrientes de la hojarasca y entradas

No se encontraron diferencias en el contenido de N ni en la relación C:N en la hojarasca de todos los tratamientos a pesar que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantación e isla. La plantación mostró la menor cantidad de Ca, K y las mayores relaciones C:Ca, C:Mg, C:K y N:P. El bosque de referencia mostró los mayores contenidos de C y los menores contenidos de Mn. Mientras la regeneración natural presentó los mayores contenidos de P y la más baja relación C:P y N:P (Cuadro 3).

No se encontraron diferencias significativas en las entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu y Fe entre isla, plantación y bosque referencia, pero todos fueron significativamente mayores que en regeneración natural. La entrada de K fue menor en regeneración natural, intermedio en isla y plantación y mayor en bosque referencia. No hubo diferencias en el aporte de Zn entre la regeneración natural, isla y plantación, pero si con el bosque referencia donde fue significativamente mayor (Cuadro 4).

Cuadro 3. Concentración promedio de nutrientes de la hojarasca (media \pm E.E.) para tres periodos de análisis en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
Porcentaje						
Ca	2,4 \pm 0,2 ^a	2,2 \pm 0,2 ^a	1,7 \pm 0,2 ^b	2,2 \pm 0,2 ^a	14,2	<0,0001
Mg	0,4 \pm 0,0 ^a	0,3 \pm 0,0 ^b	0,3 \pm 0,0 ^b	0,4 \pm 0,0 ^a	13,6	<0,0001
K	0,7 \pm 0,1 ^{ab}	0,6 \pm 0,1 ^b	0,4 \pm 0,1 ^c	0,8 \pm 0,1 ^a	23,2	<0,0001
P	0,13 \pm 0,01 ^a	0,11 \pm 0,01 ^b	0,09 \pm 0,01 ^c	0,11 \pm 0,01 ^{bc}	9,7	0,0001
N	1,8 \pm 0,1 ^a	1,9 \pm 0,1 ^a	2,0 \pm 0,1 ^a	1,9 \pm 0,1 ^a	0,8	0,4964
C	45,9 \pm 0,6 ^b	45,7 \pm 0,7 ^b	45,5 \pm 0,6 ^b	46,9 \pm 0,5 ^a	7,6	0,0004
mg kg⁻¹						
Cu	13,4 \pm 1,0 ^a	12,3 \pm 1,0 ^a	12,0 \pm 1,0 ^a	12,0 \pm 1,1 ^a	1,8	0,1720
Zn	53,8 \pm 4,0 ^a	36,7 \pm 4,0 ^b	28,8 \pm 4,0 ^b	48,7 \pm 4,5 ^a	16,5	<0,0001
Mn	295 \pm 45,7 ^a	258,4 \pm 33,4 ^a	295,3 \pm 36,6 ^a	215,6 \pm 34,6 ^b	5,2	0,0043
Fe	174,1 \pm 8,7 ^a	163,2 \pm 8,1 ^{ab}	152,9 \pm 7,0 ^{ab}	146,8 \pm 9,3 ^{ab}	1,9	0,1424
Relación						
C:N	25,7 \pm 1,6 ^a	24,5 \pm 1,6 ^{ab}	23,6 \pm 1,6 ^b	25,5 \pm 1,7 ^{ab}	2,4	0,0834
C:Ca	19,7 \pm 2,3 ^c	23,2 \pm 2,3 ^b	28,1 \pm 2,3 ^a	22,3 \pm 2,5 ^{bc}	12,2	<0,0001
C:Mg	116,3 \pm 9,8 ^c	151,0 \pm 9,8 ^b	162,8 \pm 9,8 ^a	139,5 \pm 10,0 ^b	24,8	<0,0001
C:K	79,2 \pm 12,3 ^{bc}	92,5 \pm 12,3 ^b	123,1 \pm 12,3 ^a	65,4 \pm 13,5 ^c	14,0	<0,0001
C:P	370,4 \pm 26,0 ^b	451,4 \pm 26,0 ^a	495,9 \pm 26,0 ^a	445,5 \pm 29,8 ^a	10,9	<0,0001
N:P	14,6 \pm 1,3 ^c	18,6 \pm 1,3 ^b	21,3 \pm 1,3 ^a	17,8 \pm 1,4 ^b	16,7	<0,0001

Cuadro 4. Entrada anual de nutrientes de la hojarasca al suelo (media \pm E.E.) en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
kg ha⁻¹ año⁻¹						
Ca	75,6 \pm 20,9 ^b	151,7 \pm 20,9 ^a	142,2 \pm 20,9 ^a	167,6 \pm 25,1 ^a	6,3	0,0115
Mg	11,9 \pm 3,6 ^b	22,0 \pm 3,6 ^a	25,0 \pm 3,6 ^a	28,1 \pm 4,3 ^a	6,6	0,0099
K	19,7 \pm 7,3 ^c	42,4 \pm 7,3 ^b	36,9 \pm 7,3 ^b	60,5 \pm 8,3 ^a	11,4	0,0015
P	4,0 \pm 1,0 ^b	7,6 \pm 1,0 ^a	8,1 \pm 1,0 ^a	8,0 \pm 1,2 ^a	8,1	0,0050
N	56,3 \pm 20,4 ^b	139,5 \pm 20,4 ^a	169,9 \pm 20,4 ^a	144,1 \pm 25,2 ^a	8,8	0,0038
C	1420,1 \pm 362,2 ^b	3272,5 \pm 362,2 ^a	3905,8 \pm 362,2 ^a	3475,6 \pm 460,0 ^a	11,1	0,0016
g ha⁻¹ año⁻¹						
Cu	42,2 \pm 12,7 ^b	86,3 \pm 12,7 ^a	105,1 \pm 12,7 ^a	93,6 \pm 15,7 ^a	6,9	0,0086
Zn	178,9 \pm 38,3 ^b	260,5 \pm 38,3 ^b	225,8 \pm 38,3 ^b	367,7 \pm 45,5 ^a	6,1	0,0124
Mn	945,1 \pm 378,0 ^b	1903,1 \pm 378,0 ^a	2543,1 \pm 378,0 ^a	1490,2 \pm 458,6 ^{ab}	5,4	0,0179
Fe	527,2 \pm 153,8 ^b	1146,5 \pm 153,8 ^a	1317,2 \pm 153,8 ^a	1389,7 \pm 194,0 ^a	7,7	0,0058

No se encontraron diferencias significativas de nutrientes del suelo entre tratamientos a 10 cm de profundidad (Anexo, Cuadro 6). De las variables químicas del suelo, el pH, Ca, N y Mg explican el 47% de la variabilidad observada en la productividad de hojarasca. Se encontró

una correlación positiva entre la relación C:N de la hojarasca y del suelo, mientras la relación N:P fue apenas marginal (Cuadro 5). Los nutrientes individuales C y N mostraron una correlación positiva, mientras el P foliar y del suelo presentaron una correlación negativa.

Cuadro 5. Análisis de correlación entre las principales variables químicas de la hojarasca y el suelo en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica.

Relación				%			
Hojarasca	Suelo	Pearson	p-valor	Hojarasca	Suelo	Pearson	p-valor
C:N	C:N	0,36	0,0067	C	C	0,34	0,0108
N:P	N:P	0,26	0,0572	N	N	0,43	0,0011
				P	P	-0,31	0,0233

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Producción de hoja y nutrientes

A pesar de que en las plantaciones hubo una mayor densidad de árboles por área que en las islas, los datos indican que la producción total anual de hojarasca luego de 10-12 años no difirió entre ellas ni en los bosques de referencia (primarios). Es decir, en el mediano plazo las islas son tan eficientes en la producción de hojarasca como una plantación tradicional o como un bosque maduro. Nuestros datos apoyan la hipótesis de Celentano *et al.* (2011), quienes preveían que las diferencias entre tratamientos en términos de la producción de hojarasca probablemente desaparecerían con el tiempo.

La producción de hojarasca de plantación e isla fue inferior a lo reportado por Castellanos Barliza y León Peláez (2010) para plantaciones de *Acacia mangium* de aproximadamente 10 a 11 años de edad (10,4 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) en Colombia. También fueron inferiores a lo reportado por Goma-Tchimbakala y Bernhard-Reversat (2006) en plantaciones de *Terminalia superba* (7, 12 y 48 años) y en un bosque tropical natural en el Mayombe, Congo. Sin embargo, nuestros datos de producción de hojarasca se encuentran cercanos al rango reportado por Parrotta (1999), (5,3 a 10,0 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) en plantaciones monoespecíficas y mixtas de *Casuarina equisetifolia* y *Leucaena leucocephala* (fijadoras de N) y de una especie no fijadora de N, *Eucalyptus robusta* de 8,5 años de edad. Pero fueron superiores a lo reportado por Kavinchan *et al.* (2015) para sitios en restauración en el norte de Tailandia luego de 14-16 años de establecimiento y superiores a lo reportado por Celentano *et al.* (2011) en nuestros mismos sitios, luego de 5 años de establecidos los tratamientos de restauración.

La producción de hojarasca de la regeneración natural fue superior a lo reportado por (Celentano *et al.* 2011), pero inferior a lo reportado Ewel (1976) para bosques de entre 1 y 14 años de edad (4,6 y 10 Mg ha⁻¹yr⁻¹ respectivamente). Sin embargo, coincidimos que la producción de hojarasca de la regeneración natural incrementa de forma rápida conforme aumenta la sucesión (Ewel 1976; Brown y Lugo 1990). La producción de hojarasca de los bosques de referencia fue similar a la reportada por (Barlow *et al.* 2007) para un bosque primario en la Amazonia brasileña y a la encontrada por Leigh y Windsor (1990) en un bosque tropical lluvioso maduro (7,5 Mg ha⁻¹yr⁻¹). Pero fue levemente menor a la reportada por Chave *et al.* (2010) en bosques tropicales maduros en Suramérica (8,61 Mg ha⁻¹yr⁻¹) y muy inferior a la

reportada por Paudel *et al.* (2015) para un bosque lluvioso maduro en China ($11,1 \text{ Mg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$). Sin embargo, están dentro del rango reportado para bosques húmedos tropicales en la India ($5,63\text{-}8,65 \text{ Mg ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$) (Sundarapandian y Swamy 1999).

Los resultados demuestran un cambio en los aportes individuales de hojarasca de las cuatro especies plantadas, con un comportamiento más equitativo que difiere de lo reportado por Celentano *et al.* (2011), donde *I. edulis* dominaba la productividad de hojarasca en plantación e isla en el 2009. El cambio más importante se observó en una disminución de aproximadamente el doble en la hojarasca de *I. edulis* en ambos tratamientos y un aumento de *V. guatemalensis* de casi cuatro veces en islas y de aproximadamente ocho veces en plantación. Esta variación está relacionada a un cambio en la sobrevivencia y el área basal en las especies plantadas. Las especies con menor sobrevivencia respecto al periodo entre el 2009 y este estudio fueron *E. poeppigiana* e *I. edulis* (datos no presentados en este estudio), mientras que *V. guatemalensis* fue la especie con mayor incremento de área basal. Vale la pena destacar que las especies fijadoras de N pueden desempeñar un papel importante en la etapa de transición de la sucesión temprana mediante la supresión de hierbas y pastos, debido a su rápido crecimiento inicial, aumento de cobertura de copas y el dominio de la productividad de hojarasca, pero si mueren dentro de 1-2 décadas, no tendrían un efecto tan importante en el legado a largo plazo (Holl *et al.* 2011).

