

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS (ICAE)  
POSTGRADO EN ECOLOGIA TROPICAL**

**PRODUCCION Y DESCOMPOSICION DE HOJARASCA EN LA SELVA  
NUBLADA DE LA MUCUY, PARQUE NACIONAL SIERRA NEVADA  
ESTADO MERIDA**

Bióloga  
Martha Elena Ramírez Medina

**TRABAJO PRESENTADO ANTE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES COMO  
REQUISITO PARCIAL PARA OPTAR AL GRADO DE MAGISTER SCIENTIAE EN  
ECOLOGIA TROPICAL**

Mérida, Octubre de 1999

## VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el Trabajo de Grado presentado por **MARTHA ELENA RAMÍREZ MEDINA** para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

***“Producción y descomposición de hojarasca en la selva nublada de la Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida”.***

hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** Que hoy 05-10-99, a las 9:30 a.m., nos constituimos como Jurado en el Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado la Dra. Michele Ataroff S. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dio curso al acto público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, la Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA EL TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA PRESENTADO A NUESTRA CONSIDERACIÓN Y SE RECOMIENDA PARA SU PUBLICACION.**

  
Dra. Michele Ataroff S.  
Tutora

  
  
Dra. Lina Sarmiento  
Jurado

  
Dr. Carlos Estrada  
Jurado

## **AGRADECIMIENTOS**

Este proyecto se llevó a cabo, gracias al apoyo del Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT).. El proyecto fue asignado con el código C-767-95-01-E.

Quiero agradecer muy especialmente a mi tutora la Dra. Michele Ataroff Soler, por sus enseñanzas, consejos y apoyo.

Al Prof. Carlos García Nuñez, por su ayuda en campo y laboratorio.

A los profesores Dra. Lina Sarmiento y Dimas Acevedo, por sus comentarios y ayuda en el análisis de los resultados.

A los técnicos, Zulay Mendez y David Dugarte, quienes me colaboraron en los análisis químicos de las muestras y en la recolección de las mismas en campo.

Al Prof. Samuel Segnini, por su colaboración en el análisis estadístico.

A la familia Garcia Núñez por su apoyo incondicional.

Y a todos aquellos amigos, que de alguna u otra forma hicieron posible la culminación de este proyecto.

Quiero dedicar este trabajo a mi querida familia, a mis padres Angela y José Javier y a mi hermano Javier, por el entusiasmo y apoyo que siempre me han brindado.

## INDICE GENERAL

	Página
RESUMEN	
1. INTRODUCCION .....	1
2. METODOLOGIA .....	12
2.1 Descripción del área de estudio .....	12
2.2 Fase de campo y de laboratorio .....	12
2.2.1 Delimitación parcelas de estudio, vegetación y estructura.....	16
2.2.2 Recolección de la hojarasca .....	16
2.2.3 Medida de la descomposición .....	18
2.2.4 Capa de mantillo y Constante de descomposición ( $k_L$ ) .....	20
2.2.5 Análisis estadístico .....	21
3. DINAMICA DE LA HOJARASCA	
3.1 RESULTADOS .....	22
3.1.1 Producción de hojarasca .....	22
3.1.2 Componentes de la hojarasca .....	24
3.1.3 Aporte del material foliar .....	25
3.2 ANALISIS Y DISCUSION .....	27
3.2.1 Patrones de caída de hojarasca .....	27
3.2.2 Dinámica de caída de los componentes de la hojarasca .....	31
4. DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA	
4.1 RESULTADOS .....	36
4.1.1 Pérdida de peso y tasas de descomposición .....	36
4.1.2 Contenidos de humedad de la hojarasca en descomposición...41	
4.1.3 Ajuste de la descomposición a modelos matemáticos .....	44
4.1.4 Constante de descomposición ( $k_L$ ) .....	46
4.2 ANALISIS Y DISCUSION .....	47
4.2.1 Evolución del proceso de descomposición.....	47
4.2.2 Efecto de la humedad en la descomposición .....	51
4.2.3 Modelos descriptivos .....	54

4. 2. 4 Constante de descomposición ( $k_1$ ) del mantillo .....	57
<b>5. NITROGENO</b>	
5. 1 RESULTADOS .....	60
5. 1. 1 Concentración y flujo de N desde la hojarasca .....	60
5. 1. 2 Concentración de N en la hojarasca en descomposición .....	63
5. 1. 3 Flujo de N a través de la hojarasca en descomposición .....	66
5. 2 ANALISIS Y DISCUSION .....	68
5. 2. 1 Transferencia de N desde la vegetación al suelo .....	69
5. 2. 2 Evolución de la concentración de N en la descomposición .....	75
5. 2. 3 Flujo de N total en la descomposición .....	78
<b>6. CONCLUSIONES</b>	
<b>7. REFERENCIAS</b>	
<b>8. ANEXOS</b>	

