CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSGRADO

Determinación y comparación de la descomposición de hojarasca en bosques con diferentes grados de intervención en el noreste de Costa Rica

por

Aide Nayeli García Vargas

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Tropicales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2009

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela 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:

Bryan Finegan, Ph.D
Co-director de tesis

Fernando Casanoves, Ph.D.
Co-director de tesis

Andreas Nieuwenhuyse, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Natalia Pérez, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

Glenn Galloway, Ph.D.
Decano de la Escuela de Posgrado

Aide Nayeli García Vargas
Candidata

II

DEDICATORIA

A mis padres y hermanos…

AGRADECIMIENTOS

- A Dios por darme la oportunidad de vivir esta experiencia.
- A mis padres por su apoyo incondicional en todo momento.
- Al Ph.D Fernando Casanoves por su paciencia, apoyo y dedicación durante la realización de este trabajo.
- Al Ph.D Bryan Finegan por su confianza al darme la oportunidad de realizar este trabajo y por su dirección durante el proceso de la investigación.
- A la Ph.D Natalia Pérez y al Ph.D Andreas Nieuwenhuyse, miembros del comité asesor por las contribuciones dadas a este trabajo.
- A todas las personas que de alguna manera estuvieron presentes y contribuyeron en la realización de esta investigación.
- A mis compañeros y amigos Francisco, Karen, Harold, Shenia, Juan Carlos, Magdiel y Jerson; quienes con su presencia y amistad hicieron más agradable mi estancia en CATIE.
- A la familia Sequeira por el apoyo económico que me otorgaron durante mi estancia en CATIE a través de la Beca Vanesa-Sequeira.
- Al Instituto Interamericano para la investigación en Cambio Global (*Supported by Interamerican Institute for Global Change Research*, IAI CRN-II 2015) que es apoyado por *US National Science Foundation* (*Grant* GEO-0452325).
- A la Escuela de Postgrado del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CATIE, por los conocimientos y experiencia impartidos.

BIOGRAFÍA

La autora nació en Hidalgo, México, el 13 de septiembre de 1982. Se graduó en La Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, donde obtuvo el titulo de Ing. en el Manejo de Recursos Forestales en el año 2005. Laboró en Proyectos de Conservación y Manejo de Cuencas en el INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias). En el año 2006 ingresó al programa de posgrado en CATIE donde culminó la Maestría en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad.

CONTENIDO

DEDICATORIA III
AGRADECIMIENTOS IV
BIOGRAFÍA V
CONTENIDO VI
RESUMEN VIII
SUMMARY X
ÍNDICE DE CUADROS XII
ÍNDICE DE FIGURAS XIII
LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS XIV
1 INTRODUCCIÓN 1
1.1 Objetivos del estudio 2
1.1.1 Objetivo general 2
1.1.2 Objetivos específicos 3
1.2 Hipótesis del estudio 3
2 MARCO CONCEPTUAL 4
2.1 Ciclaje de nutrientes 4
2.1.1 Factores que influyen en la descomposición de la hojarasca. 6
2.1.1.1 Calidad del material 6
2.1.1.2 Factores macro y microclimáticos 8
2.2 Intervención de los bosques 11
2.3 Diversidad Funcional 12
3 MATERIALES Y MÉTODOS 15
3.1 Descripción del Área de estudio 15
3.1.1 Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo y Bosque Secundario 16
3.1.2 Bosque Primario sin Intervención 16
3.1.3 Sitio de Plantaciones Forestales 16
3.2 Fase de campo 17

3.2.1 Selección de las especies nativas a estudiar *17*
3.2.2 Selección de las especies estándar *18*
3.2.3 Colecta del material nativo y preparación de muestras *18*
3.2.4 Preparación de las bolsas de descomposición *18*
3.2.5 Tratamientos para determinación de tasas de descomposición *19*
3.3 Fase de Laboratorio 23
3.3.1 Determinación de la tasa de descomposición *23*
3.3.2 Determinación de calidad de hojarasca *24*
3.4 Análisis de información 25
4 RESULTADOS 27
4.1 Descomposición de hojarasca 27
4.2 Composición química inicial de hojarasca 34
5 DISCUSIÓN 38
5.1 Descomposición de especies puras 38
5.2 Descomposición en mezclas 39
5.3 Descomposición del material estándar 42
5.4 Composición química inicial 43
6 CONCLUSIONES 47
7 RECOMENDACIONES 48
8 BIBLIOGRAFÍA 49
9 ANEXOS 58

García Vargas, A.N. 2009. Determinación y comparación de la descomposición de hojarasca en bosques con diferentes grados de intervención en el noreste de Costa Rica.

Palabras clave: calidad de hojarasca, contenido de nutrientes, mezclas de hojarasca, lignina, ciclaje de nutrientes.

RESUMEN

Con el fin de conocer el efecto de las intervenciones antrópicas sobre el ciclaje de nutrientes en bosques, se evaluó la descomposición de hojarasca de bosques primarios no intervenidos (BPNI), bosques primarios bajo aprovechamiento selectivo (BPI), bosques secundarios (BS) y plantaciones puras de *Virola koschnii* (PL) del noreste de Costa Rica. Se evaluaron las cuatro especies dominantes de cada tipo de bosque, en su estado puro y en mezclas formadas por un 25% por cada especie. Para excluir el efecto de calidad de material en la comparación de tipos de bosque se utilizó un material estándar (*Acalypha comunis* y *Stipa eriostachya*) procedente de bosques de montaña de Argentina en su estado puro. Los materiales se evaluaron bajo un diseño de parcelas subdivididas con tres repeticiones completamente aleatorizadas. Dentro de cada parcela principal (tipo de bosque) se trazaron tres transectos sobre curvas de nivel; sobre estos se incubaron 864 bolsas de fibra de vidrio de 15x15 cm y 2 mm de tamiz con 10 gr de material puro y material en mezcla y 432 bolsas de voile de 6x12 cm y 0.3 mm de tamiz con 1 gr de material estándar. Las muestras se colocaron aleatoriamente sobre el suelo desnudo en grupos de seis (puras y mezclas) y nueve (estándar). Después de transcurridos 20, 40, 60, 80, 110 y 160 días en el caso de las mezclas y especies puras, y 60 y 160 días en el caso de las estándar, se calculó la descomposición en términos de peso seco remanente. Se determinó la concentración inicial de nutrientes, celulosa y lignina de la hojarasca de cada especie y de cada mezcla para conocer la calidad química del material. Se contempló el uso del porcentaje de sombra de cada tipo de bosque como una covariable, sin embargo esta resultó no significativa.

El grado de intervención (tipo de bosque) no tuvo efecto sobre los patrones de descomposición de las especies puras, mezclas de hojarasca, ni para el material estándar durante los primeros seis meses de incubación; siendo la calidad del material el factor que determinó el grado de descomposición. De todas las especies nativas evaluadas, las palmas

Iriartea deltoidea y *Welfia regia* presentaron la descomposición más rápida y lenta, respectivamente; dicha respuesta podría indicarnos que pertenecen a grupos funcionales distintos. Las especies de BPNI se descompusieron significativamente más rápido que las de BS y BPI. En general, las especies dominantes de los bosques bajo estudio, se catalogan como especies de lenta descomposición, debido a sus altos contenidos de lignina y sus bajos contenidos de N y P. Bajo las condiciones de microclima que ofrece el bosque húmedo tropical, la descomposición de la hojarasca de *A. comunnis* fue significativamente más rápida que la de *S. eriostachya*,. Los resultados sugieren que este tipo de intervenciones antrópicas en los bosques estudiados y bajo las condiciones dadas durante el periodo en que se realizó el experimento tienen bajo impacto sobre el proceso de descomposición.

García Vargas, A.N. 2009. Determination and comparison of litter decomposition in forest with different degree of intervention in the northeastern of Costa Rica.

Key words: litter quality, nutrients contents, litter mixture, lignin, nutrients cycling.

SUMMARY

To know the effect of the human intervention on the nutrient cycling in the forest, was assess the decomposition of litter primary forest without intervention (PFWI), Primary forest low selective use (PFSU), secondary forest (SF) and pure plantation of *Virola koschhii* (PP) in northeastern Costa Rica. The four dominant species of each forest type were evaluated in its pure condition and in a mixture of 25% of each species. To exclude the effect of litter quality in the comparison of forest types standard materials native of mountain forests of Argentina in pure state were used (*Acalypha communis and Stipa eriostachya*). The materials were assessing under a split-plot design with tree completely randomized replications. Within each main plot (forest type) were traced three transects through of elevation lines whom were incubated 864 bags of fiberglass of 15x15 cm and 2 mm sieve with 10 g of pure material and material mixture and 432 bags of voile of 6x12 cm and 0.3 mm sieve with 1 g of standard material. The samples were placed randomly on the bare ground in groups of six (pure and mixes) and nine (standard). After 20, 40, 60, 80, 110 and 160 days in the case of mixtures and pure species, and 60 and 160 days for the standard material, we calculated the decomposition in terms of dry weight remaining. We determined the initial concentration of nutrients, cellulose and lignin in the leaves of each species and each mixture to determine the chemical quality of litter. Envisaged the use of the percentage of the shadow of each forest type as a covariate, but this was non-significant.

The degree of intervention (type of forest) had no effect on the patterns of decomposition of the pure species, mixtures of litter, neither the standard material during the first six months of incubation; to being the quality litter the factor that determined the decomposition. Of all the natives species assessed, the palms *Iriartea deltoidea* and *Welfia regia* showed the most rapid and slow decay, respectively; this response could indicate that belong to different functional groups. The decomposition of PFWI species was significantly

faster than those of SF and PFSU. In general, the dominant species of the forests under study were classified as species of slower decomposition due to its high content of lignin and its low content of N and P. Under the conditions of microclimate that offers the tropical rain forest, the litter decomposition of *A. comunnis* was significantly faster than that of *S. eriostachya*. The results suggest that this type of human intervention in forests and under the conditions given in the period in which the experiment was carried out have low impact on the litter decomposition.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Grupo de especies con mayor IVI presentes en cada tipo de bosque a evaluar 17
Cuadro 2. Porcentaje de sombra por parcela evaluada 22
Cuadro 3. Porcentaje promedio de material remanente en mezclas y comparación de medias obtenidas mediante la prueba LSD de Fisher 28
Cuadro 4. Significancia de los contrastes postulados 32
Cuadro 5. Porcentaje promedio de material remanente estándar y comparación de medias obtenidas mediante la prueba LSD de Fisher 33
Cuadro 6. Contenido inicial de nutrientes, lignina y celulosa en las mezclas de hojarasca de los tipos de bosques y materiales estándar evaluados 34
Cuadro 7. Relaciones existentes entre elementos y compuestos de carbono presentes en las mezclas de hojarasca de los tipos de bosques y material estándar evaluados 35
Cuadro 8. Contenido inicial de nutrientes, lignina y celulosa de la hojarasca de las especies dominantes en los tipos de bosques evaluados 36
Cuadro 9. Relaciones existentes entre elementos y compuestos de carbono presentes en la hojarasca de las especies dominantes de los tipos de bosques evaluados 37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio que muestra cuatro sitios donde se instalaron cuatro tratamientos. 15
Figura 2. Bolsa de descomposición de hojarasca nativa..... 19
Figura 3. Bolsas de voile para descomposición del material estándar..... 19
Figura 4. Diseño del experimento en cada parcela. 20
Figura 5. Bolsa en suelo desnudo y sin alterar. 21
Figura 6. Medición del dosel arbóreo. 22
Figura 7. Comportamiento de la precipitacion a traves del tiempo en los bosques evaluados durante el periodo de evaluación..... 23
Figura 8. Proceso de limpieza, secado y pesado de las muestras para obtener el peso residual. 24
Figura 9. Promedio del porcentaje de peso remanente de la hojarasca en mezclas incubadas en cuatro tipos de bosque a través del tiempo..... 28
Figura 10. Peso remanente de las especies puras evaluadas extraídas e incubadas en cada uno de los bosques donde se colectaron..... 30
Figura 11. Promedios de peso remanente para cada especie pura a través del tiempo..... 30
Figura 12. Promedio del porcentaje de peso remanente de la hojarasca estándar y lugar de incubación a través del tiempo. 33

LISTA DE UNIDADES, ABREVIATURAS Y SIGLAS

ANAVA (Análisis de varianza)

BPI (Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo)

BS (Bosque secundario regenerándose en tierras abandonadas)

CIC (Capacidad de intercambio catiónico)

FUNDECOR (Fundación para el desarrollo de la cordillera Volcánica Centra)

IVI (Índice de valor de importancia)

PL (plantaciones forestales)

BPNI (Bosque primario sin intervención)

1 INTRODUCCIÓN

La tierra está sufriendo cambios en sus ambientes naturales debido a la fuerte destrucción y degradación de los hábitats naturales como resultado de la expansión de las fronteras agrícolas y ganaderas (Bennett 1998, MEA 2005). Esto no es un fenómeno nuevo pues se ha venido dando desde tiempos antiguos, pero la rapidez y la escala global con que se está produciendo actualmente el cambio, es alarmante (Bennett 1998).

América Latina y el Caribe es una de las dos regiones en el mundo que están perdiendo sus bosques a las tasas más elevadas y los países de esta región son los que están experimentando las mayores dificultades en relación con la ordenación de sus bosques y el control de la deforestación (FAO 2007).

Algunas de las causas de estos problemas son una alta demanda de madera para cubrir las necesidades de una población cada vez más numerosa lo que ha originado el acortamiento de los tiempos de rotación de los bosques bajo manejo y la siembra de monocultivos para cubrir los mercados de productos específicos. Estas y otras más intervenciones del hombre han modificado la estructura de los bosques mostrando diferentes características que no son más que la evidencia de los diversos estados de recuperación de los bosques, pues dependiendo de la intensidad y frecuencia con que se realizan los disturbios es la capacidad de recuperación de cada bosque (Montagnini y Jordán 2005).

Estos disturbios también han impactado ecológicamente, manifestándose en los cambios no solo de estructura sino también de composición (Camargo y Kapos 1995, Didham y Lawton 1999, Stephen y Pallardy 2008) y función de los bosques (Stephen y Pallardy 2008). Después de un disturbio al no existir las mismas condiciones algunas especies son desplazadas por otras que se ven beneficiadas con las nuevas condiciones (Laurance et ál. 1998) sin embargo las nuevas no cumplen con las mismas funciones que las anteriores por lo que los procesos pueden cambiar (Rubinstein y Vasconcelos 2005, Cortez et ál. 2007).

Las funciones más importantes en los bosques tropicales son aquellas relacionadas con la diversidad y mutualismo, ciclaje de nutrientes (incluye el proceso de descomposición) y flujo de energía (Montagnini y Jordán 2005). Estos procesos están relacionados con la producción de materia orgánica (Begon et ál. 1996), sin embargo se ven alterados por

actividades forestales, y en ocasiones, los efectos pueden resultar irreversibles, produciéndose alteraciones importantes en la productividad y en otras funciones (Montagnini y Jordan 2002, Bosco et ál. 2004).La productividad de un bosque está relacionada con su capacidad para ofrecer servicios ecosistémicos (captura de CO_2, ciclaje de nutrientes), lo que significa que una disminución en la productividad puede reducir su capacidad para proporcionar servicios de la misma cantidad y calidad.

El poder regenerativo de los bosques neotropicales es alto (Guariguata y Ostertag 2002) por lo que después de un disturbio estos bosques tienden a restablecerse, y su resiliencia dependerá mucho de la intensidad y frecuencia de los disturbios (Montagnini y Jordán 2005) así como también de las especies que colonicen el lugar en las primeras etapas ya que son las que devolverán las funciones a los bosques (Rubinstein y Vasconcelos 2005). Es aquí donde tiene lugar la ecología funcional, ya que de los grupos funcionales existentes dependerá que el bosque llegue o no a ofrecer servicios similares a los del bosque original en menos tiempo, aún cuando la composición de especies no sea todavía similar a la inicial (Guariguata y Ostertag 2002).

Considerando lo expuesto anteriormente, se planteó este estudio a través del cual se pretende aportar información que permita comprender mejor el efecto de la intervención antropogénica en la dinámica de los bosques, sobretodo en la funcionalidad de algunas especies que intervienen en el proceso de descomposición de materia orgánica ya que esta es una etapa clave dentro del ciclaje de nutrientes (retorno de nutrientes al bosque). Esto servirá de base para el planteamiento de estrategias de manejo que permitan mejorar la productividad de los bosques, para la conservación de la biodiversidad y el aseguramiento de los servicios ecosistémicos.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Cuantificar y comparar la descomposición de la hojarasca aportada por especies forestales de bosques con diferentes grados de intervención para determinar la contribución de estas al ciclaje de nutrientes en el suelo forestal.

1.1.2 Objetivos específicos

- Determinar y comparar la descomposición de hojarasca que aportan especies forestales nativas de bosques con diferentes grados de intervención.
- Evaluar la descomposición de mezclas de hojarasca proveniente de bosques con un gradiente de intervención y determinar si existe una relación entre la descomposición y el grado de intervención.
- Evaluar la descomposición de hojarasca estándar (*Acalypha communis* Müll. Arg. y *Stipa eriostachya* Kunth) para conocer el efecto de la intervención en la descomposición a través de cambios de apertura de dosel.
- Determinar el factor que tiene mayor influencia en la descomposición de la hojarasca de cada uno de los tipos de bosque evaluados.

1.2 Hipótesis del estudio

- La descomposición de la hojarasca varía en función de su lugar de procedencia debido a las diferencias de composición que presentan cada uno de los bosques evaluados.
- Existe una relación directa entre el grado de descomposición de las mezclas de hojarasca y el grado de intervención de los bosques.
- La descomposición del material estándar (*Acalypha comunis* y *Stipa eriostachya*) aumenta a medida que aumenta el grado de intervención en los bosques debido a los cambios en el microclima inducidos por las aperturas de dosel, sobre todo por el aumento de temperaturas en el suelo.
- Del grado de intervención de los bosques depende la variación de los factores que podrían tener algún grado de influencia en la descomposición de la hojarasca.

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Ciclaje de nutrientes

El ciclo de nutrientes en un ecosistema forestal consta de la entrada de estos al ecosistema (meteorización de la roca madre, fijación biológica de nitrógeno, aportes atmosféricos y transferencias por biota), del flujo de nutrientes entre las plantas y el suelo (absorción radicular y foliar, retranslocación, pluviolavado, pérdidas por herbivoría, desfronde y descomposición) y de las salidas de nutrientes del ecosistema (lixiviación, escorrentía, emisión de gases y aerosoles, transferencias por biota y explotación de recursos). Las entradas y salidas del ecosistema constituyen el ciclo externo de nutrientes y los flujos entre las plantas y el suelo el ciclo interno (Bosco et ál. 2004). Los mecanismos del ciclaje de nutrientes del bosque húmedo tropical están localizados en la biomasa así que dependen más de la descomposición de la materia orgánica que del suelo mineral (De las Salas 1987). Es a través de este proceso que se da la transferencia de nutrientes entre vegetación y suelo.