La contribución de hojas de otras dicotiledóneas a la hojarasca total fue mayor en islas que en plantaciones, lo que sugiere mayor establecimiento de otras especies. Esto apoya la teoría de la nucleación aplicada (Corbin y Holl 2012), que propone que las islas imitan mejor el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), facilitando la colonización de especies de la sucesión tardía (Holl *et al.* 2011). Atraen dispersores, aumentando la dispersión de semillas de árboles (zoócoras), la densidad y la riqueza de especies en comparación con pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010). Además, las islas aumentan la heterogeneidad espacial lo que facilita el establecimiento de nuevos reclutas, alcanzando valores superiores a las estrategias de restauración pasiva y similar a plantaciones típicas a pesar de que solo el 20% del área de isla es plantada (Holl *et al.* 2013; Zahawi *et al.* 2013; Holl *et al.* 2016) y aumentan la diversidad y heterogeneidad espacial de hojarasca del suelo, lo que puede acelerar la tasa de reciclaje de nutrientes y facilitar la recuperación de los bosques (Celentano *et al.* 2011).

En el mediano plazo, las islas son tan eficientes en las entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu, Mn y Fe al suelo como una plantación tradicional o como un bosque maduro. El retorno de nutrientes vía hojarasca ($\text{kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) fue superior a lo reportado en nuestros mismos sitios (Celentano *et al.* 2011) y superior a lo encontrado por Castellanos Barliza y León Peláez (2010) en plantaciones de *A. mangium* en el Bajo Cauca Antioqueño. Sin embargo, los datos fueron inferiores a los reportados por Parrotta (1999) para C y Mg, similares en el contenido de N y Ca, pero superiores en el contenido de P y K. No se encontró efecto del tratamiento sobre las relaciones C:N a pesar que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantaciones e islas; de hecho estos ecosistemas han aumentado esta relación en comparación con lo reportado por

Celentano *et al.* (2011). Esto posiblemente se deba a que en nuestro estudio se encontró una disminución de la concentración de N foliar y de productividad de especies fijadoras de N, sumado a un aumento de la hojarasca de otras dicotiledóneas, especialmente *V. guatemalensis*. A pesar de ello, la calidad química de la hojarasca se considera cercana al óptimo teórico, con relaciones C:N de 25:1 que pueden favorecer el crecimiento de microorganismos y la mineralización de nutrientes (Heal *et al.* 1997; Chapin III *et al.* 2011).

Los resultados muestran una relación N:P >16 en la hojarasca de plantación, isla y bosque de referencia que contrasta con una importante reducción en la regeneración natural; esto podría indicar una limitación de P a nivel de comunidad (Koerselman y Arthur 1996; Aerts y Chapin 2000; Townsend *et al.* 2007). Sin embargo, Güsewell (2004) sugirió valores de limitación del umbral N:P más conservadores (<10 para N y > 20 para P). Sobre la base de estas estimaciones, nuestros resultados parecen reflejar co-limitación de N y P. A pesar de ello, bajas concentraciones foliares de P reflejan que los bosques tropicales son limitados por una baja disponibilidad de P en el suelo (Vitousek 1982; Vitousek 1984; Vitousek *et al.* 2010), que se traduce en una mayor eficiencia en el uso del P por las plantas (Vitousek 1982; Vitousek 1984; McGroddy *et al.* 2004; Reed *et al.* 2012). Así, los nutrientes reabsorbidos están directamente disponibles para su uso posterior por la planta, reduciendo la dependencia de nutrientes del exterior (Clark 1977; Turner 1977). De hecho, la reabsorción es un componente central de la estrategia de adquisición de nutrientes de la planta, generalmente la absorción de N y P foliar es mayor al 50% y superior para el P comparado al N (Aerts 1996; Van Heerwaarden *et al.* 2003; Vergutz *et al.* 2012). Esto podría explicar en parte por qué en nuestros sitios solo una pequeña fracción del P es retornada con la hojarasca, haciendo que la relación tienda a aumentar como se muestra en este estudio. Sin embargo, nuestros datos están dentro del rango de valores encontrados en varias familias de árboles de bosques húmedos tropicales por Townsend *et al.* (2007) y las relaciones C:N, C:P y N:P son muy inferiores a las reportadas en el follaje y hojas senescentes por McGroddy *et al.* (2004).

Este estudio examinó la asociación de depósitos de nutrientes del suelo y la calidad química de la hojarasca para todas las especies presentes en los sitios de evaluados. Encontramos correlaciones positivas entre la relación C:N y N:P foliar y del suelo, así como en las relaciones individuales. Es conocido que, especies fijadoras de nitrógeno pueden aumentar el C y N del suelo y han sido ampliamente utilizadas como plantas pioneras en la recuperación de tierras degradadas en los trópicos (Johnson y Curtis 2001). Macedo *et al.* (2008) demostraron que las leguminosas pioneras tienen potencial para recuperar las tierras degradadas, aumentando en 1,73 y 0,77 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ de C y N respectivamente y restableciendo las reservas de C y N del suelo después de 13 años de plantadas. Las especies de leguminosas pueden contribuir con alrededor de 12 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ de hojarasca seca y 0,19 de Mg ha⁻¹ yr⁻¹ N renovando los suelos degradados (Franco y De Faria 1997). Por su parte Wang *et al.* (2010) demostraron que los bosques con especies fijadoras de N tuvieron mayor materia orgánica del suelo (40-50%) y mayor concentración de nitrógeno total (20-50%) en los primeros 0-5 cm del suelo comparado con bosques con ausencia de fijadoras de N.

4.5. CONCLUSIONES

Nuestros resultados muestran evidencias claras de que los efectos de los tratamientos de restauración sobre las variables evaluadas cambian rápidamente al pasar del tiempo, lo que hace hincapié en la importancia de no sacar conclusiones sólidas a partir de estudios a corto plazo. Además, apoyan la idea de que la nucleación aplicada es una alternativa viable que permite acelerar la recuperación de bosques degradados y a menor costo que las plantaciones tradicionales. Los altos valores de producción de hojarasca y de retorno de nutrientes al suelo encontrados en este estudio indican que, a mediano plazo, el diseño de siembra en islas es tan eficiente como una plantación tradicional o un bosque maduro. La productividad más equitativa de la hojarasca de especies plantadas en las estrategias de restauración activa, es influenciada por un cambio en la sobrevivencia y el área basal de las especies plantadas, sumado a un aumento en la producción de hojas de otras dicotiledóneas, principalmente en islas. Esto concuerda con que las islas imitan mejor el proceso de nucleación natural, facilitando el establecimiento de otras especies y ponen de manifiesto su gran potencial para la recuperación de áreas degradadas a partir del restablecimiento del ciclo de nutrientes.

4.6. Agradecimientos

La infraestructura experimental fue financiada por la *National Science Foundation* (NSF; DEB 05-15.577 para KDH y RAZ) y la Earthwatch Foundation.

Los análisis de suelo, alojamiento en la Estación Biológica Las Cruces y salario de Juan Abel Rosales en la parte de campo fueron financiados por el proyecto *National Science Foundation* (NSF DEB 14-56520).

A Juan Abel Rosales por su excelente asistencia de campo en San Vito, Coto Brus, Costa Rica. Al personal del Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE por su apoyo con espacio y equipos. A los propietarios de los terrenos donde se desarrolla el proyecto de restauración por su disponibilidad a colaborar.

4.7. Literatura citada

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: ¿are there general patterns? *Journal of Ecology* 84(4):597-608.
- Aerts, R; Chapin, F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited. *Adv Ecol Res* 30:1-67.
- Association of Official Agricultural Chemists. 1984. Official methods of analysis 14 ed. Washington, DC., 40 p. (Association of Official Agricultural Chemists Inc.).
- Barlow, J; Gardner, TA; Ferreira, LV; Peres, CA. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247(1):91-97.
- Brown, S; Lugo, AE. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Castellanos Barliza, J; León Peláez, J. 2010. Caída de hojarasca y dinámica de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) de Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15(2):289-308.

- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Ostertag, R; Cole, RJ; Holl, KD. 2011b. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. *Biotropica* 43(3):279-287.
- Clark, FE. 1977. Internal cycling of nitrogen in shortgrass prairie. *Ecology* 58(6):1322-1333.
- Cole, RJ; Holl, KD; Zahawi, RA. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications* 20(5):1255-1269.
- Corbin, JD; Holl, KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265:37-46.
- Cusack, D; Montagnini, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188(1-3):1-15.
- Chapin III, FS; Matson, PA; Vitousek, P. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. 2 ed. New York, Springer Science & Business Media. 529 p.
- Chave, J; Navarrete, D; Almeida, S; Alvarez, E; Aragão, LE; Bonal, D; Châtelet, P; Silva-Espejo, J; Goret, J-Y; Hildebrand, Pv. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences* 7(1):43-55.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Caudroda, M; Robledo, CW. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, JA; Macchiavelli, RE; Casanoves, F. 2011. Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat. 1a. ed. Grupo Infostat, Córdoba, Argentina. 193 p.
- Díaz, R; Hunter, A. 1978. Metodologías de muestreo de suelos, análisis químico de suelos y tejido vegetal y de investigaciones en invernadero. Turrialba, CATIE.
- Dixon, RK; Solomon, A; Brown, S; Houghton, R; Trexier, M; Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263(5144):185-190.
- Ewel, JJ. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology* 64(1):293-308.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma, Italia). 2007. Situación de los Bosques del Mundo 2007.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Italia). 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales: ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo? Roma, Italia. 47 p.
- Franco, AA; De Faria, SM. 1997. The contribution of N₂-fixing tree legumes to land reclamation and sustainability in the tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 29(5):897-903.
- Goma-Tchimbakala, J; Bernhard-Reversat, F. 2006. Comparison of litter dynamics in three plantations of an indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayombe, Congo. *Forest Ecology and Management* 229(1):304-313.
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In M. Guariguata; G. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. p. 591-623.
- Guariguata, MR; Rheingans, R; Montagnini, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3(4):252-260.

- Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164(2):243-266.
- Heal, O; Anderson, J; Swift, M. 1997. Plan litter quality and decomposition: An historical overview. In G. Cadisch; K. Giller eds. *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. 2 ed. UK University Press, Cambridge, Cab International. p. 27.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Trad. H. Jimenez. San José, Costa Rica, IICA. 216 p. (Libros y materiales educativos No. 34).
- Holl, KD. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31(2):229-242.
- Holl, KD; Zahawi, RA; Cole, RJ; Ostertag, R; Cordell, S. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology* 19(4):470-479.
- Holl, KD; Stout, VM; Reid, JL; Zahawi, RA. 2013. Testing heterogeneity–diversity relationships in tropical forest restoration. *Oecologia* 173(2):569-578.
- Holl, KD; Reid, JL; Chaves-Fallas, JM; Oviedo-Brenes, F; Zahawi, RA. 2016. Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. *Journal of Applied Ecology*: En prensa. doi: 10.1111 / 1365-2664.12814.
- Johnson, DW; Curtis, PS. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 140(2–3):227-238.
- Kavinchan, N; Wangpakapattanawong, P; Elliott, S; Chairuangsi, S; Pinthong, J. 2015. Use of the framework species method to restore carbon flow via litterfall and decomposition in an evergreen tropical forest ecosystem, northern Thailand. *15(2):639-650*.
- Koerselman, W; Arthur, FMM. 1996. The vegetation N:P Ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6):1441-1450.
- Lamb, D; Gilmour, D. 2003. *Rehabilitation and restoration of degraded forests*. International union for conservation of nature and natural resources and world wide fund, Cambridge, Inglaterra., 122 p.
- Leigh, E; Windsor, D. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de isla de Barro Colorado. In E. Leigh; A. Stanley; D. Windsor (eds). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. 1 ed. Balboa, Panamá, Smithsonian Institution. p. 179-190.
- Lewis, SL. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 361(1465):195-210.
- Macedo, MO; Resende, AS; Garcia, PC; Boddey, RM; Jantalia, CP; Urquiaga, S; Campello, EFC; Franco, AA. 2008. Changes in soil C and N stocks and nutrient dynamics 13 years after recovery of degraded land using leguminous nitrogen-fixing trees. *Forest Ecology and Management* 255(5–6):1516-1524.
- Malhi, Y; Gardner, TA; Goldsmith, GR; Silman, MR; Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39:125-159.
- Manzoni, S; Trofymow, JA; Jackson, RB; Porporato, A. 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs* 80(1):89-106.
- McGroddy, ME; Daufresne, T; Hedin, LO. 2004. Scaling of C:N:P Stoichiometry in Forests Worldwide: Implications of Terrestrial Redfield-Type Ratios. *Ecology* 85(9):2390-2401.

- Mills, HA; Jones, JB. 1996. Plant Analysis Handbook II. MicroMacro. Publishing. Georgia, USA.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia* 26(10):498-503.
- OTS (Organization for Tropical Studies, CR). 2016. Meteorological data of Las Cruces Biological Station. Consultado 1 oct. 2016. URL <http://www.ots.ac.cr/>.
- Parrotta, JA. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6(5):627-636.
- Parrotta, JA. 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 124(1):45-77.
- Paudel, E; Dossa, GGO; Xu, J; Harrison, RD. 2015. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 353:97-106.
- Powers, JS; Hagggar, JP; Fisher, RF. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99(1-2):43-54.
- R Core Development Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, SC; Townsend, AR; Davidson, EA; Cleveland, CC. 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist* 196(1):173-180.
- Reid, JL; Holl, KD; Zahawi, RA. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications* 25(4):1072-1082.
- Sundarapandian, SM; Swamy, PS. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management* 123(2-3):231-244.
- Townsend, AR; Cleveland, CC; Asner, GP; Bustamante, MMC. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88(1):107-118.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-Fir Stand. *Forest Science* 23(3):307-316.
- Van Heerwaarden, L; Toet, S; Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101(3):664-669.
- Vergutz, L; Manzoni, S; Porporato, A; Novais, RF; Jackson, RB. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs* 82(2):205-220.
- Vitousek, PM. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119(4):553-572.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.
- Vitousek, PM; Porder, S; Houlton, BZ; Chadwick, OA. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20(1):5-15.

- Walker, J; Rendell, P. 2007. Retrogressive succession and restoration on old landscapes. In L. Walker; J. Walker; R. Hobbs (eds). *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer Science Business Media LLC. p. 69-89.
- Wang, F; Li, Z; Xia, H; Zou, B; Li, N; Liu, J; Zhu, W. 2010. Effects of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species on soil properties and nitrogen transformation during forest restoration in southern China. *Soil Science & Plant Nutrition* 56(2):297-306.
- Yarranton, GA; Morrison, RG. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62(2):417-428.
- Zahawi, RA; Augspurger, CK. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16(2):464-478.
- Zahawi, RA; Holl, KD; Cole, RJ; Reid, JL. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50(1):88-96.
- Zahawi, RA; Duran, G; Kormann, U. 2015. Sixty-Seven years of land-use change in southern Costa Rica. *PLOS ONE* 10(11): 1-17.
- Zhou, G; Guan, L; Wei, X; Zhang, D; Zhang, Q; Yan, J; Wen, D; Liu, J; Liu, S; Huang, Z. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188(1):77-89.

4.8. Anexos

Cuadro 6. Variables del suelo (media \pm E.E.) para todas las unidades experimentales (n=18, 5 plantaciones, 5 islas, 5 regeneración natural y 3 bosque referencia), Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Variable del suelo	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
pH	5,3 \pm 0,1 ^a	5,4 \pm 0,1 ^a	5,2 \pm 0,1 ^a	5,4 \pm 0,1 ^a	2,0	0,1800
Acidez (mg kg ⁻¹)	93,1 \pm 18,3 ^a	61,4 \pm 18,3 ^{ab}	75,8 \pm 18,3 ^{ab}	35,6 \pm 22,4 ^b	2,1	0,1655
Ca (mg kg ⁻¹)	1504,8 \pm 637,1 ^b	2285,6 \pm 637,1 ^{ab}	1965,2 \pm 637,1 ^{ab}	2922,5 \pm 704,4 ^a	2,5	0,1239
Mg (mg kg ⁻¹)	323,0 \pm 112,6 ^b	395,8 \pm 112,6 ^{ab}	337,7 \pm 112,6 ^b	532,2 \pm 118,5 ^a	3,8	0,0468
K (mg kg ⁻¹)	138,8 \pm 36,7 ^a	171,6 \pm 36,7 ^a	99,8 \pm 36,7 ^a	175,6 \pm 42,0 ^a	2,3	0,1551
CIC	10,6 \pm 4,2 ^b	15,2 \pm 4,2 ^{ab}	12,9 \pm 4,2 ^{ab}	19,5 \pm 4,6 ^a	2,7	0,0991
Cmol (+) kg ⁻¹						
Olsen P (mg kg ⁻¹)	3,2 \pm 0,3 ^a	3,2 \pm 0,3 ^a	3,2 \pm 0,3 ^a	3,6 \pm 0,4 ^a	0,7	0,5498
Cu (mg kg ⁻¹)	14,1 \pm 2,8 ^a	14,2 \pm 2,8 ^a	13,6 \pm 2,8 ^a	9,0 \pm 3,2 ^a	1,1	0,3937
Zn (mg kg ⁻¹)	2,5 \pm 0,8 ^{ab}	3,2 \pm 0,8 ^{ab}	2,2 \pm 0,8 ^b	5,1 \pm 1,0 ^a	2,1	0,1585
Mn (mg kg ⁻¹)	43,4 \pm 7,0 ^a	43,2 \pm 7,0 ^a	43,2 \pm 7,0 ^a	46,7 \pm 8,1 ^a	0,1	0,9605
Fe (mg kg ⁻¹)	149,4 \pm 19,4 ^a	110,6 \pm 19,4 ^{ab}	111,0 \pm 19,4 ^{ab}	82,1 \pm 24,5 ^b	2,1	0,1676
N%	0,6 \pm 0,1 ^a	0,6 \pm 0,1 ^a	0,6 \pm 0,1 ^a	0,7 \pm 0,1 ^a	1,2	0,3672
C%	7,1 \pm 1,0 ^a	7,2 \pm 1,0 ^a	7,4 \pm 1,0 ^a	8,3 \pm 1,1 ^a	0,7	0,5666
C:N	1,6 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	1,6	0,2425

Nota: Los valores de suelo fueron tomados a 0-10 cm. CIC: Capacidad de intercambio catiónico

Cuadro 7. Promedio de área basal (media \pm E.E.) de especies en plantación e isla en dos periodos de medición y su incremento (m² ha⁻¹), Coto Brus, Costa Rica.

Tratamiento	Especie	2009	2016	Incremento m ² ha ⁻¹
Isla	<i>Erythrina poeppigiana</i>	2,2 \pm 0,1	5,3 \pm 1,8	3,1 \pm 1,0
Isla	<i>Inga edulis</i>	7,7 \pm 2,7	13,8 \pm 4,4	6,1 \pm 4,5
Isla	<i>Terminalia amazonia</i>	1,3 \pm 0,7	5,7 \pm 3,2	4,4 \pm 2,6
Isla	<i>Vochysia guatemalensis</i>	3,3 \pm 1,6	23,0 \pm 7,7	19,7 \pm 6,2
Plantación	<i>Erythrina poeppigiana</i>	1,4 \pm 0,6	2,4 \pm 0,7	1,0 \pm 0,5
Plantación	<i>Inga edulis</i>	4,3 \pm 0,9	5,9 \pm 1,4	1,6 \pm 1,8
Plantación	<i>Terminalia amazonia</i>	0,4 \pm 0,2	1,4 \pm 0,0	0,9 \pm 0,2
Plantación	<i>Vochysia guatemalensis</i>	1,2 \pm 0,7	8,2 \pm 1,6	7,2 \pm 1,1

Cuadro 8. Prueba de hipótesis de contraste para la producción mensual de hojarasca en isla, plantación, regeneración natural y bosque referencia de octubre 2015 a septiembre 2016, Coto Brus, Costa Rica.