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características del suelo de La Mucuy .....	15
Tabla 2. Efecto de la velocidad del viento sobre la vegetación .....	24
Tabla 3. Producción anual de hojarasca en selvas tropicales .....	34
Tabla 4. Capa de mantillo y Constante de descomposición .....	46
Tabla 5. Constante de descomposición en diferentes ecosistemas .....	59
Tabla 6. Concentración y flujo de nitrógeno en fracciones de la hojarasca.....	60
Tabla 7. Concentración de nitrógeno en hojas verdes y recién caídas .....	61
Tabla 8. Caída de hojarasca, concentración y flujo de nitrógeno .....	63
Tabla 9. Concentración de N en la hojarasca de selvas nubladas .....	71
Tabla 10. Transferencias de N a través de la hojarasca en selvas nubladas .....	72
Tabla 11. Cantidad de fitomasa, concentración de N y retranslocación de N .....	74

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema general de la caída de hojarasca .....	2
Figura 2. Modelo sugerido de descomposición .....	2
Figura 3. Reservas y transferencia de carbono durante la descomposición .....	6
Figura 4. Reservas y transferencia de N durante la descomposición .....	6
Figura 5. Ubicación de la selva nublada de La Mucuy .....	13
Figura 6. Climadiagrama de Gausson de la selva nublada de La Mucuy .....	14
Figura 7. Estructura de la vegetación de la selva .....	17
Figura 8. Caída de hojarasca vs. precipitación .....	23
Figura 9. Correlación entre caída de hojarasca y precipitación .....	23
Figura 10. Producción mensual de fracciones de la hojarasca .....	23
Figura 11. Patrón de caída de la fracción hojas de las especies dominantes .....	26
Figura 12. Patrón de caída de hojarasca en selvas nubladas de Los Andes .....	29
Figura 13. Pérdida de peso de la hojarasca en descomposición .....	37
Figura 14. Pérdida de peso en bolsas de descomposición .....	39
Figura 15. Pérdida de peso en capas de descomposición .....	39
Figura 16. Pérdida de peso en bolsas y capas de descomposición .....	39
Figura 17. Contenido relativo de humedad en la hojarasca en descomposición....	43
Figura 18. Ajuste de la descomposición a modelos matemáticos .....	45
Figura 19. Estimación y evolución de la acumulación de hojarasca .....	53
Figura 20. Flujo mensual de N a través de la hojarasca .....	62
Figura 21. Dinámica de la pérdida de peso y concentración de N .....	64
Figura 22. Relación peso restante vs. % de N .....	65
Figura 23. Flujo de N a través de la descomposición .....	67