Los flujos de materia orgánica que existen dentro del ecosistema pueden ser vía hojarasca ya que esta constituye entre el 60 y el 75 % del total del material caído (Fassbender 1993, Montagnini y Jordan 2002, Chapin et ál. 2002 citado por Bosco et ál. 2004). El proceso de ciclaje de nutrientes inicia con la senescencia de las hojas las cuales sufren cambios en sus tejidos y terminan por desprenderse (Guiamet 2004) cayendo sobre la capa de mantillo donde son descompuestas (Fassbender 1993).

La descomposición es el proceso a través del cual la materia orgánica muerta procedente del desfronde de ramas, troncos, hojarasca, raíces, animales y microorganismos es transformada en nutrientes inorgánicos directamente disponibles para las plantas y en dióxido de carbono (CO2). En un ecosistema la descomposición representa el proceso principal del ciclaje de nutrientes (Montagnini y Jordan 2002) y constituye el proceso clave que enlaza el ciclo interno de nutrientes con la productividad del bosque. La materia orgánica muerta se acumula inicialmente en la capa superficial del suelo, llamada mantillo y a medida que avanza la descomposición, se van liberando nutrientes inorgánicos, que son asimilados por las plantas y los microorganismos (Fassbender 1993, Montagnini y Jordan 2002).

La caída de hojarasca depende de la variabilidad estacional propia de cada especie y las variaciones interanuales relacionadas con la meteorología. Generalmente, en los años secos las plantas no puede mantener toda su biomasa foliar y se incrementa la caída. Por otra parte, la materia orgánica del suelo no es uniforme, sus componentes se transforman o mineralizan a diferentes velocidades, ejerciendo control sobre la disponibilidad de algunos nutrientes para las plantas, por lo tanto la cantidad de nutrientes transferidos desde los árboles al suelo por la caída de hojarasca también varía; esto depende de las especies de plantas presentes y del tipo de hojarasca (hojas, ramas, corteza, etc.), dichos factores a su vez varían de sitio en sitio (Landsberg y Gower 1997, Bosco et ál. 2004).

Se ha reportado que más del 90 % del nitrógeno y el fósforo absorbido por las plantas de la mayoría de ecosistemas forestales proviene de los nutrientes de hojarasca de años anteriores ya que la velocidad en que son liberados estos nutrientes varia en especies (Chapin et ál. 2002 citado por Bosco et ál. 2004). Los componentes que se trasforman más lentamente están relacionados con la disponibilidad, a largo plazo, de nutrientes para las plantas. En cambio los nutrientes de rápida mineralización como la hojarasca, se encuentran disponible en el corto plazo, pero tienen la desventaja de que pueden acabarse muy rápidamente, en particular después de una perturbación (Tiessen et ál. 1998).

Después de que los nutrientes son liberados, estos pasan a la solución del suelo, donde existen dos posibilidades: una es de que sean absorbidos por las plantas y los usen para su desarrollo y otra es que pueden perderse a través de los procesos físicos (lixiviación, escorrentía), químicos (volatilización), biológico (desnitrificación) (Fassbender 1993, Montagnini et ál. 1999).

Montagnini y Jordan (2002), señalan que para bosques lluviosos de bajura cada 15 meses se descompone total o casi totalmente los residuos vegetales evitando la acumulación de hojarasca en el piso del bosque, esto debido a que la velocidad de descomposición de la hojarasca en este tipo de bosques es muy alta (más del 80% de su peso) (Fassbender y Bornemisza 1987) generando así que la tasa de la caída de hojarasca se iguale a la tasa de descomposición (Montagnini y Jordan 2002).

Los microorganismos pueden actuar como sumideros (inmovilización) o fuentes (mineralización) de carbono y nutrientes, controlando la disponibilidad de nutrientes para la

vegetación. En ecosistemas forestales, se suele considerar que valores de la relación C:N mayores de 25, indican que no hay liberación neta de nitrógeno en la materia orgánica en descomposición (Chapin et ál. 2002).

2.1.1 Factores que influyen en la descomposición de la hojarasca.

La materia orgánica no es la misma en todos los suelos por lo que los flujos se dan en diferentes velocidades cambiando de sitio en sitio, esto va a depender de diversos factores los cuales pueden estar relacionados con los restos de animales y vegetales que se mineralizan y humifican (calidad del material en descomposición) o con aquellos que se vinculan con características del medio en el cual ocurren estos procesos (factores macro y microclimáticos) (Anderson e Ingram 1993, Schroth 2003, Berg y McClaugherty 2003). Estos factores tendrán menor o mayor influencia, dependiendo de la etapa de descomposición de la hojarasca. Así, durante la descomposición y antes de la formación de humus se distinguen tres etapas: una primera, en la que se pierden las sustancias solubles, celulosas y hemicelulosas (no protegidas por otros compuestos) donde las condiciones climáticas y el contenido de N, P y K tienen alta influencia; una segunda etapa, en la que la influencia del clima disminuye y el contenido de N tiene alto impacto sobre la descomposición de ligninas; y finalmente, una tercera etapa en la que la descomposición alcanza su máximo valor, donde el contenido de ligninas y N tienen un efecto negativo y el clima un efecto nulo (Berg y McClaugherty 2003).

2.1.1.1 Calidad del material

Entre los factores que influyen en la velocidad de descomposición de hojarasca se considera importante la composición y la calidad del material orgánico depositado (Fassbener y Bornemisza 1987, De las Salas 1987, Anderson e Ingram 1993, Kenneth et ál. 1998, Schroth 2003, Berg y McClaugherty 2003). La calidad de hojarasca es definida como que tan benéfica es la hojarasca para la comunidad microbial como energía o fuente de nutrientes (Kenneth et ál. 1998) y esto depende en parte de la proporción que tenga de compuestos fácilmente degradables (nitrógeno y fosforo) y que cantidad de compuestos recalcitrantes o difíciles de descomponer (lignina, celulosa, hemicelulosa) (Lehmann et ál. 1995, Mafongoya et ál. 1998).

La concentración de nutrientes en hojarasca (N, P, K, Ca, Mg) y la concentración de fracciones de carbono han sido identificadas como indicadores de calidad de hojarasca debido

a su influencia en la actividad microbial y las tasas de decaimiento de la hojarasca (Schroth 2003). Se ha propuesto un mínimo de características a evaluar para los estudios de descomposición, esto incluye carbono soluble, nitrógeno total, fosforo total, azufre, lignina y fenoles solubles si el nitrógeno total es mayor que 1.8%. Pero además de estos elementos por si solos, se considera que las relaciones existentes entre ellos sirven como índices para predecir la descomposición y mineralización de los nutrientes (Berg y Laskowski 2006). Por lo que se considera que, una relación C: N < 20, C:P < 200, C:S < 300 son apropiadas para un adecuado ciclaje de nutrientes y que por arriba de estos valores se inmovilizan los nutrientes por la comunidad microbial del suelo (Harmon et ál. 1990, Parton et ál. 1994, Kenneth et ál. 1998, Schroth 2003).

Las relaciones entre carbono (o fracciones de carbono) y nutrientes son consideradas medidas de calidad de hojarasca. Puesto que altas concentraciones de nutrientes en relación a las reservas de energía (baja relación carbono: nutrientes) promueve una tasa de descomposición más rápida. La relación C:N varía con el sustrato a mineralizarse, según las especies y la edad. Cuando esta relación es baja se favorecer la mineralización, mientras que relaciones mayores de 25 provocan una lenta mineralización o bien a la inmovilización del N (Bertsch 1998, Bellows 2001). Generalmente las plantas jóvenes y gramíneas tienen relaciones C:N alrededor de 20 las cuales favorecen el proceso de descomposición. Al madurar un tejido se reduce el contenido de proteínas y minerales y aumenta el de lignina, esto incrementa la relación C:N hasta valores mayores de 30, provocando una fuerte reducción en la descomposición (De las Salas 1987).

Por otra parte la importancia de considerar el contenido de lignina y polifenoles, es debido a que son compuestos que le otorgan al sustrato características recalcitrantes (Lavelle et ál. 1993, Mafongoya et ál. 1998), para el caso de la lignina se ha e reportado que su abundancia en las plantas es inversamente relacionado con la tasas de descomposición en la mayoría de los casos (Lavelle et ál 1993). Por ejemplo a algunos fenoles solubles en agua se les considera frenadores debido a que pueden retardar el desarrollo de las bacterias y afectar la fauna del suelo. A veces producen inactividad a través de la polimerización oxidativa, dependiente del pH, presión parcial de O_2 y efecto catalizador de las partículas minerales del suelo (De las Salas 1987).

Con un suministro suficiente de nutrientes y carbohidratos solubles aumenta la descomposición; y se ve disminuida cuando se presenta mayor cantidad de lignina y polifenoles, debido a que les es más difícil a los descomponedores desintegrarlas. Es por esta razón que los materiales más jóvenes se descomponen rápidamente que viejos porque estos tienen menor cantidad de lignina (Berg 2000, Trofymow et ál. 2002). Además la hojarasca rica en nitrógeno y bases (en especial, calcio) se descompone más rápido que las substancias orgánicas pobres en estos elementos. (De las Salas 1987).

El grado de descomposición de la hojarasca esta relacionada con la especie así como del tipo funcional al que pertenezca debido a las variaciones en su formula química y estructura. Por ejemplo hojas anchas (latifoliadas) mineralizan más rápido que las acículas (coníferas); y esto se debe en gran parte a su mayor contenido de N, P y bases (De las Salas 1987, Aerts 1996). Por otra parte, las especies que tienen la capacidad de fijar nitrógeno tendrán mayor contenido de éste elemento en sus hojas en relación a aquellas que no lo hacen. También las especies que se podan tienen más contenido de nutrientes móviles que las deciduas, ya que estas últimas translocan sus nutrientes antes de la abscisión de las hojas (Palm 1995). La concentración de nutrientes en la biomasa también depende del estado fenológico de la especie en estudio (senescencia, fructificación, etc.), del manejo y de las condiciones del sitio (Schroth 2003). Por tanto, la disponibilidad de nutrientes para el desarrollo de microorganismos y descomposición serán diferentes dependiendo de si la hojarasca proviene de uno u otro tipo de especie.

2.1.1.2 Factores macro y microclimáticos

Los procesos de descomposición también dependen de otros factores, tales como: temperatura, precipitación, humedad y estacionalidad, los cuales determinarán un patrón de descomposición a escala regional (Paul et ál. 2004). Asimismo, las características propias de cada lugar, como las propiedades del suelo (textura, CIC, pH, MO, disponibilidad de nutrientes), topografía (pendiente), estructura y composición de plantas (cobertura) alteran la dinámica de la descomposición (Anderson e Ingram 1993, Schroth 2003, Berg y McClaugherty 2003) a través de su efecto en cuanto al movimiento del agua, disponibilidad de aire, acumulación y distribución de la hojarasca y de la capacidad de los microorganismos

para efectuar el proceso de mineralización y humificación (Trofymow et ál. 2002, Berg y McClaugherty 2003).

La importancia de la temperatura y humedad durante el proceso de descomposición es por debido a que de las variaciones de estos factores depende que existan o no las condiciones propicias para que se desarrollen los microorganismos descomponedores (Fassbender 1993). En climas templados donde las temperaturas son bajas el proceso es lento comparado con lugares tropicales y cálidos donde la combinación de alta humedad y temperaturas elevadas favorecen la descomposición (Vitousek y Sanford 1986, Fassbender 1993, Lehman et ál. 1995, Montagnini y Jordan 2002). Se sabe que las temperaturas entre 20 ^{o}C y 25 ^{o}C son adecuadas para un buen desarrollo de los hongos y que temperaturas que van de 30 ^{o}C a 40 ^{o}C son optimas para el desarrollo de bacterias. Respecto a la humedad relativa optima, para una buena actividad de las bacterias, estas necesitan por lo menos, un 98%, en cambio los hongos con tan solo un 85% pueden desarrollar la máxima actividad (Fassbender y Bornemisza 1987)

En cuanto a las propiedades del suelo, estas también están relacionadas con el desarrollo de microorganismos, influyendo así en el grado de descomposición. La mayor parte de las bacterias y actinomicetes se desarrollan con un pH neutro o ligeramente alcalino; con el aumento de acidez, disminuye la fauna del suelo y las bacterias, y aumentan los hongos. Otra propiedad es el volumen de poros gruesos el cual da las condiciones de aireación, esto junto con el régimen hídrico son factores complementarios; en condiciones de saturación de agua disminuye el contenido de aire y O_2 en el suelo desarrollándose un medio anaeróbico. La mayor parte de la microflora es aeróbica, por lo que en condiciones de mala aireación solo se produce la acumulación de los restos vegetales siendo su mineralización muy lenta (Fassbender y Bornemisza 1987, De las Salas 1987).

La fauna asociada al suelo y a los residuos (micro, meso y macrofauna) es un factor clave en la descomposición debido a que esta es la que fragmenta e incorpora la hojarasca al suelo (Alvarado s.f.). La microfauna de hongos y bacterias es muy selectiva y específica en la escogencia de residuos y juega un papel importante durante todo el año, sin embargo son más importantes durante la época seca cuando la actividad de los macro-artrópodos es mínima. La mesofauna que consiste principalmente de artrópodos, y sus poblaciones se ven favorecidas por el microclima del bosque, más que por el tipo de vegetación abierta (Costa et ál. 2002).

Aunque los ambientes bióticos y abióticos sin duda influyen en las tasas de descomposición, no se sabe con certeza hasta que punto la tasa de descomposición es afectada por la especialización y abundancia de la fauna detritívora a la vegetación autóctona de una región (Lusk et ál. 2001).

Otro factor que aunque en menor magnitud en comparación con otros, también influye en la velocidad de descomposición, es la interacción entre hojarasca de diferentes especies dentro de un ecosistema (Gartner y Cardon 2004). En condiciones naturales un bosque aporta hojarasca de diferentes especies y calidad, la cual se encuentra mezclada e interactúa a través de los procesos físicos, químicos y biológicos durante la descomposición. Aquí ocurren cambios en el entorno químico y se altera físicamente el total del material. Estos cambios se dan a través de la transferencia de nutrientes y sustancias químicas secundarias entre los tipos de hojarasca por la influencia de la actividad de descomponedores (Gartner y Cardon 2004) o simplemente por lixiviación (Briones e Ineson 1996). Este tipo de interacciones pueden acelerar la descomposición de una mezcla, comparada con la que las especies podrían presentar individualmente (Montagnini et ál. 1993, Wardle et ál. 1997) o bien pueden retardar la descomposición del material dentro de una mezcla (Nilsson et ál. 1995). Una de la causas por las que sucede esto es la producción de metabolitos secundarios de algunas especies, los cuales inhiben las actividades en el suelo (McArtur et ál. 1994, Nilsson et ál. 1995).

Las prácticas forestales pueden afectar en distinto grado, según el contexto (tipo de bosque, especie, situación geográfica, época del año, etc.), a los factores que controlan las tasas de descomposición. De entre todas las prácticas forestales, quizás las que más se han estudiado en relación a la descomposición son los raleos y la fertilización (Bosco et ál. 2004). Varios estudios han constatado una disminución o un aumento de las tasas de descomposición después de los raleos (Berg 1988, Smidt y Puettman 1998). Esta inconsistencia en descomposición provocada por los raleos, puede tener relación con la variación en la importancia relativa de la temperatura, la humedad del suelo y los organismos descomponedores. Aunque muchas veces las fuertes interacciones entre estos factores hacen difícil explicar las relaciones causa-efecto.

2.2 Intervención de los bosques

Los bosques están expuestos a perturbaciones naturales (deslizamientos de tierra, huracanes) y antrópicas (tala selectiva de madera, roza y quema, deforestación). Tanto una como la otra pueden alterar el ciclado de nutrientes de un sistema en mayor o menor grado dependiendo la intensidad, magnitud y duración del disturbio (Montagnini y Jordan 2002).

Alteraciones como por ejemplo la conversión de bosques a sistemas de cultivos anuales o perennes, ocasionan la remoción de mucha biomasa generando un efecto físico importante así como también una pérdida de materia orgánica del suelo y nutrientes que afecta el ciclaje de nutrientes (Schroth 2003). Una de las forma en la que afecta es a través de la alteración de las tasas de descomposición de la materia orgánica, debido a que estos disturbios pueden generar nuevas restricciones para la descomposición o crear condiciones que la favorezcan. Un ejemplo que restrictivo es la supresión de invertebrados del suelo y raíces perennes por los claros de los bosques tropicales y los cultivos de sus suelos para cultivos anuales y sus pastos (Lavelle et ál. 1993) o la reducción en entradas orgánicas totales (materia orgánica, residuos de cultivos) en las cosechas.

Después de ocurrido alguno de estos eventos, los bosques tienden a recuperarse pasando por una serie de cambios continuos en el tiempo. Por ejemplo en la mayoría de los casos en los que un bosque es abandonado después de su explotación agrícola o pecuaria se da la regeneración natural, culminando en la formación de un bosque secundario. A este proceso se le conocen también como sucesión ecológica, este es un proceso continuo de adaptación de los componentes bióticos y abióticos del ecosistema, cuya duración depende de las condiciones de clima y suelo así como de la disponibilidad de plantas y animales que colonizan el sitio (Fassbender 1993).

Landsberg y Gower (1997) menciona que las tasas de descomposición y de mineralización disminuyen según transcurre la sucesión. Esto es debido, a que a medida que el bosque envejece, aumentan el aporte de material leñoso de mayor tamaño y con alta relación C:N, este tipo de material favorece la inmovilización de los nutrientes por los microorganismos del suelo y esta inmovilización reduce la disponibilidad de nutrientes para las plantas.

Por otro lado, la absorción de nutrientes por las plantas aumenta desde el comienzo de la sucesión, hasta que llega a un máximo en el momento en que se cierra el dosel arbóreo. Luego, según disminuye la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la absorción disminuye y la retraslocación aumenta. Este aumento de la retraslocación hace que la calidad de la hojarasca disminuya, contribuyendo a aumentará más la inmovilización de nutrientes en el suelo. Los bosques bajo manejo raras veces llegan al clímax, y los turnos de corta se planifican para cortar antes de que la producción neta y la absorción comiencen a disminuir, para maximizar los beneficios.

Las prácticas de manejo forestal pueden alterar de forma importante el proceso de caída de hojarasca y retorno de nutrientes al suelo, al disminuir la biomasa viva del dosel arbóreo (que es extraída para su uso), que suele ser directamente proporcional a la biomasa del desfronde. Dentro de las prácticas forestales, la corta por claras de los bosques está considerada como una de las formas más racionales de explotar un bosque. Sin embargo, aún con esta práctica, la cantidad de nutrientes que llega al suelo disminuye con la intensidad de clara (Bosco et ál. 2004). Esta disminución puede provocar a largo plazo una reducción en la cantidad de nutrientes disponibles para los árboles, alterando los ciclos de nutrientes del ecosistema y disminuyendo la productividad (Nilsson et ál. 1995, Kimmins 1997, Montagnini y Jordan 2002).

Otras prácticas como la siembra de monocultivos donde además de manejarse pocas especies también se introducen especies exóticas puede provocar a largo plazo cambios en la fertilidad del suelo. Aquí no solamente puede cambiar la cantidad de nutrientes aportada al suelo por el desfronde, sino también la variación estacional de estos aportes. Por ejemplo, en el País Vasco, Pozo et ál. (1997) mostraron cómo plantaciones riparias de *Eucaliptus globulus* (pico en verano) aportaban un 67% menos de nitrógeno al río, que bosques riparios de frondosas (pico en otoño). Por ello, estas plantaciones pueden afectar, tanto al ciclo de nutrientes en las aguas dulces, como al ciclo de nutrientes en el bosque. (Bosco et ál. 2004).

