

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DESCOMPOSICION DEL FOLLAJE EN ECOSISTEMAS SUCESIONALES
EN TURRIALBA, COSTA RICA

Tesis sometida a la consideración de la Comisión
del Programa Conjunto de Estudios de Posgrado en
Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la
Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico
Tropical de Investigación y Enseñanza, para
optar al grado de

Magister Scientiae

Por

LIANA INES BABBAR AMIGHETTI

CENTRO AGRONOMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
Departamento de Recursos Naturales Renovables
Turrialba, Costa Rica
1983

AGRADECIMIENTO

Quisiera expresar mi más sincero agradecimiento a las personas e instituciones que hicieron posible esta tesis.

Al CONICIT y el proyecto cooperativo entre la Universidad de Florida y el CATIE quienes me brindaron el apoyo económico y la oportunidad de realizar mis estudios.

A todos los miembros de mi Comité asesor, en especial a John Palmer que siempre estuvo dispuesto a brindarme su apreciable colaboración.

Al personal y estudiantes del proyecto Universidad de Florida-CATIE por su ayuda y por su ejemplo.

A Jack Ewel, por sus enseñanzas, su amistad y su decisiva influencia en mi formación, mi inefable gratitud.

A los profesores, técnicos y secretarias del CATIE, con especial cariño a Felicia Royo y a Lorena Jiménez.

A Floria, Christopher, Jorge, Mayra y Carmen, mis amigos, por su activa participación en diversos aspectos de este estudio y por su incondicional apoyo.

Agradezco a Mayela Alvarado y a Hilda Jiménez su colaboración en los trabajos de mecanografía.

BIOGRAFIA

La autora nació en San José, Costa Rica. Realizó sus estudios primarios en México D.F. y los secundarios en el Colegio Metodista en San José graduándose de Bachiller en Ciencias y Letras en 1974.

En 1979 obtuvo el título de Bachiller en Biología en la Universidad de Costa Rica.

En marzo de 1980 ingresó al Programa Conjunto de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (UCR-CATIE) donde obtuvo el Título de *Magister Scientiae*.

Desde mayo de 1982 trabaja en el Departamento de Recursos Naturales Renovables del CATIE como coordinadora de cursos cortos agroforestales.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales de la Universidad de Costa Rica y el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar al grado de

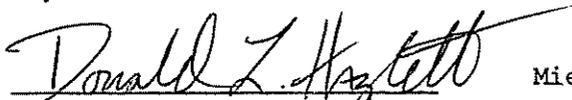
Magister Scientiae

JUPADO:



Profesor Consejero

Gerardo Budowski, Ph.D.



Miembro del Comité

Donald Hazlett, Ph.D.



Miembro del Comité

Jochen Heuveloop, Ph.D.



Miembro del Comité

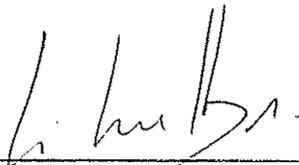
John Palmer, M.A.



Director del Programa de Estudios de Posgrado en Ciencias Agrícolas y Recursos Naturales, UCR/CATIE



Decano, Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica



Liana Fabbar Amighetti
Candidata

CONTENIDO

	<u>Página</u>
RESUMEN	viii
SUMMARY	x
LISTA DE CUADROS	xii
LISTA DE FIGURAS	xiii
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	4
2.1 El proceso de descomposición	6
2.1.1 Influencia de las propiedades físico-químicas de la materia sobre la descomposición	7
2.1.2 Influencia de las condiciones ambientales sobre el proceso de descomposición	10
2.1.2.1 Temperatura	10
2.1.2.2 Humedad	11
2.1.3 Los organismos descomponedores	12
2.1.3.1 Bacterias	12
2.1.3.2 Hongos	13
2.1.3.3 Fauna	14
2.2 Métodos para evaluar la descomposición	15
3. MATERIALES Y METODOS	17
3.1 Preparación de las bolsas de descomposición	21
3.2 Determinación del contenido de las bolsas	21
3.3 Llenado de las bolsas de descomposición	22
3.4 Ubicación en el campo	24

	<u>Página</u>
3.5 Recolección de las bolsas y determinación del peso seco	24
3.6 Análisis químico	27
3.7 Análisis estadístico	28
4. RESULTADOS	29
4.1 Pérdida de peso seco	30
4.2 Influencia de las hormigas sobre el proceso de descomposición	32
4.3 Invasión de las bolsas por hongos	35
4.4 Pérdida de nutrimentos	36
4.4.1 Nitrógeno	36
4.4.2 Fósforo	38
4.4.3 Potasio	41
4.4.4 Calcio	44
4.4.5 Magnesio	47
4.4.6 Azufre	49
5. DISCUSION	55
5.1 El patrón de descomposición	55
5.1.1 La tasa de descomposición	57
5.1.2 Factores que influenciaron el proceso de descomposición	58
5.1.3 Influencia de las hormigas sobre el proceso de descomposición	62
5.2 El patrón de mineralización	63
5.2.1 Nitrógeno	63
5.2.2 Fósforo	64
5.2.3 Potasio	64

	<u>Página</u>
5.2.4 Calcio	65
5.2.5 Magnesio	67
5.2.6 Azufre	68
5.2.7 Implicaciones del patrón de mineralización para los ecosistemas	68
6. CONCLUSIONES	72
7. BIBLIOGRAFIA	73

RESUMEN

En el presente trabajo se cuantificó la descomposición y la liberación de macro-nutrientes de la hojarasca propia de 3 ecosistemas sucesionales: sucesión natural de 2 años de edad, un policultivo que trata de imitar la complejidad estructural de la sucesión y un monocultivo de *Cordia alliodora*.

Se utilizaron bolsas de descomposición de 20 x 38 cm. La malla superior con aperturas de 3 mm y la malla inferior de 1 mm. En la sucesión y el policultivo se escogieron 5 y 3 especies respectivamente, que representaban el 60% del área foliar de la parcela y se mantuvieron dentro de las bolsas las mismas proporciones de peso seco por especie que aparecen en las parcelas. En el monocultivo se asumió que las hojas de *Cordia* representaban el 100% del área foliar. Además de estas bolsas, en todas las parcelas se colocaron bolsas conteniendo *Cordia* como un control de la influencia del micro-ambiente sobre el proceso. El período de evaluación fue de 15 semanas.

La vida media para el peso seco y los elementos N, P, K, Ca, Mg y S en el policultivo es de 1 a 3 semanas. En la sucesión es de 2 a 6 semanas, excepto para el N y el S que se retienen por más tiempo. En 15 semanas, en el monocultivo solo se pierde 22% del peso seco; la vida media de los elementos también es mayor de 15 semanas, excepto para el K y el P.

Con la metodología utilizada no fue posible detectar influencia del microambiente sobre la descomposición. Se asume que las diferencias observadas entre tratamientos en cuanto a velocidad de descomposición se deben fundamentalmente a las propiedades físico-químicas de los follajes.

El patrón de mineralización mucho más rápido del policultivo sugiere que, la disponibilidad de nutrimentos dependerá más de la capacidad de este ecosistema para absorber y retener los nutrimentos que de la tasa de mineralización.

La tendencia de las hojas de *Cordia* en descomposición a retener el Ca y a aumentar la cantidad de N y Mg, puede convertir el mantillo de este ecosistema en un compartimento que acumula gran cantidad de estos elementos, limitando temporalmente su disponibilidad.

LITTER DECOMPOSITION IN SUCCESSIONAL ECOSYSTEMS

AT TURRIALBA, COSTA RICA

SUMMARY

This work quantified the decomposition of leaf litter and the release of macro-nutrients in three successional ecosystems: 2 year old natural succession, a polyculture mimicking the structure and form of the natural succession and a monoculture of *Cordia alliodora* trees.

Freshly picked leaves were placed in decomposition bags of plastic mesh. The upper side had 3 mm and the lower side 1 mm mesh. In the succession and polyculture plots, leaves from 5 and 3 different species were used. These species accounted for 60 per cent of the total estimated leaf area in each plot. The proportions of the estimated dry weights of leaves of each species in the bagged mixtures were the same as the proportions found in the plots. In the monoculture plot, it was assumed that *Cordia* leaves accounted for 100 per cent of the leaf area. In addition, bags with *Cordia* leaves were placed in all plots as a standard to test for micro-environmental influences on decomposition. The evaluation period was 15 weeks, from January to May.

The half life of the dry weight and of the elements N, P, K, Ca, Mg and S in the polyculture was 1 to 3 weeks; in the succession 2 to 6 weeks, except for N and S which were lost more slowly; in the monoculture the half lives were greater than 15 weeks except for K and P which were lost more rapidly. In 15 weeks in the monoculture, *Cordia* leaves lost only 22% of their dry weight.

It was not possible to detect the influence of the micro-environment on decomposition. Observed differences in decomposition rates between treatments may be due mainly to the physico-chemical properties of the litter.

The relatively rapid mineralization observed in the polyculture suggests that nutrient availability for this ecosystem will depend largely on its ability to effectively capture and retain nutrients.

The tendency of the decomposing *Cordia* leaves to hold Ca, and to increase N and Mg, suggests that a litter layer of this species may be an important storage compartment for these elements.

LISTA DE CUADROS

<u>No. Cuadro</u>		<u>Página</u>
1	Precipitación mensual (mm) para el período de estudio y promedio de 39 años	17
2	Abundancia relativa de las especies en las parcelas y en las bolsas de descomposición	23
3	Concentración inicial de nutrimentos para cada tipo de follaje. Los valores son promedios de 5 (Imitación) o 6 (Sucesión y Monocultivo) muestras. Entre paréntesis la desviación estándar	29
4	Número de bolsas con hifas por tratamiento y recolección (n=6)	36

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura No.</u>		<u>Página</u>
1	Ubicación de las parcelas. Florencia Norte, CATIE, Turrialba	18
2	Ubicación de las bolsas de descomposición en las parcelas de Sucesión e Imitación, Monocultivo y Sin Vegetación	25
3	Pérdida de peso en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	31
4	Pérdida de peso en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	33
5	Pérdida de peso seco de las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en la parcela sin vegetación (Barras = S).	34
6	Tasa de mineralización del N en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	37
7	Tasa de mineralización del N en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	39
8	Tasa de mineralización del P en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	40
9	Tasa de mineralización del P en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	42
10	Tasa de mineralización del K en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	43
11	Tasa de mineralización del K en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	45
12	Tasa de mineralización del Ca en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	46
13	Tasa de mineralización del Ca en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	48

<u>Figura No.</u>		<u>Página</u>
14	Tasa de mineralización del Mg en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	50
15	Tasa de mineralización del Mg en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	51
16	Tasa de mineralización del S en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)	52
17	Tasa de mineralización del S en las hojas de <i>Cordia</i> ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)	54

FE DE ERRATA

En el eje vertical derecho de todas las figuras, debe leerse: (% del inicial).

1. INTRODUCCION

Las regiones del trópico húmedo son frecuentemente áreas en proceso de colonización, en las que se procura extender las fronteras agrícolas para tratar de satisfacer las demandas en productos de consumo interno y para exportación, de una población que crece muy rápidamente. Sin embargo, la mayoría de los esfuerzos por cultivar estas regiones con sistemas agrícolas provenientes de otras zonas ecológicas no han tenido éxito, o lo han conseguido a base de grandes insumos de energía provenientes de combustibles fósiles y sus derivados. Lo que es peor, la productividad raras veces se ha mantenido en forma continua.

Ha sido señalada por muchos la necesidad de establecer nuevos agroecosistemas que semejen mejor la vegetación natural que los tradicionales monocultivos, para la adecuada utilización del trópico húmedo. Grupos indígenas y agricultores de subsistencia han practicado diversos sistemas agrícolas de este tipo, a veces muy complejos, a través de milenios. Algunos centros de investigación -entre ellos el CATIE- procuran encontrar nuevas posibilidades para la agricultura en el trópico. Sin embargo, existe poca investigación básica para entender cómo y por qué es que funcionan estos sistemas de cultivos.

El presente trabajo forma parte de un proyecto de investigación cooperativo entre la Universidad de Florida y el CATIE, donde se está efectuando una investigación básica para explorar la factibilidad de utilizar la sucesión natural como modelo para el diseño de nuevos agroecosistemas tropicales.

Con el fin de comprender el funcionamiento de un monocultivo y un policultivo con respecto a los ecosistemas naturales, en este proyecto se efectúan estudios comparativos sobre la estructura y dinámica de varios ecosistemas, entre ellos: la sucesión natural, un monocultivo y un agroecosistema que imita la complejidad estructural de la sucesión ecológica. (Ewel *et al*, 1981).

Uno de los factores determinantes de la productividad primaria de un ecosistema es la velocidad con que es repuesta al suelo la reserva de nutrientes indispensables para las plantas. Esto es, los ecosistemas dependen de su capacidad para recircular y acumular dichos nutrientes. Para tratar de cuantificar la disponibilidad de los elementos esenciales involucrados en la recirculación, se hace necesario determinar la tasa de mineralización de los residuos vegetales que enriquecen continuamente el mantillo.

Objetivos:

El objetivo general del presente trabajo es:

- Evaluar la capacidad de recircular los nutrientes contenidos en el follaje, comparando parcelas con sucesión natural, con un monocultivo y con un agroecosistema que imita la complejidad estructural de la sucesión natural.

Los objetivos específicos son:

- Determinar la velocidad de descomposición, a través de la pérdida de peso, de la hojarasca propia de cada ecosistema y la tasa de liberación de nutrientes de la misma.

- Comparar la velocidad de descomposición de un mismo tipo de hojas en los tratamientos de Sucesión, Imitación, Monocultivo y una parcela libre de vegetación.

2. REVISION DE LITERATURA

La importancia de la nutrición mineral en plantas y animales ha sido reconocida por siglos, sin embargo, son relativamente recientes los estudios sistemáticos sobre la dinámica de los nutrimentos que consideran al ecosistema como unidad de estudio (Pomeroy, 1970; Bormann y Likens, 1970). Un ecosistema es una unidad funcional de la naturaleza que comprende a los organismos y al ambiente inorgánico ligados entre sí por una variedad de procesos físicos, químicos y biológicos. Los elementos se mueven en un flujo continuo entre los diferentes compartimentos del ecosistema o pueden entrar o salir de éste formando parte del ciclo global de los elementos. La recirculación de nutrimentos es un aspecto vital para la estructura y dinámica interna del ecosistema y dentro de este proceso la descomposición de la materia orgánica desempeña dos papeles primordiales (Swift *et al*, 1979):

1. La mineralización de los elementos esenciales contenidos en la fitomasa.
2. Ayudar a la formación de la materia orgánica del suelo.

Estas funciones revisten particular importancia en las regiones del trópico húmedo. Se ha señalado que en los bosques tropicales húmedos la mayoría de los nutrimentos que contiene el ecosistema se encuentran en la vegetación y no en el suelo (Richards, 1973). La característica pobreza mineral de los suelos de estas regiones, salvo excepciones como los suelos aluviales o volcánicos, se debe al potencial del clima para extraer los nutrimentos del suelo y la vegetación (Herrera *et al*, 1978). El suelo se abastece continuamente

de materia orgánica por diversas vías (Nye, 1961), siendo la hojarasca la más importante (Golley, 1978), y la absorción de los elementos liberados por ésta es generalmente rápida, favorecida por una extensa red de raíces superficiales y hongos micorrícicos (Went y Stark, 1968; Stark y Jordan, 1978).

En la vegetación de estos bosques se observa una serie de adaptaciones tendientes a minimizar la pérdida de elementos del sistema; entre la vegetación y el suelo se establece un ciclo cerrado de elementos (Bormann y Likens, 1967; Herrera *et al*, 1981; Jordan, 1982). Cuando el bosque es talado por ejemplo con fines agrícolas, se reduce o elimina la absorción de los elementos liberados por la descomposición y éstos pueden perderse del ecosistema por lixiviación (Vitcusek *et al*, 1979; Herrera *et al*, 1981). Esta pérdida es seguida frecuentemente por un deterioro de las condiciones físico-químicas del suelo (Nye y Greenland, 1964). La sucesión ecológica que sobreviene luego de una tala es un proceso de recuperación y retención de nutrientes por una vegetación que crece rápidamente (Pomeroy, 1970; Marks y Bormann, 1972). El reestablecimiento de los ciclos de nutrientes es uno de los mecanismos que conllevan a la formación de un nuevo ecosistema autosustentado (Bormann, 1974).

Si los nutrientes están siendo continuamente extraídos del suelo, ya sea por las plantas y/o por la lluvia, la velocidad con que se reponga esta pérdida es un factor clave en la regulación de la productividad primaria. Si, como es frecuente en las regiones tropicales, el precio de los fertilizantes es demasiado elevado en relación al cultivo, la alternativa comúnmente

empleada es dejar el terreno en un período de barbecho y utilizar nuevas áreas recién abiertas, como hacen los agricultores nómadas. Sin embargo, la presión demográfica sobre las tierras en la actualidad reduce el período de barbecho convirtiéndolo en una práctica destructiva (Sioli, 1973; Jahoda y O'Hearn, 1975). Por consiguiente, las prácticas agrícolas en el trópico húmedo parecen tener como condición la conservación de los nutrientes o su rápida recuperación luego de perturbar los ecosistemas autosustentados. La investigación agrícola debe orientarse a desarrollar, o perfeccionar, los agroecosistemas que cumplan estas condiciones (Alvim, 1978, National Research Council (U.S.) Committee on Selected Biological Problems in the Tropics, 1982).

2.1 El proceso de descomposición

La descomposición de la materia orgánica puede definirse como una disminución en la masa del sustrato debida a una serie de factores biológicos y abióticos, entre ellos: la degradación bioquímica por los microorganismos, la remoción y/o consumo del material por la fauna y la lixiviación. Se puede resumir que la desintegración del material es producto principalmente de dos fuerzas: la reducción mecánica del tamaño de las partículas y la mineralización del material i.e. la conversión de los elementos de su forma orgánica a su forma inorgánica. Los factores fundamentales que regulan el proceso son las propiedades físico-químicas de la materia y las condiciones ambientales. El proceso de descomposición se regula con el efecto combinado que ejercen el tipo de sustrato y el ambiente sobre las poblaciones de organismos descomponedores (Swift *et al*, 1979).

2.1.1 Influencia de las propiedades físico-químicas de la materia sobre la descomposición

Las propiedades físico-químicas del material en descomposición son uno de los factores que regula la presencia y actividad de los organismos descomponedores. Estos organismos al actuar van transformando las propiedades del material y este cambio modifica a su vez la actividad de los descomponedores.

Diversos estudios trataron de encontrar una correlación entre el contenido de algunos elementos esenciales y el proceso de descomposición, en algunos casos hallándose una débil correlación con el contenido de bases (Daubenmire, 1953; Kucera, 1959). Sin embargo no fue posible encontrar ninguna correlación consistente entre ambos aspectos en estos estudios iniciales (Daubenmire y Prusso, 1963). En trabajos posteriores se halló una correlación positiva, aunque no muy fuerte, entre la concentración inicial de N y la descomposición (Gosz *et al*, 1973; Tanner, 1981). Sin embargo, otros autores consideran que el factor más importante que regula la descomposición es la relación C/N inicial del sustrato (Witkamp, 1966; Singh, 1969; Dwivedi y Singh, 1974).

Alexander (1977), considera que, más que los elementos en si, son el tipo y proporción de las sustancias que constituyen la materia orgánica, las que afectan el proceso de descomposición. Estas sustancias se pueden agrupar, en forma muy general, de la siguiente manera:

- a. Celulosa
- b. Hemicelulosa
- c. Lignina

- d. Fracción soluble en agua: azúcares simples, amino-ácidos y ácidos alifáticos
- e. Fracción soluble en alcohol: grasas, ceras, resinas y algunos pigmentos
- f. Proteínas

Cada uno de estos componentes tiene una tasa propia de descomposición. En orden decreciente de rapidez: azúcares solubles > polisacáridos > celulosa > hemicelulosa > lignina. En un material compuesto por varias sustancias la pérdida total de peso se puede considerar la sumatoria de las pérdidas individuales (Minderman, 1968).

Las concentraciones relativas de los constituyentes varían con el tiempo a medida que la descomposición procede, esto es, los componentes solubles y más lábiles son degradados rápidamente por los descomponedores y, con el tiempo, aumenta la proporción de materiales más resistentes como ligninas, grasas y ceras. De este modo se explica que en la mayoría de los trabajos sobre descomposición se halle una fase de pérdida inicial rápida, seguida de un período de descomposición más lento (Wieder y Lang, 1981).