## RESUMEN

La acumulación de hojarasca y su descomposición, son vías críticas del flujo de materia orgánica y de nutrientes en ecosistemas de selvas tropicales. Partiendo de la importancia que implica la producción de hojarasca en los ecosistemas terrestres, este trabajo tuvo como objetivo, determinar la dinámica de la caída de hojarasca y su proceso de descomposición, en una selva nublada andina de tipo mixto a 2350 msnm. La hojarasca fue colectada mensualmente durante un año, con el empleo de trampas circulares (área= 0,25 m<sup>2</sup>). La vegetación produjo 7,71 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> de hojarasca fina, a partir de la cual se transfirieron 104,08 Kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> de nitrógeno al suelo. La hojarasca presentó un patrón continuo de caída, con tres picos máximos en los meses de febrero (0,74 Mg ha<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>), mayo (0,79 Mg ha<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>) y agosto (0,93 Mg ha<sup>-1</sup> mes<sup>-1</sup>); aunque algunos de estos máximos coincidieron con periodos secos, no se evidenció una dependencia estadísticamente significativa entre la caída de hojarasca y la precipitación (r= -0,20). La fracción foliar dominó sobre el total de la hojarasca con 74,8% y estuvo constituida principalmente por el aporte de las especies *Alchornea triplinervia* Spreng., *Billia colombiana* Pl. & Lindl., *Temstroemia acrodantha* Kobuski & Steryerm. y *Clusia* sp. Los cambios en las cantidades mensuales de hojarasca, estuvieron dirigidos por grupos sincronizados de especies. La pérdida de peso de la hojarasca como medida de la descomposición, fue determinada utilizando el método tradicional de bolsas y además se implementó una metodología innovadora, por medio de capas de nylon (2 mm. mesh), que consistió en simular la sobreposición natural de la hojarasca sobre el suelo de la selva. Los resultados de ambos métodos, reflejaron una tendencia similar de pérdida de peso, y se ajustaron a un modelo exponencial simple; después de un año, el peso residual fue aproximadamente del 50%. Estos resultados sugieren que la calidad de la hojarasca fue el factor con mayor influencia en las tasas de pérdida de peso, ya que factores climáticos como la temperatura y la humedad, fueron menos relevantes. Resultados semejantes en cuanto a tasas anuales de descomposición, se obtuvieron a través del cálculo de la constante de descomposición (k<sub>L</sub>), para el mantillo total un k<sub>L</sub>= 1,97 y para el mantillo foliar un k<sub>L</sub>= 2,02. Algunas de las especies dominantes de la selva, retranslocaron en promedio, aproximadamente el 44% de N antes de que sus hojas formaran parte de la hojarasca. Los meses de mayores transferencias de N, correspondieron a agosto (12,93 Kg N ha<sup>-1</sup>), julio (11,40 Kg N ha<sup>-1</sup>) y mayo (10,67 Kg N ha<sup>-1</sup>), siendo también los meses de mayor producción de hojarasca. La concentración de N en la hojarasca recién caída tuvo pocas variaciones en el transcurso del estudio; sin embargo, esta concentración fue aumentando a través del proceso de descomposición en los diferentes experimentos. El N total liberado en la descomposición, fue en promedio para las bolsas de 0,81 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> (56%) y para las capas de 0,38 g m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> (36%).

## 1. INTRODUCCION

La caída de hojarasca representa un enlace esencial en el ciclo orgánico producción-descomposición y es un proceso fundamental de transferencia de nutrientes desde el dosel de la vegetación hasta el suelo del ecosistema (Sarmiento 1980; Meentemeyer et al., 1982; Vitousek & Sanford 1986) (figura 1). Las variaciones anuales y estacionales en la caída de hojarasca son altamente dependientes de los factores climáticos de cada ecosistema, así como de los factores edáficos (Meentemeyer et al 1982; Tamm 1991). Jordan (1971), citado por Meentemeyer et al (1982), determinó como la disponibilidad de luz durante la estación de crecimiento de las plantas, estaba fuertemente relacionada con la producción de hojarasca de los ecosistemas. Sin embargo estos autores, refuerzan la idea y sugieren que la caída de hojarasca está afectada por la combinación de un grupo de variables medio-ambientales que interactúan entre si, y resaltan el trabajo de Bray & Gorham (1964), quienes relacionaron la producción de hojarasca con la latitud y cualitativamente con la temperatura, precipitación y radiación solar.

Los nutrientes de las plantas son transferidos desde el suelo a las partes aéreas por un proceso controlado biológicamente por las raíces (y micorrizas), mientras que el retorno de nutrientes de la planta al suelo es un proceso complejo, y se hace a través de la caída de hojarasca, lavado del dosel, excreción y absición de raíces. Los nutrientes tomados y almacenados por la vegetación, son regresados al suelo al caer la hojarasca, por lo tanto el total de la hojarasca que cae en períodos anuales es indicador de la producción biológica (Tamm 1991). En el ciclado de nutrientes, la hojarasca juega un papel primordial pues es la principal vía para la pérdida de N, P y Ca, mientras que nutrientes como K y Mg tienen un carácter más móvil y son liberados más por lavado del dosel que por la caída de hojarasca (Swift et al. 1979).

Los nutrientes que se encuentran en las hojas recién caídas, representan una pérdida para la planta. El costo de esta pérdida puede ser considerado muy pequeño, cuando la disponibilidad de los nutrientes en el suelo es alta y su toma es fácil. En ecosistemas con disponibilidad baja de nutrientes, la pérdida de nutrientes a través del desprendimiento de las hojas, requiere de adaptaciones específicas, como minimizar la concentración de nutrientes en las hojas y maximizar la retranslocación desde las hojas antes de su desprendimiento (Grubb 1977, Vitousek 1984, Veneklaas 1991).