2.3 Diversidad Funcional

Después de un disturbio los bosques neotropicales tienden a regenerarse a través de un proceso de sucesión, debido a que tienen un alto poder de regeneración (Guariguata y Ostertag

2002). El tiempo de este proceso estará sujeto a la capacidad de recuperación de cada ecosistema (resiliencia) la cual a su vez esta determinada por la intensidad de perturbación a la cual haya sido sometido (Pickett y White 1985) y por la identidad taxonómica y funcional de sus especies componentes. La intensidad de perturbación puede medirse como el efecto en el funcionamiento ecosistémico, y la principal influencia de esta se da en las propiedades del suelo y a largo plazo en los ciclos de nutrientes (Pickett y White 1985). Es importante conocer el grado de perturbación pues de esta manera conoceremos el efecto de esta en los diferentes procesos ecosistémicos y sobre todo en la respuesta de los tipos funcionales a estos cambios.

La composición taxonómica y funcional puede ser resumida/representada en el concepto de diversidad funcional, la cual ha sido definida como el tipo, rango y abundancia relativa de los rasgos funcionales presentes en una comunidad dada (Díaz y Cabido 2001). La diversidad funcional se evalúa a través de un enfoque que permiten reducir la diversidad de especies en torno a una función ecológica en grupos de especies con funciones similares (Díaz y Cabido 2001).

Walker et ál. (1999) afirman que algunos grupos de especies dominantes y subordinadas son funcionalmente similares en el ecosistema, y que esta similitud proporciona resiliencia contra las perturbaciones, de ahí la importancia de la diversidad funcional en los ecosistemas. Se espera que la riqueza funcional contribuya a asegurar los procesos del ecosistema, debido a que a mayor diversidad funcional se incrementa la posibilidad de que las especies respondan diferencialmente a la perturbación (Díaz y Cabido 2001). Por lo tanto es la diversidad funcional la que afecta en un corto plazo la dinámica de los recursos y en largo plazo la estabilidad de los ecosistemas (Díaz y Cabido 2001).

Cuando ocurre un disturbio algunos grupos funcionales cambian (son reemplazados por otros) modificándose los procesos. Esto se demostró en un estudio reciente realizado en una cuenca de tierras agrícolas abandonadas del mediterráneo en España. En el estudio el clima y cambio en el uso de suelo alteraron la diversidad funcional. Esta cuenca había incrementado la frecuencia e intensidad de incendios provocados por la invasión de una especie invasora en una zona de matorrales, lo que condujo a una modificación morfológica/funcional. La cantidad de hojarasca aumento significativamente y con ello la cantidad de combustible. El incremento de hojarasca junto con la densidad de la especie

invasora se explica no solo por la gran producción de hojarasca si no por también por el echo de que hojarasca de la especie invasora era 30% más lenta que la nativa (Moreno et ál. 1998, Pausas 2004, citado por Díaz et ál. 2006).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Descripción del Área de estudio

La presente investigación se realizó en cuatro bosques con diferentes grados de intervención: Bosque primario sin intervención (BPNI), Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo (BPI), Bosque secundario regenerándose en tierras abandonadas (BS) y bosque de plantaciones forestales (PL). Los sitios evaluados se encuentran localizados en el cantón de Sarapiquí, en la provincia de Heredia, en la zona noreste de Costa Rica y sector sur dentro del Corredor Biológico San Juan La Selva (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

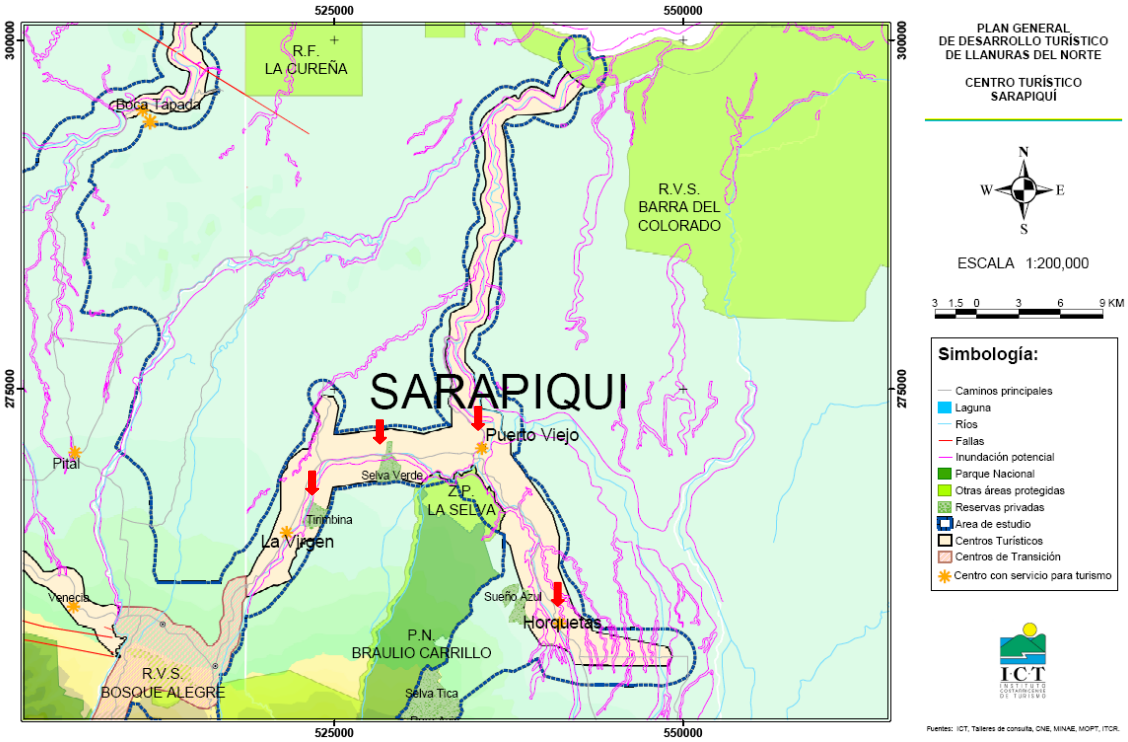


Figura 1. Mapa de ubicación de la zona de estudio que muestra cuatro sitios donde se instalaron cuatro tratamientos. Las flechas indican la ubicación de los sitios evaluados.

De acuerdo con el sistema de clasificación de Holdridge la zona de vida donde se encuentran los bosques evaluados es bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (Finegan y Camacho 1999, Sanford et ál. 1994, citado por Forero 2001). Presenta una precipitación media anual de 3864 mm y una temperatura media anual de 24.5°C. Predomina una topografía de colinas y tierras bajas con suelos de origen volcánico, del orden ultisoles, relativamente

profundos, bien drenados, de baja fertilidad debido al pH ácido, desarrollados bajo sustrato erosionado (Mata 1999, Atlas de Costa Rica, citado por Forero 2001, Castillo 2002).

3.1.1 Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo y Bosque Secundario

Las parcelas de BPI y de BS (tres parcelas de 1 ha por tipo de bosque) se ubican en la finca "*Tirimbina Rain Forest Center*" la cual cuenta con un área de 345 ha de las cuales 340 son de bosques (Tirimbina Rain Forest 2006). Se localiza en el distrito de La Virgen, a 7 km oeste de la Estación Biológica La Selva, entre los 10° 24´ N y 84° 06´W y a una altitud de 180-200 msnm (McDade et ál. 1994). La Tirimbina es un mosaico de tierras cultivadas, bosque maduro y bosque secundario. Cabe señalar que entre 1989 y 1990 toda el área fue aprovechada bajo plan de manejo (Quirós y Finegan 1994).

3.1.2 Bosque Primario sin Intervención

Las parcelas del BPNI (tres parcelas de 1ha) se ubican en la Reserva Biológica "*Selva Verde*" la cual se localiza entre los -84° 4´ 12´´ N y 10° 26´ 24´´W, a una altitud de 70 msnm. Los bosques de Selva Verde se encuentran en fincas privadas adscritas a FUNDECOR (Fundación para el desarrollo de la Cordillera Volcánica Central) bajo convenio para protección del bosque.

Los bosques primarios de la zona de estudio fueron clasificados por Ramos-Bendaña y Finegan (2007) como una asociación de *Pentaclethra macroloba* y palmas, en los cuales domina *P. macroloba* y abundan cuatro especies de palmas: *Welfia Georgia*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* y *Euterpe predatoria*, con otras especies arbóreas asociadas como *Dendropanax arboreus* y *Tetragastris panamensis*.

3.1.3 Sitio de Plantaciones Forestales

Las plantaciones evaluadas son plantaciones de 18 años de edad que actualmente se encuentran bajo plan de manejo a cargo de FUNDECOR. Estas fueron seleccionadas bajo los criterios siguientes: 1. Las plantaciones deberían ser de especies nativas, 2. Las especies de las plantaciones seleccionadas deberían estar presentes en los bosques primarios y secundarios que ya habían sido seleccionados para ser evaluados, 3. La calidad de sitio de estas

plantaciones deberían ser igual o lo más similar posible a los bosques secundarios y primarios, esto sobretodo en cuanto a topografía (colinas) y tipo de suelos (ultisoles).

Con base en los criterios anteriores fueron seleccionados tres sitios de plantaciones de *Virola koschnyii,* especies que aunque no es una de las que presentan mayor IVI reportado en los inventarios de bosques naturales, si está presente en la composición de estos bosques (Cátedra de Ecología y Biología de la Conservación, CATIE, datos sin publicar). Los sitios seleccionados cumplieron con todos los criterios establecidos a excepción de que el suelo de dos plantaciones es del orden inceptisol.

3.2 Fase de campo

3.2.1 Selección de las especies nativas a estudiar

De acuerdo con los valores del Índice de valor de importancia (IVI = Índice ecológico que combina valores de abundancia relativa, dominancia relativa (medida como área basal) y frecuencia relativa) obtenidos de inventarios realizados en las parcelas experimentales en años anteriores, se seleccionaron las cuatro especies con el valor más alto, dicho valor indica que estas especies son las más representativas de cada tipo de bosque, por lo que se seleccionó un total de ocho especies en bosques naturales (Cuadro 1). El objetivo de utilizar cuatro especies en cada parcela fue obtener un material (mezcla de hojarasca) representativo y de esta manera simular mejor las condiciones naturales. Cabe señalar que tres especies dominantes se repitieron en BPN, BPI y BS motivo por el cual solo se trabajo con nueve especies para formar las mezclas.

Cuadro 1. Grupo de especies con mayor IVI presentes en cada tipo de bosque a evaluar

Bosque primario sin intervención	Bosque primario con aprovechamiento selectivo	Bosque secundario	Plantación pura
Pentaclethra macroloba	*Pentaclethra macroloba*	*Pentaclethra macroloba*	*Virola koschnyii*
Iriartea deltoidea	*Iriartea deltoidea*	*Vochysia ferruginea*	
Welfia regia	*Welfia regia*	*Simarouba amara*	
Protium pittieri	*Protium ravennii*	*Laetia procera*	

3.2.2 Selección de las especies estándar

Este material es originario del bosque de montaña de la zona central de Argentina (Vaieretti et ál. 2005). La elección del material estándar (material común a todos los tratamientos), se hizo teniendo en cuenta que una especie fuera de fácil descomposición (alto contenido en nutrientes, hojas blandas, poco material recalcitrante) y otra de difícil descomposición (menor contenido en nutrientes, hojas más duras, mayor proporción de materiales recalcitrantes). Para cubrir esas características en la hojarasca, la elección fue una dicotiledónea herbácea (*Acalypha communis*) y una gramínea en mata (*Stipa eriostachya*).

3.2.3 Colecta del material nativo y preparación de muestras

En cada parcela experimental, se colectó hojarasca directamente del suelo seleccionando hojas con ausencia de hongos y las más frescas, ya que visualmente se podía reconocer las hojas recién caídas. La colecta se realizó en toda la superficie delimitada (1 ha) para tener muestras representativas de cada sitio. La hojarasca se almacenó en bolsas plásticas perforadas, para evitar una alta transpiración del las hojas. Posteriormente, el material colectado fue secado durante ocho días en camas al aire libre y bajo techo. Después con el material colectado se formaron mezclas con un 25% de hojarasca de cada especie (2.5 gr), para obtener muestras de 10 gr en total (Figura 2).

3.2.4 Preparación de las bolsas de descomposición

Para estimar la tasa de descomposición de la hojarasca, se utilizó el método de bolsas de descomposición (Bocock y Gilber 1957, Bocock et ál. 1960). Para esto se prepararon previamente bolsas de malla de fibra de vidrio de 15 x 15 cm de área y de 2 mm de tamiz (Figura 2), dentro de las cuales de se confinó 10 gr. de la mezcla de hojarasca de las especies nativas previamente pesada y mezclada. También se hicieron muestras puras de 10 gr. con cada una de las 9 especies en estudio; después las bolsas fueron cerradas y etiquetadas de manera que pudieran ser identificadas al retirarlas del suelo tras el periodo de incubación.

Figura 2. Bolsa de descomposición de hojarasca nativa.

Para la preparación de las muestras del material estándar (*Acalypha communis* y *Stipa eriostachya*) se utilizaron bolsitas de voile (malla fina) de 6x12 cm y 0.3 mm de tamiz (Figura 3), dentro de las cuales se confinó 1gr del material, posteriormente fueron etiquetadas con rotuladores plásticos puestos en el interior de las bolsas y cerradas con tiras plásticas. Se utilizaron diferentes tipos de bolsas debido a que la información sobre descomposición obtenida del material estándar en este experimento, pudiera ser comparada con la encontrada en otras investigaciones para estas mismas especies y donde se utilizó el mismo tipo de bolsa pero fueron incubadas bajo condiciones climáticas diferentes.

Figura 3. Bolsas de voile para descomposición del material estándar.

3.2.5 Tratamientos para determinación de tasas de descomposición

Las bolsas fueron trasladadas a los sitios experimentales e instaladas bajo un diseño de de parcelas divididas con tres repeticiones completamente aleatorizadas. Para esto se trazaron tres transectos dentro de cada parcela. Sobre los transectos extremos se pusieron las bolsas de

descomposición de las mezclas del material nativo y las dos especies estándar en grupos de seis y separados 10 m entre tratamientos (tipo de material), evitando rocas, claros, bajos y troncos caídos. En el caso de los materiales nativos, cada uno de los transectos actuó como pseudorreplica, dejando un total de 48 bolsas. En el caso de los materiales estándar, se colocaron grupos de nueve bolsas, usándose un total de tres preudorreplicas por fecha de evaluación y por tratamiento (para un total de 36 bolsas). En el transecto central se ubicaron, también cada 10 m, las bolsas de las especies puras, en grupos de seis, a razón de tres bolsas por cada una de las dos fechas de evaluación (Figura 4).

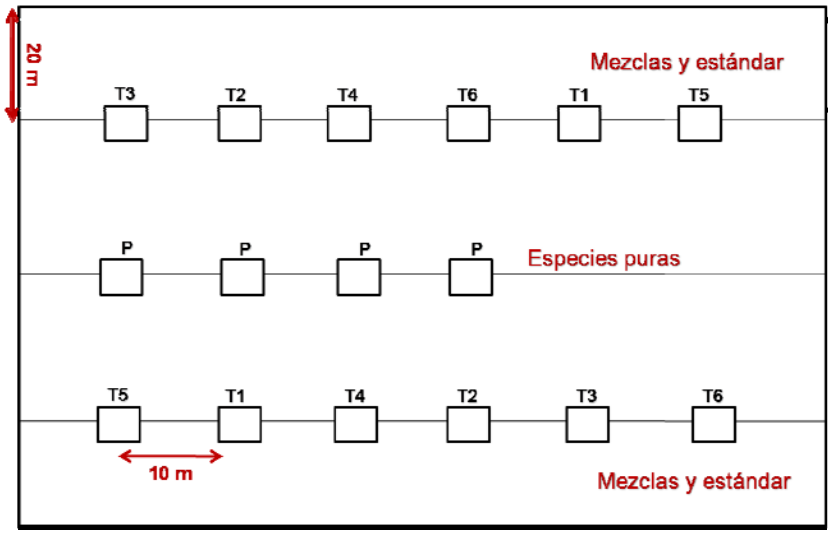


Figura 4. Diseño del experimento en cada parcela.

Con el diseño establecido se estimó la tasa de descomposición de los siguientes materiales: (1) material nativo en mezcla de las cuatro especies dominantes en cada uno de los sitios, (2) material puro nativo de las cuatro especies dominantes en cada tratamiento y del material de plantaciones y (3) material estándar puro de dos especies exóticas de rápido y lento crecimiento.

Se evaluó la respuesta de los materiales a las condiciones naturales de cada tipo de bosque en un gradiente de intervención (Bosque primario sin intervención, Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, Bosque secundario regenerándose en tierras abandonadas y plantaciones forestales) a través del tiempo. Se realizaron las evaluaciones a los 20, 40, 60, 80, 110 y 160 días después de haber ubicado las bolsas en campo. En cada evaluación fueron colectadas un total de 168 bolsas de descomposición pertenecientes a las 12 parcelas de cuatro

tipos de bosque. En los periodos 3 y 6 únicamente se colectaron bolsas con material puro ya que estas fueron tomadas como referencia para comparar la tasa de descomposición en las mezclas, colectando en estos dos periodos 180 muestras.

Para considerar el efecto de la topografía, los transectos dentro de las parcelas fueron trazados en curva de nivel y de esta manera todas las muestras fueron ubicadas en una pendiente similar. Las muestras fueron colocadas sobre el suelo desnudo (se retiró la hojarasca existente en el espacio) no alterado (Figura 5) y fijadas con clavos para lograr que el material tuviera un mayor contacto con el suelo.

Figura 5. Bolsa en suelo desnudo y sin alterar.

Finalmente con la ayuda de un densiómetro se midió la cobertura del dosel arbóreo (Figura 6) en las parcelas, haciendo una medición en cada punto de ubicación de las muestras. Se promedió del valor de las mediciones de los cuatro puntos cardinales para obtener el valor total de un punto dentro de cada transecto, posteriormente se obtuvo el valor general de la parcela promediando el valor de todos los puntos. El valor de cobertura por parcela que se reporta en el Cuadro 2 corresponde al promedio de las 16 mediciones realizadas en cada una de ellas.

Figura 6. Medición del dosel arbóreo.

Cuadro 2. Porcentaje de sombra por parcela evaluada

Tipo de bosque	Parcela	%Sombra	Promedio
Plantación	1	30.8	44.9
	2	57.0	
	3	46.9	
Secundario	1	69.3	71.4
	2	73.2	
	3	71.8	
Primario intervenido	1	71.6	72.9
	2	71.3	
	3	75.7	
Primario no intervenido	1	77.1	74.9
	2	71.2	
	3	76.4	

Con la finalidad de conocer el patrón de precipitación, temperatura y humedad relativa durante el periodo de evaluación, se consiguieron los datos diarios de estas variables a través de información reportada por la estación meteorológica más cercana (Estación biológica San Juan-La Selva).