Mes*Trat	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
Ab c vs todo	-193,9	65,2	8,8	1	154	0,0034
Ab br vs ip	59,2	99,9	0,4	1	154	0,5546
Ab i vs p	24,9	90,3	0,1	1	154	0,7831
Ag c vs todo	-252,7	68,5	13,6	1	154	0,0003
Ag br vs ip	-47,2	104,2	0,2	1	154	0,6510
Ag i vs p	-86,3	102,7	0,7	1	154	0,4018
Dic c vs todo	-564,8	81,7	47,7	1	154	0,0000
Dic br vs ip	143,8	148,9	0,9	1	154	0,3355
Dic i vs p	-179,5	131,1	1,9	1	154	0,1729
En c vs todo	-675,4	84,8	63,5	1	154	0,0000
En br vs ip	276,8	164,9	2,8	1	154	0,0953
En i vs p	-98,9	135,7	0,5	1	154	0,4671
Fe c vs todo	-1112,8	118,2	88,6	1	154	0,0000
Fe br vs ip	-260,5	211,7	1,5	1	154	0,2204
Fe i vs p	-503,8	222,7	5,1	1	154	0,0251
Jul c vs todo	-202,3	67,3	9,0	1	154	0,0031
Jul br vs ip	-105,1	97,3	1,2	1	154	0,2817
Jul i vs p	-27,0	100,1	0,1	1	154	0,7875
Jun c vs todo	-171,9	64,3	7,1	1	154	0,0083
Jun br vs ip	-42,5	93,4	0,2	1	154	0,6499
Jun i vs p	-46,7	91,5	0,3	1	154	0,6107
Mar c vs todo	-361,7	73,8	24,0	1	154	0,0000
Mar br vs ip	-257,9	109,8	5,5	1	154	0,0201
Mar i vs p	-55,1	124,1	0,2	1	154	0,6579
May c vs todo	-176,7	65,7	7,2	1	154	0,0080
May br vs ip	7,3	98,0	0,0	1	154	0,9407
May i vs p	-15,1	92,3	0,0	1	154	0,8700
Nov c vs todo	-338,9	72,2	22,1	1	154	0,0000
Nov br vs ip	-131,8	111,2	1,4	1	154	0,2377
Nov i vs p	-104,9	116,1	0,8	1	154	0,3679
Oct c vs todo	-268,5	69,5	14,9	1	154	0,0002
Oct br vs ip	-99,2	104,6	0,9	1	154	0,3442
Oct i vs p	-139,8	107,2	1,7	1	154	0,1943
Sep c vs todo	-283,3	67,3	17,7	1	154	0,0000
Sep br vs ip	-135,2	100,6	1,8	1	154	0,1808
Sep i vs p	-170,7	106,0	2,6	1	154	0,1093

Mes; C= regeneración natural (control); i= isla; p= plantación; br= bosque referencia, en negrita contrastes significativo usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

ARTÍCULO 2. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la descomposición de hojarasca y dinámica de nutrientes

Resumen

Las estrategias de restauración activa pueden acelerar la recuperación del ciclo de nutrientes de suelos degradados mediante un aumento en la productividad de hojarasca y entradas de nutrientes. Entender la descomposición de la hojarasca y el patrón de liberación de nutrientes es un tema clave en estos sistemas en restauración. Se evaluó el efecto de las estrategias de restauración sobre la tasa de descomposición y dinámica de nutrientes de la hojarasca de cuatro especies sembradas en plantaciones e islas y se compararon con hojas de un bosque primario. Los cuatro tratamientos incluían: plantación (toda el área plantada), islas de árboles (siembra de árboles en seis parches de tres tamaños diferentes), control (regeneración natural) y bosque referencia (primario). Los tratamientos se establecieron en parcelas de 50 × 50 m en tres sitios replicados ubicados en Coto Brus, al sur de Costa Rica. Las especies plantadas incluían dos nativas productoras de madera (*Terminalia amazonia* y *Vochysia guatemalensis*) intercaladas con dos especies fijadoras de nitrógeno (*Inga edulis* y *Erythrina poeppigiana*). En campo fueron colocadas 384 bolsas (192 por mezcla), llenas con dos mezclas contrastantes en su composición química. La descomposición fue evaluada en cuatro periodos de tiempo (30, 60, 120 y 190 días). No se encontró efecto del tratamiento de restauración ($F=0,8$; $p=0,9678$) sobre las tasas de descomposición de ambas mezclas, pero sí del tiempo ($F=325,4$; $p<0,0001$) y de las mezclas ($F=10,8$; $p=0,0112$). El contenido de N fue mayor en la hoja de plantación, mientras que el Ca, Mg, K, C y la relación C:N fue mayor en la hoja del bosque referencia al inicio y durante la descomposición. Se encontró una tendencia creciente sobre el N, P, Ca y un declive en el contenido de K, Mg, C y en la relación C:N durante el periodo evaluado. Esto sugiere que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de estos sistemas en restauración, es determinada por la cantidad y calidad química de la hojarasca que llega al suelo, por lo que especies fijadoras de nitrógeno y de alta eficiencia en el uso de nutrientes deben ser promovidos para restaurar el ciclaje de nutrientes en sistemas degradados.

Palabras claves: Restauración activa, hojarasca, descomposición, dinámica de nutrientes, bosques tropicales, Costa Rica.

4.9. INTRODUCCIÓN

Gran parte de los bosques tropicales actuales son parches relativamente pequeños y aislados, incrustados dentro de paisajes agrícolas (Malhi *et al.* 2014). En el sur de Costa Rica, la mayoría de los bosques han desaparecido rápidamente; la cobertura forestal pasó de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en el 2014 (Zahawi *et al.* 2015). La condición actual de degradación del paisaje exige promover procesos de restauración más rápidos y eficientes que los procesos de colonización natural y con un menor costo que las plantaciones (Corbin y Holl 2012). Recientemente se ha demostrado que la nucleación aplicada representa una alternativa eficaz y más barata que las plantaciones típicas, y permite acelerar la recuperación del bosque (Holl *et al.* 2011; Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013). Este nuevo enfoque de restauración es eficiente en la producción de hojarasca y entradas de nutrientes (Celentano *et al.* 2011b). Sin embargo, entender la dinámica de la descomposición de la hojarasca producida y el patrón de liberación de nutrientes ha sido un tema poco evaluado en sistemas en restauración.

La producción y la descomposición de hojarasca representan un factor clave para la transferencia de nutrientes entre las plantas y el suelo (Melillo *et al.* 1982; Vitousek 1984; Vitousek y Sanford 1986; Aber *et al.* 1991; Lavelle *et al.* 1993; Moorhead *et al.* 1999; Baker *et al.* 2001; Montagnini y Jordan 2002; Barlow *et al.* 2007; Berg y McLaugherty 2008; Paudel *et al.* 2015). Este proceso tiene influencias también sobre el almacenamiento neto del carbono como consecuencia de la respiración de los desintegradores (Aerts 1997; Moorhead *et al.* 1999; Hobbie y Vitousek 2000). La descomposición de la hojarasca es controlada por múltiples factores, incluyendo el clima, la calidad del sustrato y la biota del suelo, su estructura y textura (Lavelle *et al.* 1993; Hättenschwiler *et al.* 2005).

Algunos modelos globales indican que la evapotranspiración (AET) es el regulador más importante (46%) de la variación de las constantes de descomposición, mientras que en los trópicos, la relación lignina:N es el mejor predictor químico (56%) de esa variación (Aerts 1997). Otros modelos indican que en los sistemas tropicales, aproximadamente el 78% de la descomposición podría explicarse por AET y la concentración de lignina (Dyer *et al.* 1990). En tanto, Zhang *et al.* (2008) propusieron que la combinación de nutrientes total (NT) y la relación de elementos de C:N representan el 70,2% de la variación en las tasas de descomposición de las hojas. Sin embargo, a escala regional otros factores pueden ser tan importantes o incluso ser dominantes en la descomposición (Lavelle *et al.* 1993).

Entendiendo que las diferencias en las tasas de descomposición son una consecuencia lógica de los compuestos químicos del sustrato (Chapin III *et al.* 2011), el interés se ha centrado sobre las concentraciones iniciales de N y P, las relaciones C:N y C:P, las concentraciones de lignina y relaciones lignina:N, lignina:P, celulosa y polifenoles por su valor predictivo sobre las tasas de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Attiwill y Adams 1993; Aerts 1997; Heal *et al.* 1997; Palm y Rowland 1997; Murphy *et al.* 1998). Hojarasca con altos contenidos iniciales de nutrientes y bajas relaciones C:N muestran rápidas pérdidas de masa (Hättenschwiler *et al.* 2005), mientras que hojarasca altamente lignificada son menos digeribles y su descomposición es más lenta y depende principalmente de organismos únicos que pueden degradar la lignocelulosa (Hammel 1997). Sin embargo, el aumento de la

disimilitud estequiométrica en C:N:P del sustrato en presencia de fauna puede aumentar la pérdida de masa y nutrientes (Hättenschwiler y Jørgensen 2010), debido a que la fauna del suelo puede modificar la baja disponibilidad inicial de N y reducir la concentración de C modificando la alta relación C:N que típicamente limitan la actividad microbiana (Yang y Chen 2009). De hecho, puede tener un rol clave en la descomposición independientemente del clima y de la calidad del sustrato (García-Palacios *et al.* 2013).

El nitrógeno y fósforo han sido descritos como las principales fuentes de nutrientes que determinan el crecimiento y el volumen de la biomasa microbiana que participa en la mineralización del C orgánico presente en el material en descomposición (Heal *et al.* 1997; Chapin III *et al.* 2011). La degradación de carbohidratos solubles, como la holocelulosa no lignificada, es un proceso bastante rápido y crea altos niveles de nutrientes, en particular N, P, y S, que son normalmente los principales nutrientes limitantes para el crecimiento microbiano, y que estimulan la degradación microbiana de celulosa y hemicelulosa (Hammel 1997; Berg y McClaugherty 2008). Los factores antes mencionados influyen sobre la descomposición de la hojarasca, el patrón de liberación de nutrientes y posiblemente sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

En este estudio se evaluó el efecto de diferentes tratamientos de restauración ecológica a mediano plazo (10-12 años) sobre la descomposición de la hojarasca y la dinámica de los nutrientes en el sur de Costa Rica. El proyecto a largo plazo de donde se obtuvieron los datos compara dos estrategias de restauración activa (plantación mixta de árboles y plantación de árboles en islas), con áreas de restauración pasiva basadas en la regeneración natural como modelos para la restauración que pueden ser aplicados para restaurar otras regiones tropicales similares. Nuestro objetivo específico fue evaluar el efecto de las estrategias de restauración sobre la tasa de descomposición y dinámica de nutrientes de la hojarasca de cuatro especies sembradas en las plantaciones e islas y compararlas con hojas de un bosque primario. Nuestra hipótesis sugiere que 1) la hojarasca de plantaciones tendrá mayores tasas de descomposición por presentar mayor nitrógeno inicial y relaciones C:N más bajas y 2) las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca serán mayores en los bosques primarios que en la plantación forestal, en isla y la regeneración natural.

4.10. MÉTODOS

4.10.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en cinco sitios ubicados entre la Estación Biológica Las Cruces (8°47'7'' N-82°57'32'' W) y la ciudad de Agua Buena (8°44'42'' N-82°56'53'' W) en Coto Brus, Pacífico sur de Costa Rica. Los bosques en esta región se clasifican como bosque húmedo tropical premontano (Holdridge 1978). Gran parte de estos bosques fueron despejados rápidamente; la cobertura forestal pasó de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en el 2014. La mayor pérdida del bosque (> 90%) se produjo durante los dos primeros intervalos de tiempo (1947-1960, 1960-1980) con una tasa de deforestación anual de 2,14 y 3,86%, respectivamente (Zahawi *et al.* 2015).