La lignina no sólo es un componente estructural de difícil degradación, sino que también puede retardar la descomposición de la celulosa actuando como una barrera física que obstruye la acción de los descomponedores. Los resultados obtenidos por Fogel y Cromack (1977) y Meentemeyer (1978) indican que la lignina puede ser el más importante regulador del proceso de descomposición. Sin embargo, Melillo *et al* (1982) hallaron que la relación entre contenido inicial de lignina/contenido inicial de N provee una mejor correlación con la descomposición que estos factores por sí solos.

Los materiales derivados de las plantas comprenden una variedad de tejidos que difieren en sus propiedades físico-químicas tales como: hojas, flores, frutos, tallos y raíces. Cada tejido muestra una tasa de descomposición diferente, así por ejemplo, es consistentemente mayor en las hojas que en los tallos (Swift *et al*, 1979). Sin embargo la descomposición de las hojas varía mucho dependiendo de la especie (Golley, 1978; Tanner, 1981; Day, 1982).

Daubenmire y Prusso (1963) han señalado que las características físicas del material afectan la accesibilidad de los organismos descomponedores favoreciendo o retardando el proceso de descomposición. Witkamp (1966) y Fournier y Camacho (1973) sugieren la importancia del enrollamiento de las hojas, y por consiguiente su menor superficie de contacto con el suelo, como un factor que retarda el proceso de descomposición.

Otro factor importante es el grado de subdivisión del sustrato (Tukey, 1970). La lixiviación es un componente de la descomposición relacionado con el contenido de material soluble en agua y con la accesibilidad de éste al agua: la fragmentación aumenta la superficie de exposición y por consiguiente la pérdida de elementos. Nykvist (1961) encontró que, aunque la cantidad de sustancias lixiviadas puede variar, el proceso difiere entre especies reflejando probablemente las diferencias estructurales de las hojas.

Fenton (1958) halló que la presencia de algunas especies de plantas inhibe la descomposición de otras, sugiriendo la presencia de sustancias modificadores o inhibidoras de la descomposición. Entre las sustancias modificadoras estudiadas se hallan los taninos (Benoit *et al*, 1968) y otros compuestos polifenólicos que utilizan las plantas como protección contra herbívoros y patógenos (Swift *et al*, 1979).

2.1.2 Influencia de las condiciones ambientales sobre el proceso de descomposición

La humedad y la temperatura son los más importantes reguladores de la descomposición, lógicamente este proceso se correlaciona con un gradiente latitudinal (Jenny *et al* 1949; Meentemeyer, 1978) y altitudinal (Shanks y Olson, 1961; Witkamp, 1963). También pueden existir notables variaciones estacionales dependiendo de lo marcadas que sean las estaciones (Malaisse *et al*, 1975). Witkamp y Frank (1969) encontraron variaciones diurnas directamente correlacionadas a la temperatura.

Partiendo del principio de que los reguladores climáticos más importantes son la energía térmica y la humedad, Meentemeyer (1976) propuso un modelo que correlaciona estas variables abióticas con la velocidad de descomposición. También encontró que la evapotranspiración real es un índice que combina los efectos de ambas variables y puede usarse para predecir el índice de descomposición en diferentes regiones, de manera muy general.

Sin embargo, el tamaño de los organismos descomponedores varía entre pocos micrones y algunos centímetros cúbicos y las características ambientales relevantes a éstos deben establecerse en la misma escala. Las características propias del micro-ambiente como aereación, pH, humedad y temperatura del suelo o del mantillo, dependiendo de donde se halle ubicada la materia orgánica en descomposición, pueden modificar el proceso de descomposición.

2.1.2.1 Temperatura

Dentro del rango de actividad de los organismos descomponedores la tendencia es a que aumente la descomposición conforme aumenta la

temperatura. En el suelo la liberación de CO_2 , indicador de la actividad biológica, se duplica cuando la temperatura aumenta 10°C (Witkamp y Frank, 1969). Según Alexander (1977) la temperatura óptima para el desarrollo de los organismos descomponedores se halla entre $30 - 40^\circ\text{C}$.

Witkamp (1963) encontró que la temperatura era el factor que determinaba la descomposición en los ambientes húmedos. En un estudio posterior, Witkamp (1966) trabajando con las mismas especies pero en un ambiente más seco, encontró una fuerte correlación entre la descomposición y el contenido de humedad.

Un incremento en la temperatura no siempre resulta en una velocidad de descomposición mayor (Daubenmire y Prusso, 1963). Probablemente es debido a la interacción de la temperatura con otros factores ambientales, entre ellos la humedad. Swift *et al* (1979) enfatizan la necesidad de tener cautela a la hora de extrapolar una relación derivada de circunstancias particulares a una generalización de las interrelaciones entre variables ambientales.

2.1.2.2 Humedad

El contenido de humedad es importante para los tejidos vivos y el agua es el medio de algunos organismos descomponedores como nemátodos y protozoarios. La humedad también es importante por su efecto sobre otros factores ambientales tales como la aereación y el pH.

Alexander (1977) señala que el nivel óptimo para los organismos descomponedores que se hallan en el suelo es de 60-70%. Sin embargo el nivel óptimo puede variar dependiendo de la temperatura. De hecho, la actividad estacional es una combinación de efectos de temperatura y humedad difíciles de desligar (Swift *et al*, 1979).

2.1.3 Los organismos descomponedores

Aunque en el proceso de desintegración de la materia orgánica puede intervenir la meteorización, el proceso de descomposición se debe fundamentalmente a los requerimientos nutricionales de diversos organismos heterótrofos que utilizan las sustancias contenidas en el sustrato como fuente de energía y elementos para la síntesis de su protoplasma. El excedente de los elementos no consumidos, CO_2 y otros productos de desecho son liberados al medio (Alexander, 1977).

Entre los organismos que intervienen en la descomposición se hallan representados casi cada clase u orden de invertebrados (Reichle, 1977). Sin embargo, la mayoría de los organismos que interviene directamente son bacterias y hongos.

2.1.3.1 Bacterias

Las bacterias son los organismos más pequeños y numerosos que habitan el mantillo. Estas asimilan entre 20 y 40% del carbono contenido en el sustrato. Los macro y micro-nutrientes, aunque requeridos en cantidades mucho más pequeñas que el carbono, son indispensables para el metabolismo microbiano y una cantidad insuficiente de un solo elemento puede limitar el crecimiento de la población (Alexander, 1977).

Los procesos fundamentales de la transformación de la materia por las bacterias pueden resumirse como sigue:

1. Los constituyentes del sustrato comienzan a transformarse bajo la influencia de las enzimas microbianas (fase inicial del crecimiento de la población bacteriana).
2. Las bacterias sintetizan las proteínas, ácidos nucleicos y polisacáridos que requieren. (La población entra en una fase de crecimiento exponencial).
3. Algunos de los productos terminales y de desecho son liberados al medio externo, se produce una "contaminación" del micro-ambiente bacteriano y un paulatino agotamiento del sustrato (sobreviene la muerte exponencial de la población). En este punto también es de importancia la depredación por protozoarios y otras bacterias.

2.1.3.2 Hongos

Aunque pueden intervenir en todos los procesos de descomposición, los hongos son determinantes para la degradación de sustancias donde la relación C : N es muy alta, como la lignina, o donde el N constituye un elemento limitante para las poblaciones bacterianas. Esto se debe a que utilizan de forma más eficiente el C y el N, aunque también excretan compuestos nitrogenados. Por esta razón ayudan a disminuir la relación C/N volviendo el sustrato más susceptible a ser atacado por otros organismos. La relación C/N del protoplasma de los hongos es de aproximadamente 30-40:1 mientras que en las bacterias es de 5-15:1 (Alexander, 1977).

En el suelo, generalmente los hongos contribuyen más que las bacterias, en términos de biomasa, aunque esto varía dependiendo del sustrato y la humedad.

Se han encontrado hasta 4 m de micelio por mm^3 de suelo, pero no existen datos precisos sobre las concentraciones en el mantillo de los bosques tropicales (Tribe, 1963).

Los hongos también pueden hallarse formando micorrizas, esto es, asociaciones simbióticas con plantas superiores. Se ha comprobado que estos hongos transfieren los nutrimentos liberados en la mineralización directamente a las raíces de las plantas (Herrera *et al*, 1978). Sin embargo, la participación directa de las micorrizas en el proceso de descomposición no ha sido demostrada (Jordan, 1982).

2.1.3.3 Fauna

Según Edwards y Heath (1963) y Reichle (1977), la presencia de la fauna puede alterar el proceso de descomposición de diversas formas:

- a. El efecto mecánico de fragmentar el sustrato aumenta el área de exposición susceptible al ataque de otros organismos y al lavado de sustancias por la lluvia.
- b. El transporte pasivo de las esporas de otros organismos descomponedores facilita la dispersión y consecuentemente la efectividad de los mismos.
- c. Mejora la estructura del suelo al fragmentar e incorporarle materia orgánica y, a veces, creando canales de aereación como en el caso de hormigas y lombrices. En este caso se favorecen las poblaciones de microorganismos residentes.

- d. La depredación sobre la microflora y hongos libera los elementos inmovilizados por éstos y regula las poblaciones de heterótrofos.

2.2 Métodos para evaluar la descomposición

Para determinar la tasa de descomposición de la hojarasca se han utilizado muy diversas metodologías dependiendo del tipo de material y de las condiciones del medio ambiente. Entre ellas pueden citarse la relación entre la producción anual total de hojarasca y la cantidad total de hojarasca en el suelo en un momento dado (Jenny, *et al*, 1949; Nye, 1961; Olson, 1963), la liberación de CO₂ (Singh, 1969) y la ubicación del sustrato dentro de un cuadro de madera cubierto con cedazo (Attiwill, 1968). También se han empleado radioisótopos en estudios de mineralización (Odum y Pigeon, 1970).

Un método muy difundido es el uso de bolsas de descomposición fabricadas con malla o cedazo de plástico o fibra de vidrio. Algunos autores consideran que este método subestima la velocidad de descomposición al restringir el ingreso de artrópodos grandes, anélidos o vertebrados (Edwards y Heath, 1963; Bocock, 1964) y también porque el material se halla más conglomerado y con mayor contenido de humedad (Gosz *et al*, 1971; Witkamp y Olson, 1963). Madge (1965), comparando la velocidad de descomposición utilizando hojas dentro de bolsas y hojas no confinadas, encontró que en las bolsas la descomposición es entre 1/5 a 1/10 menor.

Edwards y Heath (1973) compararon la tasa de descomposición utilizando mallas de 7 mm y 0.5 mm y encontraron tres veces más pérdidas en las de 7 mm. Swift *et al* (1981), utilizando mallas de 125 mm y 10 mm hallaron un 30% de

diferencia entre ambas a las primeras 4 semanas y consideraron que la descomposición real cae dentro del rango de los dos valores obtenidos. Por esta razón, las comparaciones entre diferentes estudios deben hacerse con cuidado. Sin embargo, se puede comparar entre tratamientos evaluados con la misma metodología con bastante precisión. Al seleccionar el tamaño de la malla para las bolsas es importante que permitan el ingreso de la fauna pero minimizando las pérdidas producto de la fragmentación. Gosz *et al*, (1972) consideran que una abertura de 3 mm cumple ambos requisitos.

Este método tiene la ventaja de que permite seguir el proceso de descomposición de un grupo de hojas cuyo tipo y cantidad se conocen con exactitud a la vez que disminuye el riesgo de perder material cuando éste se fragmenta. Esto es ventajoso si se desea evaluar la tasa de mineralización.

3. MATERIALES Y METODOS

El proyecto de investigación cooperativo entre la Universidad de Florida y el CATIE está ubicado en Florencia Norte, CATIE, Turrialba. Se encuentra a 650 m.s.n.m., la precipitación media anual es de 2700 mm (Cuadro 1) y la temperatura promedio 22.7°C. Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1979) se considera Bosque Premontano Muy Húmedo.

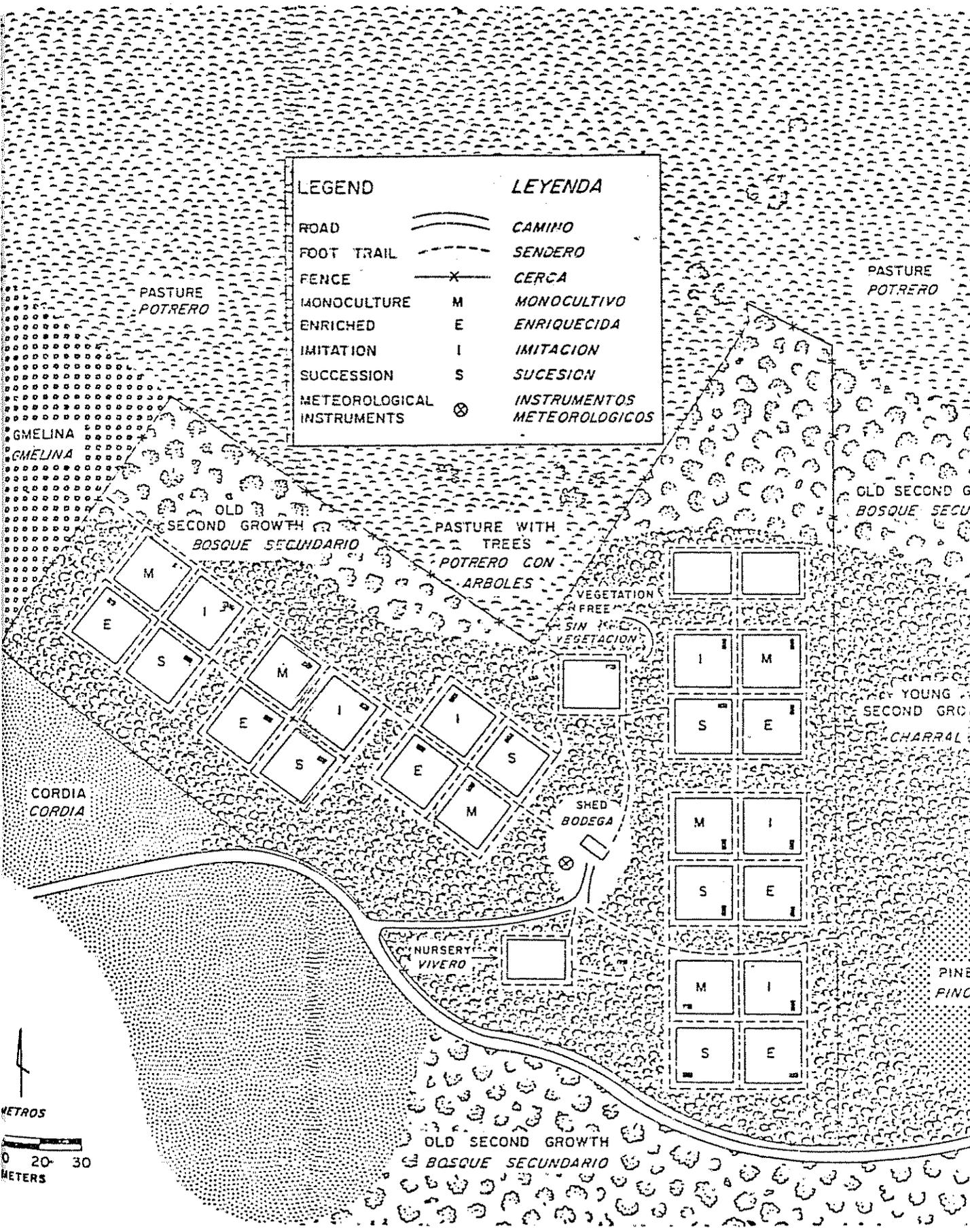
Cuadro 1. Precipitación mensual (mm) para el período de estudio y promedio de 39 años.

MES	1981*	Promedio de 39 años**
Enero	221.1	168.0
Febrero	148.9	138.2
Marzo	116.7	70.4
Abril	222.9	133.0
Mayo	233.7	219.2

* Valores obtenidos en el sitio experimental.

** Valores obtenidos de la estación meteorológica del CATIE (distancia del sitio experimental = 3000 m, diferencia de elevación = 48 m).

El área cercada es de aproximadamente 2,4 ha (Figura 1). En enero de 1979 se taló y a finales de marzo se quemó el bosque secundario que allí existía (Ewel *et al.*, 1981) y se establecieron cuatro tratamientos



LEGEND		LEYENDA
ROAD		CAMINO
FOOT TRAIL		SENDERO
FENCE		CERCA
MONOCULTURE	M	MONOCULTIVO
ENRICHED	E	ENRIQUECIDA
IMITATION	I	IMITACION
SUCESION	S	SUCESION
METEOROLOGICAL INSTRUMENTS	⊗	INSTRUMENTOS METEOROLOGICOS

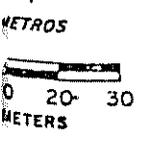


Fig. 1. Ubicación de las parcelas. Florencia Norte, CAMTE, Ecuador.

con seis repeticiones. El diseño experimental consiste de bloques completos al azar, con una repetición por bloque. Cada tratamiento tiene 16 x 16 m y se deja un metro como efecto de borde, por lo que el tamaño efectivo es de 14 x 14 m. Hay 5 m de distancia entre las diferentes repeticiones que se mantienen cubiertos con la vegetación original. Los tratamientos son los siguientes:

1. SUCESION: Sirve como control para juzgar el comportamiento de los otros ecosistemas en relación a éste. En esta parcela toda la vegetación existente es producto de la sucesión ecológica, sin ninguna intervención humana.
2. IMITACION: Toda la vegetación existente ha sido plantada, tratando de imitar la complejidad estructural que se observa en la parcela de sucesión.
3. SUCESION ENRIQUECIDA: Se ha dejado actuar la sucesión ecológica, pero mensualmente se le añade un mínimo de 10.000 semillas de al menos 20 especies que no crecen naturalmente en los alrededores. Se trata de determinar si es posible crear algo aún más complejo que lo que produce la naturaleza misma.
4. MONOCULTIVO: Contiene una especie a la vez pero las especies cambian en el tiempo tal como lo hace la sucesión primero se sembró, durante dos períodos consecutivos, una planta herbácea que fue maíz (*Zea mays*), luego una arbustiva que fue yuca (*Manihot esculenta*) y por último, en noviembre de 1980, árboles de

laurel (*Cordia alliodora*) con espaciamiento de 2 x 2 m, que es lo que existe durante el desarrollo del presente estudio. Estas parcelas son deshierbadas periódicamente para mantenerlas libres de malezas.

Durante el período de estudio las parcelas de Sucesión tenían 1.5 años de edad y la plantación de *Cordia* era menor de 1 año. Brown (1982) provee información más detallada sobre la composición florística y la estructura de la vegetación en estas parcelas.

Existe además de estos tratamientos, una parcela de 12 x 12 m totalmente libre de vegetación que se utiliza como control en estudios sobre los cambios físico-químicos del suelo y la descomposición de raíces. El área restante se mantiene cubierta con el bosque secundario original.

En estos tratamientos se evalúan, entre otras cosas, la productividad sobre y bajo el suelo, la tasa de consumo por los herbívoros y las respuestas de cada tratamiento a este consumo, las entradas, salidas e inmovilización de los nutrimentos en relación a los ecosistemas y los cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo.

La tasa de descomposición de la materia orgánica y de liberación de nutrimentos se evaluó en las parcelas de Sucesión, Imitación, Monocultivo y en la parcela libre de vegetación, utilizando para ello bolsas de descomposición.

3.1 Preparación de las bolsas de descomposición

El tamaño de las bolsas de descomposición fue de 20 x 38 cm. La parte superior estaba formada por una malla de hilos de plástico con aperturas de 3 mm y la parte inferior de cedazo plástico con hoyos de 1 mm². Ambos materiales fueron unidos entre sí por grampas de monel. Este diseño tuvo como propósito el minimizar las pérdidas del material orgánico que se fragmentara como producto de la descomposición, tratando de crear un microambiente interno no muy diferente del medio exterior en cuanto a temperatura y humedad, así como el permitir la entrada de artrópodos relativamente grandes. A cada bolsa se le asignó un número por medio de una colilla de aluminio adherida al cedazo por un alambre de cobre.

Para los tratamientos de Sucesión, Imitación y Monocultivo se prepararon 8 bolsas por repetición conteniendo una mezcla de las especies más abundantes en cada tratamiento. Además de éstas, para los tratamientos de Sucesión, Imitación y Sin vegetación se prepararon 8 bolsas por repetición conteniendo *Cordia alliodora*.

3.2 Determinación del contenido de las bolsas

Periódicamente se efectúan en las parcelas mediciones sobre productividad, estructura y arquitectura de la vegetación. Como parte de estas mediciones, en octubre de 1980 se determinó en cada tratamiento el índice de área foliar por el método de intercepción vertical (Warren-Wilson, 1963). Con ésto, se estimó el área foliar que representa cada una de las especies dentro de cada tratamiento (Cuadro 2).