Se obtuvieron los valores promedios diarios a partir del día en que fueron colocadas las muestras en campo y finalizando hasta el último día de evaluación. Sin embargo esta

información no se pudo analizar estadísticamente pues no fue una covariable que se midiera repetidamente a través del tiempo. (Figura 7).

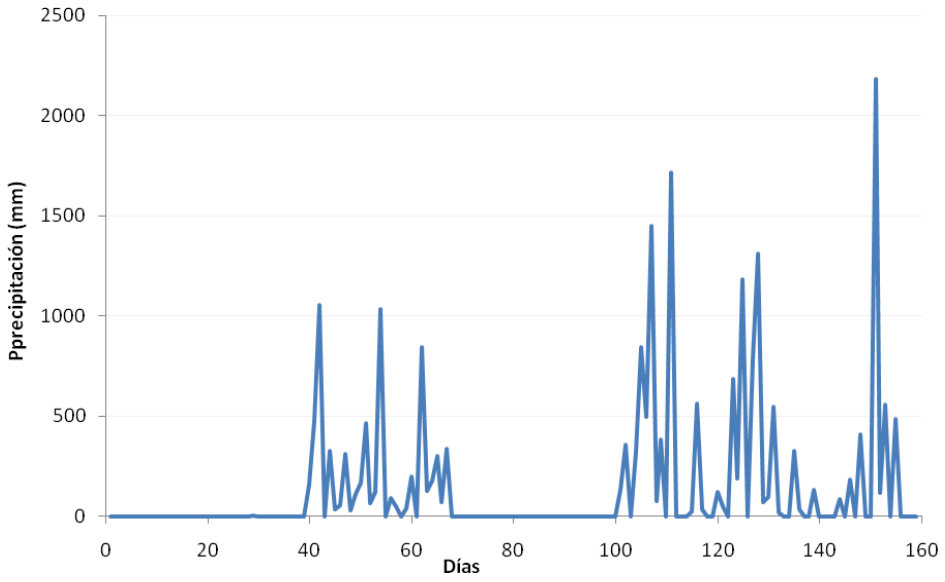


Figura 7. Comportamiento de la precipitacion a traves del tiempo en los bosques evaluados durante el periodo de evaluación.

3.3 Fase de Laboratorio

3.3.1 Determinación de la tasa de descomposición

Previo a instalar el experimento en campo, se determino el factor de corrección a utilizar en los cálculos para determinar la descomposición de las muestras a incubar (Harmon et ál. 1999). Para esto se tomaron 5 muestras de cada una de las mezclas formadas y 5 muestras de cada una de las especies puras, las cuales se secaron en un horno a una temperatura constante de 65 ^{o}C hasta que el material no varió en peso, posteriormente se tomó el peso de la muestra el cual corresponde al verdadero valor de biomasa de cada muestra.

Las muestras colectadas después de cada periodo de evaluación cumplido fueron lavadas pasándolas por un chorro de agua para eliminar el exceso de lodo adherido a las bolsas, posteriormente se sacó el material y se limpió la hojarasca con un pincel para eliminar los pequeños residuos de lodo, raíces u otro material ajeno que hubiera quedado dentro de las bolsas. El material limpio se depositó en bolsas de papel previamente etiquetadas para secarlas

en un horno, a una temperatura constante de 65 ^{o}C hasta obtener un peso constante en las muestras. Finalmente se pesaron las muestras secas en una balanza analítica con precisión de 0.001 g para conocer la masa residual de cada muestra (Figura 8).

Figura 8. Proceso de limpieza, secado y pesado de las muestras para obtener el peso residual.

Los datos obtenidos de las mediciones del primer periodo de evaluación, fueron corregidos con el valor de factor de corrección obtenido a partir de los datos obtenidos de las muestras sin descomponer que se secaron y pesaron al inicio del experimento. Posteriormente, se calculó la tasa de pérdida de peso remanente para cada periodo, en términos de peso seco, restando al peso seco de la mezcla de hojarasca de un periodo, el peso seco de la mezcla de hojarasca del periodo anterior y así sucesivamente.

3.3.2 Determinación de calidad de hojarasca

Con la finalidad de conocer la calidad del material utilizado en el experimento, se determinó la composición química para cada una de las mezclas y para cada especie de manera individual, para lo cual se calculó el contenido inicial de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg), lignina y celulosa.

Se tomó una muestra representativa de hojarasca sin descomponer por especie y por mezcla, estas fueron analizadas en el laboratorio de análisis de suelos, tejido vegetal y aguas de CATIE, por los métodos comúnmente utilizados. Se realizó la digestión Nítrico Perclórica del material, y mediante absorción atómica se determinó el contenido de Ca y Mg. El P se determinó por el método calorimétrico del extracto de digestión nítrico-perclórica y tanto C como N por combustión total (Díaz y Hunter 1978, Mills y Benton 1996). La lignina y celulosa fueron determinadas gravimétricamente por el método Van Soest técnica micro (Van Soest y Wine 1968). Finalmente a partir de los valores obtenidos para Carbono, Nitrógeno y Fósforo se calculó la relación existente de C:N y C:P.

3.4 Análisis de información

Para evaluar los datos del peso seco remanente en porcentaje se realizó un Análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de significancia LSD de Fisher para detectar diferencias entre medias. En todos los casos se trabajó con un nivel de significación $\alpha = 0.05$. El modelo matemático de análisis corresponde a un diseño en parcelas subdivididas, con repeticiones completamente aleatorizadas. La parcela principal está constituida por 4 tipos de bosque, las subparcelas por el tipo de hojarasca y la subsubparcela representa el día de evaluación. Así, el modelo resultante tiene los siguientes componentes:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + R(B)_{j(i)} + H_k + BH_{ik} + HR(B)_{kj(i)} + D_l + BD_{il} + HD_{kl} + BHD_{ikl} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde:

Y_{ijkl} es el porcentaje de descomposición

μ es la media general

B_i es el efecto del i-ésimo tipo de bosque

$R(B)_{j(i)}$ es el término de error para la parcela principal (tipo de bosque), supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante.

H_k es el efecto del k-ésimo tipo de hojarasca

BH_{ik} es el término de interacción entre tipo de bosque y tipo de hojarasca

$HR(B)_{kj(i)}$ es el término de error para la subparcela (tipo de hojarasca), supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante.

D_l es el efecto del l-ésimo día de evaluación

BD_{il} es el término de interacción entre el tipo de bosque y el día de evaluación

HD_{kl} es el término de interacción entre el tipo de hojarasca y el día de evaluación

BHD_{ikl} es el término de interacción entre el tipo de bosque, tipo de hojarasca y el día de evaluación

ε_{ijkl} es el término de error para la subsubparcela (día de evaluación), supuestamente distribuido normal, con media cero y varianza constante.

Se contempló el uso del porcentaje de sombra de cada parcela como una covariable, sin embargo esta no tuvo efecto sobre el porcentaje de descomposición de la hojarasca por lo que no fue considerada en el análisis definitivo.

En todos los casos del análisis se verificó el cumplimiento de los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro Wilks (modificada) y homogeneidad de varianzas. En los casos en lo que las varianzas no resultaron homoscedásticas, se utilizó un modelo lineal mixto con el fin de contemplar varianzas heterogéneas. Debido a que el ensayo fue repetido en el tiempo, contando con 6 diferentes días de evaluación, se contemplaron diversas estructuras de matriz de varianzas y covarianzas. Para la selección del modelo mas apropiado en cada caso se utilizaron los criterios de Akaike (AIC) y de Schwarz (BIC) (Littell et ál. 1996), como así también pruebas del cociente de verosimilitud (LRT).

4 RESULTADOS

4.1 Descomposición de hojarasca

Se realizó un análisis de varianza (ANAVA) para conocer el efecto del tipo de material (material), tiempo de descomposición (días) y el tipo de bosque donde fueron incubadas las muestras (lugar) sobre la tasa de descomposición de la hojarasca. De acuerdo a los resultados obtenidos, no existe interacción entre el material y el lugar (F = 1.33; p = 0.2758), es decir que el material se descompone en la misma proporción independientemente del lugar donde fue incubado. Analizando estos factores de manera independiente se encontró que la descomposición de los cuatro materiales evaluados fue significativamente diferente (F = 74.01; p = <0.0001) (Cuadro 3) y que la mezcla proveniente de BPNI fue mas rápida que en las demás mezclas. Sin embargo entre lugares, la diferencia de descomposición encontrada no fue significativamente diferente (F = 1.29; p = 3415), esto es que la descomposición se da en proporción similar en todos los lugares de incubación.

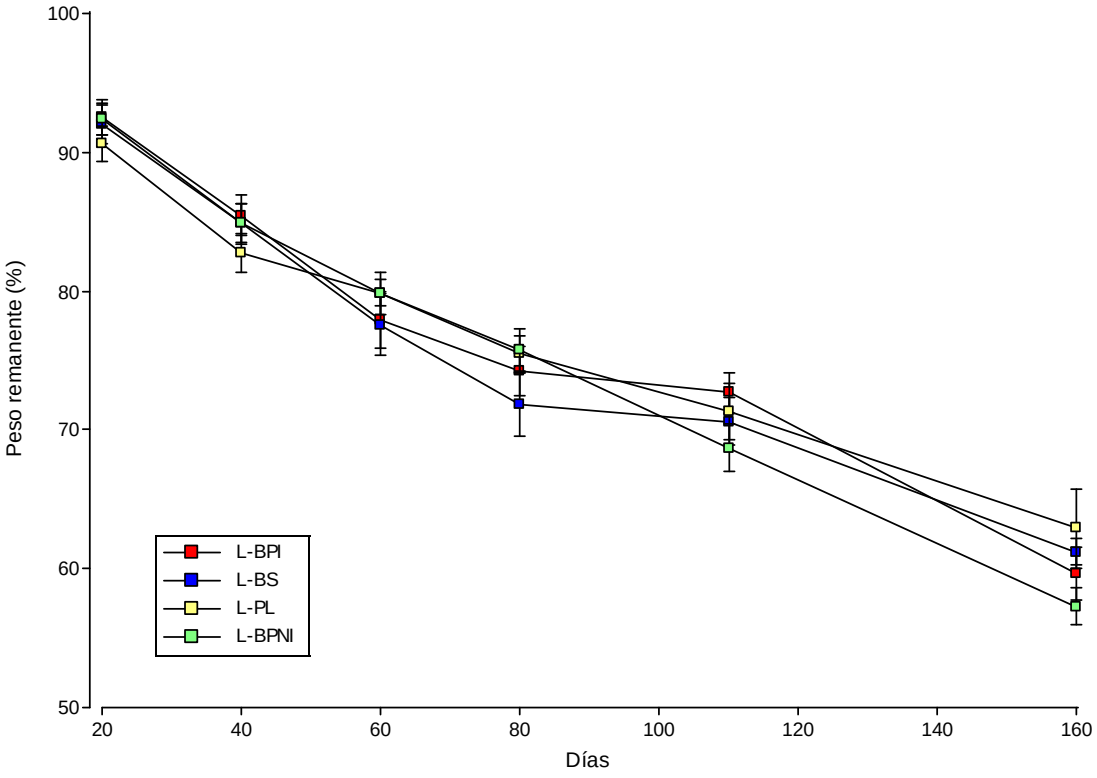
De igual manera no hubo interacción entre material y los días de evaluación (F = 1.39; p = 0.1566). Luego, analizando estos factores por separado, ambas resultaron tener un efecto significativo sobre la tasa de descomposición de hojarasca (F = 74.01; p = <0.0001 para material y F = 446.88; p = <0.0001 para días). Es decir que aunque no interactuaron estas variables, tanto el material como el tiempo de incubación afectaron significativamente la descomposición.

Por otra parte, se encontró interacción entre el lugar y los días de incubación (F = 2.64; p = 0.0013), indicando que el lugar desfavoreció la descomposición en algún periodo del tiempo de evaluación. Esto se evidencia en el pequeño cambio en el porcentaje de descomposición que se vio disminuido en los sitios BPI y BS entre los 80 y 110 días (Figura 9). A pesar de la presencia de esta interacción el efecto de los días fue importante y se encontraron diferencias significativas entre todos los días evaluados, pero no hay un efecto importante del lugar de evaluación (F = 1.29; p = 0.3415; Figura 9).

Cuadro 3. Porcentaje promedio de material remanente en mezclas y comparación de medias obtenidas mediante la prueba LSD de Fisher

Factores	Niveles	Medias
Material		
	BPNI	71.88 a
	BPI	75.14 b
	BS	77.06 c
	PL	82.96 d
Días		
	20	91.87 a
	40	84.47 b
	60	78.81 c
	80	74.34 d
	110	70.81 e
	160	60.26 f
Lugar		
	BPNI	76.35 a
	BS	76.48 a
	PL	77.08 a
	BPI	77.14 a

Letras distintas indican diferencias significativas (p< = 0.05). BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones.

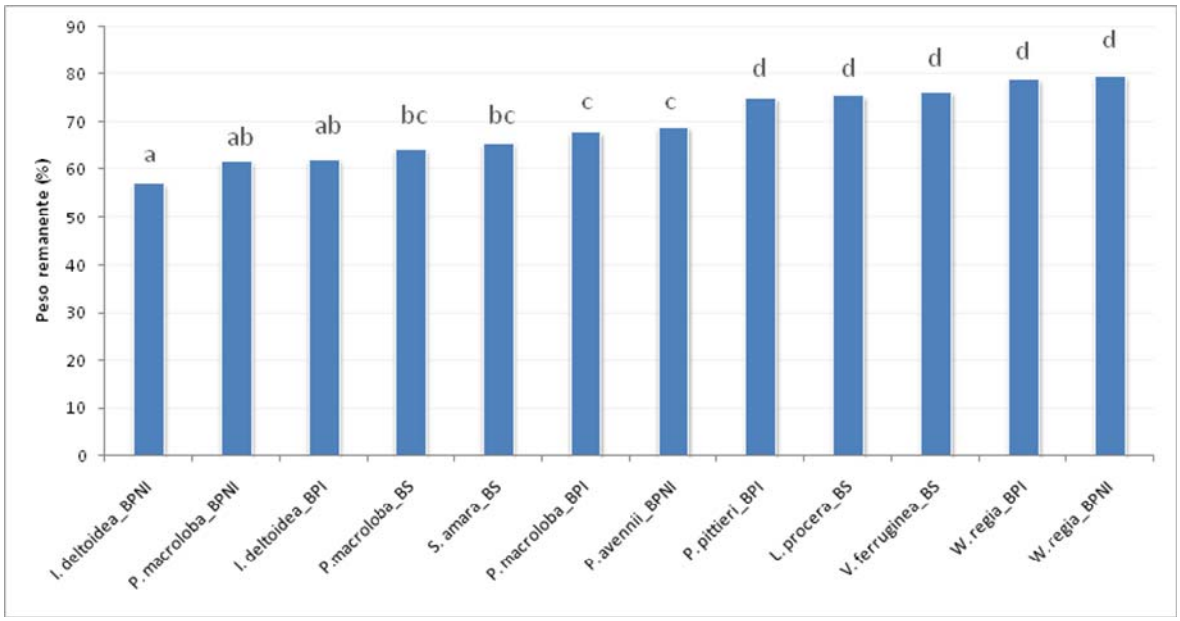


L: Lugar de incubación; SV: Bosques primarios sin intervención, BPT: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones.

Figura 9. Promedio del porcentaje de peso remanente de la hojarasca en mezclas incubadas en cuatro tipos de bosque a través del tiempo.

Se realizó un ANAVA con el porcentaje de remanente de hojarasca de las 9 especies puras que formaron parte de las mezclas de los bosques evaluados; para conocer su comportamiento de manera independiente. Debido a que en este ensayo cada especie fue incubada en su lugar de origen, el modelo de análisis fue encajado o jerárquico, con el factor especie encajado dentro de sitio. Este factor resultó significativo ($F = 14.50$; $p = 0.0001$), siendo *Iriartea deltoidea* en el BPNI la especie que se descompone más rápido (57.13%) y *Welfia regia* del mismo bosque la que presenta un mayor porcentaje de remanente (79.61%) (Figura 10). Tanto *I. deltoidea* como *P. macroloba* fueron las especies que menos remanente presentaron independientemente de su lugar de procedencia, por lo que son las especies que se descomponen con mayor rapidez.

En el caso de la interacción lugar-especie-días el análisis indicó que no existe una relación significativa ($F = 1.83$; $p = 0.0743$), pero analizando la variable días de manera independiente, esta si resultó tener un efecto significativo sobre la descomposición ($F = 229.21$; $p = 0.0001$), encontrándose que la descomposición fue significativamente mayor en los primeros 60 días (78.11%) que al los 160 días (60.84%). Por otra parte, de acuerdo a la prueba LSD Fisher, las especies que presentan menor porcentaje medio de peso remanente pertenecen al BPNI (66.85%), seguido por las especies del BS (70.54%) y luego las del BPI (71.05%), siendo el primero diferente de los dos últimos, los cuales presentaros medias iguales estadísticamente. Para comparar las velocidades de descomposición de los 9 materiales puros independientemente de su lugar de origen, se confeccionó un diagrama de barras con los promedios de peso remanente para cada especie pura a través del tiempo (Figura 11).



BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba LSD de Fisher, $p < 0.05$)

Figura 10. Peso remanente de las especies puras evaluadas extraídas e incubadas en cada uno de los bosques donde se colectaron.

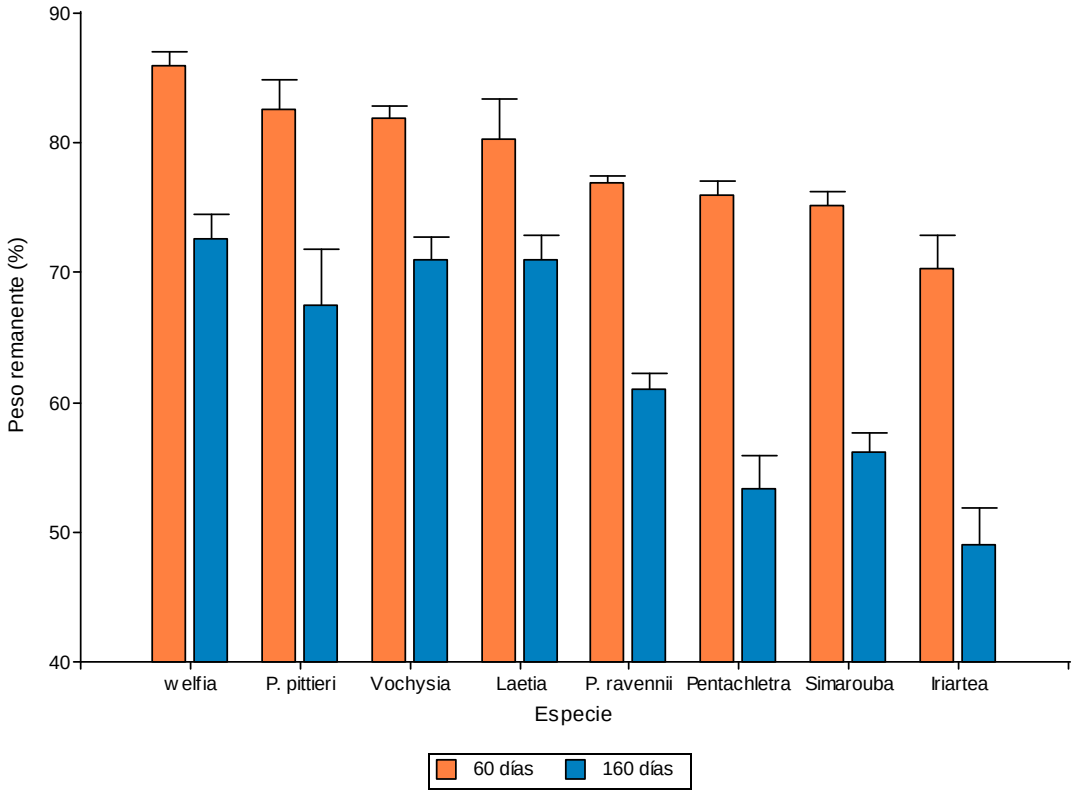


Figura 11. Promedios de peso remanente para cada especie pura a través del tiempo.