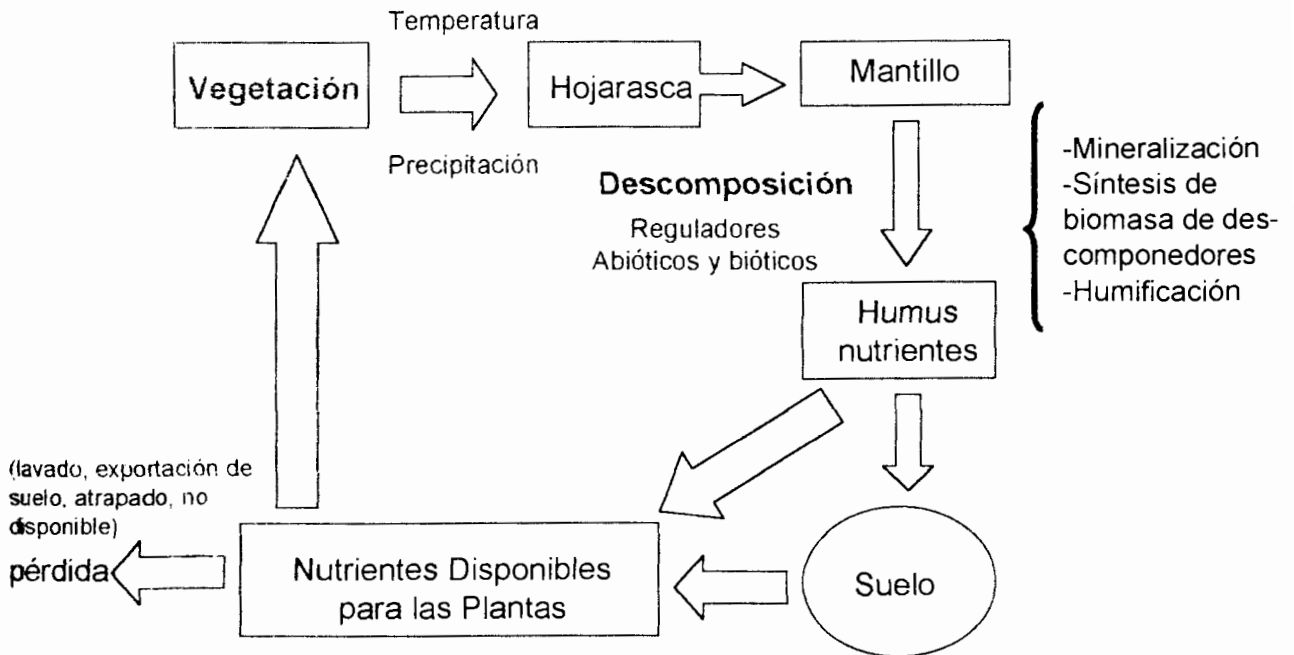


Figura 1. Esquema general de la caída de la hojarasca y del proceso de descomposición