En el tratamiento de Sucesión se escogieron las 5 especies más abundantes, las cuales representaban el 59,6% del área foliar de este tratamiento. En el tratamiento de Imitación, las 3 especies más abundantes representaban el 60,5%. Se asumió que en el Monocultivo, las hojas de *Cordia* representaban el 100% del área foliar (Cuadro 2).

Se tomó una muestra de 50 hojas de cada especie para determinar su contenido de humedad y determinar la relación existente entre el peso fresco y el peso seco. De esta manera se estableció el aporte de materia orgánica seca con que contribuye cada especie al mantillo, suponiendo que el tiempo de recirculación es el mismo para todas las especies. Para llenar las bolsas de descomposición se pesó la cantidad de hojas frescas requeridas para mantener, dentro de cada bolsa, las mismas proporciones de materia seca por especie que se encuentran en las parcelas (Cuadro 1). Se procuró tener un peso seco inicial por bolsa de aproximadamente 30 g. De esta manera, al combinar las 6 repeticiones se tenían aproximadamente 180 g de materia seca por tratamiento. Esto se hizo con el fin de que, asumiendo un máximo de descomposición de 90%, quedaran al final del período de evaluación al menos 18 g de material seco con que efectuar el análisis químico correspondiente.

3.3 Llenado de las bolsas de descomposición

Las hojas para llenar las bolsas de descomposición se recolectaron de sitios próximos a las parcelas y se trató de proceder lo más pronto posible al llenado de las mismas. Cuando el llenado no se pudo efectuar de inmediato se guardaron las hojas en bolsas de plástico y en refrigeración.

Cuadro 2. Abundancia relativa de las especies en las parcelas y en las bolsas de descomposición.

	AREA FOLIAR		Peso fresco por bolsa (g)	Peso seco por bolsa (g)	% de humedad por especie
	% en las parcelas	% por bolsa			
SUCESION					
<i>Panicum maximum</i>	24,7	41,4	50,0	12,4	24,8
<i>Bocconia frutescens</i>	15,7	26,4	60,0	7,8	13,0
<i>Clibadium</i> Aff. <i>Suriamenses</i>	7,8	13,1	17,0	4,3	25,3
<i>Trema micrantha</i>	6,0	10,1	10,0	5,5	55,0
<i>Paspalum</i> spp.	5,4	9,0	17,0	1,5	9,4
TOTAL	59,6	100,0	144,0	31,6	
IMITACION					
<i>Cymbopogon citrus</i>	31,4	51,9	75,0	18,9	25,2
<i>Crotalaria angiroides</i>	15,6	25,8	34,0	7,7	22,6
<i>Manihot esculenta</i>	13,5	22,3	14,0	3,5	25,0
TOTAL	60,6	100,0	123,0	30,1	
MONOCULTIVO					
<i>Cordia alliodora</i>	100,0	100,0	78,0	29,9	61,7
TOTAL	100,0	100,0	78,0	29,9	

Se procuró trabajar sólo con hojas maduras, excluyendo el material seco para tener una muestra más homogénea posible. Los zacates (*Panicum* y *Cymbopogon*) debieron fragmentarse antes de introducirlos en las bolsas. Debido al tamaño de las mismas, se cortaron en trozos de la misma longitud de las bolsas y se revolvieron bien.

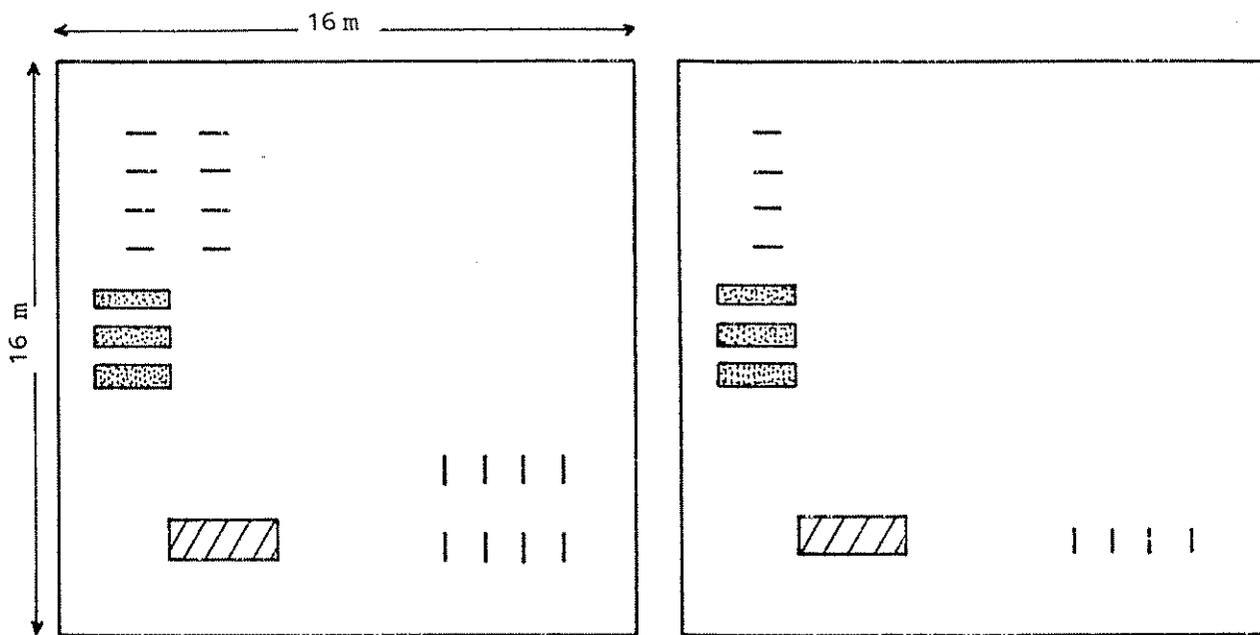
A la hora de llenar las bolsas se escogió 6 bolsas al azar para cada tipo de follaje y se determinó su peso seco y el contenido de N, P, K, Ca, Mg y S. Estos son los datos iniciales para las curvas de descomposición.

3.4 Ubicación en el campo

Se hicieron grupos de 8 bolsas que fueron asignados al azar a las diferentes repeticiones. De esta manera, cada repetición de la Sucesión y la Imitación tenían inicialmente 8 bolsas con la vegetación propia del tratamiento y 8 bolsas adicionales con *Cordia*. Alternando aleatoriamente bolsas con los 2 tipos de hojas, se distribuyeron en 2 dobles filas guardando aproximadamente 1 m de distancia entre bolsas (Figura 2a). Cada repetición del Monocultivo tenía 8 bolsas con *Cordia* distribuidas en hileras, también con 1 m de distancia entre bolsas (Figura 2b). Aunque existe una única parcela sin vegetación, se distribuyeron dentro de ésta 6 hileras con 8 bolsas de *Cordia* cada una, simulando 6 repeticiones (Figura 2c).

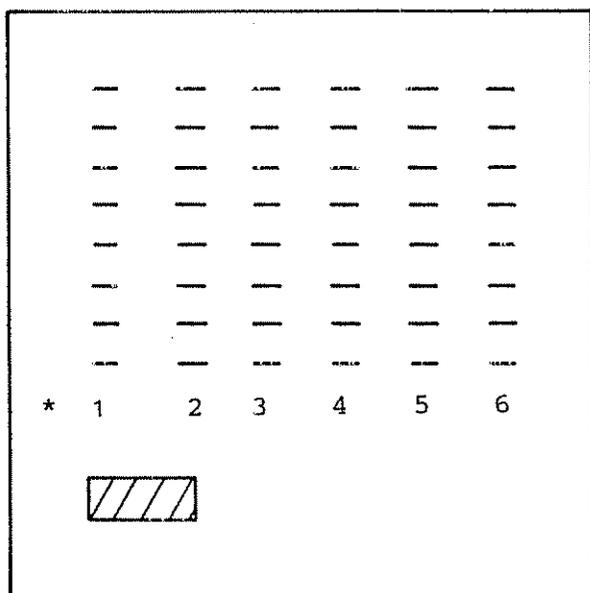
3.5 Recolección de las bolsas y determinación del peso seco

De cada repetición se recogió una bolsa periódicamente para cada tipo de follaje. La primera recolección se efectuó una semana después de su



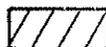
Sucesión e Imitación.

Monocultivo



Sin vegetación

Leyenda



Hoyo con lisímetros



Trampa para hojarasca



Bolsa de descomposición



Número de la repetición.

Fig. 2. Ubicación de las bolsas de descomposición en las parcelas de Sucesión e Imitación, Monocultivo y Sin vegetación.

ubicación en el campo y las siguientes con intervalos de 2 semanas. Esto se hizo debido a que se esperaba al inicio una pérdida más rápida de material debido a la lixiviación. El tiempo total del estudio fue de 15 semanas.

A partir de la segunda recolección, a la hora de recoger las bolsas con follaje de la Imitación se notó que inexplicablemente faltaban 4 bolsas. Una de las bolsas faltantes, programada para la segunda recolección, fue omitida. Sin embargo, a partir de la tercera recolección quedaba muy poco material en algunas de las bolsas. Se pensó que el contenido de éstas desaparecería totalmente al cabo de pocas semanas y no habría suficiente material para efectuar el análisis químico, quedando así varios puntos en las curvas de mineralización con menos de 6 repeticiones. A partir de ese momento, cuando faltaba una de las bolsas programada para una recolección, se procedió a recoger la que había sido programada inicialmente para la siguiente recolección. Por este motivo, las últimas 3 tomas de datos se efectuaron en base a solamente 5 repeticiones.

Para ser trasladada al laboratorio, cada bolsa se colocó en una bolsa de plástico individual. Fueron secadas al horno a 70°C durante 48 horas para determinar el peso seco de las mismas. En las últimas recolecciones, una vez secas las bolsas, se desprendían de algunas de éstas pequeñas cantidades de tierra y materia orgánica que caían a través del cedazo. El peso de este material fluctuaba entre 0,1 a 2 g salvo pocos casos excepcionales en los que pesó de 3 a 4 g. Como no fue posible separar la tierra de las partículas orgánicas, el material se incluyó como parte del

peso seco del contenido de la bolsa, sin embargo, se descartó a la hora de efectuar el análisis químico para evitar la excesiva contaminación por tierra.

3.6 Análisis químico

Para tomar los datos del contenido inicial de nutrimentos y del contenido a la primera recolección se analizó cada bolsa por separado. Por razones económicas, en las recolecciones siguientes se unieron las repeticiones en base a su proximidad en el campo (Figura 2). Para los tratamientos de Sucesión, Imitación y Monocultivo se unieron los contenidos de las bolsas en las repeticiones 1 - 2 y 5 - 6 y se analizaron individualmente los de la 3 y 4. En el tratamiento sin vegetación se unieron las repeticiones 2-3 y 4-5 y se analizaron individualmente la 1 y 6. El resultado del análisis químico de la unión de 2 bolsas se multiplicó por el peso seco de cada bolsa individual para determinar la concentración relativa de nutrimentos dentro de éstas. A partir de estos análisis solamente se efectuó el análisis químico para las recolecciones de las semanas 3, 7, 11 y 15. A consecuencia de la unión de repeticiones, estos tiempos se analizaron en base a 4 repeticiones.

El material seco fue entregado al laboratorio de suelos del CATIE para analizar el contenido de N, P, K, Ca, Mg y S. El material se fragmentó primero con un molino grueso y luego se molió con un tamiz #40. Se efectuaron 2 extracciones para cada bolsa y cuando la diferencia en el resultado de ambas sustancias fue mayor de 10% el análisis se repitió. El análisis estadístico de los datos se efectuó con el promedio de ambas extracciones.

Para ejecutar cada extracción para leer el contenido de P, K, Ca, Mg y S, se pesó 0,5 g de materia seca, se le añadió una solución nítrico-perclórica (5 a 1) y se dejó en reposo una noche. El contenido de K, Ca y Mg se determinó por espectrofotometría de absorción atómica (Bateman, 1979), el contenido de P se determinó por colorimetría (Jackson, 1954) y el S por turbidimetría con BaCl_2 (Bardsley y Lancaster, 1965).

Para determinar el contenido de N total se pesó 0,1 g de materia seca y se le añadió 2,5 cc de mezcla digestora ($\text{H}_2\text{SO}_4 + \text{KSO}_4 + \text{CuCO}_4$ con selenito de sodio + óxido de mercurio), se calentó a punto de ebullición durante 1 1/2 hora y se destiló utilizando un micro-Kjeldahl (Müller, 1961).

3.7 Análisis estadístico

Para cada tiempo de recolección se efectuó un análisis de varianza comparando el peso seco de las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos. Lo mismo se hizo para comparar el contenido de cada uno de los elementos que contenían estas hojas en cada tiempo de recolección. Para detectar las diferencias entre tratamientos se utilizó una prueba de Duncan.

En el caso de que faltaran bolsas se calcularon los valores faltantes por el método de parcelas perdidas (Steel y Torrie, 1980). Sin embargo, por haber unido repeticiones a la hora de efectuar el análisis químico en el caso de los nutrimentos no se calcularon las parcelas perdidas y cuando faltaron datos el análisis de varianza se hizo asumiendo un diseño completamente aleatorio.

4. RESULTADOS

El Cuadro 3 resume el peso seco y la concentración inicial de nutrimentos para cada tipo de follaje. Una de las muestras del follaje de la Imitación mostró concentraciones de Ca, Mg y S muy diferentes de las restantes 5 repeticiones. Se trató de averiguar si este tipo de variación entre repeticiones obedecía a causas naturales o se trataba de una muestra contaminada. Para esto, se colectó nuevamente el mismo tipo de follaje en las mismas proporciones que al inicio y se repitió el análisis de S para 6 muestras. Los otros elementos no fue posible analizarlos debido al espectrofotómetro de absorción atómica estaba descompuesto. Los valores obtenidos en este nuevo análisis mostraron valores de S muy semejantes entre repeticiones, sin embargo el promedio general fue más bajo indicando una concentración promedio menor de S. En base a ésto se decidió eliminar la repetición anómala por considerarla contaminada y los datos iniciales de la Imitación se tomaron en base a 5 repeticiones.

Cuadro 3. Concentración inicial de nutrimentos para cada tipo de follaje. Los valores son promedios de 5 (Imitación) o 6 (sucesión y Monocultivo) muestras. Entre paréntesis la desviación estándar.

Tratamiento	Peso seco (g)	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	S (%)
Sucesión	29.1 (1.4)	2.7 (1.10)	.23 (.01)	2.32 (1.13)	1.47 (1.13)	.48 (1.02)	.23 (.02)
Imitación	28.7 (0.7)	3.01 (.19)	.28 (.02)	2.58 (.25)	.69 (.05)	.28 (.02)	.17 (.01)
Monocultivo	28.0 (0.6)	2.97 (.16)	.24 (.02)	1.64 (.28)	2.57 (.59)	.74 (.08)	.36 (.08)

4.1 Pérdida de peso seco

La Figura 3 muestra la tasa de pérdida de peso seco de la vegetación propia de cada tratamiento en la Sucesión, la Imitación y el Monocultivo. En los 3 tratamientos se observa una rápida pérdida inicial de peso en las primeras 3 semanas y a partir de allí un proceso mucho más lento. En algunos tiempos de recolección se observa una ganancia neta con respecto al punto anterior. A la tercera semana la Imitación muestra la mayor pérdida de peso (59 - 82%), seguida por la sucesión (33 - 51%) y el monocultivo (10 - 33%).

A partir de la tercera semana la curva de la Imitación muestra fluctuaciones, pero aunque hay ganancias y pérdidas los valores de pérdida de material no vuelven a ser tan altos como en la semana 3. Al final del período de evaluación la pérdida es de 62 a 75% lo que queda dentro del rango de variación de la tercera semana.

La curva para el tratamiento de Sucesión también muestra fluctuaciones; sin embargo muestra 2 "picos" de pérdida neta en las semanas 3, donde alcanza un máximo de 50% de descomposición y la semana 15, donde se perdió 55 - 77% del total inicial.

Aunque las curvas de la Sucesión y la Imitación son diferentes, debido a la pérdida diferencial a la tercera semana y al diferente patrón de

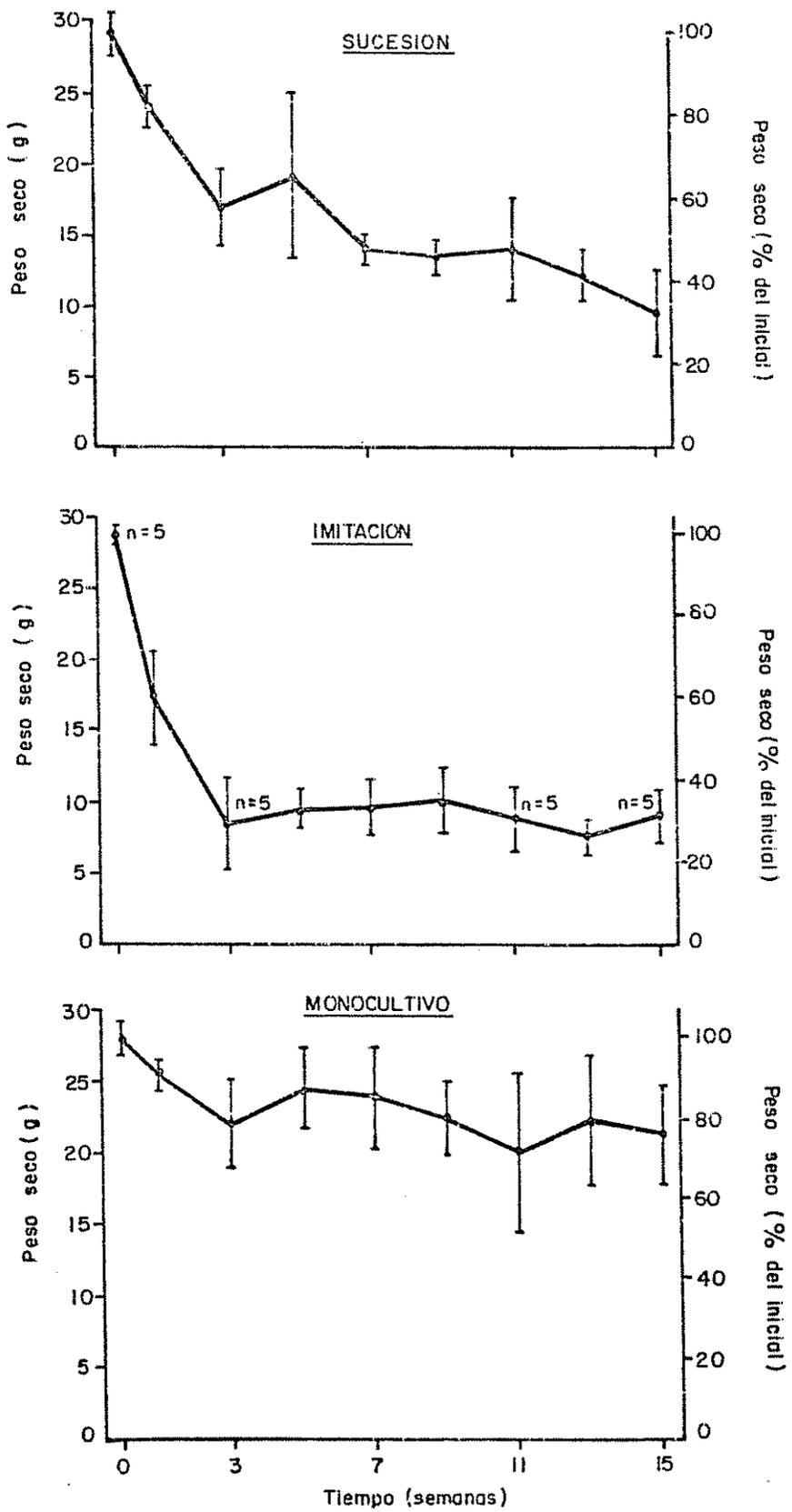


Fig. 3 Pérdida de peso en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)

fluctuaciones, no se observa ninguna diferencia en cuanto a la pérdida de peso al final de la semana 15.

Entre las semanas 3 y 7 el monocultivo muestra un incremento de peso de 6 a 9% del peso total inicial. A partir de allí vuelve a perder peso hasta alcanzar un máximo de pérdida neta a la 11 va. semana. Sin embargo en este punto la diferencia de peso entre repeticiones es muy alta y la pérdida fluctúa entre 9 y 48%. Al final del período de evaluación el rango de pérdida oscila entre 11 y 37%, valores muy similares a los mostrados en la semana 3. Al final del período de evaluación de las hojas de *Cordia* muestra en el promedio un 40% menos de descomposición que en los otros tratamientos.