Para determinar si los datos cumplen con el supuesto distribucional se realizó la prueba de Shapiro-Wilks modificado, la cual indicó que los residuos de la tasa de descomposición tienen una distribución normal (p = 0.3186). Verificando el cumplimiento de los supuestos homogeneidad de varianzas, se encontraron varianzas heterogéneas, por lo cual se usaron modelos mixtos para contemplar la falta de homocedasticidad. Para saber si el modelo con varianzas heterogéneas fue el mejor se realizó una prueba del cociente de verosimilitud (LRT, *Likelihood ratio test*). La hipótesis probada fue que los dos modelos eran iguales versus que el modelo heteroscedástico era el mejor. Como se rechaza H_0 (p = 0.0083), el modelo heteroscedástico fue el mejor.

Realizando las pruebas de hipótesis secuenciales se obtuvieron resultados similares a los encontrados en el ANAVA ya que presentó interacción significativa lugar-especie (F = 40.42; p = 0.0001) y los días tuvieron efecto sobre la descomposición de manera independiente (F = 617.81; p = 0.0001). De acuerdo con la prueba LSD Fisher de medias ajustadas y errores estándares para lugar-especie se encontró un comportamiento similar al que se encontró en el ANAVA, siendo *I. deltoidea* de BPNI la que presenta menor porcentaje del remanente y *W .regia* de BPNI la de mayor porcentaje del remanente. De la misma manera se hizo para la variable días, encontrándose diferencias significativas entre los dos días evaluados (60 días = 78.11% y 160 días = 60.84%).

Finalmente se realizó una prueba de hipótesis para obtener la significancia de contrastes sobre los parámetros del modelo, para lo cual se postularon cuatro contrastes en los cuales se compararon bosque primario vs. bosque secundario, bosque primario intervenido vs. bosque primario no intervenido, palmas vs arboles y *W. regia* vs *I. deltoidea,* encontrándose diferencias significativas únicamente entre los bosques primarios (F = 8.34; p = 0.0058) y entre las dos especies de palmas comparadas (F = 77.48; p = 0.0001). No se encontraron diferencias significativas entre palmas y arboles, ni entre bosque primarios y bosque secundarios (Cuadro 4).

Cuadro 4. Significancia de los contrastes postulados

Contraste	F	p
1. BPI+BPNI vs BS	1.88	0.1763
2. BPI vs BPNI	8.34	0.0058
3. Palmas vs arboles	6.8E-05	0.9935
4. *I. deltoidea* vs. *W. regia*	77.48	0.0001

BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones.

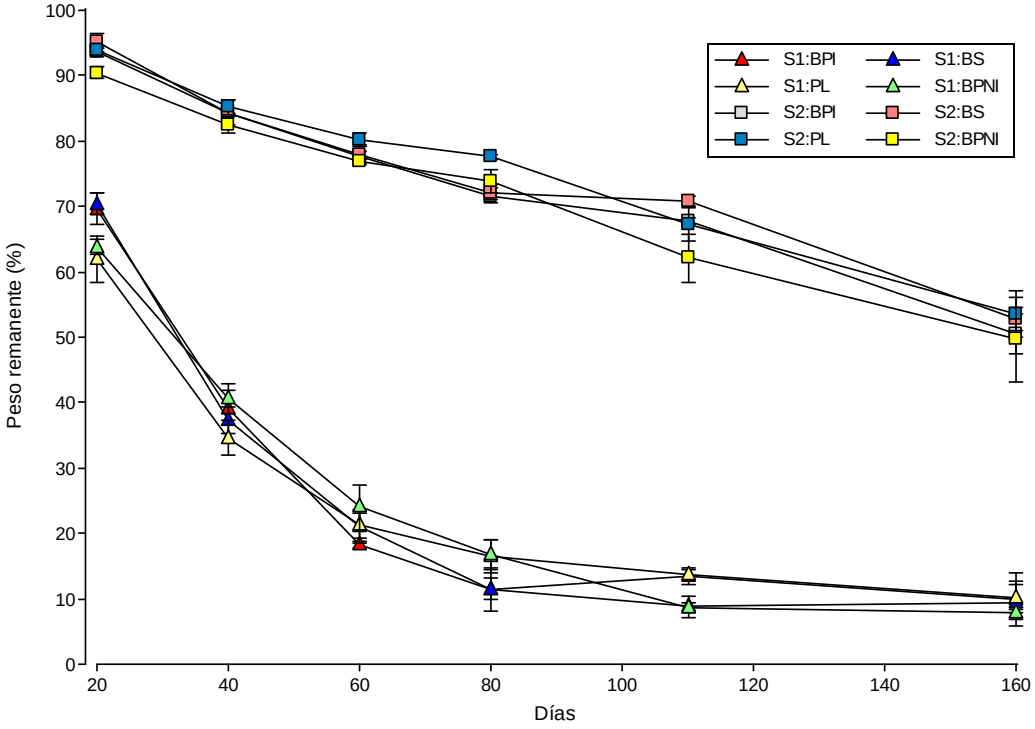
Al realizar un ANAVA con los factores principales para la variable porcentaje de descomposición, se encontró que el experimento presentó un CV muy bajo (7.25%). Para el caso de la interacción triple material-lugar-días el análisis indicó que no existe una interacción significativa entre ellos (F = 0.79; p = 0.6852).

No hubo interacción entre el material y el lugar (F = 1.54; p = 0.2754) (Figura 12), y al analizar estos factores de manera independiente se encontraron diferencias significativas entre materiales (F = 3852.08; p = <0.0001), pero no así para lugares (F = 0.95; p = <0.4621), siendo *A. communis* (S1) la especie que mayor descomposición mostró durante el tiempo de evaluación, seguida por *S. eriostachya* (S2) (Cuadro 5). El perfil de descomposición de las dos especies es diferente en el tiempo, ya que la S1 decae rápidamente en los primeros días mostrando un decrecimiento exponencial, mientras que la S2 muestra una tasa de descomposición constante en el transcurso del periodo evaluado. Este comportamiento diferente se refleja en la interacción significativa entre los factores especie y días de evaluación (F = 67.99; p < 0.0001, Figura 12). Por último, respecto al lugar de incubación, se presentó una interacción con los días de evaluación (F = 2; p = 0.0251), que es debida a un pequeño cambio de comportamiento de la tasa de descomposición del material S2 entre los 80 y 110 días (Figura 12). De acuerdo con la prueba LSD Fisher hubo diferencias significativas entre todos los días evaluados (Cuadro 5).

Cuadro 5. Porcentaje promedio de material remanente estándar y comparación de medias obtenidas mediante la prueba LSD de Fisher

Factores	Niveles	Medias
Material		
	S1	26.68a
	S2	74.67b
Días		
	20	79.90f
	40	60.98e
	60	49.70d
	80	43.92c
	110	39.09b
	160	30.47a
Lugar		
	BPNI	49.76a
	BPI	50.63a
	BS	50.98a
	PL	51.34a

Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$)



S1 = Acalypha communis y S2 = Stipa eriostachya. SV: Bosque primario sin intervención, BPT: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones.

Figura 12. Promedio del porcentaje de peso remanente de la hojarasca estándar y lugar de incubación a través del tiempo.

4.2 Composición química inicial de hojarasca

La mayor concentración de N en mezclas la presentó el material proveniente de bosque secundario (BS) y la menor el de bosque primario no intervenido (BPNI); esto puede deberse a que *Pentaclethra macroloba,* proveniente de BS, fue una de las especies que individualmente mostró mayor porcentaje de N. Esta misma especie, pero procedente de BPNI tuvo el mayor porcentaje de N; las demás especies de la mezcla de BPNI presentaron un porcentaje muy bajo (*Welfia regia* y *Protium pittieri*) comparado con las especies de BS las cuales mostraron un porcentaje promedio (*Laetia procera* y *Simarouba amara*). Cabe resaltar que la mezcla de BPNI en general presentó las menores concentraciones de nutrientes excepto en K y P (Cuadro 6).

El material proveniente de plantaciones (PL) mostró los mayores porcentajes de Ca, P y celulosa, por el contrario, el valor más bajo para esta última variable lo mostró el material de BS. En el caso del contenido de lignina, BS presentó el valor más alto y el Bosque primario intervenido (BPI) el valor más bajo, esto puede deberse a que las especies de la mezcla de BS son las que muestran los mayores contenidos de lignina de manera individual a excepción de *Vochysia ferruginea* (Cuadro 6).

Cuadro 6. Contenido inicial de nutrientes, lignina y celulosa (%) en las mezclas de hojarasca de los tipos de bosques y materiales estándar evaluados

Material	Niveles	Ca	Mg	K	P	N	C	Lignina	Celulosa
Mezclas	BPNI	0.25	0.10	0.26	0.07	1.54	44.99	33.7	38.7
	BPI	0.43	0.22	0.15	0.06	1.65	44.34	33.1	39.3
	BS	0.37	0.19	0.19	0.05	1.79	52.09	37.3	35.5
	PL	0.81	0.21	0.22	0.08	1.63	50.96	35.5	49.2
Estándar	S1	3.87	0.21	0.70	0.13	2.17	44.23	11.7	14.5
	S2	0.22	0.03	0.19	0.03	0.76	46.76	14.1	37.0

BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones, S1: *A. communis*, S2: *S. eriostachya.*

En cuanto a las relaciones C:N y C:P, las mezclas de PL y BPI mostraron los valores más altos, por el contrario BS y PL presentaron los valores más bajos (Cuadro 7). Respecto a las relaciones Lignina:N y Lignina:P (Cuadro 7), BS y PL vuelven a presentar los valores más bajos, en cambio BPNI y BPI presentaron los valores más altos.

Cuadro 7. Relaciones existentes entre elementos y compuestos de carbono presentes en las mezclas de hojarasca de los tipos de bosques y material estándar evaluados

Material	Niveles	Relaciones			
		C:N	C:P	Lignina: N	Lignina: P
Mezclas	BPNI	29.2	642.7	21.9	481.9
	BPI	29.1	1041.8	20.8	745.2
	BS	26.9	739.0	20.1	551.7
	PL	31.3	637.0	21.8	443.9
Estándar	S1	20.4	340.2	5.4	89.6
	S2	61.5	1558.7	18.5	469.3

BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones, S1: *A. communis*, S2: *S. eriostachya.*

De acuerdo con los resultados para el material estándar, las concentraciones de Ca, Mg, P, K, y N fueron mayores en *Acalypha communis* y sus valores de Lignina, Celulosa, C:N, C:P, Lignina:N y Lignina:P fueron menores comparados con los de *Stipa eriostachya* (Cuadro 6 y Cuadro 7).

Los análisis realizados para especies individuales (puras) indicaron que en todos los tipos de bosques *P. macroloba* tuvo las mayores concentraciones de celulosa y de la mayoría de los nutrientes (N, P, K y C) con excepción de Ca y Mg. Por el contrario, *W. regia* fue la especie que tuvo las concentraciones más bajas de micronutrientes, pero no de P y N, para los cuales las menores concentraciones se observaron en *V. ferruginea*. Por otra parte *W. regia* procedente de BPI se encontró entre las especies con los valores más altos de celulosa; en cambio *V. ferruginea* proveniente de BS presentó el valor más bajo para esta variable (Cuadro 8). Los valores más altos en contenido de lignina los presentó *L. procera* de BS, seguida por *Protium pittieri* de BPNI, *B. simarouba* de BS, y los más bajos fueron encontrados en *Iriartea deltoidea* tanto en BPNI como de BPI.

Cuadro 8. Contenido inicial de nutrientes, lignina y celulosa (%) de la hojarasca de las especies dominantes en los tipos de bosques evaluados

Especie	Niveles	Ca	Mg	K	P	N	C	Lignina	Celulosa
P. macroloba	BPNI	0.30	0.14	0.80	0.11	2.48	51.50	37.3	45.5
	BPI	0.24	0.18	0.41	0.10	2.37	51.30	38.5	43.7
	BS	0.20	0.16	0.45	0.09	2.41	51.08	40.3	45.3
P. pittieri	BPNI	0.52	0.19	0.14	0.04	1.33	43.62	41.4	33.6
P. ravennii	BPI	0.61	0.20	0.29	0.07	1.75	46.03	37.2	36.6
I. deltoidea	BPNI	0.89	0.16	0.09	0.06	1.69	43.16	23.8	33.8
	BPI	0.61	0.26	0.10	0.07	1.44	43.29	29.9	36.1
W. regia	BPNI	0.20	0.11	0.05	0.04	1.20	44.85	30.0	44.7
	BPI	0.18	0.12	0.04	0.04	1.27	44.62	32.1	44.8
L. procera	BS	0.56	0.31	0.12	0.04	1.59	52.37	44.0	32.1
B. simarouba	BS	0.58	0.23	0.15	0.04	1.71	50.55	41.1	35.5
V. ferruginea	BS	0.42	0.12	0.08	0.02	1.13	48.90	30.3	27.3

BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones

En cuanto a las relaciones C:N y C:P, *W. regia* de BPNI y BPI mostró los valores más altos (37.4 y 35.1, 1121.3 y 115.5, respectivamente), en cambio, los valores más bajos en C:N los tuvo *V. ferruginea* y *P. macroloba,* ambas de BS. La relación C:P más baja fue de *L. procera* y *P. macroloba* de BPNI. Respecto a las relaciones Lignina:N y Lignina:P *P. ravennii* mostró los valores más altos (27.9 y 929.0), e *I. deltoidea* presentó los valores más bajos de Lignina:N seguida por *P. macroloba* de BPNI y *L. procera* de BS*;* estas dos últimas también tuvieron los valores más bajos en Lignina:P (Cuadro 9).

Cuadro 9. Relaciones existentes entre elementos y compuestos de carbono presentes en la hojarasca de las especies dominantes de los tipos de bosques evaluados

Material	**Niveles**	**Relaciones**			
		C:N	**C:P**	**Lignina: N**	**Lignina: P**
P. macroloba	BPNI	20.8	468.2	15.0	338.7
	BPI	21.6	513.0	16.2	384.5
	BS	21.2	567.6	16.7	447.9
P. pittieri	BPNI	26.3	657.6	23.7	591.9
P. ravennii	BPI	32.8	1090.5	27.9	929.0
I. deltoidea	BPNI	25.5	719.3	14.1	396.7
	BPI	30.1	618.4	20.7	426.7
W. regia	BPNI	37.4	1121.3	25.0	750.0
	BPI	35.1	1115.5	25.3	801.8
L .procera	BS	20.8	468.2	15.0	338.7
B. simarouba	BS	21.6	513.0	16.2	384.5
V. ferruginea	BS	21.2	567.6	16.7	447.9

BPNI: Bosque primario sin intervención, BPI: Bosque primario bajo aprovechamiento selectivo, BS: Bosque secundario, PL: Plantaciones.

.

5 DISCUSIÓN

5.1 Descomposición de especies puras

Las especies que se evaluaron unicamente en dos periodos (material puro) presentaron valores de descomposició consistentes con los de las especies que fueron evaluadas en más etapas (mezclas y estandar). Se cree que si las evaluaciones hubiesen sido más y durante un tiempo mas prolongado (mayor a un año) la curva de descomposición habría tenido un modelo exponencial como es lo más comunmente reportado el la literatura para especies puras (Wieder y Lang 1982). Además, cuando las especies son de descomposición lenta se requiere mayor tiempo para estimar correctamente las tasas de descomposición (Mofongoya et ál. 1998). A pesar de no contar con esa información, la tasa de descomposición de las especies puras en este periodo da una referencia del comportamiento de las especies que integraron las mezclas, para el periodo medio y final de evaluación.

La interacción encontrada entre el lugar de incubación y especies puras indica que la descomposición de las especie está relacionada con el lugar en que se incubaron las muestras, esto sugiere que las condiciones microclimáticas que les proporciona el bosques de donde provienen influyó sobre la descomposición. Las especies puras de descomposición más rápida provienen del BPNI y que entre las de BS y BPI no hay diferencias significativas. Esto difiere de los resultados encontrados para mezclas, en los cuales la descomposición fue significativamente diferente siguiendo un orden descendente con base en el grado de intervención (BPNI>BPI>BS). Esta diferencia de descomposición de los bosques puede mostrar el efecto que pueden ejercer las mezclas en la descomposición de los materiales (Hättenschwiler 2005) ya que las interacciones que pueden darse entre hojarasca de distinta calidad pueden cambiar el nivel de descomposición comparado con el de especies individuales o puras, de ahí la importancia de usar material en mezclas ya que es más representativo de las condiciones naturales de un bosque.

Por otra parte, es importante señalar la respuesta tan diferente que muestras las dos especies de palmas usadas en las mezclas (*I. deltoidea y W. regia*) ya que mostraron valores extremos, los cuales nos pueden estar indicando que estas especies de palmas aunque

comparten forma de vida pueden pertenecer a grupos funcionales distintos dentro los ecosistemas ya que mostraron una respuesta diferente durante el proceso de descomposición.

5.2 Descomposición en mezclas

No se puede omitir el hecho de que en un bosque natural la descomposición no se da de manera individual por cada especie si no que el material senescente se descompone en una mezcla de los componentes del bosque. En estas mezclas pueden darse distintas interacciones ya sea acelerando o inhibiendo el proceso de descomposición, comparado con la descomposición de especies individualmente (puras), aunque también podrían presentarse ambas reacciones al mismo tiempo (Hättenschwiler 2005). Por lo tanto la calidad de cada especie de manera independiente dentro de este estudio pudo también estar influenciada por las otras especies que formaron parte de las mezclas.

Algunos estudios señalan que frecuentemente la hojarasca en mezcla eleva las tasas de pérdida de masa y la concentración de nutrientes, comparada con el material de hojarasca constituido por una sola especie (Montagnini 1999, Gartner y Cardon 2004). Sin embargo, en esta investigación no se encontró dicho comportamiento, por el contrario se observó una disminución, coincidiendo con un estudio realizado en bosques tropicales de Nueva Zelanda (Wardle et ál. 2002) en el que se reporta que la hojarasca de calidad pobre retardaba la descomposición de la hojarasca de calidad alta.