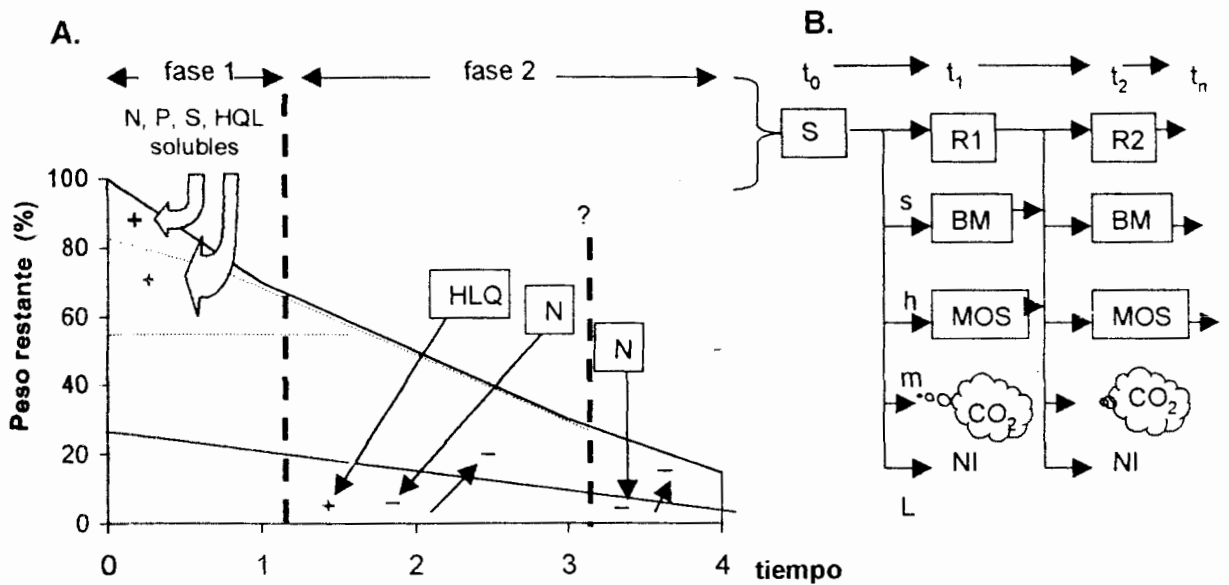


Figura 2. A. Modelo de descomposición (Couteaux et al. (1995). En la fase 1, las concentraciones altas de nutrientes (N, P, S), materiales solubles y celulosas, aumentan la pérdida de peso. En la fase 2, predominan materiales lignificados, que dirigen una pérdida de peso menor. (+) indica incremento y (-) un efecto negativo. B. Estructura en cascada del proceso de descomposición (s= sustrato, R1 y 2= recurso, MOS= materia orgánica del suelo, h=humificación; m=mineralización; s=síntesis, B.M= biomasa microbiana, NI= nutriente inorgánico, L=lavado) (Swift et al. 1979).

Imagine una hoja fresca que cae desde una planta al suelo. Esta tiene una combinación de sustancias lábiles disponibles y de sustancias no-lábiles lignino-celulosas. Ahora, imagine a la misma hoja que se mantiene en pie madura con una preponderancia de constituyentes lignino-celulósicos. En ambos casos se iniciará el proceso de descomposición, a través de una sucesión de descomponedores que irán rompiendo este material (figura 1). Dada la cantidad presente de materiales lábiles y no-lábiles y de condiciones constantes de temperatura y humedad, habrá una tasa de descomposición que se verá reflejada por la calidad del sustrato (Van Cleve 1974).

Campbell (1978) define al proceso de descomposición como: "*la ruptura de materia orgánica en compuestos orgánicos simples*". Los residuos adicionados a los suelos, son primeramente rotos por enzimas extracelulares (producidas por heterótrofos), en compuestos orgánicos fundamentales. Los heterótrofos, son en gran parte bacterias, actinomicetes y hongos; también hay contribución de micro, meso y macrofauna. Parte del material orgánico es finalmente mineralizado a CO<sub>2</sub> por la actividad metabólica de los microorganismos y la fauna (figura 2). Existe una especie de secuencia sucesional de heterótrofos, donde la microflora primaria es la que ataca los componentes fundamentales para adicionar sustratos carbonáceos; estos son seguidos por una microflora secundaria, terciaria y hasta cuaternaria, que actúa sobre las células y productos de la flora primaria. No solo existe una secuencia de descomponedores de materiales lábiles simples, sino que también existe una secuencia de fases de colonización, explotación, invasión y post-invasión, que ocurre en la descomposición de materiales más resistentes y recalcitrantes como ramas, ramitas y cortezas (Swift et al. 1979). La actividad microbiana es la responsable del conjunto de procesos bioquímicos, que rompen los carbohidratos, lípidos y proteínas.

La descomposición de hojarasca (pérdida de masa), envuelve dos procesos simultáneos y fundamentales: 1). la mineralización y humificación de lignina, celulosa y otros compuestos a través de la sucesión de microorganismos; y 2). el lavado hacia el suelo de compuestos solubles, donde el carbono C y el nitrógeno N son progresivamente mineralizados o inmovilizados (figura 2A). La mineralización de los constituyentes de la hojarasca, contribuye aproximadamente a la salida de la mitad de CO<sub>2</sub> desde el suelo, y esta proporción se mantiene estable por su entrada anual relativamente constante, lo que demuestra la importancia de la descomposición de hojarasca como fuente directa de CO<sub>2</sub> a la atmósfera (Couteaux et al. 1995).

El proceso de descomposición es representado generalmente en forma modular, como una estructura en cascada (Swift et al. 1979, figura 2B). El cambio progresivo de un recurso primario S, a través de los estados  $R_1$  y  $R_2$ , transcurre durante un periodo de tiempo  $t_0$  a  $t_1$  a  $t_2$ . Sobre un periodo de tiempo dado, algunos productos de la descomposición del recurso S, empiezan a ser recursos del próximo modulo de la cascada ( $R_1$  y  $R_2$ ). Durante cada uno de estos estados, la materia puede perderse del sistema en forma de moléculas inorgánicas (IN) y  $CO_2$  (mineralización), puede ser consumida por la biomasa microbiana (MB) o entrar a formar parte de la materia orgánica del suelo (MOS) y así sucesivamente.