Los sitios de estudio abarcan un rango de elevación de 1000-1300 msnm, la temperatura media en la región es de 21°C con pocas variaciones durante el año, las precipitaciones anuales promedio varían entre 3000 y 4000 mm con una estación seca evidente de diciembre a marzo. Mayores detalles de los sitios en Holl *et al.* (2011).

4.10.2. Diseño experimental

Los sitios de restauración se establecieron en tierras agrícolas degradadas (en su mayoría) durante los meses de junio del 2004 a julio del 2006, mediante un diseño de bloques incompletos aleatorizados en 13 sitios iniciales, de los cuales tres se utilizaron para efectos de este estudio. En cada sitio (bloques) se establecieron tres tratamientos con un área de 50 × 50 m; los tratamientos fueron: plantación mixta (P: toda la superficie plantada con una mezcla de cuatro especies arbóreas); islas de árboles (I: seis islas de árboles sembrados en parches de tres tamaños: 4 × 4 m, 8 × 8 m, y 12 × 12 m); y testigo (sin plantación de árboles, en adelante regeneración natural: RN). En estos tres sitios se evaluó, como un cuarto tratamiento, una parcela adicional de un bosque primario (de acá en adelante bosque referencia).

Los tratamientos plantación mixta e islas de árboles están conformados por cuatro especies: dos maderables nativas (*Terminalia amazonia* (JF Gmel.) Exell (Combretaceae) y *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. (Vochysiaceae)), intercaladas con dos especies de árboles de rápido crecimiento naturalizados y fijadores de nitrógeno (*Erythrina poeppigiana* (Walp.) O. F. Cook, e *Inga edulis* Mart.), ambas Fabaceae. Los tratamientos de restauración abarcaron un gradiente de intervención, desde cero árboles plantados en áreas de regeneración, 86 árboles en el tratamiento islas (344 árboles ha⁻¹) y 313 en plantación (1252 árboles ha⁻¹). Las plántulas fueron dispuestas en filas alternadas con *Vochysia/Terminalia* e *Inga/Erythrina*, separados 4 m entre filas y 2,8 m entre árboles. El control de malezas se realizó de forma manual con machete durante 2,5 años después de la siembra para permitir a las plántulas crecer por encima de la altura de las gramíneas (Holl *et al.* 2011).

4.10.3. Variables

4.10.3.1. Colecta de hojarasca

La hojarasca se recolectó en cinco plantaciones y tres bosques de referencia, separados aproximadamente 0,7 km, durante los meses de octubre 2015 a enero 2016. En cada tratamiento se colocaron 12 canastas de 0,25 m² cada una para recolectar hojarasca (estudio en proceso de lluvia de semillas Holl y Zahawi, ver más detalles en Reid *et al.* (2015)). Las canastas fueron colocadas aproximadamente a 0,60 m sobre el nivel del suelo (n=96). La hojarasca fue colectada dos veces por mes para evitar pérdidas por herbivoría y descomposición por hongos (Clark *et al.* 2001; Celentano *et al.* 2011b) y secadas al horno a 65°C durante 72 h hasta peso constante.

4.10.3.2. Mezcla de hojarasca y colocación en campo

En campo se colocaron 384 bolsas de descomposición (192 por mezcla), utilizando bolsas de nylon de 15 × 20 cm, con malla de 2 mm. En cada una se colocó 5,05 ± 0,08 g de hoja de dos mezclas que contrastaban en sus composiciones iniciales de Ca, Mg, K, N, C y en la relación C:N. Para la mezcla 1 se determinó la contribución individual de las cuatro especies sembradas en los tratamientos de restauración activa y se calculó la proporción de cada especie a usar en la mezcla. Para la mezcla 2 se usaron hojas de tres bosques referencia (primarios). En

ambos casos, la hoja fue estandarizada evitando aquellas con síntomas evidentes de patógenos o de herbivoría (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). La descomposición se determinó usando bolsas con hojas y se definió como el porcentaje de pérdida de peso seco original de las hojas luego de la incubación (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En cada unidad experimental correspondiente a cada tratamiento y sitio se colocaron 16 bolsas por mezcla, en cuatro grupos de ocho bolsas (cuatro bolsas por mezcla) distribuidos de manera aleatoria. Antes de colocar las bolsas se limpió el micrositio de restos de plantas, troncos y broza preexistentes. Las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo con una separación entre cada una de 15 cm y sujetadas al suelo con grapas de alambre de acero inoxidable. Las bolsas fueron humedecidas con agua destilada utilizando un atomizador manual y se cubrieron parcialmente con las ramas y broza previamente removidas.

El experimento se instaló el 17 de febrero de 2016 (tiempo 0) y la descomposición fue evaluada en cuatro periodos de tiempo (30, 60, 120 y 190 días después). En cada uno de los cuatro periodos y en cada unidad experimental se extrajo una bolsa de cada mezcla y de cada grupo de bolsas sin alterar el micrositio. Las bolsas recolectadas fueron lavadas suavemente con agua del grifo y con un cepillo se eliminó la adhesión de partes de raíz, partículas del suelo y cualquier material extraño (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Se usó un tamiz de 1 mm de malla para evitar pérdidas del material más pequeño durante el lavado. El material de las bolsas fue secado al horno a 60°C durante 72 h hasta peso constante.

4.10.4. Análisis químico de la hojarasca

Se analizaron las concentraciones de C y N total, Ca, Mg, K, P (en porcentaje) y de Cu, Zn, Mn, Fe (mg g^{-1}) del material remanente en 96 muestras compuestas (4 tiempos \times 2 mezclas \times 12 parcelas). El total de carbono y nitrógeno se determinó por el método de combustión utilizando un autoanalizador (ThermoFinnigan FlashEA 1112). La concentración de nutrientes (Ca, Mg, K, Cu, Zn, Mn y Fe) se determinó a partir de muestras de tejido vegetal secadas a 70°C, molido y tamizado por una malla de 1 mm (18/ASTM) (Díaz y Hunter 1978; Association of Official Agricultural Chemists 1984; Mills y Jones 1996); luego se analizaron por absorción atómica usando Equipo AAnalysis 100, Perkin Elmer. El fósforo se determina por el método colorimétrico desarrollando color azul de molibdeno (molibdato de amonio y cloruro estannoso), leído en Espectrofotómetro UV/V a una longitud de onda de 660 nm.

4.10.5. Análisis de datos

El diseño de campo del experimento contempló tres diferentes sitios como repeticiones que fueron considerados bloques. Los datos fueron analizados usando modelos lineales generales y mixtos; se consideró la estructura trifactorial dada por las combinaciones de tratamiento, mezcla, tiempo y todas sus interacciones como efectos fijos. Como efecto aleatorio se consideraron los sitios y además se declaró la parcela principal que contenía los tratamientos dentro de cada bloque y como subparcela la mezcla dentro de cada tratamiento.

Para contemplar las medidas repetidas en el tiempo, se modelaron las estructuras de correlación; además, se probaron diferentes estructuras de varianza residual para considerar la falta de homogeneidad de varianzas en el tiempo (Di Rienzo *et al.* 2011). Para seleccionar el

mejor modelo se usaron los criterios de información de Akaike (AIC) y de Schwarz (BIC). El supuesto de normalidad fue evaluado usando QQ-plot y la prueba de Shapiro-Wilks.

Se estimaron las pendientes para la cantidad de cada nutriente en función del complemento a uno de la masa remanente (1MR) mediante regresiones lineales usando variables indicadoras para las dos mezclas, en contexto de los modelos lineales generales y mixtos. Consideramos la estructura de bloque como efectos aleatorios. El comportamiento no lineal del K fue evaluado mediante un modelo polinómico de orden 2.

Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron ejecutados con InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015) y R versión 3.2.1 (R Core Development Team 2015). En todos los análisis reportamos las medias ± 1 error estándar y se compararon las medias usando la prueba LSD Fisher ($<0,05$).

4.11. RESULTADOS

4.11.1. Características químicas de la hoja

La hoja de plantación presentó menores contenidos iniciales de Ca, Mg, K y mayores contenidos de N y C que la hoja del bosque referencia. La relación C:N fue menor en plantación, donde se utilizó hoja de especies fijadoras de nitrógeno para la mezcla, pero no difirieron en los contenidos de P inicial (Cuadro 9).

Cuadro 9. Concentración inicial de nutrientes y la relación de los principales componentes químicos de hoja de dos bosques contrastantes, Coto Brus, Costa Rica.

Sustrato	%						
	Ca	Mg	K	P	N	C	C:N
Plantación	1,4	0,2	0,3	0,1	2,3	48,5	21,5
Bosque referencia	2,0	0,4	0,7	0,1	1,8	47,6	27,2

4.11.2. Descomposición de la hojarasca

No se encontró efecto del tratamiento sobre las tasas de descomposición de ambas mezclas ($F=0,8$; $p=0,9678$). Se encontró un efecto del tiempo sobre la tasa de descomposición ($F=325,4$; $p<0,0001$) (Figura 7A). El porcentaje remanente de materia seca entre ambas mezclas fue diferente ($F=10,8$; $p=0,0112$); el material remanente de la mezcla del bosque referencia fue menor ($79 \pm 1\%$) que el de la plantación ($83 \pm 1\%$).

4.11.3. Mineralización de nutrientes

4.11.3.1. Efecto del tiempo

El análisis de varianza no mostró interacción entre tratamientos y el resto de los factores, ni diferencias significativas entre tratamientos sobre la tasa de liberación del P ($F=2,3$, $p=0,1789$), N ($F=1,3$, $p=0,3459$), Ca ($F=0,5$, $p=0,6730$), Mg ($F=1,0$, $p=0,4534$), K ($F=1,4$, $p=0,3338$) y la relación C:N ($F=1,3$, $p=0,3542$). La interacción de mezcla con tiempo solo fue significativa para K ($F=17,6$, $p<0,0001$).

La relación C:N muestra una fuerte disminución en función del tiempo ($F=127,6$; $p<0,0001$). Entre los 30 y 190 días, la disminución neta de la relación C:N fue de 8,6 unidades

para ambas mezclas (Figura 7B). La relación C:N de la hoja del bosque referencia fue mayor al inicio y durante el experimento respecto a la hoja de plantación (cuadros 9 y 10).

Se encontraron cambios significativos del tiempo sobre el N remanente ($F=133,5$, $p<0,0001$), con una tendencia creciente durante los 190 días de incubación (Figura 7D), a pesar de que en los primeros 30 días el N remanente disminuyó $4,37$ y $2,79$ mg g^{-1} en la mezcla de plantación y bosque referencia respectivamente. El incremento promedio de N entre los 30 y los 190 días fue de $6,81$ mg g^{-1} para ambas mezclas. El incremento neto al final del experimento fue menor en la hoja de plantación ($2,44$ mg g^{-1}), donde hubo mayor liberación inicial, y mayor en el bosque referencia ($4,02$ mg g^{-1}), donde la liberación inicial fue menor. El N remanente difirió entre mezclas; siempre fue mayor en la hoja de plantación donde se incluyeron hojas de especies fijadoras de N (*E. poeppigiana* e *I. edulis*) y menor en la hoja del bosque referencia (Cuadros 9 y 10).