La descomposición de las bolsas de *Cordia* ubicadas en los 4 tratamientos (Figura 4) muestran un comportamiento similar al descrito para el Monocultivo. Hay una pérdida de peso hasta la tercera semana con un rango de pérdida entre 1 a 40% y a partir de allí pequeñas fluctuaciones en los promedios para cada uno de los diferentes tratamientos. Solamente la parcela sin vegetación mostró una diferencia estadísticamente significativa ($P=0.05$) en la semana 5 y altamente significativa ($P=0.01$) en la semana 15 con respecto a los otros tratamientos.

4.2 Influencia de las hormigas sobre el proceso de descomposición

En la parcela sin vegetación (Figura 5) fue notoria la influencia de las hormigas sobre el proceso de pérdida de peso. Del total inicial 48

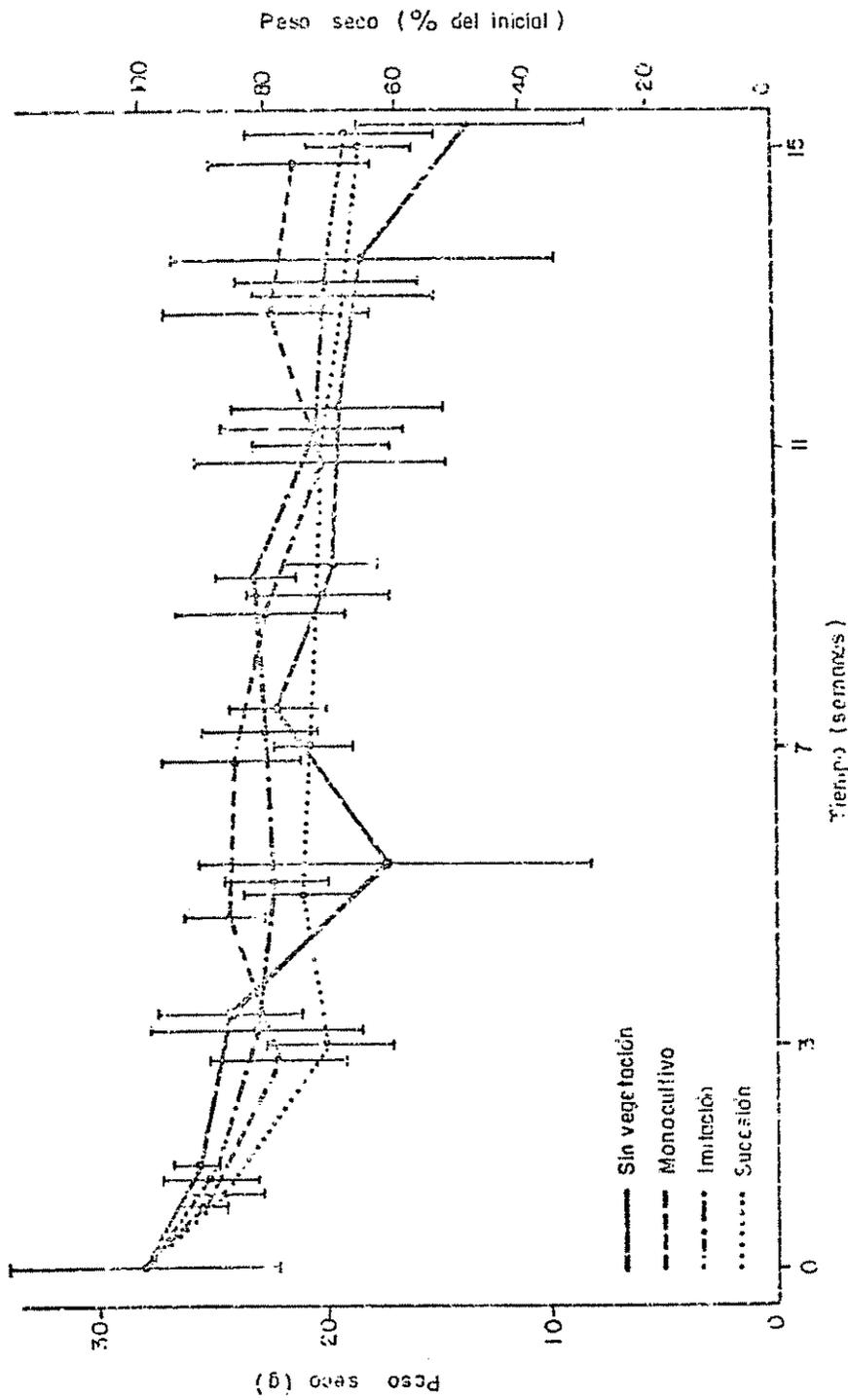


Fig. 4 Pérdido de peso en las hojas de *Cordia alliodora* en todos los tratamientos (Barras = S)

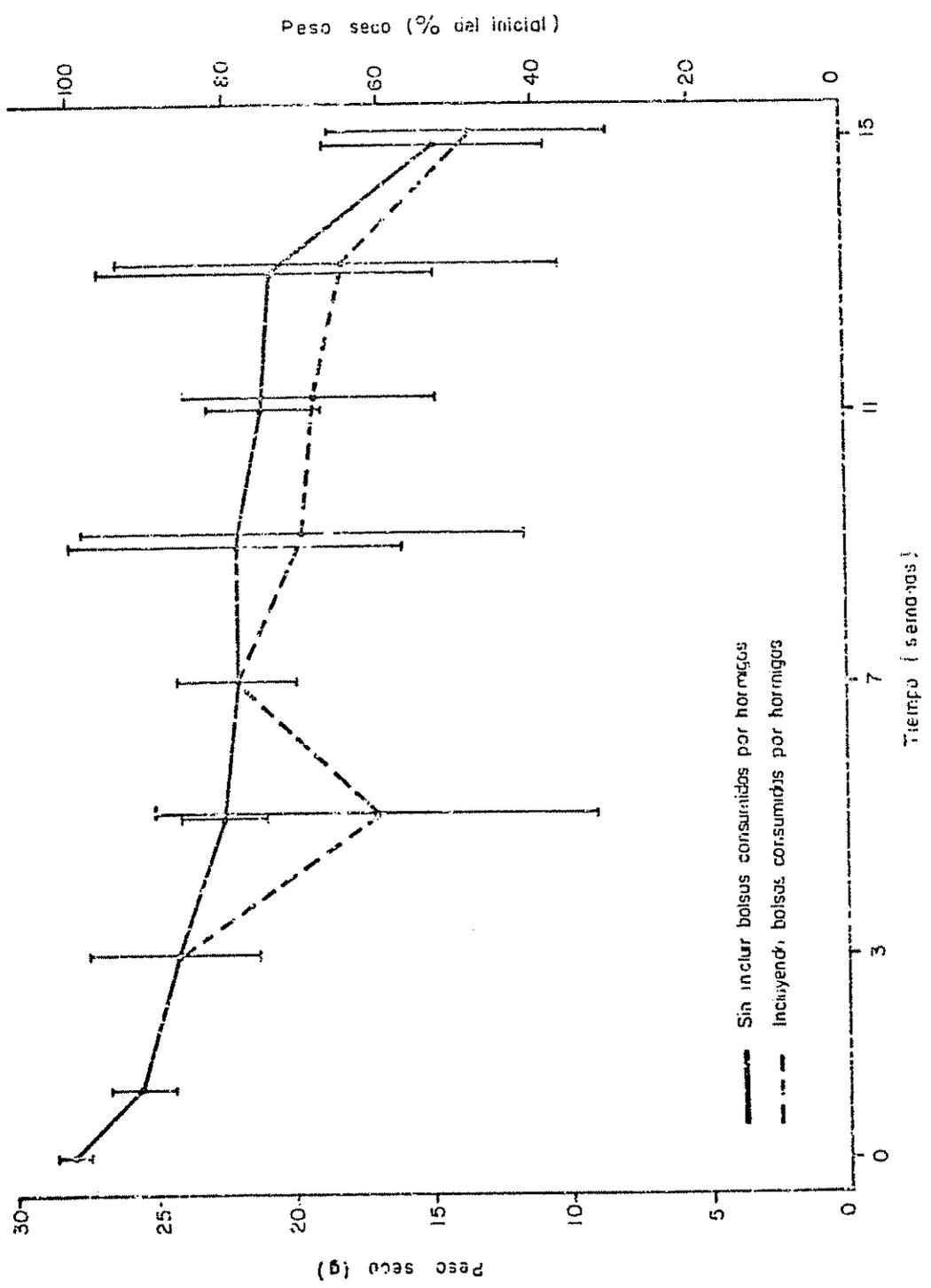


Fig. 5. Pérdida de peso seco de las hojas de *Carola* ubicadas en la parcela sin vegetación (Barras=S)

bolsas, 8 (el 16,7 %) fueron parcialmente consumidas por las hormigas. Aunque a la hora de recolectar las bolsas se observó la presencia de varias especies, por el tipo de daño causado a la lámina foliar se considera que el mayor consumo lo efectuaron las hormigas zompopas (*Atta cephalotes*). En los otros tratamientos, solamente 1 bolsa conteniendo follaje de la Sucesión y 1 de la Imitación mostraron este tipo de daño.

Entre las 2 curvas de la Figura 5, la diferencia promedio a la quinta semana es de casi 20%, en las semanas 9, 11 y 13 esta diferencia es de 8-10% y en la última semana de evaluación es de 6%.

El peso de las bolsas atacadas por las hormigas se tomó en cuenta a la hora de elaborar los promedios por tratamiento dado que el consumo del follaje por la fauna es parte del proceso de descomposición. Sin embargo, esto puede originar una curva ficticia que encubra el verdadero proceso de descomposición, ya que el contenido de las bolsas debe haber sido consumido cuando este se hallaba relativamente fresco. Durante las últimas recolecciones, las hojas de Cordia en la parcela sin vegetación estaban corrugadas y fácilmente fragmentables, fenómeno menos notorio cuando había illovido fuertemente horas antes de la recolección.

4.3 Invasión de las bolsas por hongos

A partir de la recolección efectuada en la séptima semana, en muchas de las bolsas se pudo observar a simple vista una extensa red de hifas. La incidencia de éstas sufrió fluctuaciones en el tiempo y también varió

entre tratamientos (Cuadro 4). En las parcelas de la Sucesión la invasión fue más temprana que en los otros tratamientos y el número de bolsas invadidas fue consistentemente mayor. En la última observación se notó que el número de bolsas de *Cordia* con hifas era menor en la parcela sin vegetación.

Cuadro 4. Número de bolsas con hifas por tratamiento y recolección (n=6).

Tratamiento	S E M A N A							
	1	3	5	7	9	11	13	15
SUCESION	-	-	-	5	1	1	5	5
SUCESION (CORDIA)	-	-	-	2	-	4	3	4
IMITACION	-	-	-	1	1	-	1	1
IMITACION (CORDIA)	-	-	-	-	-	-	-	4
MONOCULTIVO (CORDIA)	-	-	-	-	-	1	1	6
SIN VEGETACION (CORDIA)	-	-	-	-	-	1	2	2

4.4 Pérdida de nutrientes

4.4.1 Nitrógeno

Comparando el proceso de mineralización del nitrógeno con la vegetación propia de cada tratamiento (Figura 6), se observa que las curvas tienen un comportamiento similar al de las curvas de pérdida de peso:

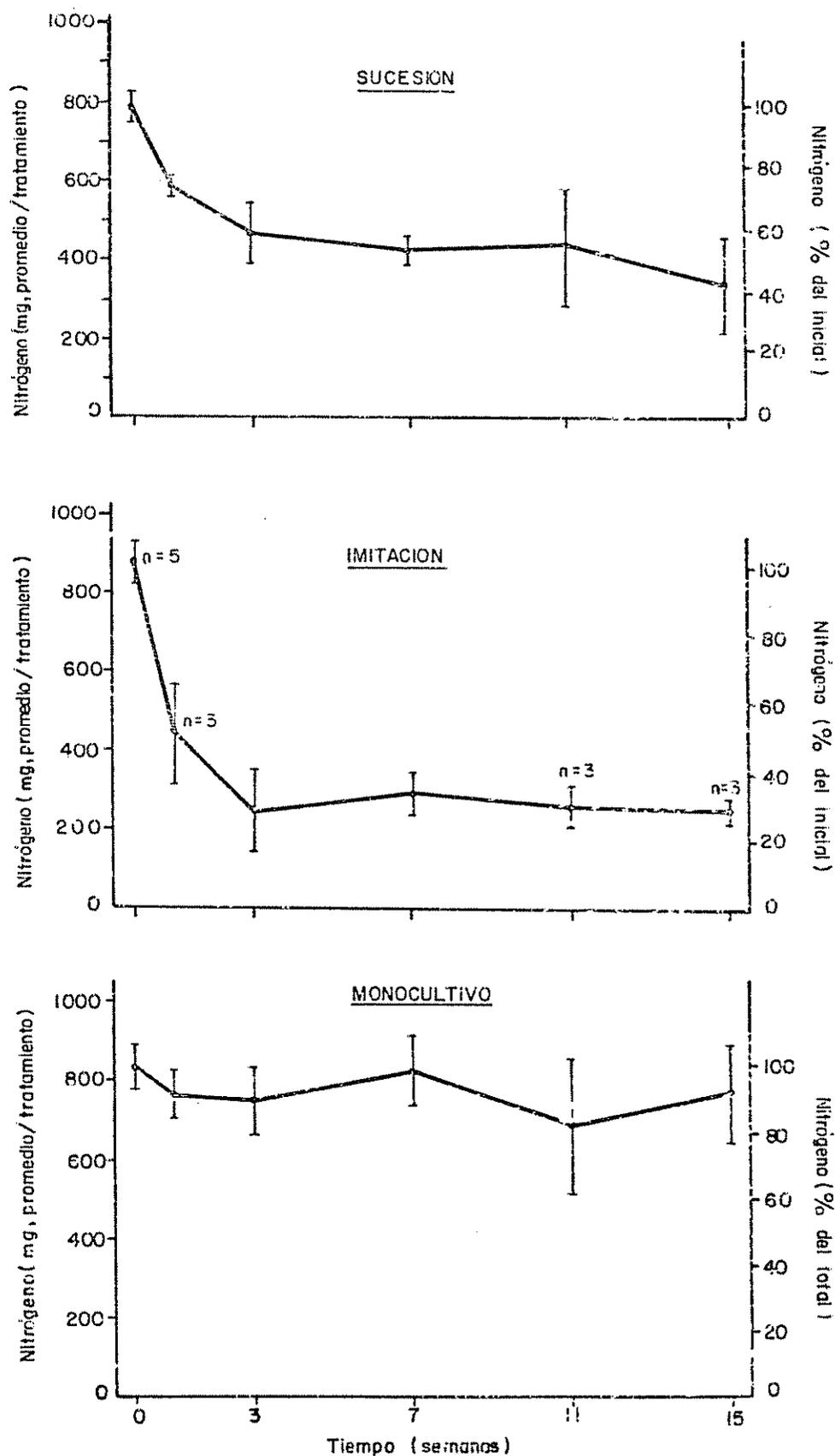


Fig. 6 Tasa de mineralización del N en el folioje propio de cada tratamiento (Barras = S)

hasta la tercera semana hay una pérdida rápida en la Imitación y la Sucesión (60-84% y 31-50% respectivamente) y una pequeña pérdida en el Monocultivo de 0,6-15%.

A partir de este punto, al igual que con el peso seco, Imitación no vuelve a tener pérdidas netas, la curva muestra pequeñas oscilaciones que no sobrepasan el rango de valores alcanzado a la tercera semana, para dar una pérdida final de 67-75%.

La Sucesión aumenta su concentración absoluta de N hasta la semana 11 y a partir de allí sufre una pérdida neta hasta un valor final de 42-73%, valores muy similares a los de la Imitación.

Las hojas del Monocultivo tienden más bien a aumentar su contenido inicial de N. A la séptima semana ha aumentado en promedio un 8,5% de la concentración inicial con respecto a la semana 3. A la semana 15 el contenido de N fluctúa entre 77 y 107%.

La mineralización del N de la *Cordia* sigue un patrón similar en todos los tratamientos (Figura 7.). La prueba de Duncan muestra una diferencia significativa ($p=.05$) del Monocultivo con respecto a la Imitación y la parcela sin vegetación y en la última semana la diferencia de la parcela sin vegetación con respecto a los restantes tratamientos es altamente significativa ($p=.01$).

4.4.2 Fósforo

La tasa de liberación del fósforo varía en los diferentes ecosistemas (Figura 8). En el Monocultivo, la tasa de pérdida inicial es casi el doble que la pérdida de peso seco. En la Imitación la pérdida (62- 85%)

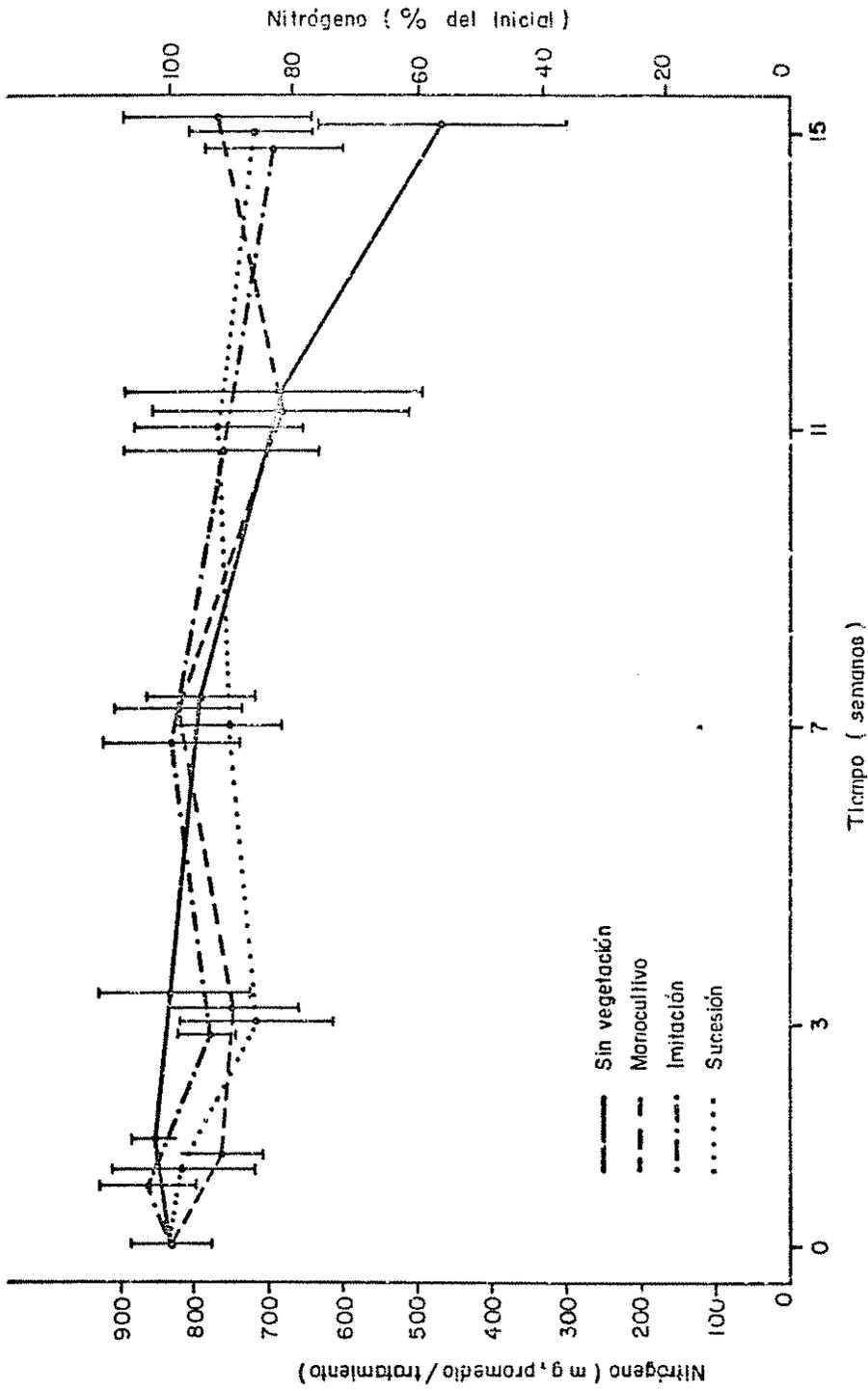


Fig. 7 Tasa de mineralización del N en las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)