Los anteriores procesos (incluyendo además tasas de descomposición), están controlados tanto por factores abióticos (clima), como por factores bióticos (composición química de la hojarasca ó calidad del sustrato y organismos del suelo) (figura 1) (Fogel & Cromack 1977). El clima es el factor dominante en áreas sujetas a condiciones climáticas desfavorables, mientras que la calidad de la hojarasca prevalece como regulador en condiciones climáticas favorables (Couteaux et al. 1995). Fogel & Cromack (1977) señalan la complejidad bioquímica de la hojarasca, indicando que el contenido de lignina está inversamente relacionado con la tasa de descomposición. La calidad de la hojarasca suele ser importante hasta estados avanzados de la descomposición a través de sus efectos en la formación de humus (Aber & Melillo 1982, Coûteaux et al. 1995). Meentemeyer (1978), extendió el análisis de patrones geográficos de descomposición, basándose en el contenido de lignina y la evapotranspiración actual (combina información de temperatura y humedad).

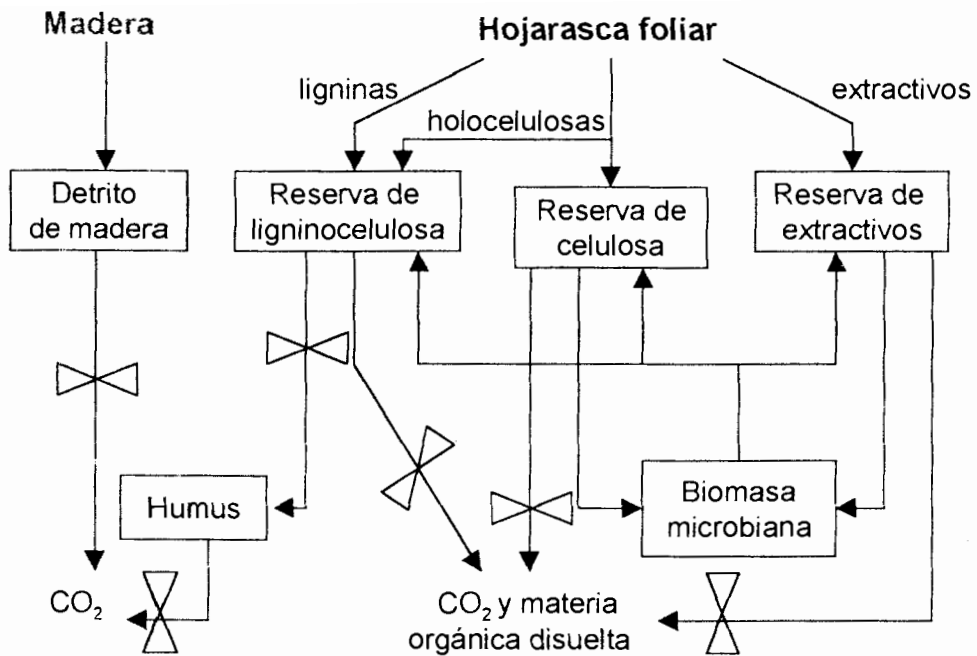
La calidad del sustrato se puede definir por la composición química del material en descomposición, el cual ha sido considerado como un factor crítico determinante de la tasa de descomposición (Coûteaux et al. 1995). Los índices químicos de la calidad del sustrato, incluyen concentraciones de elementos y de varias clases de compuestos orgánicos. La concentración de nitrógeno de los materiales de la planta, es importante para controlar las tasas de descomposición. Sin embargo, la disponibilidad de N tanto endógena como exógena al ecosistema como único factor, no controla las tasas de descomposición (Prescott 1995). En otras investigaciones se ha encontrado, que la relación lignina/nitrógeno de la hojarasca puede ser un mejor indicador de las tasas de descomposición, que solamente el contenido de nitrógeno (Melillo et al. 1982, Taylor et al. 1989, Couteaux et al. 1995). La descomposición de hojarasca con tasas lentas, puede dar

como resultado la acumulación de grandes reservas de nutrientes en los horizontes superficiales del suelo y la limitación de nutrientes para los productores primarios (Swift et al. 1979, Coûteaux et al. 1995, Currie & Aber 1997).