Con los resultados encontrados en nuestro estudio podemos observar que el peso remanente de las mezclas resultó ser mayor que el de las especies puras (ver cuadro 3 y fig.10) ya que la mitad de las especies puras evaluadas se descomponen más rápido que la mezcla con menor peso remanente (BPNI), esto podría indicar que especies como *Welfia regia*, V. *ferruginea, L. procera* y *P. pitierii* pudieron haber inhibido la descomposición de las otras especies dentro de las mezclas, debido a que mostraron menor descomposición al resto, bajos porcentajes de N y P inicial y altas concentraciones de lignina (Mofongoya et ál. 1998). Estudios anteriores demostraron que al comparar la descomposición de *V. ferruginea* con otras especies nativas, tanto en mezcla como de manera pura, *V. ferruginea* fue la especie que se degradó más lento mostrando incrementos en las concentraciones de N y P (Montagnini et ál.

1993) lo cual puede deberse a que aparentemente esta especie tiende a inmovilizar el N y P (Montagnini et ál. s/f).

El tipo de bosque en que se incubó el material no tuvo efecto sobre la tasa de descomposición de la hojarasca en mezcla. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Barriga (2000), quien al comparar áreas fragmentadas de bosques húmedos montanos en Colombia, no encontró diferencias significativas en la descomposición, concluyendo que el proceso de descomposición no fue alterado después de los disturbios.

No obstante también existen estudios que difieren del nuestro, en ellos se ha encontrado interacción entre el tipo de hojarasca y el tipo de hábitat (Gholz et ál. 2000, Mesquita et ál. 1998, Elliot 1993). Por ejemplo Barlow et ál. (2007), compararon la descomposición de hojarasca en los mismos tipos de bosques evaluados en nuestro estudió y concluyen que el tipo de hábitat si tiene efecto sobre la descomposición, siendo más lenta en plantaciones que en los bosques, además de que la hojarasca de un hábitat específico se descompone más rápido en su lugar de procedencia que en otros hábitats. Ellos no encontraron diferencias significativas entre bosques primarios y secundarios lo cual si coincide con nuestros resultados, ya que los contrastes estadísticos de nuestro estudio no mostraron diferencias entre bosques primarios y secundarios, únicamente entre primarios intervenidos y no intervenidos.

Investigadores han reportado que a escala global los factores climáticos son de mayor importancia al explicar variaciones de tasas de descomposición (Lavelle et ál. 1993, Couteaux et ál. 1995, Aerts 1997, Hättenschwiler 2005). Sin embargo, cuando se estudia a una escala local, los factores climáticos pasan a segundo término y la calidad química del material pasa a ser el factor más importante, principalmente en regiones tropicales, donde las altas temperaturas y la humedad son relativamente constantes (Lavelle et ál. 1993, Didham 1999, Xuluc-Tolosa et ál. 2003, Vasconcelos y Laurance 2005).

En nuestro estudio las condiciones macroclimáticas y edáficas fueron similares, sin embargo, debido en los aprovechamientos forestales, los bosques presentan diferencias de estructura que generarían diferencias en las condiciones microclimáticas. Se sabe que los disturbios forestales involucran la apertura y cambios en las copas de los árboles, lo cual implica cambios que pueden modifican las características microclimáticas de los bosques

(Anderosn y Swift 1983). Estas nuevas condiciones en el dosel pueden influir en la descomposición y ciclaje de nutrientes mediante alteraciones en las condiciones hidrológicas y de temperatura (Anderson y Swift 1983, Prescott 2002), y lo más importante, porque las copas son fuente de la hojarasca (Prescott 2002). Además los cambios abióticos que se dan en ese proceso afectan a los organismos descomponedores (Lavelle y Pashanasi 1989), por lo que muchas veces se retardan los procesos de descomposición (Ewel 1976).

En este estudio la cobertura del dosel fue considerada y evaluada, sin embargo no tuvo efecto significativo sobre la descomposición del material por lo tanto, la cobertura arbórea (porcentaje sombra, la cual es parte de las condiciones que forman el microclima) de los bosques evaluados no influyó en la tasa de descomposición. Este resultado puede estar relacionado con el nivel de intervención, con las temperaturas casi constantes y con el hecho de que durante el periodo de evaluación no hubo ausencia de humedad en ningún tipo de bosque. Por lo que las condiciones fueron propicias como para que los organismos descomponedores pudieran realizar sus funciones durante el proceso de descomposición.

Al haberse encontrado diferencias entre mezclas probablemente el factor que tuvo mayor efecto para este estudio fue la calidad de los materiales evaluados (Cadisch y Giller 1997, Aerts 1997, Pérez-Harguindeguy et ál. 1999, Ramírez y Ataroff 2001, Loranger et ál. 2002, Xuluc-Tolosa et ál. 2003). Esto también coincide con lo reportado por Chacón y Dezzeo (2007), quienes al encontrar similitud en la descomposición entre bosques con y sin disturbio, concluyeron que las perturbaciones que habían considerado en su estudio si afectaron la estructura de los bosques, pero no afectó de manera significativa el proceso de descomposición, por lo que concluyeron que la descomposición del material fue más bien controlada por la calidad química.

En teoría, las intervenciones podrían afectar el proceso de descomposición y aumentar los riesgos de pérdida de nutrientes. Cuando ocurren grandes daños naturales o causados por fuertes intervenciones antrópicas, este efecto se puede presentar en tipos de bosque con especies de rápidas descomposición (plantación por ejemplo) debido a que puede ocurrir una rápida liberación por lavado y en plantaciones esta situación puede ser mucho más extrema al momento de la corta final, ya que se liberan muchos nutrientes y posiblemente haya pocas plantas que puedan adsorver los nutrientes liberados por lo que una parte de ellos se pierde.

Sin embargo en nuestro estudio el proceso de descomposisión no seve afectada por estos niveles de intervención ademas de que la descomposición de las especies en general es lenta.

Quizá el efecto del tipo de hábitat no influyó sobre la descomposición de nuestro estudio de manera directa, pero esto no significa que las intervenciones antrópicas no tengan efecto en los procesos de los ecosistemas, ya que se ha probado que después que un bosque ha sido alterado y abandonado, durante la sucesión secundaria las especies son reemplazadas por otras con características diferentes a las originales, incluyendo formas de vida y mecanismos de defensa (características funcionales), esto incluye propiedades química diferentes, que ocasionan cambios en las tasas de descomposición (Cortez et ál. 2007). Otros estudios prueban también que los cambios antropogénicos de los ecosistemas tropicales pueden alterar la abundancia y composición de las comunidades de microorganismos de modo que pueden afectar los procesos en que ellos intervienen (Carney et ál. 2004, Carney et ál. 2005), como los procesos de carbono en el suelo; y a su vez esto incluye los procesos de descomposición (Carney et ál. 2005).

Xuluc- Tolosa et ál. (2003) encontraron que la descomposición puede decrecer con el desarrollo sucesional a causa de la dinámica del crecimiento de los bosques, así como también por el cambio de especies. Esto último se puede observar en los bosques de este estudio pues aunque los bosques evaluados se ubican dentro de la misma zona, lo cual implica características climáticas y topográficas similares, existen diferencias en las especies dominantes de los bosques primarios y secundarios. Brown y Lugo (1990) señalan que los bosques secundarios son generalmente menos eficientes que los rodales maduros en retornar los nutrientes al suelo forestal a pesar de la edad, el tipo de suelo y de su historia de disturbios.

5.3 Descomposición del material estándar

Al seleccionar sitios dentro de un mismo rango climático, con suelos similares y al utilizar especies exóticas que representaran un material estándar, se logró excluir el efecto de calidad de material consiguiendo comparar su comportamiento en los diferentes microclimas proporcionados por los diferentes tipos de bosques. Sin embargo al no encontrar interacción entre el material y lugar, se puedo confirmar que los cambios (modificaciones en la estructura del bosque) que pudo haber ocasionado las intervenciones humanas en los bosques estudiados,

no tienen ningún efecto sobre la descomposición de la hojarasca y nuevamente se vuelve a comprobar que en este estudio la calidad del material es el factor que tuvo mayor efecto sobre la descomposición (Taylor et ál. 1989, Briones e Ineson 1996, Pérez Harguindeguy et ál. 1999, Hoorens et ál. 2003, Tateno et ál. 2007).

Para las especies estándar incluidas en este estudio la tasa de pérdida de peso fue más lenta para *Stipa eriostachya* que para *Acalypha comunnis*. Este resultado concuerda con lo reportado por Vaieretti et ál. (2005), quienes encontraron que en el periodo de un año el peso seco remanente de estas especies procedentes de los bosques de montaña de la zona central de Argentina fue de 50.4% y 30.2% respectivamente, atribuyendo estas diferencias a la cantidad de compuestos recalcitrantes en las especies, los cuales son los que predicen la dinámica de descomposición (Vaieretti et ál. 2005). Por otra parte la diferencia en los valores entre estos dos estudios comparados puede estar relacionada con la diferencia de clima de los lugares donde fueron realizados los experimentos, pues a escalas globales las temperaturas y precipitación juegan un rol importante dentro del proceso de descomposición (Lavelle et ál. 1993, Couteaux et ál. 1995, Aerts 1997, Hättenschwiler 2005).

El contenido de nutrientes, celulosa y lignina se encontró en mayores concentraciones en todos los casos para *S. eriostachya,* siendo esto consistente con las observaciones realizadas por Vaieretti et ál. (2005) para estas mismas especies. Las características químicas mostradas por cada especie, representan la manera de cómo asignan sus recursos ya sea para la fotosíntesis y crecimiento (*A. comunnis* = 20.4 = C:N baja) o para su defensa y acumulación de reservas (*S. eriostachya* = 61.5 = C:N alta), (Gallardo y Merino 1993, Cornelissen y Thompson 1997), mostrando así que pueden formar parte de diferentes grupos funcionales con diferentes formas de vida y que esto influye en su grado de descomposición.

5.4 Composición química inicial

La composición química inicial de la hojarasca ha mostrado tener un papel importante en diferentes estados de la descomposición en varios ecosistemas y especies (Taylor et ál. 1989, Briones e Ineson 1996, Hoorens et ál. 2003, Tateno et ál. 2007). Por ejemplo, el contenido de nitrógeno en hojas frecuentemente se usa como un indicador de la calidad de hojarasca (Swift et ál. 1979, Briones e Ineson 1996) asi como la relación C:N (Xuluc-Tolosa

et ál. 2003, McGroddy et ál. 2004, Xu et ál. 2004, Chacón y Dezzeo 2007). El contenido de macro y micronutrientes varía en las hojas de las distintas especies (Berg y McClaugherty 2008) y la disponibilidad de ellos representa un factor limitante para el proceso de descomposición (McGroddy et ál. 2004). Se ha reportado que la hojarasca con altos contenidos de N (bajas relaciones C:N) se descompone significativamente más rápido que la hojarasca con bajos contenidos de N (Briones e Ineson 1996, Berg et ál. 1997, Wang et ál. 2008). En un estudio realizado por Martius et ál. (2004), encontraron una menor relación C:N en bosques primarios y por lo tanto una mayor descomposición comparada con bosques secundaros y plantaciones. Sin embargo esto difiere de lo encontrado en nuestro estudio ya que el contenido inicial de N de la mezcla BS fue más alto (C:N más baja) que el de los otros bosques evaluados (Cuadro 2), lo que indicaría una mayor descompocición, sin embargo fue la mezcla proveniente de BPNI la que presentó la mayor tasa de descomposición durante el tiempo de evaluación, por lo que no se comportó de la manera esperada.

Que el BS haya presentado el mayor contenido de N en sus mezclas se debe a que las especies dominantes presentes en este tipo de bosque, individualmente también presentaron los valores más altos. Se ha reportado que existen casos en los que mayores concentraciones de N inhiben la descomposición, sin embargo esto solo se reporta para estados tardíos o avanzados del proceso de descomposición (Berg y McClaugherty, 2008) por lo que podríamos descartar la posibilidad de que este elemento hubiera tenido el mismo efecto en la descomposcición de las mezclas de BS.

Por otra parte existe la posibilidad de que otros elementos hayan tenido influencia en estas respuestas como es el caso del P. Se sabe que en general los suelos donde se desarrollan los bosques tropicales, en especial los suelos ultisoles, se distinguen por una deficiencia de fósforo (Bertsch 1998, Chacón y Dezzeo 2007), situación que se pone de manifiesto en las plantas y su hojarasca producida (Chacón y Dezzeo 2007). Este elemento funge un papel importante tanto en el desarrollo de la planta como en el ciclaje de nutrientes, en especial dentro del proceso de la descomposicion (Xuluc-Tolosa et ál. 2003, Ball et ál. 2008), pues la cantidad de este elemento que se encuentra en las sustancias de las plantas influye en los organismos descomponedores (Aerts y De Caluwe 1997). Los bosques evaludos en este estudio se encuentran sobre suelos con estas características (ultisoles) y dicha deficiencia se

vió reflejada en el análisis de nutrientes, el cual indicó niveles bajos de P en todas las especies y por lo tanto en todas las mezclas.

Existen investigaciones en las que se reporta que las tasas de descomposición de hojarasca estan relacionadas con la concentracion inicial de P en el material (Aerts y De Caluwe 1997, Hoorens et ál. 2003, Xuluc-Tolosa et ál. 2003) y que las bajas concentraciones de este elemento son consideradas un buen parámetro junto con una alta relación C:N para predecir la masa residual de hojarasca en bosques alterados y no alterados (Chacón y Dezzeo 2007). Aerts y De Caluwe (1997) señalan que los parámetros químicos de hojarasca relacionados al P son los más importantes determinantes en la tasa de descomposición de hojarasca debido a que tiene gran influencia en los organismos descomponedores.

En suelos altamente erosionados de Hawái, se encontró que la fertilización con P incrementa las tasas iniciales de de inmovilización del fósforo y sobretodo las tasas de descomposición (Ostertag y Hobbie 1999, Hobbie y Vitousek 2000). La fertilización con P también fue encontrado que incrementa las tasas de respiración microbial en suelos altamente erosionados en Costa Rica (Cleveland et ál. 2002). Aunque en menor cantidad, existen investigaciones que señalan lo contrario, concluyendo que las diferencias en la disponibilidad de P no afectan las tasas de descomposición, pero la adición de P incrementa las tasas de inmovilización de fósforo (McGroddy et ál. 2004).

Por su parte, Wang et ál. (2008) encontraron que la tasa de descomposición se correlaciona positivamente con el contenido de N y P y de manera negativa con la relación C:N y C:P. De acuerdo con Heal et ál. (1997, Citado por Xuluc-Tolosa et ál. 2003), con una relación C:N menor de 20, o con una concentración de N arriba de 2.5%, el N es liberado y la descomposición del material se da rápidamente, pero si la relación C:N es mayor de 20, el N frecuentemente se inmoviliza y la descomposición es más lenta. Este último caso se aplica a las especies estudiadas en este trabajo pues todas presentaron una relación C:N arriba de 20 y el N por debajo de 2.4% (Cuadro 4) y por lo tanto sucedió lo mismo en la mezclas (Cuadro 2). Por lo consiguiente se puede decir que en general las especies dominantes de los bosques evaluados en este estudio son de lenta descomposición debido a sus bajos niveles de N y altas relaciones C:N.

Los bosques evaludos en este estudio se encuentran sobre suelos ultisoles, y su deficiencia de P se vió reflejada en el análisis de nutrientes, indicando niveles muy bajos en todas las especies nativas y en todas las mezclas. Por lo tanto podriamos considerar que este elemento pudo haber sido uno de los factores que determinaron la calidad de la hojarasca evaluada y por lo tato el grado de descomposición.

No debemos olvidar el efecto que pudieron haber tenido otros elementos como lo son el Ca, Mg y K ya que quiza en menor proporcion tambien influyeron en la descomposición. De las Salas (1987) menciona que la hojarasca rica en N y bases (en especial el Ca) tienden a descomponerse más rápido y comparando por ejemplo los valores de Ca de *I. deltoidea* que fue la especies de mayor descomposición observarmos que ademas de sus altos valores en N y P es la especie que tuvo mayor concentración inicial de Ca.

Ademas de la influencia de los elementos por si solos en la calidad de hoarasca, se considera que las relaciones existentes entre ellos sirven como indices para predecir la descomposición. De acuerdo con los umbrales determinados por algunos autores (Harmon et ál. 1990, Parton et ál., Kenneth et ál., Schroth y Sinclair 2003) para un adecuado ciclaje de nutrientes las relaciones apropiadas son C:N<20 y C:P<200. Comparando estos valores con los de este estudio podemos observar que todas las especies mostraron valores por arriba del umbral, lo que indica que las especies dominantes de los bosques bajo estudio son de calidad baja como para lograr un ciclaje de nutrientes adecuado debido a sudescomposición lenta.

También existen estudios de descomposición donde se han identificado la concentración de lignina y la relación lignina:N como el predictor más confiable para tasas de descomposición (Gallardo 2001, Loranger et ál. 2002). El índice lignina:N está basado en la hipótesis de que de que la lignina y el nitrógeno tienen diferentes efectos en la descomposición, el nitrógeno representa el factor estimulante mientras que la lignina representa el factor retardante (Berg y Laskowski 2006). En nuestro estudio los rangos de estos índices para las especies estándar muestran relación con el grado de descomposición de los materiales ya que materiales con mayores concentraciones de lignina muestran menor descomposición y viceversa. Esto se nota tanto en las especies estándar como en las especies nativas puras.

6 CONCLUSIONES

En general, las especies dominantes nativas de los bosques bajo estudio, se catalogan como especies de lenta descomposición debido a sus altos contenidos de linina y sus bajos contenidos de N y P.

El grado de intervención (tipo de bosque) no tuvo efecto sobre los patrones de descomposición durante los primeros seis meses de incubación tanto para las especies puras, las mezclas de hojarasca asi como de el material estandar, siendo la calidad del material el factor que determino el grado de descomposición. No obstante se cree que la intervencion de los bosques a largo plazo pueden tener efectos indirectos sobre la descomposicion a traves del cambio de especies las cuales aportan hojarasca con características químicas diferentes. Además no debemos pasar por alto la influencia de otros factores que aunque no fueron evaluados también tienen parte dentro del proceso.

La descomposición de la hojarasca de *Acalypha comunnis* fue significativamente más rápida que la de la hojarasca de *Stipa eriostachya* bajo las condiciones de microclima que ofrece el bosque húmedo tropical.

Nuestros resultados sugieren que este tipo de intervenciones antrópicas en los bosques estudiados y bajo las condiciones dadas durante el periodo en que se realizó el experimento tienen bajo impacto sobre el proceso de descomposición.

7 RECOMENDACIONES

Se recomienda considerar en futuras investigaciones relacionadas al tema realizar mediciónes de otras variables que pueden influir en la descomposición a nivel microclima como son: temperatura, precipitación, humedad relativa.

Se sugiere calcular la descomposición del material puro en todos los periodos de evaluación para conocer el patrón completo de cada especie, asi como tambien extender el tiempo de evaluación del experimento para conocer los patrones de descomposición de las especies hasta su etapa final ya que en etapas tardias los elementos pueden comportarse de manera difeente y las iteracciones entre estos puede variar con respecto al inicio del proceso.

Se suguere medir la concentración de nutrientes encada periodo de evaluación para conocer la velocidad a la cual son liberados asi como aumentar el numero de muestras para realizar los analisis de nutrientes de manera que se obtengan datos con menor variación.