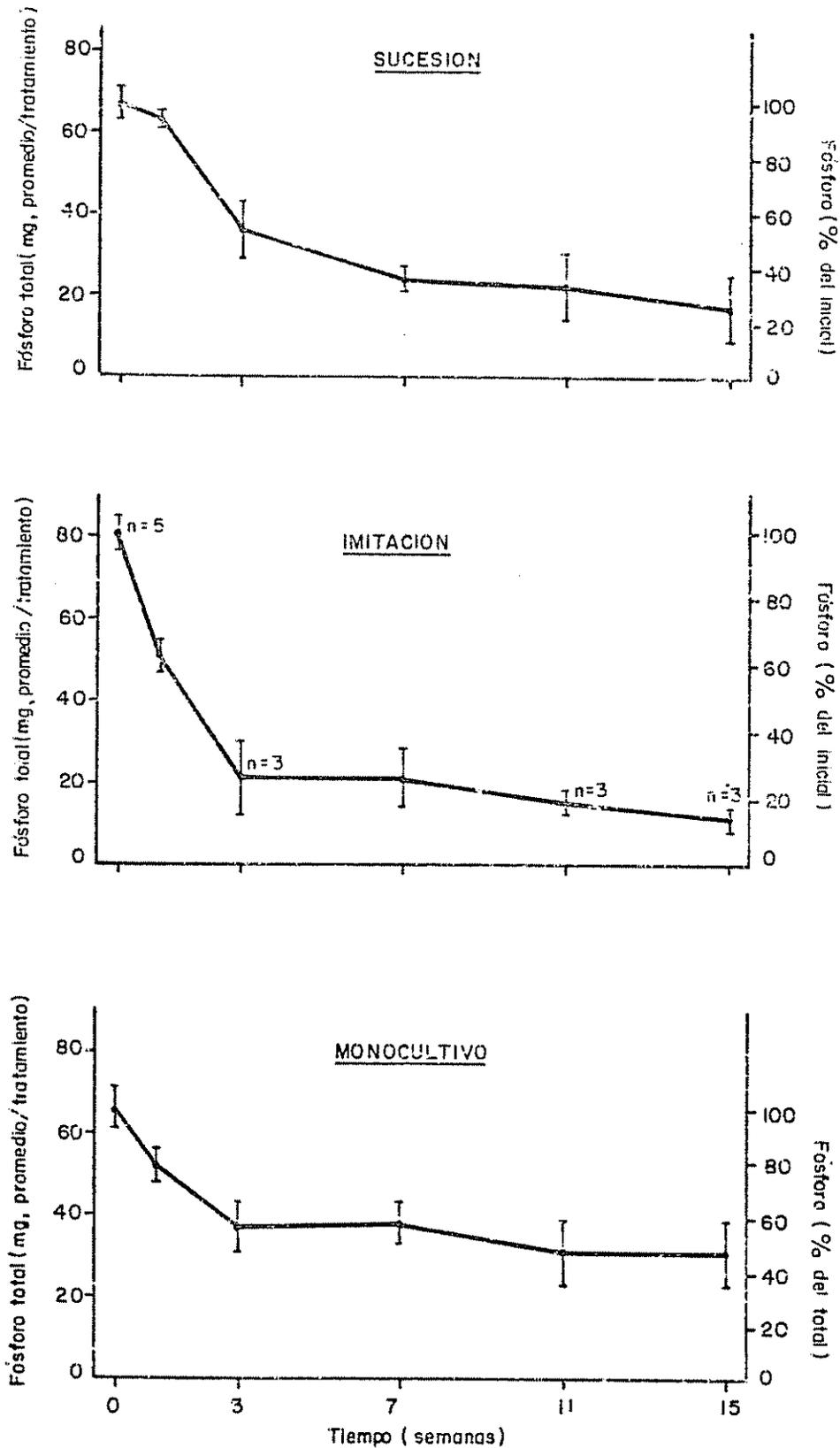


Fig. 8 Tasa de mineralización del P en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)

es igual a la del peso y en la sucesión la pérdida de P (26-43%) es ligeramente menor que la de peso seco.

El tratamiento de Imitación mantiene el nivel alcanzado a la tercera semana durante un corto período y luego sufre una pérdida constante hasta la semana 15. El rango de pérdida final es de 82-90%.

La Sucesión muestra una tendencia a perder P rápidamente salvo por el período entre las semanas 7 y 11 en el que mantiene un nivel constante. La pérdida final es de 62-86%.

La curva de mineralización en el Monocultivo muestra períodos alternos de pérdida neta y de inmovilización. Los períodos de inmovilización del P coinciden con los de incremento en peso seco. Cuando hay pérdidas, se pierden aproximadamente los mismos porcentajes de P y peso. La pérdida final de P es de 40-65%. Al igual que en los otros tratamientos la pérdida porcentual de P es mayor que la de peso seco.

La mineralización del P en la *Cordia* bajo todos los tratamientos sigue un mismo patrón (Figura 9). El análisis estadístico no muestra diferencias significativas entre los tratamientos en ningún punto de muestreo.

4.4.3 Potasio

Lo más notorio de la tasa de mineralización del potasio es la rapidez con que se desprende de todos los tipos de follaje (Figura 10). La vida media en todos los tratamientos varía entre 1 y 2 semanas y a la

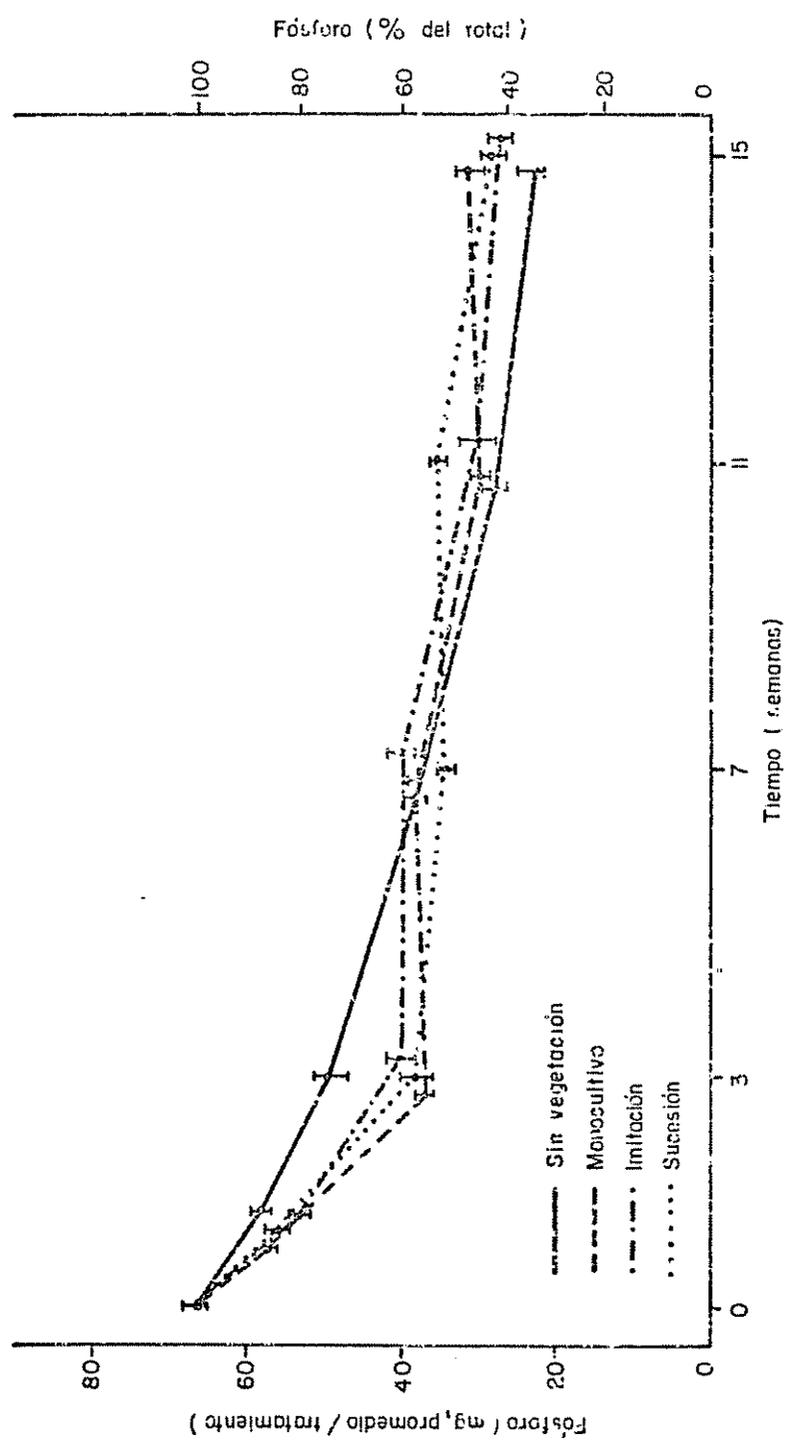


Fig.9 Tasa de mineralización del P en las hojas de Cordia alliodora en todos los tratamientos (Error = S)

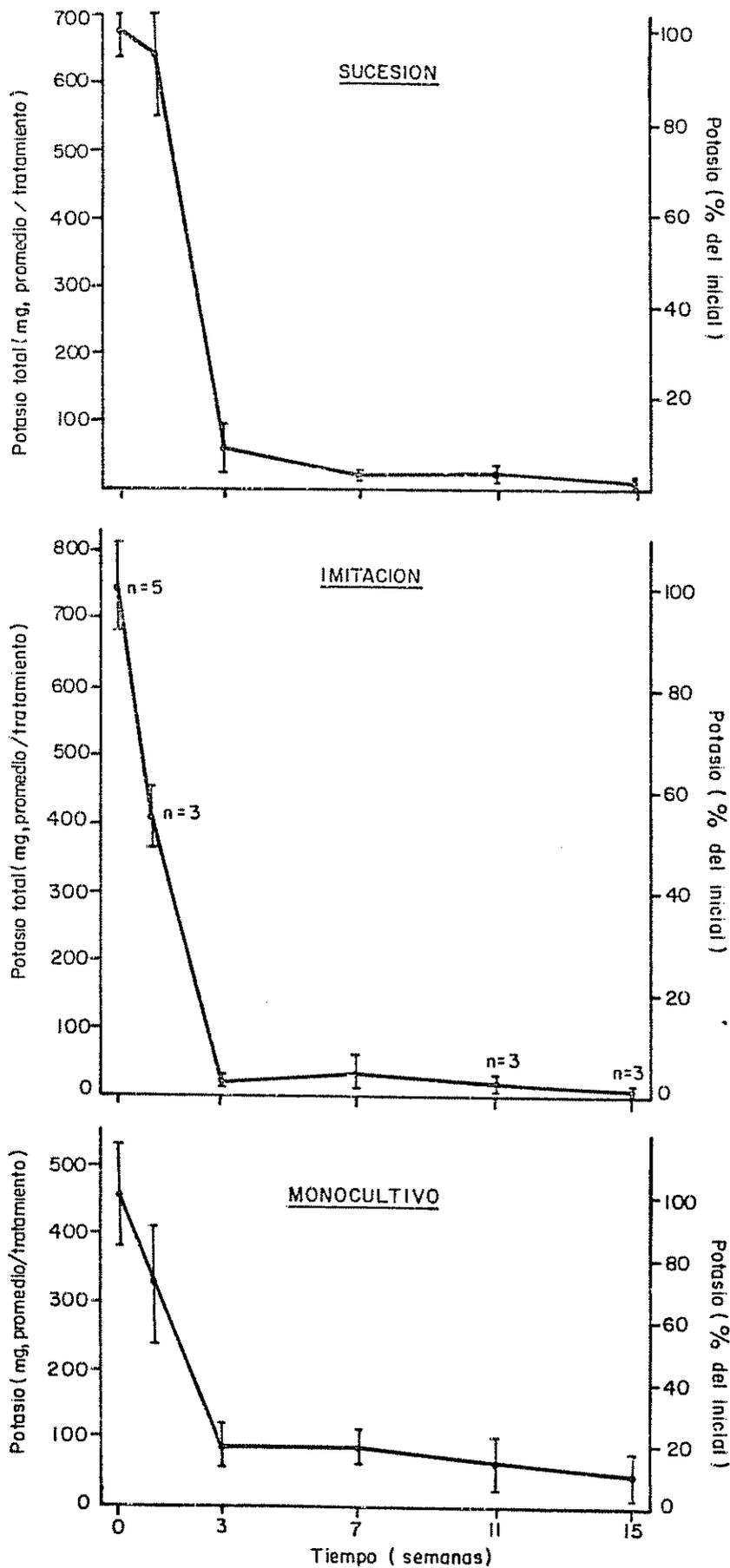


Fig. 10 Tasa de mineralización del K en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)

tercera semana todos han perdido la mayor parte de su contenido inicial: 96-98% en la Imitación, 86-97% en la Sucesión y 75-87% en el Monocultivo. La Sucesión e Imitación una vez alcanzados estos valores los mantienen a través de todo el período de evaluación, salvo por un pequeño incremento a la séptima semana en el tratamiento Imitación.

El Monocultivo mantiene los valores alcanzados a la tercera semana durante un corto período y luego tiene otra fase de pérdida neta, de modo que a la semana 11 muestra un porcentaje de pérdida muy similar al de los otros ecosistemas.

La pérdida de K no guarda ninguna relación con la pérdida de peso seco e, independientemente de las concentraciones iniciales del elemento, las curvas tienden a inmovilizarse con rapidez cerca de valores muy bajos.

En todos los tratamientos la pérdida de K de la *Cordia* es similar a la descrita para el Monocultivo (Figura 11). Sin embargo en la semana 7 la concentración de K en la Sucesión es significativamente ($P=,05$) más baja que en la parcela sin vegetación.

4.4.4 Calcio

En las primeras 3 semanas del estudio la pérdida inicial de Ca es notablemente menor que la pérdida de peso seco en la Sucesión y el Monocultivo (Figura 12). Solamente la Imitación muestra un rango de pérdida de 50 a 80% muy semejante al del peso. La Sucesión sufre una pérdida de

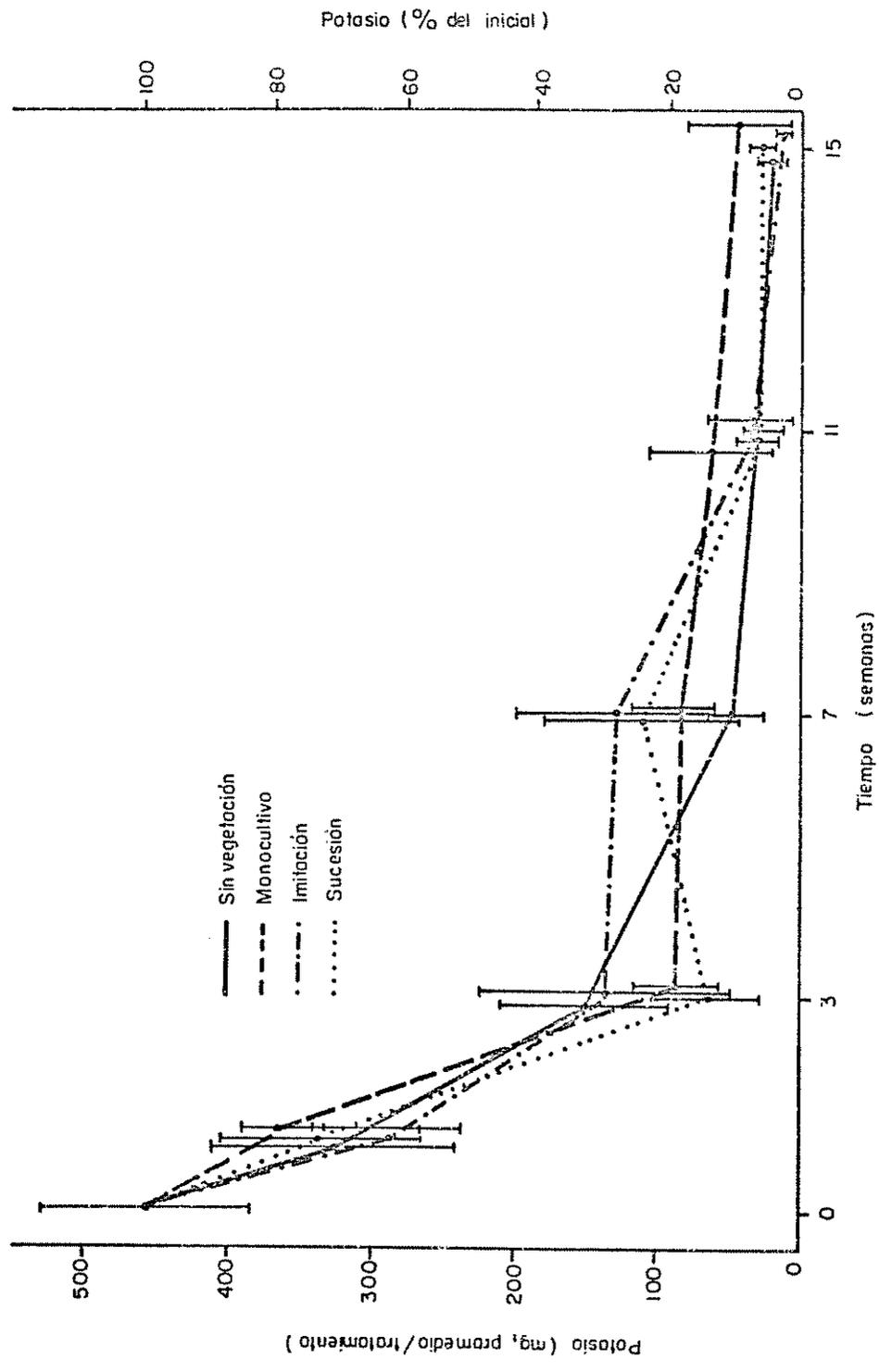


Fig. II Tasa de mineralización del K en las hojas de Cordia ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)

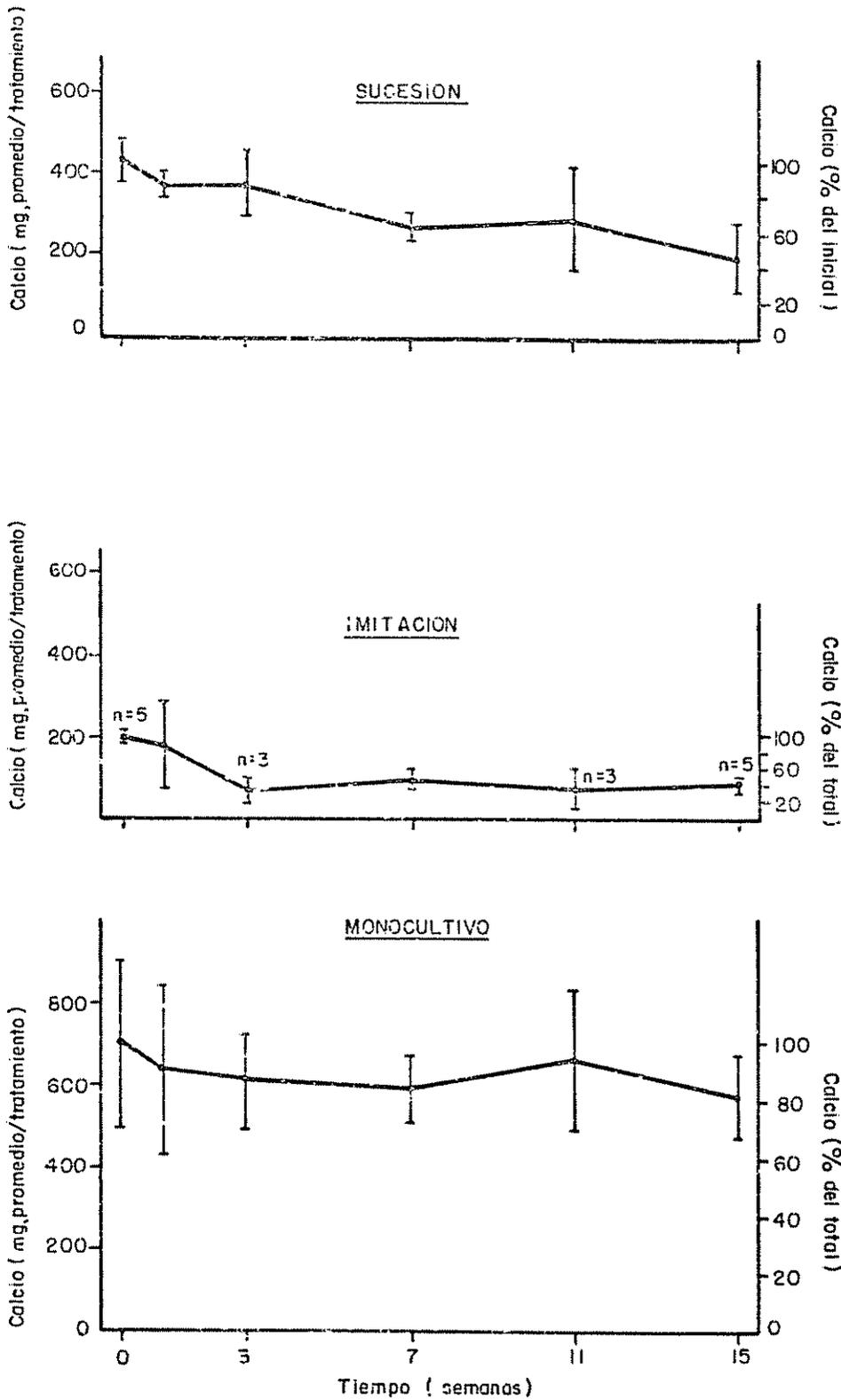


Fig. 12 Tasa de mineralización del Ca en el follaje propio de cada tratamiento (Barras=S)

0 a 33% y el Monocultivo se mantiene dentro del rango de las concentraciones iniciales.