El C de la hojarasca mostró una disminución importante en función del tiempo ($F=16,8$; $p<0,0001$) (Figura 7C), siendo mayor en las hojas de plantación; en los primeros 60 días la pérdida de C fue $3,6$ mg g^{-1} en la hoja de plantación y hubo una ganancia de $1,68$ mg g^{-1} en la hoja del bosque referencia. Se mostró un ligero incremento de C entre los días 30 y 60 de aproximadamente $0,49$ mg g^{-1} y $0,48$ mg g^{-1} en la mezcla de la plantación y el bosque referencia respectivamente. Entre los días 60 y el 190 hay un decaimiento promedio de $1,52$ mg g^{-1} , por lo que la pérdida neta en este periodo fue de $1,03$ y $1,04$ mg g^{-1} para la mezcla de plantación y bosque referencia respectivamente. La disminución de C más importante respecto al contenido inicial se encontró en la hoja de plantación ($5,12$ mg g^{-1}), mientras que en el bosque referencia hubo un leve incremento ($0,16$ mg g^{-1}) respecto al inicial.

Se encontró efecto del tiempo sobre las tasas de liberación de P ($F=54,8$; $p<0,0001$); hubo un ligero incremento de $0,21$ mg g^{-1} entre los días 30 y 190, con una pequeña disminución entre los 30 y 60 días de $0,31$ mg g^{-1} (Figura 7G). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sustratos sobre el P inicial y el remanente (cuadros 9 y 10).

La liberación de Ca difirió entre los tiempos evaluados ($F=8,0$; $p=0,0002$), con una tendencia creciente; entre los días 30 y 120 se encontró el mayor incremento para ambos sustratos ($4,07$ mg g^{-1}), con un declive entre los 120 y 190 días de $2,1$ mg g^{-1} (Figura 7F). El incremento neto del Ca en ambos sustratos fue de $1,97$ mg g^{-1} ; en promedio el sustrato del bosque referencia siempre fue superior al del sustrato de la plantación (Cuadros 9 y 10).

Se encontraron efectos del tiempo sobre la liberación del Mg ($F=15,8$; $p<0,0001$), donde la liberación neta entre el día 30 y 190 fue de $0,6$ mg g^{-1} (Figura 7E). La mayor tasa de liberación ocurrió entre los días 60 y 190 ($0,62$ mg g^{-1}) para ambas mezclas; mientras que en los primeros 60 días de descomposición hubo un leve incremento ($0,02$ mg g^{-1}) mayormente debido a la mezcla de plantación. El Mg remanente difirió entre mezclas, siendo mayor en la del bosque referencia y menor en la de la plantación (Cuadro 10).

El análisis de varianza mostró un efecto de tiempo y sustrato sobre la liberación de K, mostrando interacción significativa ($F=17,6$; $p<0,0001$); la liberación más importante del K se observó entre los días 30 y 120, siendo mayor en la hoja del bosque referencia ($4,15$ mg g^{-1}) y

menor en la mezcla de plantación (1,59 mg g⁻¹, Figura 7H). Entre los días 120 y 190 hubo un leve incremento de 0,18 y 0,16 mg g⁻¹ para la hojarasca de plantación y bosque referencia respectivamente. La liberación neta de K fue mayor en el sustrato del bosque referencia (4,0 mg g⁻¹) y menor en la hoja de plantación (1,4 mg g⁻¹). A pesar de que ambos sustratos difirieron en el contenido inicial de K en aproximadamente el doble, al final del experimento el K remanente fue bastante similar en ambos sustratos (Figura 7H; Cuadro 9).

Cuadro 10. Concentración de nutrientes remanentes (media ± E.E.) de la hoja y relación promedio de los principales componentes químicos luego de 190 días de descomposición, Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales dentro de una columna indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Sustrato	Ca (mg g ⁻¹)	Mg (mg g ⁻¹)	P (mg g ⁻¹)	N (mg g ⁻¹)	C (mg g ⁻¹)	C:N
Plantación	18,3 ± 0,7 ^b	2,17 ± 0,1 ^b	0,8 ± 0,03 ^a	21,3 ± 0,5 ^a	45,2 ± 0,2 ^b	21,6 ± 0,5 ^b
Bosque referencia	20,3 ± 0,9 ^a	3,15 ± 0,1 ^a	0,8 ± 0,03 ^a	19,6 ± 0,5 ^b	47,4 ± 0,2 ^a	24,9 ± 0,5 ^a
F	10,9	98,3	4,3	19,9	78,3	38,2
P	0,0108	<0,0001	0,0719	0,0021	<0,0001	0,0003

Nota. El K remanente mostró interacción tiempo y sustrato (Figura 7H), razón por la cual no es presentado.

4.11.3.2. Efecto de la masa remanente

Las pendientes fueron paralelas para todos los nutrientes evaluados, excepto para el P donde fue la misma para ambos sustratos (Figura 8). La relación C:N mostró un decaimiento promedio de 21,43 unidades por un cambio en la masa remanente (Figura 8A). El contenido de C mostró un decaimiento promedio mayor 51,23 mg g⁻¹ por cada cambio unitario en la masa remanente (Figura 8C). Mientras que por un cambio unitario en la masa remanente el N incrementó 19,30 mg g⁻¹ (Figura 8B).

El Ca mostró un incremento medio de 8,85 mg g⁻¹ por cada cambio unitario en la masa remanente (Figura 8D), mientras que el Mg tuvo un decaimiento promedio de 1,65 mg g⁻¹ (Figura 8E). El incremento promedio de P para ambos sustratos fue 0,96 mg g⁻¹ y el intercepto fue el mismo para ambos sustratos (Figura 8F). Mientras que el K mostró un decaimiento cuadrático en promedio de 12,1 y 28,0 mg g⁻¹ para la hoja de la plantación y el bosque referencia respectivamente (Figura 8G).

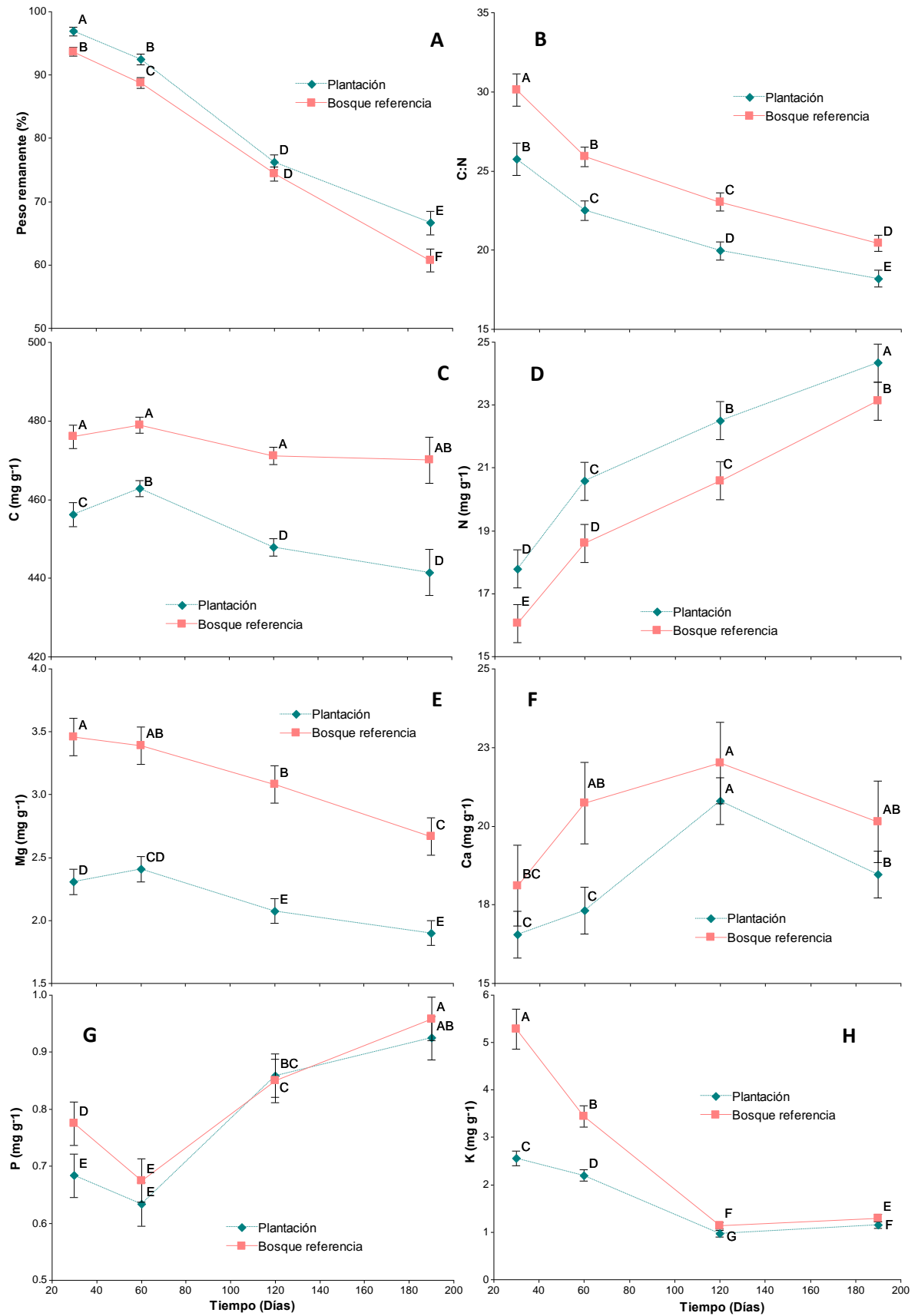


Figura 7. Peso remanente (%) y tasa de mineralización del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N de la hoja de plantación y bosque referencia (primario) durante 190 días de descomposición usando LSD Fisher ($p < 0,05$), Coto Brus, Costa Rica.