Se recomienda homogeneizar el material de las bolsas de descomposición para tener menor variabilidad en la descomposiciòn ya que estas diferencias pueden atraer diferentes organismos descomponedores durante en proceso.

8 BIBLIOGRAFÍA

Aerts, R.; De Caluwe, H. 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of Carex species. Ecology 78:244–260.

Aerts, R.1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials. Are there general patterns?. Journal of Ecology. 84:597-608.

Alvarado, A. s/f. Producción de Madera con bajos insumos: reciclaje de nutrimentos en plantaciones y bisques tropicales. Centro de Investigaciones Agronómicas. Universidad de Costa Rica. 41 p.

Anderson, J. M.; Swift, M. J. 1983. Decomposition in tropical forest. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T. C.; Chadwick, A. C. (eds), Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell, Oxford, pp. 287-309.

Anderson, J. M.; Ingram, J. S. I. 1993. Tropical soil biology and fertility. 2nd edition. Oxford UK. CAB Internacional pp. 22−46.

Ball, B. A.; Bradford, M. A.; Hunte, M. D. 2008. Nitrogen and Phosphorus Release from Mixed Litter Layers is Lower than Predicted from Single Species Decay. Ecosystems.

Barlow, J.; Gardner, T. A.; Ferreira, L. V.; Peres, A. C. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon Forest Ecology and Management 247: 91–97.

Barriga, A. P. 2000. Tesis de maestria Comparación de las tasas de descomosición de hojarasca y de los grupos funcionales de microorganismos involucrados, entre áreas continuas y fragmentadas de bosque humedo montano bajo al occidente de la sabana de Bogota (Cundinamarca, Colombia).Pontificia Universadad JaveriaNA.Bogota DC 145 p.

Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend, C. R. 1996. Ecology. Individuals, Populations and communities. Blackwell Science, Inc., Malden, MA.

Bellows, B. 2001. Nutrient cycling in pastures. (en línea) Appropiate Technology Transfer for Rural Areas. 64 p. Disponible en: http://www.attra.ncat.org/attra-pub/nutrientcycling.html.

Bennett, A. F. 1998. “Enlazando el paisaje: El papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre”. UICN-Unión Mundial para la Naturaleza. San José, Costa Rica. 278 p.

Berg, B. 1988. Dynamics of nitrogen in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. IV. Canadian Journal of Botany 66: 1539-1546.

Berg, B. 2000. Initial rates and limit values for decomposition of Scots pine and Norway spruce needle litter a synthesis for N-fertilized forest stands. Can. J. For. Re. 30:122-135.

Berg, B.; Laskowski, R. 1997. Changes in nutrient concentrations and nutrient release in decomposing needle litter in monocultural systems of *Pinus contorta* and *Pinus sylvestris* – a comparison and synthesis. Scand J For Res 12:113–121.

Berg, B.; Laskowski, R. 2006. Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover.Academic Press-Elsevier. 421 p.

Berg, B.; McClaugherty, C. 2008. Plant Litter Decomposition, Humus formation and Carbon sequestration. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany.286 p.

Berg, B.; McClaugherty, C.; Johansson, M. B. 1997. Chemical changes in decomposing litter can be systemized with respect to the initial chemical composition of the litter. Rapporter i Skogsekologi och Skoglig Marklära No.74. 105 p.

Berg, B; McClaugherty, C. 2003. Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon secuestration. Berlin, DE. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 286 p.

Bertsch, F. 1998. La fertildad de los suelos y su manejo.1a ed. ACCS. San Jose, Costa Rica.157 p.

Bocock, K. L.; Capstick, C. K.; Turner, D. C.; Ward, J. S.; Woodman, M. J. 1960. Changes in leaf litte when placed on the surface of soils with contrasting humus types. J. Soil Sci., 11:1-9.

Bocock, K. L.; Gilbert, O. J. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. Plant Soil, 9: 179-185.

Bosco, J. I.; Blanco, A. J.; Castillo, J. F.2004. Gestión forestal y ciclos de nutrientes en el marco del cambio global.in Valladares, F. (Eds). Ecología de bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio del medio ambiente, EGRAF, S.A. Madrid, España. pp. 479-506.

Briones, M. J. I.; Ineson, P. 1996. Decomposition of Eucalyptus leaves in litter mixtures. Soil Biol Biochem 28:1381–1388.

Brown, S.; Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forest. Journal Tropical Ecology. 6:1-32.

Cadisch, G.; Giller, K. E. 1997.Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. CAB International-University Press, Cambridge.

Camargo, J. L. C.; Kapos, V. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology 11:205-22.

Carney, M. K.; Matson, A. P. 2005. Plant Communities, Soil Microorganisms, and Soil Carbon Cycling: Does Altering the World Belowground Matter to Ecosystem Functioning? Ecosystems. 8: 928–940 DOI: 10.1007/s10021-005-0047-0.

Carney, M. K.; Matson, A. P; Bohannan, M.B.J. 2004. Diversity and composition of tropical soil nitrifiers across a plant diversity gradient and among land-use types. Ecology Letters. *7*: 684–694 doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00628.x.

Castillo, G. B. 2002. Estructura y composición de un paisaje fragmentado y su relación con especies arbóreas indicadoras en una zona de bosque muy húmedo tropical, Costa Rica. Tesis MSc. CATIE. Costa Rica.

Chacón, N.; Dezzeo, N. 2007. Litter decomposition in primary forest and adjacent fire-disturbed forests in the Gran Sabana, southern Venezuela. Biol Fertil Soils. 43:815–821. DOI 10.1007/s00374-007-0180-3.

Chapin, F. S. III; Matson, P. A.; Mooney, H. A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, Nueva York.

Cleveland, C. C.; Townsend, A. R.; Schmidt, S. K. 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. Ecosystems 5:680–91.

Cornelissen, J. H. C.; Thompson, K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. New Phytol. 135, 109–114.

Cortez, J.; Garnier, E.; Perez-Harguindeguy, N.; Debussche M.; Gillon, D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. Plant Soil. 296:19–34.

Costa, E.S.; Luizao, F. J.; Luisao, R. C.; McMillan, A. 2002. Litter layer dynamics and soil microbial biomass in reforested areas alter degradation by bauxite mining in Eastern Amazon. In. Reddy, M. V. (Eds.). Management of tropical plantation-forests and their soil-litter systems.Capitulo 6. Science Publishers, Inc. New Hampshire, USA. pp 129-147.

Couteaux, M. M.; Bottner, P.; Berg, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. Trends Ecol. Evol. 10, 63-66.

Díaz, R.; Hunter, A. 1978. Metodología de Muestreo de Suelos, Análisis Químico de Suelos y Tejido Vegetal e investigación en invernadero. Turrialba, Costa Rica.

Díaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology and Evolution. 16(11):646-655.

Díaz, S.; Lavorel, S.; Chapin, F.S. III; Tecco, P. A.; Gurvich, D.E.; Grigulis, K. 2006. Functional biodiversity – At the crossroads between responses to the environment and ecosystem functioning. In: Terrestrial Ecosystems in a Changing World (eds Canadell J, Pitelka LF,Pataki D), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 81-91.

Didham, R. K.; Lawton, J. H. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragment. Biotrópica. 31:17-30.

Elliot, M. W.; Elliot, B. N.; Wyman, L. R. 1993. Relative effect of litter and forest type on rate of decomposition. American Midland Naturalist. 1(129):87-95.

Ewel, J. J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. J Ecol 64:293–308.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2007. Situación de los bosques del mundo 2007. Italia, Roma. 143 p.

Fassbender, H.W. 1993. Modelos edafológicos de sistemas agroforestales. Turrialba, CR, CATIE. 491 p.

Fassbender; Bornemisza, E. 1987. Química de suelos: con énfasis en suelos de América Latina. Colección de materiales educativos no. 81. IICA. 420 p.

Finegan, B.; Camacho, M. 1999. Stand Dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rica rain forest, 1988-1996. Forest Ecology and Manajement 121:177-189.

Forero, M. L. A. 2001. Caracterización de la vegetación y efectos de borde en la comunidad de árboles y lianas de remanentes de bosque muy húmedo tropical región Huetar norte, Costa Rica. Tesis MSc. CATIE. Costa Rica.

Gallardo, A. 2001. Descomposición de hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En R. Zamora, y F. I. Pugnaire (Editores) Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Textos Universitarios nº32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L., pp 95-122.

Gallardo, A.; Merino, J. 1993. Leaf decomposition in 2 Mediterranean ecosystems of Southwest Spain-influence of substrate quality. Ecology 74, 152–161.

Gartner, T. B.; Cardon, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. Oikos. 104: 230-246.

Gholz, H. L.; Wedin, D.A.; Smitherman, S. M.; Harmon, M. E.; Parton, W. J. 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. Global Change Biol 6:751–765.

Guariguata, R. M.; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. pp. 168-191.

Guiamet, J. J. 2004. La senescencia foliar: incógnitas del desmantelamiento celular. Universidad Nacional de La Plata. AR. 5 p.

Harmon, M. E.; Ferrell, W. K.; Franklin, J. F. 1990. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forests to young forersts. *Science* 247: 699-701.

Harmon, M. E.; Nadelhoffer, K. J.; Blair, J. M. 1999. Analysis of detritus and organic horizons for mineral and organic constituents. In Robertson GP, Coleman DC, Bledsoe CS, Sollins P (eds). Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford University Press, Oxford, pp 143-165.

Hättenschwiler, S. 2005. Effects of Tree Species Diversity on Litter Qualityand Decomposition. Capitulo 8 in Ecological Studies,Vol. 176. M. Scherer-Lorenzen, Ch.Körner, and E.-D.

Schulze (Eds.). Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems. Berlin Heidelberg. pp.149-164.

Hattenschwiler, S.; Tiunov, A. V.; Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36:191-218.

Heal, O. W.; Anderson, J. M.; Swift, M. J. 1997. Plant litter quality and decomposition: An historical overview. In: Cadish, G.; Giller, K. E. (Eds.). Driven by Nature. Plant litter quality and decomposition . CAB International, Wallingford, pp 3-30.

Hobbie, S. E.; Vitousek, P. M. 2000. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. Ecology 81:1867–77.

Hoorens, B.; Aerts, R.; Stroetenga, M. 2003.Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? Oecología. 137: 578–586.

Kenneth, L.; Murphy; Klopatek, M. J.; Klopatek, C. C. 1998.The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. Ecological Applications: 8(4): 1061-1071.

Kimmins, J. P. 1997. Forest ecology. A foundation for sustainable management. Prentice-Hall, Nueva Jersey.

Landsberg, J. 2003. Modelling forest ecosystems: state of the art, challenges, and future directions. Canadian Journal of Forest Research 33: 385-397.

Landsberg, J. J.; S. T. Gower. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, San Diego.

Laurance, W. F.; Ferreira, L. V.; Rankin-De Merona, J. M.; Laurance, S. G.; Hutchings, R. W.; Lovejoy, T. E. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Central Amazonia. Conservation Biology 12:460-464.

Lavelle, P.; Blanchart, E.; Martin, A.; Martin, S. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. Biotropica. 25(2): 130-150.

Lavelle, P.; Pashanasi, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). Pedobiologia. 33:283–291.

Lehmann, J; Schroth, G; Zech, W. 1995. Decomposition and nutrient release from leaves, twigs and roots of three alley-cropped tree legumes in central Togo. Agroforestry Systems 29:21-26.

Littell, R. C.; Milliken, G. A.; Stroup, W. W.; Wolfinger, R.D. 1996. SAS® System for Mixed Models. Cary, N. C.: SAS Institute Inc. 633 p.

Loranger, G.; Ponce, D.; Lavelle, P. 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forest: influence of litter quality. Biol. Fertile Soils. 35:247-252.

Loranger, G.; Ponge, J. F.; Imbert, D.; Lavelle, P. 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. Biol Fertil Soils. 35:247–252. DOI 10.1007/s00374-002-0467-3.

Lusk, H. C.; Donoso, C.; Jiménez, M.; Moya , C.; Oyarce, G.; Reinoso, R.; Saldaña, A.; Villegas, P.; Matus, F. 2001. Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. Revista Chilena de Historia Natural. 74:705-710.

MacArthur, R.H.; Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. 1st ed. New Jersey, USA. Princeton University Press. Princeton. 209 p.

Mafongoya, P. L; Giller, K. E. Palm, C. A. 1998. Decomposition and nitrogen release patterns tree prunnings and litter. Agroforestry Systems 38:77-97.

Martius, C.; Höfer, H.; Garcia, M.; Römbke, J.; Hanagarth, W. 2004. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. Nutrient Cycling in Agroecosystems 68: 137–154.

Mata, R. 1999. Estudio detallado de suelos: áreas de demostración e investigación La Tirimbina, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Centro de Investigaciones Agronómicas (CIA). 52 p.

McGroddy, M. E; Silver, W. L.; Oliveira R. C.2004. The Effect of Phosphorus Availability on Decomposition Dynamics in a Seasonal Lowland Amazonian Forest. Ecosystems 7: 172–179.

MEA (Millennium Ecosystem Assessment). 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.137 p.

Mesquita, R. C. G.; Workman, S. W.; Neely, C. L. 1998. Slow litter decomposition in a Cecropia dominated secondary forest of central Amazonia. Soil Biol Biochem 30:167–175.

Mesquita, R. C. G.; Workman, S.W.; Neely, C. L. 1998. Slow litter decomposition in a *Cecropia*-dominated secondary forest of central Amazonia. Soil Biol Biochem 30:167–175.

Mills, A.; Benton, J. 1996. Plant Analysis Handbook II. MicroMacro Publishing, Georgia, U.S.A.

Montagnini, F. 1990. Impacts of natives tree on soils: a study in atlantic lowlands of Costa Rica. Ambio. 19:386-390.

Montagnini, F.; Kanninen, M.; Montero, M.; Alice, F. s/f. Sostenibilidad de las plantaciones forestales: ciclaje de nutrientes y efectos de las especies sobre la fertilidad de los suelos. 13 p.

Montagnini, F.; Ramstad, K.; Sancho, F. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of mulch of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica AgroforestrySystems 23:39-61.

Montagnini, F.; Jordan, C. F. 2002. Reciclaje de nutrientes. In Guariguata, M. R.; Kattan, G. H. (eds). Ecología y conservación de bosques neotropicales. EULAC/GTZ. LUR, Cartago, CR. 168-191.

Montagnini, F.; Jordan, C. F. 2005. Tropical Forest Ecology: the basis for conservation and management. Edit. Springer. Hiidelberg New York, USA. 295 p.

Moreno, J. M.; Vásquez, A.; Velez, R.; 1998. Recent history of forest fires in Spain. In Moreno, J. M. (ed) Large forest fires. Backhuys Publishers, Leiden, pp 159–186.

Nilsson, L. O.; Hüttl, R. F.; Johansson, U. T.; Jochheim, H. 1995. Nutrient uptake and cycling in forest ecosystemspresent status and future research directions. Plant and soil 168-169: 5-13.

Ostertag, R.; Hobbie, S. E. 1999. Early stages of root and leaf decomposition in Hawaiian forest: effects of nutrient availability. Oecologia 121:564–73.

Palm, C. A. 1995. Contribution of agroforestry trees to nutrient requirements of intercropped plants. Agroforestry Systems 30:105.124.

Parton, W. J.; Woomer, P. L.; Martin, A. 1994. Modelling soil organic matter dynamics and plant productivity in tropical ecosystems. In: Woomer, P. L.; Swift, M. J. (eds) The Biological Management of Tropical Soil Fertility. Wiley, Chichester, UK . pp 171–188.

Paul, K.; Polglase, P.; Bauhus, J.; Raison, J.; Khanna, P. 2004. Modelling change in litter and soil carbon following afforestation or reforestation: calibration of the Fullcam 'Beta' model (en línea). Goettingen, Germany. National Carbon Accounting System Technical Report No. 40. Consultado 21 ene 2008. Disponible en http://www.greenhouse.gov.au/ncas.

Pausas, J. G. 2004. Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). Climatic Change 63:337–350.

Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Cornelissen, J. H. C.; 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 Soil 218, 21–30.

Pickett, STA; White, P. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. Orlando FL.

Prescott, C. E. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. Tree Physio.22:1193-1200.

Quirós, D.; Finegan, B. 1994. Manejo sustentable de un bosque natural tropical en Costa Rica: definición de un plan operacional y resultados de su aplicación. CATIE, Serie Técnica. Informe Técnico No. 225. Colección Silvicultura y manejo de bisques naturales. No.9. 25 p.

Ramírez, M. M.; Ataroff, S. 2001. Litter fall in an andean cloud forest:seasonality, decomposition and nitrogen.

Ramos-Bendaña, Z. S.; Finegan, B. 2007. Red Ecológica de Conectividad Potencial. Estrategia para el manejo del paisaje en el corredor biológico San Juan-La Selva. Recursos Naturales y Ambiente 49: 112-123.

Rubinstein, A.; Vasconcelos, H. L. 2005. Leaf-litter descompositin in Amazonian forest fragments. Journal of Tropical Ecology. 21:699-702.

Salas, de las G. 1987. Suelos y ecosistemas forestales con énfasis en América Tropical. Edit. IICA. San José, Costa Rica.447 p.

Schroth, G. 2003. Descomposition and nutrient supply from biomass. In Schroth, G; Sinclair, F. L. eds. Trees, crops and soil fertility: Concepts and methods. Wallingford, Oxon, UK. CABI Publishing. pp. 131-159.

Smidt, M. F.; Puettmann, K. J. 1988. Overstory and understory competition affect underplanted eastern white pine. Forest Ecology and Management 105: 137-150.

Swift, M. J.; Heal, O. W.; Andeson, J. M. 1979. Decompositión in terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology. Blackwell, Oxford, U. K..

Tateno, R.; Tokuchi, N.; Yamanaka, N.; Du, S.; Otsuki, K.; Shimamura, T.; Xue, Z.; Wang, S.; Hou, Q. 2007. Comparison of litterfall production and leaf litter decomposition between an exotic black locust plantation and an indigenous oak forest near Yan'an on the Loess Plateau, China. For Ecol Manag 241:84–90 doi:10.1016/j.foreco.2006.12.026.

Taylor, B. R.; Parkinson, D.; Parsons, W. F. J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. Ecology 70:97–104 doi:10.2307/1938416.

Tiessen, H. E.; Cuevas. Salcedo. 1998. Organic matter stability and nutrient availability under temperate and tropical conditions. In Towards Sustanable Land Use. Advances in GeoEcology 31. Catena Verlag. pp 415-422.

Tirimbina Rain Forest Center. 2006. Descripción física home page. (en línea). Sarapiquí, CR. Consultado febrero 03 de 2008. Disponible en: http://wwwtirimbina.org/about-us-physical.html.

Trofymow, J. A.; Moore, T.; Titus, B.; Prescott, C.; Morrison, T.; Siltanen, M.; Smith, S.; Fyles, J.; Wein, R.; Camire, C.; Duschene, L.; Kozak, L.; Kranabetter, M.; Visser, S. 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. Canadian Journal of Forest Research 32:789-804.

Vaieretti, M. V.; Pérez Harguindeguy, N.; Gurvich, D.E.; Cingolani, A. M.; Cabido, M. 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. Plant and Soil.278:223-234. DOI 10.1007/s11104-005-8432-1.