A partir de la tercera semana los valores de contenido de Ca en la Sucesión son siempre superiores por 10 a 20% a los promedios del peso seco. Sin embargo, el rango de pérdida final muestra valores muy similares para los 2 parámetros. En la Imitación, las curvas de pérdida de peso y pérdida de Ca son casi iguales, aunque siempre se observa la tendencia a retener más Ca.

A través de todo el período de evaluación, las curvas de pérdida de peso y pérdida de calcio en el Monocultivo son muy semejantes. Aunque siempre se retiene un poco más de Ca. Debido al gran rango de variación de las concentraciones iniciales de Ca, las fluctuaciones de la curva siempre se mantienen dentro de este rango inicial de valores. Sin embargo el promedio de Ca siempre es ligeramente superior al del peso seco, especialmente en las semanas 11 y 15.

La Figura 13 compara el comportamiento del Ca en la *Cordia* bajo los distintos tratamientos. El comportamiento en todos es similar al descrito para el Monocultivo. Solamente la Sucesión muestra una concentración de Ca significativamente mayor en la semana 3 ($P=.05$) y la parcela sin vegetación una diferencia significativamente menor ($P=.05$) en la semana 15.

4.4.5 Magnesio

El comportamiento del Mg difiere de los otros elementos

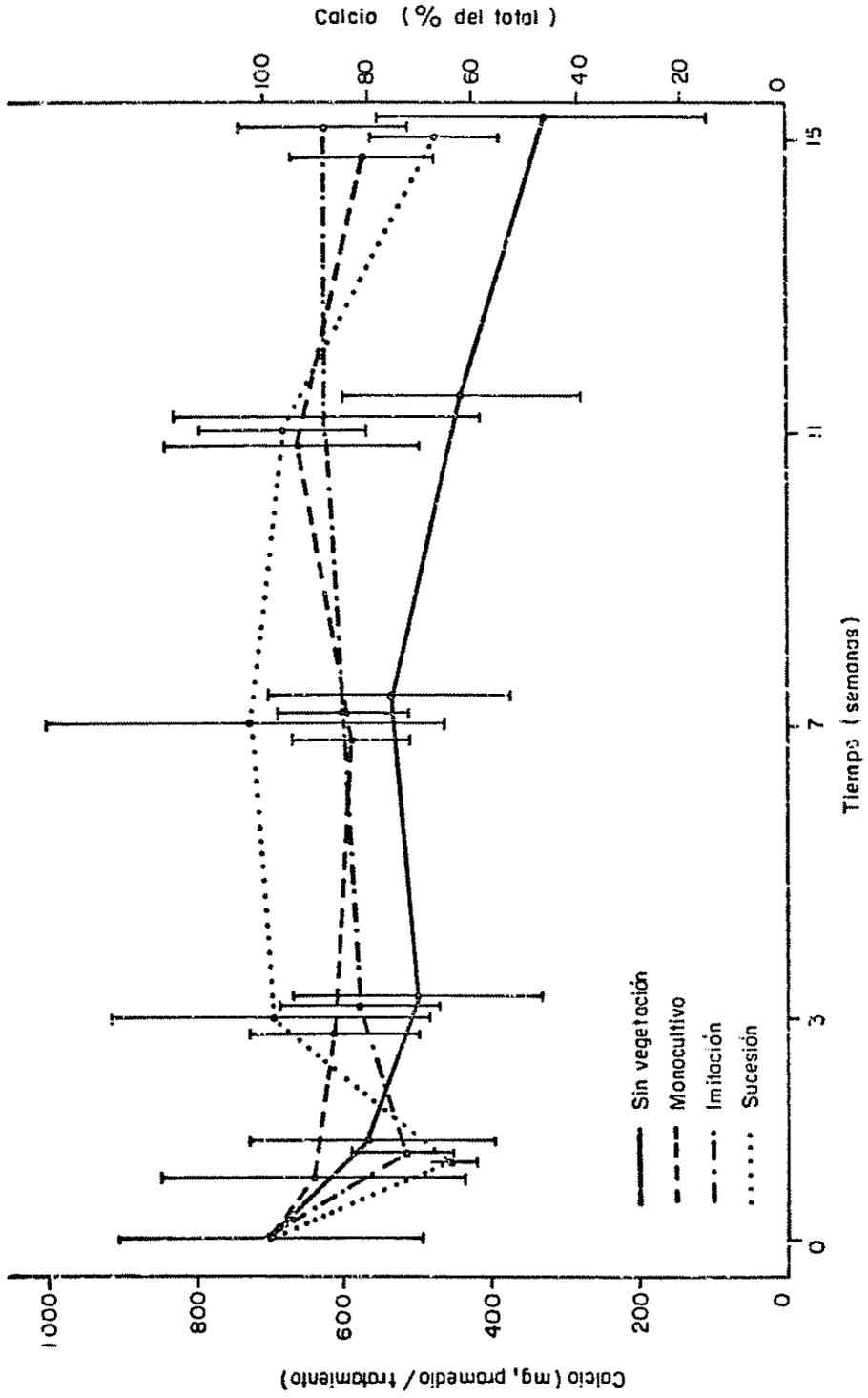


Fig. 13 Tasa de mineralización del Ca en las hojas de Cordia ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)

(Figura 14). El aspecto más notorio es el incremento, de 4-40%, que sufre el Monocultivo en las primeras 3 semanas. Aunque después de la tercera semana este tratamiento pierde un poco de Mg, los promedios en cada tiempo de recolección siempre se mantienen por encima del valor inicial. La variabilidad entre repeticiones es alta y la pérdida final oscila entre 40% de pérdida y 50% de ganancia.

La variación entre repeticiones en la Sucesión también es alta. El rango de pérdida a las 3 semanas fluctúa entre 6-70%. A partir de allí, el único período de pérdida neta entre las semanas 11 y 15 para dar un valor final de 48-81%.

La pérdida inicial de Mg en la Imitación es de 35-74%, ligeramente menor que la pérdida de peso. Después de la semana 3, hay un incremento promedio de 16% hasta la semana 7 y estos valores se mantienen hasta el final del período de evaluación.

Al comparar la tasa de mineralización entre la *Cordia* ubicada bajo distintos tratamientos (Figura 15) se observa en todos un comportamiento similar al de Monocultivo. La única excepción es una concentración significativamente menor en la parcela sin vegetación ($P=.05$) en las semanas 3 y 15.

4.4.6 Azufre

Al comparar la tasa de liberación del S en los 3 ecosistemas (Figura 16) se observa que la pérdida de S en el Monocultivo hasta la

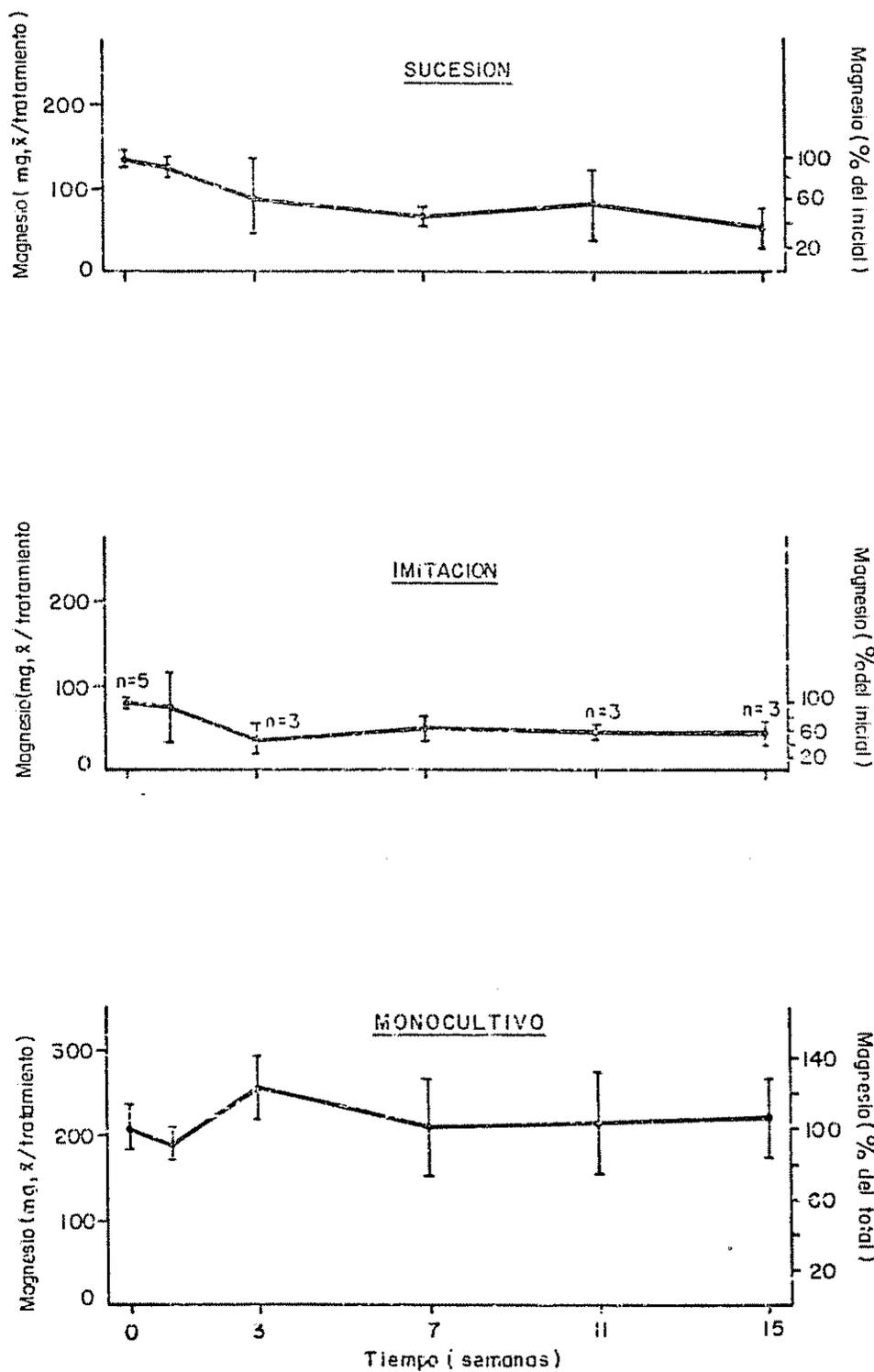


Fig. 14 Tasa de mineralización del Mg en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)

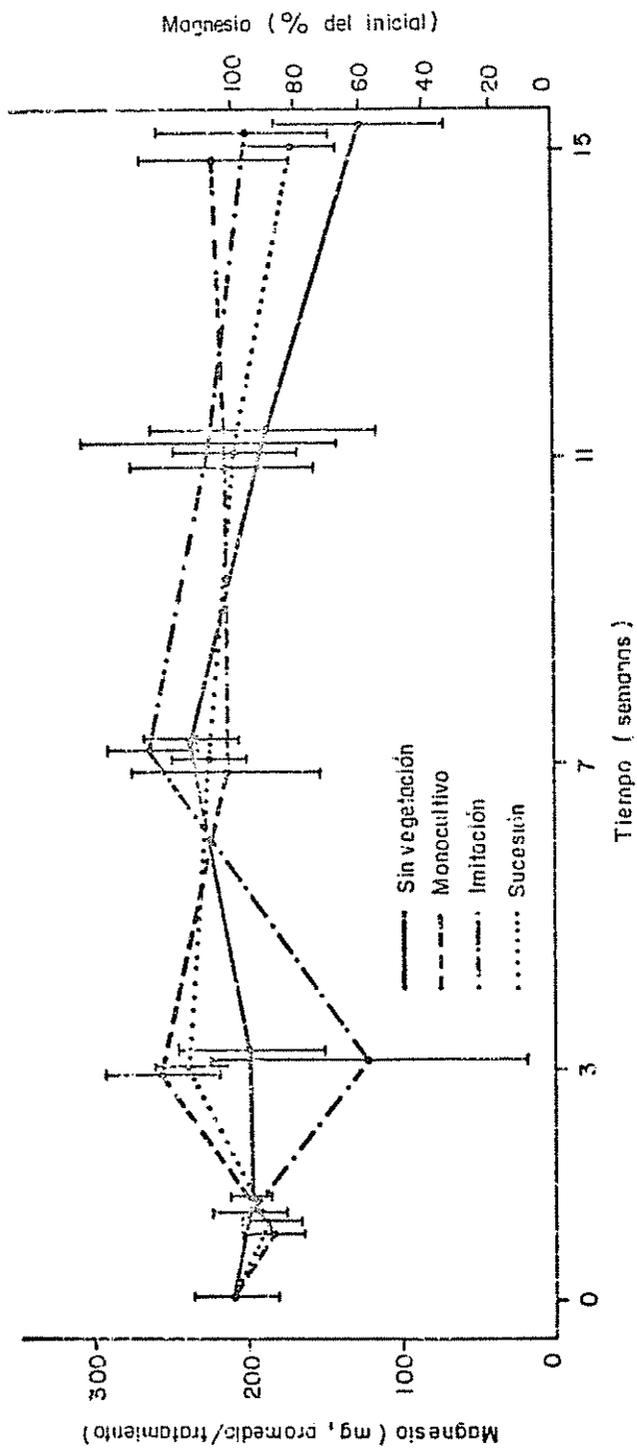


Fig. 15 Tasa de mineralización del Mg en las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)

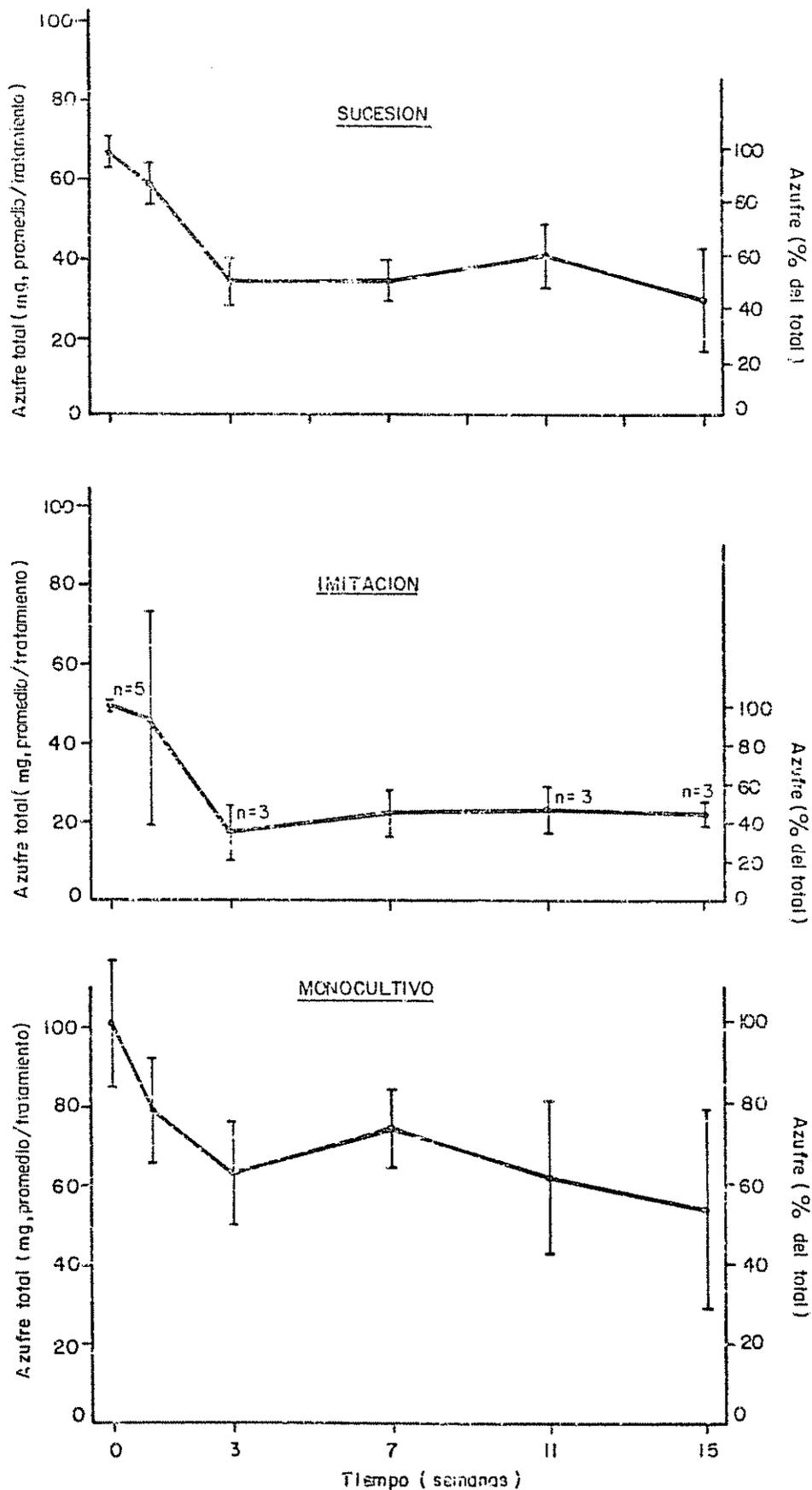


Fig. 15 Tasa de mineralización del S en el follaje propio de cada tratamiento (Barras = S)

semana 3 (24-50%) es ligeramente mayor que la pérdida de peso seco. Por el contrario, la pérdida en la Imitación de 50-80% y la sucesión de 40-59% es ligeramente menor que la pérdida de peso.

Aunque en la Sucesión hay una pérdida de peso entre las semanas 3 y 7, la cantidad de S se mantiene invariable. Entre las semanas 3 y 11 hay un incremento promedio de 9% del total inicial en la concentración de S. La pérdida total final es de 37-77%. Aunque la curva de pérdida de peso es muy similar a la pérdida de S, la hojarasca retiene en promedio un 2% más de S.

El único período de pérdida neta en la Imitación se produce en las primeras 3 semanas cuando pierde entre 42-80%. Luego se registra un pequeño incremento y una inmovilización del elemento a través de todo el período de evaluación. La pérdida final oscila entre 49-62%. Las curvas de pérdida de peso y S son muy semejantes pero el promedio de S es aproximadamente 10% mayor.

En el monocultivo la concentración promedio de S aumenta 10% entre las semanas 3 y 7, luego pierde S consistentemente hasta la semana 15. Sin embargo, la desviación estándar es muy alta en todos los puntos de muestreo. El rango de pérdida en la última semana es de 22-71%. Contrariamente a lo que ocurre en los otros tratamientos, la tasa de pérdida de S es mayor que la tasa de pérdida de peso seco.

Al comparar la tasa de mineralización del S entre las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos (Figura 17) no se detectó ninguna diferencia estadísticamente significativa.