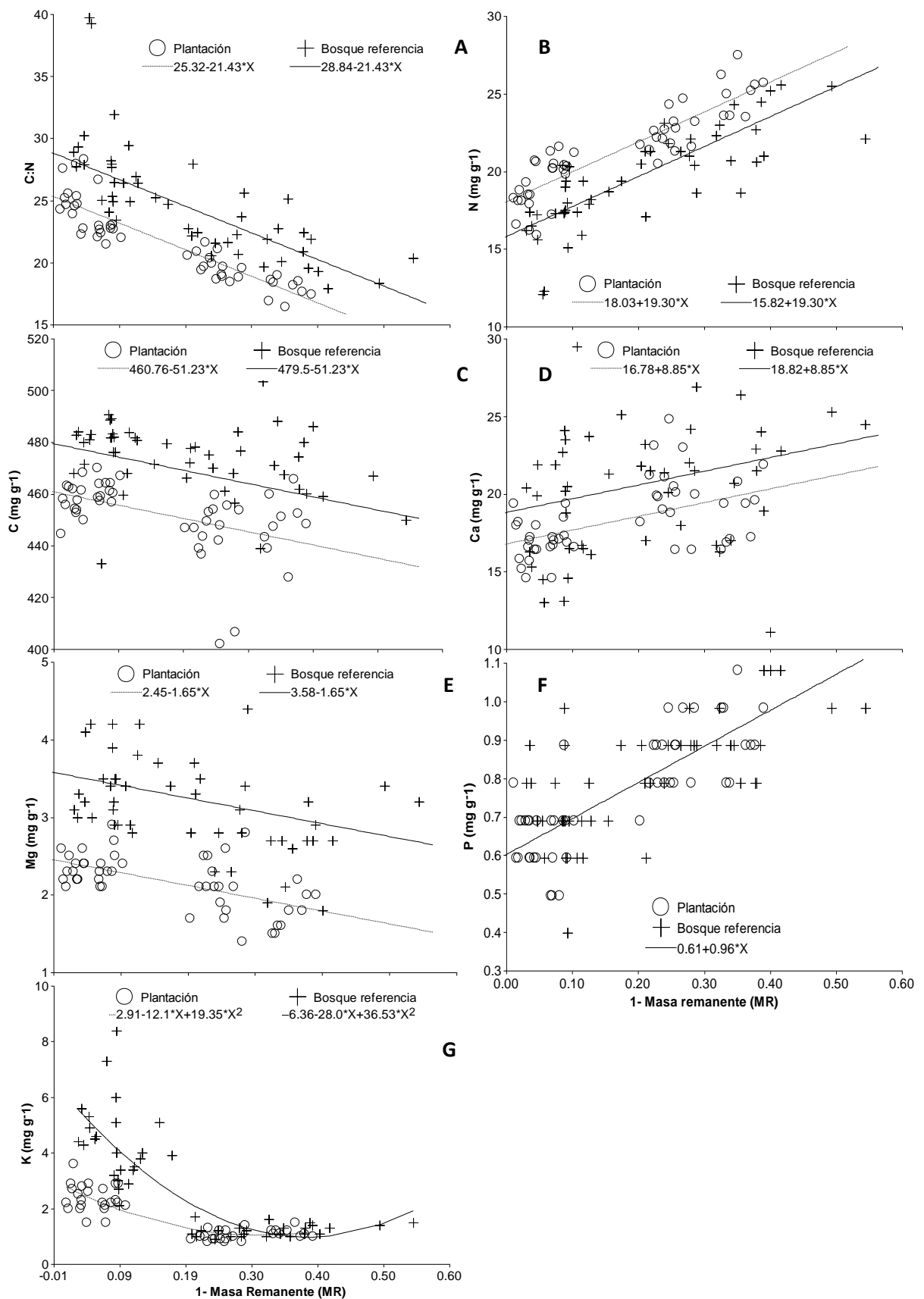


Figura 8. Cambios en la concentración del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N con la pérdida de masa en la descomposición de hoja de plantación y un bosque referencia (primario) en un periodo de 190 días usando LSD Fisher ($p < 0,05$), Coto Brus, Costa Rica.

4.12. DISCUSIÓN

Entender la dinámica de la descomposición y la liberación de nutrientes de la hojarasca es importante para comprender el efecto de diversas estrategias de restauración ecológica sobre la restitución del ciclo de nutrientes de suelos degradados. Utilizamos dos sustratos contrastantes que diferían en sus concentraciones iniciales de Ca, Mg, K, N, C y en la relación C:N para comprender el efecto de los tratamientos de restauración (10-12 años de implementación) sobre la descomposición y la dinámica de nutrientes. A pesar de que se preveía que la alta calidad química (baja relación C:N) en la hoja de plantación (donde especies fijadoras de N fueron incluidas en la mezcla), resultaría en una mayor tasa de descomposición esto no ocurrió. Al parecer la mayor heterogeneidad de la hoja del bosque referencia resultó en mayores tasas de descomposición.

En ese sentido, Hättenschwiler y Jørgensen (2010) informaron un aumento de la pérdida de masa y nutrientes con el aumento de la disimilitud estequiométrica en C:N:P de las mezclas en presencia de fauna, pero no cuando se excluyó, lo que sugiere una descomposición más rápida de una camada estequiométricamente más heterogénea. Por otro lado, hay que valorar que *I. edulis* contiene una importante cantidad de material recalcitrante (lignina y polifenoles) (Leblanc *et al.* 2006), que puede limitar la descomposición y liberación de otros nutrientes (Palm y Sanchez 1990). De acuerdo con Lavelle *et al.* (1993), se puede esperar que, bajo un clima estable y una comunidad similar de organismos del suelo, la calidad del material es el factor más importante de regulación de la descomposición.

No se encontraron efectos de los tratamientos de restauración sobre la descomposición de la hojarasca en ambas mezclas, ni en la liberación de nutrientes durante los 190 días de estudio. Un resultado similar fue reportado por Celentano *et al.* (2011a) en estos mismos sitios, utilizando hojas de *I. edulis*; estos autores atribuyeron ese resultado al corto tiempo de la evaluación (135 días), al déficit de precipitación y a la calidad del sustrato. Ewel (1976) encontró que las tasas de descomposición eran similares entre bosques secundarios jóvenes (3, 6, 9, 14 años de edad) y bosques primarios en Guatemala, pero fue más lenta en aquellos sitios que fueron despejados de toda la vegetación. En un estudio de diferentes ecosistemas tropicales en Brasil, que incluían un gradiente desde bosque maduro a pastura, Lorenzo *et al.* (2014) no encontraron diferencias para la descomposición de la hojarasca de baja calidad, pero la de alta calidad se descompuso más rápido en el bosque que en la pastura. Vasconcelos y Laurance (2005) reportaron que las tasas de descomposición de la hojarasca en bosques secundarios (>10 años) y en los bordes de los fragmentos de bosques (<100 m desde el borde), no difieren del interior del bosque (>250 m de los bordes de bosques primarios); en todos los sitios hubo una fuerte disminución de la descomposición cuando se excluyó la fauna a pesar de no haberse encontrado diferencias en la abundancia y riqueza de invertebrados entre el bosque intacto y los más perturbados.

Encontramos una tendencia casi lineal en la función de descomposición que no llegó a estabilizarse durante el periodo evaluado (190 días); al parecer, los nutrientes del sustrato no habían sido agotados. De hecho encontramos incrementos de algunos nutrientes en función del tiempo. Sin embargo, lo común es lo inverso, con una rápida tasa de descomposición inicial que

luego tiende a estabilizarse (Ewel 1976; Babbar y Ewel 1989). Este patrón inicial de descomposición más lento encontrado puede resultar beneficioso al reducir el riesgo de pérdida de los nutrientes del sistema (Babbar y Ewel 1989).

Se halló una fuerte disminución de la relación C:N en función de la masa remanente (Figura 8A). La hojarasca de plantación presentó mayor liberación de C y una menor acumulación de N respecto a la hoja del bosque referencia; es decir, hubo una mayor inmovilización del nitrógeno por unidad de carbono respirado. Hättenschwiler y Jørgensen (2010), informaron que las comunidades de descomponedores estaban limitadas principalmente por la disponibilidad de compuestos de C ricos en energía fácilmente accesibles en la hojarasca que consumen en lugar de su contenido de nutrientes. La calidad química de la hojarasca de ambos sustratos se puede considerar cercana al óptimo teórico, con relaciones C:N de 25:1 que pueden favorecer el crecimiento de microorganismos y la mineralización de nutrientes (Heal *et al.* 1997; Chapin III *et al.* 2011). Es común que en la primera etapa de la descomposición, la degradación de carbohidratos solubles, como la holocelulosa no lignificada, sea un proceso bastante rápido y cree altos niveles de nutrientes, en particular N, P y S que son normalmente los principales nutrientes limitantes para el crecimiento microbiano, y que estimulan la degradación microbiana de celulosa y hemicelulosa (Hammel 1997; Berg y McLaugherty 2008). Por otro parte, la fauna del suelo puede modificar la baja disponibilidad inicial de N y alta relación de C:N de la hojarasca, que normalmente limitan la actividad microbiana (Yang y Chen 2009).

El patrón creciente del N remanente encontrado en nuestro estudio, es consistente con lo reportado por varios autores (Gosz *et al.* 1973; Melillo *et al.* 1982; Parsons *et al.* 2014). Este incremento ha sido atribuido a entradas provenientes de fuentes externas al sustrato; por ejemplo, la precipitación, el lavado del dosel y el escurrimiento de troncos (Jordan *et al.* 1980; Muoghalu y Oakhumen 2000; Schroth *et al.* 2001), así como a la fijación, absorción de amoníaco atmosférico, escurrimiento, polvo, insectos, restos de residuos verdes, polen, translocación y/o inmovilización por el desarrollo de hongos y bacterias (Melillo *et al.* 1982; Cattanio *et al.* 2008). Según Seastedt (1984) el contenido de nutrientes en los microorganismos puede comprender un gran porcentaje de las cantidades totales de nutrientes reportadas durante la descomposición, por lo que los incrementos de N remanente pueden ser vistos como una suma de los aspectos mencionados.

El P parece ser un poco más soluble que el N, pero tiende a incrementar por las mismas razones mencionadas para el N, pero en menores cantidades. Un patrón similar al nuestro fue reportado para *I. edulis* por Cattanio *et al.* (2008), quienes encontraron una pequeña disminución de P remanente que luego de tres semanas tiende a incrementar. Mientras Palm y Sánchez (1990) reportaron para *I. edulis* y *E. poeppigiana* un leve incremento en las primeras 10 semanas y un decaimiento posterior. Sin embargo, Parsons y Congdon (2008) encontraron una tendencia creciente del P remanente hasta aproximadamente 400 días de incubación utilizando especies mixtas de un bosque tropical no perturbado. Recientemente Schreeg *et al.* (2013) demostraron que el P es más soluble (35% del fósforo total) en comparación con N (5% del N total) en 41

especies del bosque tropical; de hecho, para P soluble, el 90% era ortofosfato inorgánico que es la forma de fósforo que está fácilmente disponible para la planta y la absorción microbiana.

El K es el catión más abundante en las células vegetales y es el segundo nutriente más abundante después de N en las hojas, y puede ser tan limitante como N y P para la productividad de las plantas (Tripler *et al.* 2006; Sardans y Peñuelas 2015). El K es muy soluble y se lixivia rápidamente con cambios muy abruptos en el tiempo (Berg y McClaugherty 2008). Su alta movilidad es un fenómeno observado en otros estudios (Ewel 1976; Babbar y Ewel 1989; Palm y Sanchez 1990; Howard 2002; Cattanio *et al.* 2008; Parsons y Congdon 2008; Schreeg *et al.* 2013). En nuestro caso, la curva de liberación del K tiende a estabilizarse con valores muy bajos, de una forma cuadrática. Una tendencia similar fue reportada por Palm y Sanchez (1990); Howard (2002) y Parsons y Congdon (2008), utilizando diversos sustratos. Por otro lado, Cattanio *et al.* (2008) encontraron que, en las primeras tres semanas de descomposición, *I. edulis* perdió aproximadamente 80% del K. La alta solubilidad de K y P como ortofosfato inorgánico sugiere que estos nutrientes pueden llegar a ser rápidamente accesibles a los microorganismos de la hojarasca sin costo metabólico (Schreeg *et al.* 2013).