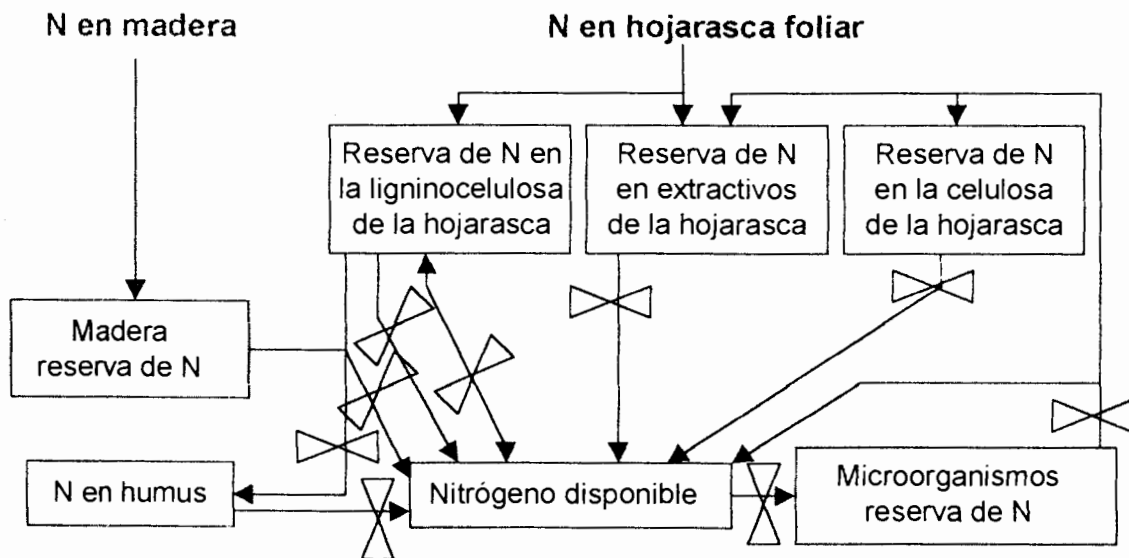
En la calidad del sustrato, también se tiene en cuenta la proporción en que se haya representada las tres clases de carbono que forman parte de la hojarasca (figura 3). Estas son: la lignino-celulosa (LC), la celulosa sin protección (C) y los extractivos (E). Toda la biomasa de ácidos insolubles junto con una cantidad equivalente de ácidos solubles, constituyen el material de la clase LC; este representa el volumen natural de lignina y celulosa de los tejidos vegetales. La masa restante de ácidos solubles entra en la reserva del tipo C. A través del lavado, puede entrar al suelo del ecosistema el carbono de la clase E, porque comprende material relativamente lábil. La dinámica de la pérdida de peso esta relacionada con la dinámica de las clases de carbono de la hojarasca en descomposición. Los microorganismos crecen con eficiencias diferentes de acuerdo a cada clase de carbono del sustrato (Currie & Aber 1997).

Como en las plantas, el nitrógeno en los suelos se encuentra tanto en forma orgánica como inorgánica. El nitrógeno en forma orgánica está usualmente en grandes moléculas insolubles en agua. El nitrógeno orgánico en ecosistemas naturales se origina a partir de la descomposición de los organismos. Buena parte del N de la hojarasca fresca está en forma de proteínas o en productos de descomposición de proteínas, por ej. péptidos y aminoácidos. Estas sustancias son sustratos atractivos para los microorganismos, que a menudo pueden usarlos como fuente de C, así como fuente de N. Su tiempo de residencia en el suelo es corto, a menos que estén protegidos mecánica o químicamente, por asociación de sustancias menos atractivas, como por ej. paredes celulares (Tamm 1991). Cuando el N entra formando parte de la hojarasca, se encuentra dentro de las fracciones (clases) lignino-celulosas y extractivos. La clase celulosa no aporta N desde la hojarasca (Aber et al. 1984). Exógenamente, la disponibilidad de N (por ejemplo, desde la deposición), junto con algún N mineralizado durante un tiempo corto de descomposición, entra a la reserva de N orgánico disponible (figura 4).

Los métodos más ampliamente utilizados para medir descomposición en los ecosistemas terrestres, son la respiración del suelo, la relación entre la caída de hojarasca/mantillo y la medida directa de la pérdida de peso en bolsas de descomposición. Son los métodos más convenientes para hacer comparaciones entre estudios. Sin embargo, cada uno de ellos representa una simplificación del proceso de



**Figura 3.** Reservas y transferencias de carbono durante el proceso de descomposición, según el Modelo de Carbono Disuelto (DocMod) (Currie & Aber 1997).