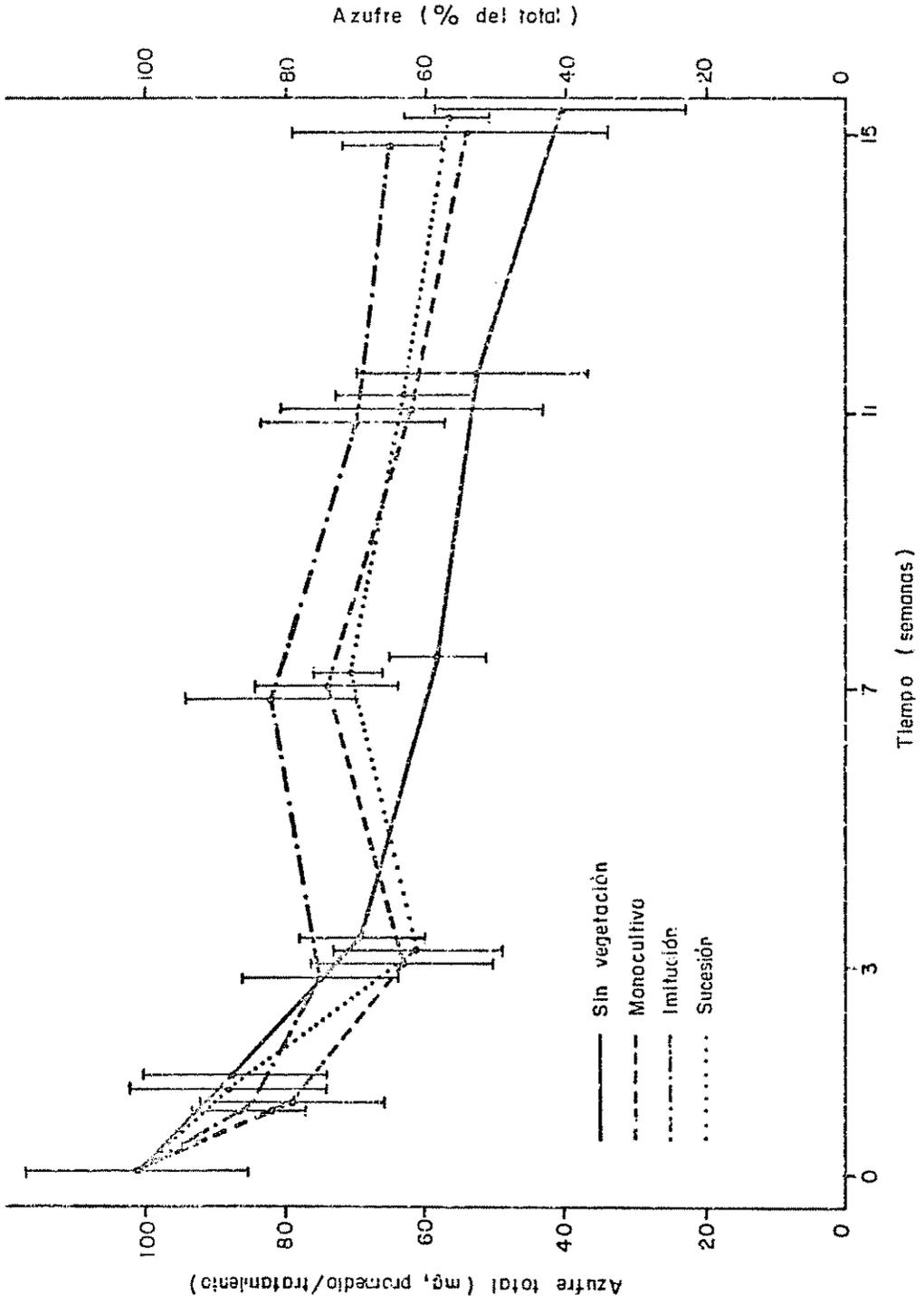


Fig. 17 Tasa de mineralización del S en las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos (Barras = S)

5. DISCUSION

5.1 El patrón de descomposición

La recolección de las muestras efectuada cada dos semanas permite observar rápidas pérdidas y ganancias relativas de peso. Sin embargo, es posible distinguir dos fases en el patrón de descomposición: una rápida pérdida inicial que dura tres semanas y un período de pérdida más lento hasta la semana 15 (Figuras 3 y 4).

Varios autores han encontrado curvas de descomposición mostrando una fase de pérdida inicial rápida, de tres a cinco semanas de duración, seguida por un período de pérdida más lenta (Madge, 1965; Gosz *et al*, 1973; Akhtar *et al*, 1976; Ewel, 1976). El porcentaje de pérdida inicial es muy variable. Singh (1969) y Wiegert y Murphy (1970) observaron que este porcentaje de pérdida inicial varía dependiendo de las especies evaluadas, al igual que en el presente estudio.

Algunos autores consideran que esta pérdida exponencial inicial es producto fundamentalmente de la lixiviación (Bocock, *et al*, 1973). Es decir, que debido al lavado de la lluvia se produce una rápida pérdida de sustancias solubles en agua como azúcares simples, carbohidratos y ciertas proteínas. Sin embargo, en este momento también se inicia el desarrollo de las poblaciones microbianas quienes empiezan a consumir las sustancias más fáciles de degradar (Ruinen, 1961).

Un factor importante para determinar la pérdida inicial y difícil de

cuantificar con precisión es el estado inicial de las hojas. El haber utilizado hojas frescas de edad relativamente heterogénea, para este estudio, puede haber aumentado significativamente los porcentajes de pérdida inicial para todos los tipos de follaje (Figura 3). Las hojas frescas son en general más lábiles y muestran mayor proporción de sustancias lixiviables que las hojas secas inicialmente recolectadas del suelo o de trampas (Swift, *et al*, 1981). Esta misma diferencia se observa si se utilizan hojas tiernas u hojas de más edad (Bernhard Reversat, 1972).

La literatura cita varias razones que pueden ocasionar la disminución en la velocidad de descomposición a partir de la tercera semana. Probablemente la principal es que las sustancias más fáciles de degradar se han agotado y el sustrato está compuesto por altas proporciones de materiales de más lenta degradación como hemicelulosas y ligninas (Alexander, 1977).

Sin embargo, en esta segunda fase se ha producido el crecimiento exponencial de las poblaciones microbianas producto de la alta concentración inicial de sustancias nutritivas y de las favorables condiciones ambientales de la región cálido-húmeda de Turrialba. Según Witkamp (1966b) la biomasa de estos organismos puede representar una considerable proporción del peso seco, lo cual encubre el verdadero patrón de pérdida de peso. Este autor encontró entre $15-698 \times 10^6$ bacterias por gramo seco de material orgánico en descomposición, dependiendo de la especie de planta utilizada como sustrato. Esto representó en promedio el 40% del peso seco total. Clark y Paul (1970) sugirieron que la re-síntesis, o crecimiento microbiano, es el responsable de la diferencia entre la tasa de descomposición que se esperaría dados los componentes estructurales y lo observado.

Es importante también la contribución de los hongos y macro-fauna al incremento en peso seco. Swift (1973) aislando la quitina, un componente estructural de los hongos, determinó que 58% del peso seco remanente luego de unos meses de descomposición provenía de los hongos. En el presente estudio, muchas de las bolsas mostraron una visible red de hifas a partir de la semana siete (Cuadro 4). En algunas bolsas, especialmente las ubicadas en la Sucesión, a la hora de la recolección se observaron varias docenas de pequeños artrópodos.

5.1.1 La tasa de descomposición

La curva resultante de la pérdida de peso en la mayoría de los trabajos sobre descomposición puede definirse como una función exponencial negativa (Minderman, 1968). Sin embargo, algunos autores han encontrado un patrón de descomposición lineal (Grim y Fassbender, 1981; Bernhard-Reversat, 1972). Swift *et al* (1979) afirman que, a pesar de que en muchos trabajos se pueden encontrar buenos ajustes a un modelo exponencial negativo, el número de excepciones estimula la búsqueda de análisis más detallados. En el presente estudio no fue posible lograr un buen ajuste de las observaciones a un modelo matemático.

La extrapolación de las curvas de descomposición hasta el punto de "descomposición total" es difícil aún cuando estas puedan ajustarse a un modelo matemático. No se ha precisado que porción de materia orgánica finalmente se incorpora al horizonte superior del suelo, ni cual es su contenido de nutrientes a la hora de su incorporación (Aber y Melillo, 1980). Por esta razón, una medida útil de comparación de la descomposición entre diferentes sitios es la vida media del sustrato.

La vida media para el follaje propio de la Imitación es de 3 semanas y para la Sucesión 7 semanas. Contrastantemente, el monocultivo sólo perdió el 22% de su peso seco en las 15 semanas de evaluación.

Los resultados de la sucesión caen dentro del rango de valores hallado por otros autores que trabajan bajo condiciones tropicales utilizando una mezcla heterogénea de especies nativas. Bernhard-Reversat (1972) halló un 50% de descomposición en 5 semanas para el valle (Talweg) y 8 semanas para el altiplano (Plateau) en la Costa de Marfil. La diferencia se debió a las características de las especies propias de cada región y a los suelos. Ewel (1976) halló una vida media de aproximadamente 5 semanas para especies sucesionales del trópico húmedo en Guatemala. Swift *et al* (1981) encontraron una vida media de 7 semanas cuando la hojarasca se ubicó en bolsas de malla con aperturas de 10 mm y 12 semanas cuando se ubicó en bolsas con apertura de 125 mm. Ellos asumen la verdadera descomposición es un valor intermedio entre ambos resultados.

5.1.2 Factores que influenciaron el proceso de descomposición

El hecho de no haber detectado diferencias en la descomposición debidas a factores ambientales (Figura 4), pero siendo notoria la diferencia en cuanto a descomposición para el follaje propio de cada tratamiento (Figura 3), sugiere que esta diferencia se debe fundamentalmente a las propiedades físico-químicas de las hojas que se descomponen. Al igual que en este estudio, otros autores concluyeron que la calidad del sustrato, definida como la composición química del material, era el factor más importante para la descomposición (Fogel y Cromack, 1977; Edwards, 1977; Day, 1982). Es evidente que el follaje de los

distintos tratamientos tiene diferente composición química (Cuadro 3) y esto puede explicar las diferencias encontradas.

Algunos autores encontraron que la concentración inicial de N es un factor importante que influencia la tasa de descomposición del sustrato (Witkamp, 1966b, Tanner, 1981). Sin embargo, en el presente caso, la concentración inicial de N en los 3 tipos de follaje es muy similar (Cuadro 3).

Esto puede explicarse en base a los resultados obtenidos por Meentemeyer (1978) quien concluyó que el contenido inicial de lignina puede ser el factor más importante controlando la descomposición. Por otra parte, Melillo *et al* (1982) hallaron que la mejor correlación para los factores químicos que determinan la descomposición es la relación entre contenido inicial de lignina/ contenido inicial de N.

La baja tasa de descomposición de las hojas de *Cordia* sugiere que se trata de un material más lignificado que los otros follajes, con una proporción menor de sustancias solubles en agua. La alta concentración de Ca y Mg indica la acumulación de estos elementos en forma de pectatos y oxalatos como cementadores de las parcelas celulares, lo que le confiere a las hojas cierta rigidez.

El follaje propio de la Imitación es el más fácil de degradar, posee las hojas más suaves, probablemente menos lignificado, y la rápida tasa de pérdida inicial sugiere una proporción de sustancias solubles en agua mayor que en los otros ecosistemas.

El follaje propio de la Sucesión, compuesto por una mezcla heterogénea de

Y E DE ERRATA

p 60 Añadir al final del último párrafo:

Si hubiera de repetirse el experimento para tratar de evaluar la influencia del micro-ambiente sobre la descomposición, sería útil utilizar alguna otra especie de hojas más suaves como control y/o extender el tiempo de evaluación de la *Cordia*.

especies, presenta una descomposición intermedia entre los otros tratamientos. La relación entre los peciolos relativamente grandes y la lámina foliar en las especies *Bocconia* y *Panicum*, señala un aumento en la proporción de material lignificado con respecto al follaje de la Imitación.

Sin embargo el hecho de no haber detectado la influencia del tratamiento sobre la descomposición no significa que dicha influencia no exista. Las diferencias en la tasa de descomposición debidas a la influencia micro-climática, especialmente bajo las condiciones del trópico húmedo, son pequeñas (Shanks y Olson, 1961, Thaiutsa y Granger, 1979). Es posible que la metodología utilizada no halla sido adecuada para detectarlas.

Puede ser que la especie escogida para evaluar la influencia del sitio (micro-ambiente) no sea la más adecuada para detectar las diferencias existentes. Bocock y Gilbert (1957) evaluando la influencia del ambiente sobre diferentes especies de hojas, encontraron que todas respondían a las diferencias ambientales excepto por una especie de *Quercus*. Witkamp (1966b) encontró que la influencia del sitio es menos importante si se utilizan hojas frescas, especialmente cuando se hallan parcialmente aisladas del medio por las bolsas. Swift (1979) coincide con estos autores, al afirmar que la influencia climática puede variar dependiendo del tipo de material que se utilice. Otro problema es que *Cordia alliodora* se descompone muy lentamente en relación al tiempo de evaluación del estudio. El resultado obtenido en la semana 15 sugiere que, evaluando por un período más largo quizás podría observarse una mayor influencia del micro-ambiente sobre la pérdida de peso.

La pérdida de peso observada en la parcela sin vegetación en las últimas semanas puede deberse a una combinación de diversos factores. Períodos sucesivos de humedecimiento y sequía pueden fragmentar el material, lo que favorece el lavado de sustancias por la lluvia y también la pérdida de partículas a través del cedazo. En los otros tratamientos, por no estar expuestos a condiciones tan extremas, la influencia de este proceso es menor. Debe considerarse también que este tratamiento sufrió el mayor ataque de las zompopas y 2 de las bolsas en la recolección final se hallaban parcialmente consumidas.

Puede ser que en la Sucesión, la Imitación y el Monocultivo el verdadero patrón de pérdida de peso está siendo encubierto por la presencia de una gran biomasa de organismos descomponedores. En cambio en la parcela sin vegetación, una vez agotados parcialmente los recursos alimenticios, las condiciones ambientales sean menos propicias para mantener a la biota en proporciones tan altas. Esto contribuye a crear una diferencia relativa entre la parcela sin vegetación y los restantes tratamientos. Según se observa en el Cuadro 4, el número de bolsas invadidas por hifas en la parcela sin vegetación es consistentemente menor.

En los lugares donde existe una marcada estación seca diversos autores (Madge, 1965; Hopkins, 1966; Swift *et al* 1981) han encontrado una tasa de descomposición mucho mayor durante la estación lluviosa, sugiriendo una relación entre descomposición y precipitación. Dado que este estudio se realizó en los meses más secos del año, es posible que esto halla incidido sobre la descomposición. Esto sólo podría confirmarse repitiendo el experimento en la época de mayores lluvias.

Sin embargo, la estación determina la tasa de descomposición donde la estacionalidad es tan marcada que la humedad y/o temperatura pueden constituir factores limitantes para los organismos descomponedores (Swift *et al*, 1979). Cabe esperar que en regiones tropicales con temperaturas y regímenes hídricos de poca fluctuación anual, la influencia de la estación sea relativamente pequeña. Wiegert y Murphy (1970) señalaron que, dadas las condiciones climáticas relativamente estables de su sitio de estudio, el efecto de la estación que hallaron pudo deberse a que utilizaron hojas frescas.

5.1.3 Influencia de las hormigas sobre el proceso de descomposición

La curva de descomposición en la parcela sin vegetación incluyendo las bolsas consumidas por las hormigas zompopas (Fig. 5), probablemente es una curva ficticia que encubre el patrón real de pérdida. La mayor parte del material debe haber sido consumido en las primeras semanas antes de que las hojas se resecaran. Con la metodología utilizada es difícil saber con exactitud que cantidad del material fue consumido por las zompopas, pero se calcula que este consumo fluctuó entre 10 a 20%.

Las hormigas *Atta* son importantes en los ecosistemas estudiados por su contribución a la morfogénesis del suelo (Alvarado, Berish y Peralta, 1981) y porque pueden representar una vía alterna para el flujo de nutrimentos, especialmente en el Monocultivo (Brown, 1981).

Sin embargo, su participación directa en la descomposición en los sistemas vegetados parece ser pequeña. Lo ocurrido en la parcela sin vegetación sugiere que las zompopas podrían contribuir considerablemente en la descomposición en

las semanas siguientes a la tala de la vegetación. Según lo observado por Brown (1982) también podrían ser importantes para la descomposición de algunas especies individualmente.

5.2 El patrón de mineralización

5.2.1 Nitrógeno

Un patrón de mineralización del N semejante al de la pérdida de peso, tal como se observa en la Sucesión y en la Imitación, ha sido hallado en otros estudios (Aktar *et al*, 1976; Ewel, 1976; Swift *et al*, 1981). En estos tratamientos se observa que, cuando hay un aumento de peso hay un aumento porcentual de N ligeramente mayor y cuando hay una pérdida de peso la pérdida de N siempre es menor. Aparentemente el N es poco lixiviable por tratarse de un componente estructural de los tejidos y está siendo retenido en el protoplasma de los organismos descomponedores.

Sin embargo, el aumento de N que se observa en el monocultivo es un fenómeno común en otros estudios sobre descomposición. (Bocock, 1964; Gosz *et al*, 1973; Nye, 1961). Singh (1969) observó que la concentración inicial de N puede aumentar hasta 3 veces, dependiendo de la especie. El incremento se atribuye a la inmovilización del elemento en el protoplasma microbiano y proviene de fuentes externas al propio sustrato, por ejemplo: del suelo (Nye, 1961), y de la lixiviación de iones del dosel (Bocock, 1964). También se ha observado una alta concentración en las hifas de los hongos (Dowding, 1976) y es posible que exista fijación de N atmosférico (Sharp y Millbank, 1973).

La diferencia en la cantidad de N entre las bolsas de *Cordia* ubicadas en la parcela sin vegetación y las de los restantes tratamientos favorece la hipótesis de que este tratamiento constituye un medio más duro para los organismos descomponedores y hay menor cantidad de N retenido en el protoplasma de éstos. En el Cuadro 2, se observa que la cantidad de bolsas con hifas es menor en este tratamiento.

5.2.2 Fósforo

La diferencia en la tasa de mineralización del P en los distintos ecosistemas (Figura 8), se debe a que este elemento puede desempeñar diversas funciones en los distintos tipos de follaje y acumularse en sustancias con resistencia a la descomposición variable como ácidos nucleicos, enzimas, fitinas y compuestos energéticos (Devlin, 1970). La tasa de pérdida inicial diferente sugiere la presencia de compuestos fosfatados muy solubles en la Imitación, moderadamente solubles en el monocultivo y poco solubles en la Sucesión.

Esto es sugerido por la discrepancia en los resultados obtenidos por otros autores sobre la movilidad del P. Según Swift *et al*, (1981) y Ewel (1976) el patrón de pérdida es muy similar al del peso seco. Sin embargo, Aktar *et al*, (1976) y Bernhard-Reversat (1972) hallaron que el P muestra una movilidad muy alta.

5.2.3 Potasio

La alta movilidad del K es un fenómeno observado en otros trabajos sobre mineralización realizados bajo muy diferentes condiciones de clima y sustrato. Al igual que en el presente caso, luego de una rápida pérdida inicial

la curva de mineralización se estabiliza cerca de valores muy bajos (Bernhard-Reversat, 1972; Ewel, 1976; Brown, 1974; Swift *et al* 1981).

Es evidente que el K está en concentraciones mayores a las requeridas por los descomponedores y por no ser un componente estructural de los tejidos vegetales se lixivias rápidamente. La cantidad de K que permanece en la hojarasca luego de varias semanas de descomposición es lo que ha retenido la población de heterótrofos presente (Gosz *et al*, 1973). Por esta razón, las fluctuaciones que se observan en las curvas de mineralización después de la tercera semana (Figura 10) deben coincidir con el aumento o disminución de dichas poblaciones.

Las hojas de *Cordia* pierden K con más lentitud que los otros follajes (Figura 11). Quizá el material se halla más conglomerado dentro de las bolsas limitando la accesibilidad del material al agua y consecuentemente reduciendo la lixiviación. Es difícil explicar por qué la concentración de K en la parcela sin vegetación es significativamente más baja que en los otros tratamientos en la semana 7. Es posible que debido a las condiciones ambientales menos propicias, haya una proliferación menor de organismos heterótrofos.

5.2.4 Calcio

La poca pérdida inicial de Ca en la Sucesión y el Monocultivo (Figura 12) se debe principalmente a que este elemento es poco lixiviable. Es un componente estructural de la lámina media y es retenido hasta que se inicie la desintegración de las paredes celulares (Attiwill, 1968). Sin

embargo, la pérdida inicial de Ca y la de peso en la Imitación son muy similares. Puede deberse en parte a que la concentración inicial de Ca es muy baja (Cuadro 2) sin embargo esto apoya la idea de que, debido a lo lábil que es el follaje de este tratamiento, la degradación biológica se da al inicio con mayor intensidad que para los otros tipos de follaje.

Algunos autores (Aktar, 1976) hallaron que por ser un elemento estable, la tasa de mineralización del Ca sigue el mismo patrón de mineralización que la pérdida de peso tal como sucede a través de todo el período de evaluación en la Imitación y el Monocultivo. Sin embargo, la tendencia del follaje a retener más Ca puede deberse a que el elemento está siendo retenido por los organismos heterótrofos quienes acumulan el elemento en altas cantidades (Alexander, 1977).

Las fluctuaciones de las curvas de mineralización de la *Cordia*, así como las altas desviaciones estándar observadas (Figura 13) son difíciles de explicar. En otros trabajos (Ewel, 1973 y Swift *et al*, 1981) también se halló un comportamiento errático del Ca. Ewel (1973) sugiere que esto puede deberse a la contaminación del suelo mineral. Otra posible explicación es que donde hay una alta concentración de Ca que se encuentra "cementando" las paredes celulares, las técnicas de extracción utilizadas en el laboratorio no sean adecuadas para detectarlo sino hasta que se inicia la desintegración de las paredes.