Van Soest, P. J.; Wine, R. H.; 1968. Determination of lignin and cellulose in acid-detergent fiber with permanganate. J. Assoc. Off. Anal. Chem. 51:780-785.

Vitousek, P. M.; Sanford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17:137-167.

Walker, B.; Kinzig, A.; Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems. 2:95-113.

Wang, Q.; Wang, S.; Huang, Y. 2008. Leaf litter decomposition in the pure and mixed plantations of Cunninghamia lanceolata and Michelia macclurei in subtropical China Biol Fertil Soils DOI 10.1007/s00374-008-0338-7.

Wardle, D. A.; Bonner, K. I.; Barker, G. M. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. Functional Ecology 16, 585–595.

Wardle, D; Lavelle, P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. In. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. Eds. Cadisch, G; Giller, K. CAB International. Wallingford, UK. pp. 379-392.

Wieder, R.; Lang, G. 1982. A critique of the analytical methods used inexamining decomposition data obtaiden from letter bags. Ecology (63) 6:1636-1642.

Xu X, Hirata E, Enoki T, Tokashiki Y (2004) Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical forest after typhoon disturbance. Plant Ecol 173:161–170.

Xuluc-Tolosa, F. J.; Vester, H. F. M.; Ramírez-Marcial, N.; Castellanos-Albores, J.; Lawrence, D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. Forest Ecology and Management. 174:401-412.

9 ANEXOS

Anexo 1. Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
BOSQUE PRIMARIO NO INTERVENIDO (BPNI)	1	20	1	7.953	8.153	8.224	8.456	0.493	0.870
			2	8.121	8.100	7.991	8.824	0.661	0.875
			3	θ	θ	θ	θ	0.553	0.867
		40	1	6.781	7.258	7.287	8.072	0.409	0.770
			2	7.435	6.630	7.018	7.810	0.445	0.779
			3	θ	θ	θ	θ	0.850	0.841
		60	1	7.496	7.148	7.348	7.393	0.221	0.759
			2	6.74	6.776	6.863	7.404	0.206	0.709
			3	θ	θ	θ	θ	0.048	0.764
		80	1	6.451	6.364	6.194	8.051	0.158	0.704
			2	6.082	6.361	7.303	7.168	0.174	0.695
			3	θ	θ	θ	θ	0.156	0.720
		110	1	5.470	6.480	6.696	6.663	0.024	0.577
			2	4.750	5.739	6.373	6.914	X	0.685
			3	θ	θ	θ	θ	0.120	0.506
		160	1	4.552	4.117	4.705	5.730	0.054	0.502
			2	3.562	5.210	6.009	5.257	0.059	0.409
			3	θ	θ	θ	θ	0.126	X
	2	20	1	7.604	8.164	8.179	8.374	0.589	0.957
			2	7.477	7.766	8.072	8.130	0.527	0.863
			3	θ	θ	θ	θ	0.627	0.876
		40	1	7.136	7.573	5.526	8.238	0.376	0.855
			2	7.194	9.171	7.603	6.920	0.375	0.856
			3	θ	θ	θ	θ	0.344	0.791
		60	1	6.937	7.305	7.249	7.745	0.312	0.743
			2	6.287	7, 070	6.808	6.923	0.141	0.735
			3	θ	θ	θ	θ	0.274	0.816
		80	1	6.778	6.543	6.568	6.710	0.193	0.768
			2	6.234	6.178	6.961	7.438	0.137	0.681
			3	θ	θ	θ	θ	0.219	0.686
		110	1	5.688	6.355	6.162	4.735	0.041	0.543
			2	5.772	5.207	5.905	6.984	0.072	0.581
			3	θ	θ	θ	θ	0.094	X
		160	1	5.476	4.449	5.046	5.710	0.067	0.623
			2	4.574	4.871	5.512	6.394	0.077	0.596
			3	θ	θ	θ	θ	X	X

Anexo 1 (continuación). Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
BOSQUE PRIMARIO NO INTERVENIDO (BPNI)	3	20	1	8.203	8.372	8.121	8.612	0.582	0.899
			2	8.062	8.264	8.075	8.871	0.583	0.888
			3	θ	θ	θ	θ	0.653	0.900
		40	1	7.400	7.353	7.309	8.009	0.259	0.773
			2	7.402	7.203	7.750	7.955	0.443	0.793
			3	θ	θ	θ	θ	0.322	0.833
		60	1	6.945	6.908	7.141	6.700	0.192	0.741
			2	7, 313	6.409	7, 451	7, 182	0.271	0.802
			3	θ	θ	θ	θ	0.317	0.744
		80	1	6.003	6.502	6.715	7.080	0.151	0.646
			2	6.412	6.632	6.871	7.246	0.123	0.817
			3	θ	θ	θ	θ	0.073	0.813
		110	1	5.712	6.154	5.211	5.806	0.054	0.674
			2	7.866	6.473	5.792	6.914	0.149	0.721
			3	θ	θ	θ	θ	0.071	0.643
		160	1	5.167	4.116	6.292	5.388	0.063	0.612
			2	4.939	5.870	5.464	3.848	X	0.570
			3	θ	θ	θ	θ	0.014	X
BOSQUE PRIMARIO INTERVENIDO (BPI)	1	20	1	7.599	7.935	8.292	8.525	0.697	0.914
			2	7.505	8.190	8.192	8.709	0.621	0.870
			3	θ	θ	θ	θ	0.643	0.926
		40	1	7.125	7.600	7.486	7.963	0.392	0.807
			2	7.515	7.188	7.437	8.038	0.315	0.829
			3	θ	θ	θ	θ	0.376	0.777
		60	1	6.712	6.309	6.931	7.643	0.165	0.810
			2	5.993	7.221	7.098	8.035	0.161	0.733
			3	θ	θ	θ	θ	X	0.769
		80	1	5.918	6.139	6.829	7.353	0.037	0.704
			2	4.903	6.002	6.507	6.133	0.040	0.701
			3	θ	θ	θ	θ	0.072	0.678
		110	1	6.144	6.551	6.613	7.193	0.052	0.678
			2	6.460	6.546	6.302	6.829	0.184	0.696
			3	θ	θ	θ	θ	0.117	0.598
		160	1	6.002	6.127	5.278	4.562	0.014	0.522
			2	5.095	5.196	5.419	4.970	0.017	0.536
			3	θ	θ	θ	θ	0.022	0.571

Anexo 1 (continuación). Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
BOSQUE PRIMARIO INTERVENIDO (BPI)	2	20	1	7.857	8.263	8.128	8.501	0.693	0.963
			2	8.035	8.392	8.571	8.464	0.638	0.917
			3	θ	θ	θ	θ	0.670	0.899
		40	1	7.389	7.469	6.429	8.270	0.277	0.796
			2	7.470	7.426	6.731	7.943	0.359	0.822
			3	θ	θ	θ	θ	0.313	0.834
		60	1	6, 789	6, 595	6.368	7.450	0.179	0.794
			2	6.235	5.661	7.251	7.396	0.172	0.786
			3	θ	θ	θ	θ	0.182	0.731
		80	1	6.252	6.631	6.632	6.946	0.092	0.666
			2	6.377	6.534	6.762	7.100	0.121	0.798
			3	θ	θ	θ	θ	0.116	0.720
		110	1	5.942	6.683	6.548	6.966	0.027	0.615
			2	6.685	5.782	6.658	6.779	0.210	0.762
			3	θ	θ	θ	θ	0.085	0.648
		160	1	5.213	5.829	4.885	5.345	0.189	0.487
			2	5.416	5.702	5.814	5.053	0.072	0.426
			3	θ	θ	θ	θ	0.091	0.601
	3	20	1	7.955	8.010	8.251	8.734	0.580	0.952
			2	7.777	8.024	7.880	8.640	0.622	0.929
			3	θ	θ	θ	θ	0.583	0.922
		40	1	7.298	7.188	7.298	8.367	0.336	0.895
			2	7.988	8.050	7.690	8.084	0.394	0.794
			3	θ	θ	θ	θ	0.472	0.905
		60	1	6.524	6.689	7.184	7.958	0.193	0.755
			2	6.675	6.739	5.968	7.973	0.187	0.755
			3	θ	θ	θ	θ	0.104	0.747
		80	1	6.144	6.316	6.635	7.438	0.110	0.668
			2	7.087	6.502	6.928	7.486	0.201	0.687
			3	θ	θ	θ	θ	0.152	0.718
		110	1	5.547	6.384	6.057	6.862	0.205	0.698
			2	7.349	6.270	7.215	6.803	0.085	0.595
			3	θ	θ	θ	θ	0.151	0.706
		160	1	4.966	5.011	5.151	5.533	0.098	0.478
			2	4.673	5.502	5.690	5.399	0.219	0.320
			3	θ	θ	θ	θ	0.092	0.521

Anexo 1 (continuación). Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
BOSQUE SECUNDARIO (BS)	**1**	**20**	**1**	7.782	8.051	8.120	8.642	0.586	0.947
			2	7.482	8.021	8.125	8.715	0.617	0.905
			3	θ	θ	θ	θ	0.647	0.988
		40	**1**	7.645	6.522	7.048	8.177	0.280	0.843
			2	6.596	7.435	7.645	8.169	0.296	0.804
			3	θ	θ	θ	θ	0.363	0.836
		60	**1**	6.413	6.247	7.196	7, 484	0.195	0.736
			2	6, 430	7.419	7.713	7.649	0.114	0.765
			3	θ	θ	θ	θ	0.139	0.723
		80	**1**	4.851	5.885	6.800	7.379	0.101	0.700
			2	5.975	6.198	6.857	7.121	0.057	0.711
			3	θ	θ	θ	θ	0.080	0.730
		110	**1**	6.156	6.013	6.137	6.717	0.069	0.725
			2	5.419	6.080	6.626	7.209	0.054	0.636
			3	θ	θ	θ	θ	0.032	0.757
		160	**1**	5.334	4.682	4.188	5.557	0.078	0.512
			2	4.678	5.204	5.369	4.681	X	0.596
			3	θ	θ	θ	θ	X	X
	2	**20**	**1**	7.385	8.249	8.251	8.720	0.659	0.965
			2	7.709	8.018	8.130	8.779	0.672	0.940
			3	θ	θ	θ	θ	0.653	0.935
		40	**1**	7.606	7.424	7.363	8.006	0.293	0.845
			2	7.036	7.554	7.115	8.055	0.345	0.795
			3	θ	θ	θ	θ	0.379	0.837
		60	**1**	4.551	7.033	7.162	6.698	0.204	0.814
			2	6.563	6.329	7.388	7.744	0.212	0.710
			3	θ	θ	θ	θ	0.206	0.794
		80	**1**	5.761	6.942	X	4.120	0.027	0.673
			2	6.332	6.444	3.830	7.221	0.246	0.720
			3	θ	θ	θ	θ	0.120	0.672
		110	**1**	5.953	6.288	6.400	6.884	0.048	0.680
			2	5.070	6.338	5.507	6.757	0.153	0.720
			3	θ	θ	θ	θ	0.099	X
		160	**1**	4.425	7.364	5.508	4.895	X	0.034
			2	5.784	5.505	4.757	4.133	X	0.064
			3	θ	θ	θ	θ	X	0.082

Anexo 1 (continuación). Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
BOSQUE SECUNDARIO (BS)	3	20	1	8.137	7.886	8.232	8.480	0.679	0.858
			2	7.893	8.080	7.754	8.544	0.615	0.954
			3	θ	θ	θ	θ	0.686	0.932
		40	1	8.120	7.622	7.584	8.362	0.385	0.790
			2	6.773	7.459	6.925	7.930	0.356	0.829
			3	θ	θ	θ	θ	0.388	0.865
		60	1	6.574	6.680	5.886	7.839	0.234	0.886
			2	6.644	6.316	6.849	7.808	0.218	0.708
			3	θ	θ	θ	θ	0.224	0.765
		80	1	6, 049	6.382	6.420	7.406	0.105	0.696
			2	5.076	6.253	6.215	7.513	0.076	0.749
			3	θ	θ	θ	θ	0.137	0.733
		110	1	5.869	7.005	6.199	7.352	0.105	0.695
			2	5.878	5.908	5.482	6.600	0.068	0.652
			3	θ	θ	θ	θ	X	0.699
		160	1	5.545	5.598	5.120	4.806	0.066	0.092
			2	5.382	3.983	5.483	5.691	0.158	o,075
			3	θ	θ	θ	θ	X	X
PLANTACIÓN (PL)	1	20	1	7.865	7.857	8.047	8.598	0.574	0.939
			2	7.275	7.819	7.918	8.485	0.603	0.873
			3	θ	θ	θ	θ	0.644	0.948
		40	1	7.482	7.300	7.489	7.177	0.433	0.837
			2	7.047	7.123	7.689	8.117	0.343	0.831
			3	θ	θ	θ	θ	0.248	0.833
		60	1	6.974	6.723	7.038	7.465	0.152	0.847
			2	6.705	6.925	7.019	7.546	0.313	0.748
			3	θ	θ	θ	θ	0.181	0.802
		80	1	6.443	6.429	6.232	6.934	0.138	0.726
			2	6.364	5.891	6.786	7.161	0.174	0.751
			3	θ	θ	θ	θ	0.218	0.799
		110	1	5.519	6.009	6.408	7.093	0.135	0.728
			2	5.545	5.798	6.012	7.380	0.137	0.501
			3	θ	θ	θ	θ	X	0.610
		160	1	5.232	4.745	6.208	6.241	0.053	0.710
			2	5.258	5.316	5.254	7.347	0.207	0.440
			3	θ	θ	θ	θ	0.154	0.609

Anexo 1 (continuación). Peso remanente de la hojarasca durante cada periodo de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Material nativo en mezclas				Material estándar	
				BPNI	BPI	BS	PL	*A. comunnis*	*S. erostachya*
PLANTACIÓN (PL)	2	20	1	8.031	7.790	7.640	7.687	0.570	0.923
			2	7.690	7.891	8.123	8.864	0.618	0.918
			3	θ	θ	θ	θ	0.595	0.949
		40	1	7.426	7.303	6.760	8.127	0.347	0.859
			2	6.576	7.455	7.255	8.086	0.324	0.848
			3	θ	θ	θ	θ	0.353	0.865
		60	1	6.523	7.174	7.253	7.916	0.229	0.760
			2	7.112	6.664	6.917	7.740	0.085	0.763
			3	θ	θ	θ	θ	0.165	0.782
		80	1	6.581	6.895	7.052	7.545	0.167	0.726
			2	6.712	6.094	6.754	7.173	0.135	0.751
			3	θ	θ	θ	θ	0.209	0.799
		110	1	5.451	6.658	6.402	6.940	0.136	0.692
			2	6.599	7.299	5.932	6.731	0.156	0.639
			3	θ	θ	θ	θ	0.097	0.703
		160	1	5.359	6.158	5.696	6.417	0.034	0.375
			2	4.949	5.588	6.009	6.260	0.064	0.648
			3	θ	θ	θ	θ	0.082	0.375
	3	20	1	7.621	7.884	8.081	8.778	0.478	0.914
			2	7.926	7.664	8.120	8.637	0.528	0.917
			3	θ	θ	θ	θ	0.508	0.935
		40	1	7.019	6.721	7.374	7.599	0.314	0.869
			2	6.530	7.027	7.174	7.734	0.235	0.800
			3	θ	θ	θ	θ	0.257	0.790
		60	1	6.472	6.654	7.140	7.8	0.179	0.777
			2	6.225	7.217	6.861	7.432	0.243	0.768
			3	θ	θ	θ	θ	0.205	0.843
		80	1	6.642	6.702	6.749	7.123	0.157	0.784
			2	5.987	6.451	6.529	6.942	0.038	0.717
			3	θ	θ	θ	θ	0.117	0.811
		110	1	5.414	5.735	5.928	7.322	0.073	0.715
			2	5.924	6.340	6.014	6.878	0.198	0.725
			3	θ	θ	θ	θ	0.070	0.638
		160	1	4.777	5.109	5.528	8.119	0.092	0.477
			2	5.217	5.388	5.608	6.138	0.075	0.545
			3	θ	θ	θ	θ	X	0.562

Anexo 2. Peso remanente de las especies puras durante los dos periodos de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Especies puras			
				P. ravennii	*W. regia*	*I. deltoidea*	*P. macroloba*
BOSQUE PRIMARIO NO INTERVENIDO	1	60	1	*6.721*	*7.927*	*5.824*	*6.264*
			2	6.494	7.953	6.105	6.569
			3	6.993	7.630	5.979	5.845
		160	1	5.293	6.240	4.783	3.842
			2	5.574	6.713	4.433	3.361
			3	5.478	6.273	4.645	3.641
	2	60	1	6.765	8.354	5.895	6.348
			2	6.572	7.472	5.805	6.856
			3	6.737	7.794	5.815	6.672
		160	1	5.423	6.349	3.739	5.009
			2	5.315	6.340	3.379	5.247
			3	5.287	6.699	4.241	4.895
	3	60	1	7.105	7.670	6.577	7.148
			2	6.708	7.861	6.078	6.175
			3	5.945	8.047	5.890	6.158
		160	1	4.855	6.688	4.638	5.018
			2	4.583	6.823	4.359	4.800
			3	5.755	6.614	X	3.878
BOSQUE PRIMARIO INTERVENIDO	1	60	1	7.189	7.914	7.038	7.123
			2	7.361	7.652	5.715	6.660
			3	7.179	8.024	4.928	5.629
		160	1	6.262	7.098	3.582	6.048
			2	6.052	6.745	4.111	6.320
			3	6.840	7.106	3.890	3.502
	2	60	1	7.306	7.749	6.997	6.763
			2	7.262	7.952	7.325	6.809
			3	7.238	7.913	7.095	6.887
		160	1	5.897	7.378	5.176	5.055
			2	5.252	7.000	5.723	5.240
			3	6.258	6.482	5.572	5.810
	3	60	1	7.060	7.211	6.641	6.575
			2	6.419	7.162	7.254	7.306
			3	6.542	7.595	7.057	7.254
		160	1	4.248	5.772	4.689	4.606
			2	5.090	5.913	3.930	5.022
			3	6.079	5.903	4.089	5.182

Anexo 2 (continuación). Peso remanente de las especies puras durante los dos periodos de evaluación.

Tipo de bosque (Lugar de incubación)	Parcela	Día de evaluación	Submuestra	Especies puras			
				P. macroloba	*L. procera*	*V. ferruginea*	*S. amara*
BOSQUE SECCUNDARIO	1	60	1	6.858	7.109	7.336	6.932
			2	7.235	7.180	7.324	6.729
			3	7.603	7.169	7.276	6.722
		160	1	4.810	6.089	6.066	5.731
			2	4.514	5.687	6.342	4.263
			3	5.647	X	7.134	5.489
	2	60	1	6.781	7.152	7.294	6.401
			2	6.928	7.424	7.387	6.666
			3	6.526	4.829	6.804	X
		160	1	5.195	6.357	5.936	5.072
			2	4.612	6.321	5.995	3.747
			3	4.848	6.550	6.182	5.262
	3	60	1	6.670	7.388	6.854	6.371
			2	6.451	7.357	7.053	6.642
			3	6.580	7.485	7.243	6.522
		160	1	1.598	6.614	6.090	4.408
			2	3.974	5.973	6.041	5.413
			3	5.252	6.393	6.089	5.068