El Ca parece ser un elemento poco lixiviable. El patrón encontrado en nuestro estudio ha sido reportado por Parsons y Congdon (2008). Esta característica puede tener implicaciones interesantes para manejar las entradas de calcio en suelos con deficiencia de este elemento (Palm y Sanchez 1990). El Mg mostró un patrón de liberación similar al del K, con una rápida liberación que inicia al cabo de unas pocas semanas, pero que no llegó a estabilizarse durante el tiempo observado. Este elemento parece ser muy lixiviable y es un patrón reportado por varios autores (Gosz *et al.* 1973; Babbar y Ewel 1989; Palm y Sanchez 1990; Parsons y Congdon 2008).

4.13. CONCLUSIONES

No se encontró efecto de los tratamientos de restauración sobre la descomposición de hojarasca, ni en la liberación de nutrientes durante los 190 días de descomposición. La hipótesis de que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes serían mayores en los bosques primarios no fue comprobada. Encontramos un patrón claro de consumo de C y una importante disminución de la relación C:N que se acopla a un mayor uso de N principalmente en la hoja de la plantación. Sin embargo, el porcentaje de masa remanente fue menor en la hoja del bosque primario y mayor en la plantación. Por lo que la hipótesis que sugería que la hojarasca de plantaciones tendrá mayores tasas de descomposición por presentar mayor nitrógeno inicial y relaciones C:N más bajas no se comprueba en el periodo evaluado. El patrón creciente de N y P pudo haber sido responsable de que la curva de descomposición no llegara a estabilizarse. La calidad química de la hojarasca explica un alto porcentaje de la variación observada en la cantidad de masa seca remanente. Nuestros datos apoyan la generalidad de que el K y Mg son altamente lixiviables, mientras que el N y P son nutrientes claves en el proceso de descomposición. Lo anterior sugiere que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de los sistemas en restauración estudiados, está determinada por la cantidad y calidad química de la hojarasca que llega al suelo, por lo que especies fijadoras de nitrógeno y de alta eficiencia

en el uso de nutrientes deben ser promovidos para restaurar el ciclaje de nutrientes en ecosistemas frágiles.

4.14. Agradecimientos

La infraestructura experimental fue financiada por la *National Science Foundation* (NSF; DEB 05-15.577 para KDH y RAZ) y la Earthwatch Foundation.

Los análisis de suelo, el alojamiento en la Estación Biológica Las Cruces y el salario de Juan Abel Rosales en la parte de campo fueron financiados por el proyecto *National Science Foundation* (NSF DEB 14-56520).

A Juan Abel Rosales por su excelente asistencia en campo en San Vito, Coto Brus, Costa Rica. Al personal del Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE por su apoyo con espacio y equipos. A los propietarios de los terrenos donde se desarrolla el proyecto de restauración por su disponibilidad a colaborar.

4.15. Literatura citada

- Aber, JD; Melillo, JM; Nadelhoffer, KJ; Pastor, J ; Boone, RD. 1991. Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. *Ecological Applications* 1(3):303-315.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79(3):439-449.
- Association of Official Agricultural Chemists. 1984. Official methods of analysis 14 ed. Washington, DC., 40 p. (Association of Official Agricultural Chemists Inc).
- Attiwill, PM ; Adams, MA. 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124(4):561-582.
- Babbar, LI ; Ewel, JJ. 1989. Descomposicion del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21(1):20-29.
- Baker, TT; Lockaby, BG; Conner, WH; Meier, CE; Stanturf, JA ; Burke, MK. 2001. Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* 65(4):1334-1347.
- Barlow, J; Gardner, TA; Ferreira, LV ; Peres, CA. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247(1):91-97.
- Berg, B ; McClaugherty, C. 2008. Plant litter. 2 ed. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag. 340 p. (Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration).
- Cattanio, JH; Kuehne, R ; Vlek, PLG. 2008. Organic material decomposition and nutrient dynamics in a mulch system enriched with leguminous trees in the Amazon. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 32:1073-1086.
- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Casanoves, F; Ostertag, R; Cole, RJ ; Holl, KD. 2011a. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de varios modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Revista de Biología Tropical* 59(3):1323-1336.
- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Ostertag, R; Cole, RJ ; Holl, KD. 2011b. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. *Biotropica* 43(3):279-287.
- Clark, DA; Brown, S; Kicklighter, DW; Chambers, JQ; Thomlinson, JR ; Ni, J. 2001a. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2):356-370.

- Corbin, JD ; Holl, KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265:37-46.
- Chapin III, FS; Matson, PA ; Vitousek, P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. 2 ed. New York, Springer Science & Business Media. 529 p.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Caudroda, M; Robledo, CW. *InfoStat versión 2015*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, JA; Macchiavelli, RE; Casanoves, F. 2011. *Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat*. 1a. ed. Grupo Infostat, Córdoba, Argentina. 193 p.
- Díaz, R ; Hunter, A. 1978. Metodologías de muestreo de suelos, análisis químico de suelos y tejido vegetal y de investigaciones en invernadero. Turrialba, Costa Rica, CATIE.
- Dyer, ML; Meentemeyer, V; Berg, B. 1990. Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale. *Scandinavian Journal of Forest Research* 5(1-4):311-323.
- Ewel, JJ. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology* 64(1):293-308.
- García-Palacios, P; Maestre, FT; Kattge, J; Wall, DH. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters* 16(8):1045-1053.
- Gosz, JR; Likens, GE; Bormann, FH. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. *Ecological Monographs* 43(2):173-191.
- Hammel, K. 1997. Fungal degradation of lignin. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Plant litter quality and decomposition* UK, University Press, Cambridge, Cab International. p. 12.
- Hättenschwiler, S; Tiunov, AV; Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191-218.
- Hättenschwiler, S; Jørgensen, HB. 2010. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98(4):754-763.
- Heal, O; Anderson, J; Swift, M. 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. In G. Cadisch; K. Giller eds. *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. 2 ed. UK University Press, Cambridge, Cab International. p. 27.
- Hobbie, SE; Vitousek, PM. 2000. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology* 81(7):1867-1877.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Trad. H. Jimenez. San José, Costa Rica, IICA. 216 p. (Libros y materiales educativos No. 34).
- Holl, KD; Zahawi, RA; Cole, RJ; Ostertag, R; Cordell, S. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology* 19(4):470-479.
- Howard, M. 2002. Litterfall, decomposition and nutrient release in a lowland tropical rain forest, Morobe Province, Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 18(3):449-456.
- Jordan, C; Golley, F; Hall, J; Hall, J. 1980. Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 12(1):61-66.
- Lavelle, P; Blanchart, E; Martin, A; Martin, S; Spain, A. 1993. A Hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25(2):130-150.
- Leblanc, HA; Nygren, P; McGraw, RL. 2006. Green mulch decomposition and nitrogen release from leaves of two *Inga* spp. in an organic alley-cropping practice in the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 38(2):349-358.

- Lorenzo, L; Pérez-Harguindeguy, N; Casanoves, F; de Oliveira, AA. 2014. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition in Central Amazonia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30(1):93-96.
- Malhi, Y; Gardner, TA; Goldsmith, GR; Silman, MR; Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39:125-159.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59(3):465-472.
- Melillo, JM; Aber, JD; Muratore, JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63(3):621-626.
- Mills, HA; Jones, JB. 1996. *Plant analysis handbook II. MicroMacro*. Publishing. Georgia, USA.
- Montagnini, F; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In M. Guariguata; G. Kattan eds. *Cartago, Costa Rica, Libro Universitario Regional*. p. 167-191.
- Moorhead, D; Currie, W; Rastett, E; Parton, W; Harmon, M. 1999. Climate and litter quality controls on decomposition: an analysis of modeling approaches. *Global Biogeochemical Cycles* 13(2):575-589.
- Muoghalu, JI; Oakhumen, A. 2000. Nutrient content of incident rainfall, throughfall and stemflow in a Nigerian secondary lowland rainforest. *Applied Vegetation Science* 3(2):181-188.
- Murphy, KL; Klopatek, JM; Klopatek, CC. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8(4):1061-1071.
- Palm, C; Rowland, A. 1997. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. p. 379-392.
- Palm, CA; Sanchez, PA. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22(4):330-338.
- Parsons, SA; Congdon, RA. 2008. Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. *Journal of Tropical Ecology* 24(3):317-327.
- Parsons, SA; Congdon, RA; Shoo, LP; Valdez-Ramirez, V; Williams, SE. 2014. Spatial variability in litterfall, litter standing crop and litter quality in a tropical rain forest region. *Biotropica* 46(4):378-386.
- Paudel, E; Dossa, GGO; Xu, J; Harrison, RD. 2015. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 353:97-106.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, M; Cornwell, W; Craine, J; Gurvich, D; Urcelay, C; Veneklaas, E; Reich, P; Poorter, L; Wright, I; Ray, P; Enrico, L; Pausas, J; de Vos, A; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, J; Thompson, K; Morgan, H; Ter Steege, H; Van der Heijden, M; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M; Conti, G; Staver, A; Aquino, S; Cornelissen, J. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234.
- R Core Development Team. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Sardans, J; Peñuelas, J. 2015. Potassium: a neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography* 24(3):261-275.
- Schreeg, LA; Mack, MC; Turner, BL. 2013. Nutrient-specific solubility patterns of leaf litter across 41 lowland tropical woody species. *Ecology* 94(1):94-105.

- Schroth, G; Elias, MEA; Uguen, K; Seixas, R; Zech, W. 2001. Nutrient fluxes in rainfall, throughfall and stemflow in tree-based land use systems and spontaneous tree vegetation of central Amazonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 87(1):37-49.
- Seastedt, TR. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29(1):25-46.
- Tripler, CE; Kaushal, SS; Likens, GE; Todd Walter, M. 2006. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters* 9(4):451-466.
- Vasconcelos, HL; Laurance, WF. 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia* 144(3):456-462.
- Vitousek, P; Sanford, R. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17(1):137-167.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.
- Yang, X; Chen, J. 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry* 41(5):910-918.
- Zahawi, RA; Holl, KD; Cole, RJ; Reid, JL. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50(1):88-96.
- Zahawi, RA; Duran, G; Kormann, U. 2015. Sixty-Seven years of land-use change in southern Costa Rica. *PLOS ONE* 10(11): 1-17.
- Zhang, D; Hui, D; Luo, Y; Zhou, G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1(2):85-93.