La invasión diferencial de las hifas de hongos dentro de las bolsas de descomposición puede contribuir a la variabilidad encontrada. Dowding (1976) y Tood, *et al* (1973) encontraron que las hifas pueden acumular concentraciones

de Ca hasta 20 veces mayores que el medio circundante. En el presente estudio las fluctuaciones en las curvas de mineralización del Ca coinciden con las pérdidas y ganancias de peso y posiblemente con las variaciones en el número de organismos descomponedores ya que las ganancias son particularmente notorias en los períodos en que se observan hifas.

5.2.5 Magnesio

La variación observada entre tratamientos en el presente estudio concuerda con lo observado por otros autores sobre la tasa de mineralización del Mg. Gosz *et al* (1973) encontraron que el elemento es fácilmente lixiviable y al cabo de pocas semanas la curva de mineralización se estabiliza cerca de un valor bajo semejando lo que ocurre con el K. Por el contrario Attiwill (1967) y Bernhard-Reversat (1972) encontraron que el Mg es muy estable y su tasa de pérdida semejante a la del peso seco, tal como ocurre con el Ca en el follaje de la Sucesión y la Imitación. Swift *et al* (1981) encontraron que el Mg se lixivia en proporciones moderadas.

Es probable que las diferencias señaladas se deban a las especies de hojas utilizadas como sustrato. En algunas especies el Mg puede ser un componente estructural importante y acumularse en las paredes celulares como peccato de Mg, desempeñando una función similar a la del Ca, tal como ocurre en el Monocultivo, mientras que en otras se encuentra fundamentalmente en la molécula de clorofila de donde puede desprenderse con relativa facilidad, tal como ocurre en la Imitación (Devlin, 1970).

Es notorio el incremento en la concentración de Mg que registran las hojas de *Cordia* ubicadas en todos los tratamientos entre las semanas 1 y 3

(Figura 15). Este comportamiento es similar al del Ca. Probablemente en la *Cordia* el Mg y el Ca desempeñan similar función como cementadores de las paredes celulares y una de las causas de la fluctuación observada sea la incapacidad de detectar estos elementos en el análisis químico inicial antes de que comiencen a desintegrarse las paredes celulares.

5.2.6 Azufre

La rápida pérdida inicial de S evidencia que el elemento es bastante lixiviable, especialmente en el monocultivo donde el follaje pierde más S que peso seco. La rápida pérdida inicial se ve favorecida también porque el S es un componente estructural de algunos tejidos protéicos y vitaminas que son relativamente fáciles de degradar (Alexander, 1977).

El follaje de la Imitación contiene una baja concentración de S. La tendencia de éste a retener el S a partir de la tercera semana sugiere que parte de la cantidad total detectada durante este período es el que queda retenido en el protoplasma de los descomponedores (Gosz. *et al*, 1972).

5.2.7 Implicaciones del patrón de mineralización para los ecosistemas

El éxito de un ecosistema natural depende en gran medida de su capacidad para re-circular y acumular los nutrimentos que limitan su productividad. La tasa de mineralización de los residuos vegetales es un factor importante que regula la recirculación de nutrimentos. Sin embargo, entre los agroecosistemas la variación es muy grande. La tasa de mineralización puede ser una medida útil de comparación de éstos entre si y con respecto a los sistemas naturales. La comparación puede ayudar a determinar cuales son

los factores más importantes que intervienen en la re-circulación de nutrientes y, por consiguiente, como hacer más eficientes estos sistemas.

El follaje de la Imitación tiene la tasa de mineralización más alta de los tres ecosistemas estudiados y la vida media para todos los elementos fluctúa entre una y tres semanas. La rápida liberación de éstos sugiere que el éxito del ecosistema dependerá más de su capacidad para retener los elementos liberados que de su tasa de mineralización.

Se espera que la complejidad de la estructura foliar disminuya el riesgo de pérdida de elementos de un sistema protegiendo al suelo del impacto directo de la lluvia, aumentando las posibilidades de almacenar los elementos y creando mecanismos más eficientes de control de agua. De este estudio se desprende que, a la hora de diseñar un agroecosistema estructuralmente complejo que imite mejor a la vegetación natural, uno de los factores importantes de considerar es el establecimiento de follajes menos lábiles que disminuyan parcialmente la tasa de mineralización ayudando a disminuir el riesgo de pérdida. En este sentido, cabe esperar que la introducción de especies arbóreas al policultivo, para imitar lo que ocurre en la Sucesión, aumentará la eficiencia del sistema.

En el follaje de la Sucesión la rapidez con que los elementos son liberados inicialmente es algo menor que en la Imitación. Sin embargo, la diferencia en pérdida porcentual al final de la décimoquinta semana es relativamente pequeña, excepto para los elementos N y S. Puede ser que esta mineralización un poco más lenta resulte beneficiosa para el ecosistema al reducir el riesgo de pérdida de los elementos.

Por otra parte, la vegetación en la sucesión tiene una tasa de renovación más rápida y una mayor mortalidad de plantas en pie (Brown, 1982). Esto crea vías alternas para la re-circulación de nutrimentos que puedan aumentar la eficiencia de este ecosistema.

Al momento de este estudio, el monocultivo es una plantación de *C. alliodora* joven. Presumiblemente, el rápido desarrollo del sistema radicular y el aumento en el área foliar reducirán el riesgo de pérdida de elementos en la plantación. En este sentido, la lenta mineralización del follaje puede representar una ventaja adicional durante el período de establecimiento sobre un suelo limpio y relativamente desprotegido.

La mayoría de los árboles de *Cordia* pierden parte de su follaje durante la estación seca, o, en las condiciones de Turrialba, en el período donde llueve menos, esto es, entre enero y abril. Durante este lapso de tiempo se produce una mayor acumulación de materia orgánica sobre el suelo. La descomposición lenta del follaje puede ser ventajosa al disminuir el riesgo de pérdida que, caso contrario, se podría originar del flujo rápido y abundante de elementos producto de una rápida descomposición. Esta misma ventaja se produciría al talar una plantación de *Cordia* para su aprovechamiento, cuando después de la extracción de madera quede el follaje depositado sobre el suelo.

Sin embargo, la tendencia de las hojas de *Cordia* en descomposición a aumentar su contenido de N y Mg y a retener el Ca puede convertir al mantillo en un compartimento que acumula temporalmente gran cantidad de estos elementos. Por tratarse de una plantación que requiere cantidades crecientes de nutrimentos, este factor puede llegar a limitar el crecimiento de los árboles,

especialmente si por falta de protección adecuada se produce una pérdida de fertilidad del suelo, o si el terreno donde se siembra es deficiente en estos elementos. Este factor es importante de considerar al pensar en asociar *Cordia* con otras plantas que requieran de estos nutrimentos con relativa rapidez, como en una asociación agroforestal. En este caso debe pensarse en otras fuentes de nutrimentos para los cultivos, como por ejemplo, el asocio simultáneo con otros árboles con follaje de rápida descomposición.

6. CONCLUSIONES

1. La vida media para el peso seco y los elementos N, P, K, Ca, Mg y S en el tratamiento Imitación es de 1 a 3 semanas. En la Sucesión es de 2 a 6 semanas, excepto para el N y el S que se retienen por más tiempo. En el Monocultivo es mayor de 15 semanas, excepto para el K y el P.
2. Las diferencias observadas entre los tratamientos en cuanto a velocidad de descomposición, parecen deberse fundamentalmente a las características físico-químicas de los follajes.
3. El patrón de mineralización mucho más rápido en la Imitación sugiere que, la disponibilidad de nutrimentos dependerá más de la capacidad del ecosistema para absorber y retener los nutrimentos que de la tasa de mineralización.
4. La tendencia de las hojas de *Cordia* en descomposición a retener el Ca y a aumentar la cantidad de N y Mg, puede convertir el mantillo de este ecosistema en un compartimento que acumula gran cantidad de estos elementos, limitando su disponibilidad.

7. BIBLIOGRAFIA

1. ABER, J.D. y MELILLO, J.M. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Canadian Journal of Botany*. 58:416-421. 1980.
2. AKHTAR, M.A.; ROLFE, G.L. y ARNOLD, L.E. Litter decomposition in oak-hickory forests in Southern Illinois. Forestry Research Report no. 76-6. Agricultural experiment station. University of Illinois. 1976. 3 p.
3. ALEXANDER, M. Introduction to soil microbiology. 2 ed. New York, Wiley, 1977. 472 p.
4. ALVARADO, A.; BERISH, C. y PERALTA, F. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of Aedepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal* 45(4):79C-794. 1981.
5. ALVIM, P. de T. Perspectivas de producción agrícola en la región amazónica. *Inter Ciencia* 3(4):250-256. 1978.
6. ATTIWILL, P.M. The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* 49(1):142-145. 1968.
7. BARDSLEY, C.E. y LANCASTER, J.D. Determination of reserve sulfur and soluble sulfates in soils. *Soil Science Society of America. Proceedings* 24:265-268. 1960.
8. BATEMAN, J.V. Nutrición animal; manual de métodos analíticos. México, Centro Regional de Ayuda Técnica, 1970. 468 p.
9. BENOIT, R.E.; STARKEY, R.L. y BASARABA, J. Effect of purified plant tannin on decomposition of some organic compounds and plant materials. *Soil Science* 105:153-158. 1968.
10. BERNHARD-REVERSAT, F. Décomposition de la litiere de feuilles en forêt ombrophile de Basse Cote - d'Ivoire. *Ecología Plantarum* 97(3): 279-300. 1972.
11. BOCOCK, K.L. y GILBERT, O.J.W. The disappearance of leaf litter under different woodland condition. *Plant and Soil* 9:179-185. 1957,
12. BOCOCK, K.L; WAID, L. y BORMANN, F.H. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. I. Losses in dry weight on oak and ash leaf litter. *Journal of Soil Science* 11(1):1-9. 1960.

13. BOGOK, K. L. Changes in the amounts of dry matter, N, C, and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *Journal of Ecology* 52:273-284. 1964.
14. BORMANN, F.H. y LIKENS, G.E. Nutrient cycling. *Science* 155:424-429. 1967.
15. _____. The nutrient cycles of an ecosystem. *Scientific American* 223(4):92-101. 1970.
16. _____. The export of nutrients and recovery of stable conditions following deforestation at Hubbard Brook. *Ecological Monographs* 44:255-277. 1974.
17. BROWN, A.H.F. Nutrient cycles in oakwood ecosystems in N.W. England. In: M.G. Marris y F.H. Perring eds. *The British Oak*. Botanical Society of the British Isles, London, 1974. pp. 141-161.
18. BROWN, B.J. Productivity and herbivory in high and low diversity tropical successional ecosystems in Costa Rica. Ph.D. Thesis. Gainesville, Florida, University of Florida, Department of Botany. 1982. 291 p.
19. CLARK, F.E. y PAUL, E.A. The microflora of grassland. *Advances in Agronomy* 22:375-436. 1970.
20. CUNNINGHAM. The effect of clearing a tropical forest soil. *Journal of Soil Science* 14(2):334-345. 1963.
21. DAUBENMIRE, R. Nutrient content of leaf litter of trees in the Northern Rocky Mountains. *Ecology* 34:786-793. 1953.
22. _____ y PRUSSO, D.C. Studies of the decomposition rates of tree litter. *Ecology* 44:589-592. 1963.
23. DAY, F.P. Jr. Litter decomposition rates in the seasonally flooded Great Dismal Swamp. *Ecology* 63(3):670-678. 1982.
24. DEVLIN, R.M. *Plant physiology*. New York, Reinhold, 1966. 564 p.
25. DOWDING, P. Allocation of resources; nutrient uptake and utilization by decomposer organisms. In: J.M. Anderson y A. MacFadyem eds. *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Oxford, Blackwell, 1976. pp. 169-183.
26. DWIVEDI, R.S. y SINGH, V.P. Effect of different nutritional factors on the rate of leaf litter decomposition of four species of *Terminalia*. *Tropical Ecology* 1-2:90-94. 1974.

27. EDWARDS, C.A. y HEATH, G.W. The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: J. Doeksen y J. Van der Drift. Soil Organisms. Amsterdam, North-Holland, 1963. pp. 76-84.
28. EDWARDS, P.J. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. Journal of Ecology 65:971-992. 1977.
29. EWEL, J. Leaf fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. Journal of Ecology 64(1):295-307. 1976.
30. EWEL, J., BERISH, C., BROWN, B., PRICE, N. y RAICH, J. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. Ecology 62(3):816-829. 1981.
31. FENTON, R.T. A laboratory study of nitrogen mobilization during litter decomposition. Plant and Soil 9(3):202-214. 1958.
32. FOGEL, R. y CROMACK, K. Jr. Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in Western Oregon. Canadian Journal of Botany 55:1632-1640. 1977.
33. FOURNIER, L.A. y CAMACHO L. DE CASTRO. Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano. Revista de Biología Tropical 21(1):59-67. 1973.
34. GOLLEY, F.B. Decomposition and biogeochemical cycles. In: UNESCO, UNEP, FAO. Tropical forest ecosystems, a state of knowledge report. Paris, 1978. pp. 270-285.
35. GOSZ, J.R.; LIKENS, G.E. y BORMANN, F.H. Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. Ecology 53(5):769-784. 1972.
36. GRIMM, U. y FASSBENDER, H.W. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de Los Andes Occidentales de Venezuela. III. Ciclo hidrológico y translocación de elementos químicos con el agua. Turrialba 31(2):89-99. 1981.
37. HERRERA, R., JORDAN, C.F., KLINGE, H., MEDINA, E. Amazon ecosystems their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. Interciencia 3(4):231-236. 1978.
38. HERRERA, R.; JORDAN, C.F.; MEDINA, E. y KLINGE, N. How human activities disturb the nutrient cycles of a tropical rainforest in Amazonia. Ambio 10:109-114. 1981.

39. HOLDRIDGE, L.R. Ecología basada en zonas de vida. San José, IICA, 1979. 216 p. (Serie Libros y Materiales Educativos no. 34).
40. HOPKINS, B. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The Litter and soil with special reference to their seasonal changes. *Journal of Ecology* 54:687-703. 1966.
41. JACKSON, M.L. Análisis químico de suelos. Traducido del inglés por José B. Martínez. 3 ed. Barcelona, Omega, 1964. 662 p.
42. JAHODA, J.C. y O'HEARN, D.L. The reluctant Amazon Basin. *Environment* 17:16-30. 1975.
43. JENNY, H.; GESSEL, S.P. y BINGHAM, F.T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science* 68:419-432. 1949.
44. JIMENEZ, F. y SALAS, R. Resumen de datos meteorológicos desde la iniciación de observaciones hasta diciembre de 1981. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, 1981. 1 p.
45. JORDAN, C.F. Amazon rain forests. *American Naturalist* 70(4):394-401. 1982.
46. _____. The nutrient balance of an Amazonian rain forest. *Ecology* 63(3):647-654. 1982.
47. KUCERA, C.L. Weathering characteristics of deciduous leaf litter. *Ecology* 40:485-487. 1959.
48. MAGDE, D.S. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiología* 5:273-288. 1965.
49. MALAISSE, F., FRESON, R., GOFFINET, G. y MALAISSE-MOUSSET, M. Litter fall and litter breakdown in Miombo. In: F.B. Golley y E. Medina eds. *Tropical ecological systems; trends in terrestrial and aquatic research*. Berlin, Springer-Verlag, 1975. pp. 137-151. (Ecological studies, V. II).
50. MARKS, P.L. y BORMANN, F.H. Revegetation following forest cutting; mechanisms for return to steady-state nutrient cycling. *Science* 176:914-915. 1972.
51. MEENTEMEYER, V. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59(3):465-472. 1978.
52. MELILLO, J.M., ABER, J.D. y MURATORE, J.F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63(3): 621-626. 1982.

53. MINDERMAN, G. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology* 56:355-362. 1968.
54. MULLER, L. Un aparato micro Kjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materias vegetales. *Turrialba* 11(1):17-25. 1961.
55. NATIONAL RESEARCH COUNCIL (U.S.). COMMITTEE ON SELECTED PROBLEMS IN THE HUMID TROPICS. Ecological aspects of development in the humid tropics. Washington, National Academic Press, 1982. 297 p.
56. NYE, P.H. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant and Soil* 13(4):333-346. 1961.
57. _____ y GREENLAND, D.J. Changes in the soil after clearing tropical forest. *Plant and Soil* 12(1):101-112. 1964.
58. NYKVIST, N. Leaching and decomposition of litter. IV. Experiments on needle litter of *Picea abies*. *Oikos* 12:264-279. 1961.
59. ODUM, N.T. y PIGEON, R.F. eds. A tropical rain forest; a study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico. U.S. Atomic Energy Commission, 1970. (Book 3) 477 p.
60. OLSON, J.S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331. 1963.
61. POMEROY, L.R. The strategy of mineral cycling. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:171-190. 1970.
62. REICHLER, D.E. The role of soil invertebrates in nutrient cycling. In U. Lohm y T. Persson eds. Soil organisms as components of ecosystems. Proc. 6th. Colloquium Soil Zoology. *Ecological Bulletins* No. 25. Stockholm, 1977. pp. 145-153.
63. RICHARDS, P.W. The tropical rain forest. *Scientific American* 229: 58-67. 1973.
64. RUINEN, J. The phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu. *Plant and Soil* 15(2):81-109. 1961.
65. SHANKS, R.E. y OLSON, J.S. First year breakdown of leaf litter in Southern Appalachian forests. *Science*. 134:194-195. 1961.
66. SHARP, R.F. y MILLBANK, L. Nitrogen fixation in deteriorating wood. *Experientia* 29:895-896. 1973.
67. SINGH, K.P. Studies in decomposition of leaf litter of important trees in a tropical deciduous forest at Varanasi. *Tropical Ecology*. 10:292-311. 1969.

68. SIOLI, H. Recent human activities in the Brazilian Amazon region and their ecological effects. In: B.J. Meggers, E. Ayensu y D. Duckworth, eds. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Washington, Smithsonian Institution Press, 1973. pp. 321-334.
69. STARK, N.M. y JORDAN, C.F. Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59(3):434-437. 1978.
70. STEEL, R.G.D., TOPRIE, J.H. Principles and procedures of statistics; a biometrical approach. 2ed. New York, McGraw - Hill, 1960. 633 p.
71. SWIFT, M.J. The estimation of mycelial biomass by determination of the hexosamine content of wood tissue decayed by fungi. *Soil Biology Biochemistry* 5:321-332. 1973.
72. _____, HEAL, O.W. y ANDERSON, J.M. Decomposition in terrestrial ecosystems. California, University Press, 1979. (Studies in Ecology, V. 5). 372 p.
73. _____, RUSSELL-SMITH, A. y PERFECT, T.J. Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in sub-humid tropical Nigeria. *Journal of Ecology* 69:981-993. 1981.
74. TANNER, E. V. J. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. *Journal of Ecology* 69:263-275. 1981.
75. THAIUMSA, B. y GRANGER, C. Climate and the decomposition rate of tropical forest litter. *Ukrasylva* 31(126):28-35. 1979.
76. TODD, R.L., CROMACK, K. and STORMER, J.C. Chemical exploration of the microhabitat by electron probe microanalysis of decomposer organisms. *Nature*. 243:544-546. 1973.
77. TRIBE, H.T. The microbial component of humus. In: J. Doaksen y J. Van der Drift. Soil organisms. Amsterdam, North Holland, 1963. pp. 205-211.
78. TUKEY, H.B. The leaching of substances from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 21:305-324. 1970.
79. VITOUSEK, P.M., GOSZ, J.R., GRIER, C.C., MELILLO, J.M., REINERS, W.A. and TODD, R.L. Nitrate losses from disturbed ecosystem. *Science* 204:464-474. 1979.
80. WARREN-WILSON, J. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Australian Journal of Botany*. 11:95-105. 1963.

81. WENT, F.W. and STARK, N. The biological and mechanical role of soil fungi. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 60(2):497-508. 1968.
82. WIEDER, R.K. and LANG, G.E. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. Ecology 63(6):1636-1642. 1982.
83. WIERGERT, R.G. y MURPHY, P. Effect of season, species, and location on the disappearance rate of leaf litter in Puerto Rican rain forest. In: Odum, H.T. y Pigeon, R.F. eds. A tropical rain forest. U.S. Atomic Energy Commission, 1970. 477 p. (Book 3).
84. WITKAMP, M. Microbial populations of leaf litter in relation to environmental conditions and decomposition. Ecology 44(2):370-377. 1963.
85. _____ y OLSON, J.S. Breakdown of confined and non-confined oak litter. Oikos 14(II):138-147. 1963.
86. WITKAMP, M. Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor. Ecology 47(3):492-494. 1966(a).
87. _____. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. Ecology 47(2):194-201. 1966(b).
88. _____ and FRANK, M.L. Evolution of carbon dioxide from litter humus and sub-soil of a pine stand. Pedobiología 9:358-365. 1969.