**Figura 4.** Reservas y transferencias de N durante el proceso de descomposición según el Modelo de Nitrógeno Disuelto (DocMod), (Currie & Aber 1997)

descomposición y, en ocasiones no producen verdaderas medidas de las tasas de descomposición. La respiración del suelo, se deriva de la respiración de toda la comunidad heterotrofica principalmente de hongos y bacterias, más la respiración de las raíces vivas. La relación entre la caída de hojarasca y el mantillo ( $k_L$ ) sobre el suelo del ecosistema, se usa para comparar las tasas de descomposición o tiempos de retorno de los materiales del piso. La medida de la pérdida de peso en las bolsas de descomposición, permite determinar las tasas de descomposición en intervalos de tiempo. A menudo, diferentes tamaños de red son empleados para excluir diferentes grupos de animales. El marcaje de los materiales con radioisotopos, es otro método muy conveniente cuando se quiere investigar la pérdida de los elementos, ya sea por lavado, catabolismo y consumo (Swift et al. 1979, Wieder & Lang 1982, Anderson & Swift 1983).

El estudio de la dinámica de la hojarasca y de la evolución del proceso de descomposición, es esencial por el papel que desempeña en el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas boscosos. Son pocas las investigaciones llevadas a cabo sobre tan importante proceso en el ecosistema selva nublada, y es por ello que este estudio pretende contribuir sobre un mejor conocimiento del funcionamiento de un ecosistema de montaña tropical fuertemente afectado por el avance de la frontera agrícola y ganadera.

En términos generales, la selva nublada es un ecosistema que ocupa en los sistemas montañosos tropicales, aquellas fajas altitudinales en las cuales formaciones de nieblas orográficas presentes durante la mayor parte del año, determinan que reciban adicionalmente a la lluvia una cantidad de humedad por medio de captación y/o condensación de pequeñas gotitas de agua (intercepción de la neblina), influyendo en el régimen hídrico, en el balance de radiación, así como también en los demás parámetros climáticos, edáficos y ecológicos (Huber 1986, Stadtmüller 1987, Hamilton et al. 1993). Este ecosistema está compuesto por una flora y forma estructural distintiva, caracterizada por árboles que exhiben troncos y ramas retorcidas que alcanzan un dosel no mayor a 40 metros, con copas densas y compactas y una alta riqueza de epífitas en todos los estratos.

Se ha estimado que la superficie total de las selvas nubladas en el trópico húmedo es de 500000 Km<sup>2</sup> (Stadtmüller 1987), lo cual equivale aproximadamente al 10 % del bosque húmedo tropical, aunque Persson (1974) citado por Hamilton et al. (1993), calcula que las selvas nubladas constituyen una cuarta parte de las selvas húmedas montanas y subalpinas. Se encuentran principalmente en las montañas de América Tropical, sudeste

de Asia y con menor frecuencia en Africa (Stadtmüller 1987). En Venezuela, existen principalmente dos áreas de distribución de las selvas nubladas como son, la Cordillera de Los Andes y de La Costa, así como también algunas "islas" de selvas sobre cumbres aisladas en los Estados Lara, Falcón y Yaracuy (Huber 1986).

Aunque cuando se habla de cobertura, la superficie que alcanzan las selvas nubladas no es muy alta, existe en las últimas décadas una constante presión sobre ellas, caracterizada por una tala indiscriminada lo que ha ocasionado pérdida de biodiversidad y exposición de los suelos en pendientes fuertes. En el simposio sobre selvas de montaña tropical, Hamilton et al. (1993) consideran como punto primordial la conservación de las selvas nubladas por la disminución cada vez mayor de su cobertura y porque, además del interés científico que constituye un reservorio genético dotado de una alta diversidad de especies endémicas, la selva nublada tiene una gran importancia para el ordenamiento territorial, debido a su papel hidrológico como reguladores de agua en las cuencas hidrográficas, en combinación con su capacidad de conservar los suelos en las laderas de las montañas.

## OBJETIVOS E HIPOTESIS

Teniendo en cuenta el papel fundamental que desempeña la caída de hojarasca como una medida de la productividad del ecosistema y como una vía muy importante en el ciclado de nutrientes (especialmente de N), y formador de la materia orgánica del suelo, el objetivo principal de este proyecto es **conocer la dinámica de la producción de hojarasca y su proceso de descomposición en el ecosistema selva nublada andina.**

La hipótesis general del presente trabajo plantea que en un ecosistema húmedo tropical como la selva nublada, el patrón de caída de la hojarasca no es estacional, como resultado de las condiciones ambientales caracterizadas por un aporte continuo de humedad (en forma de precipitación e intercepción de neblina) y por la poca variación anual de la temperatura. Tomando las condiciones climáticas anteriores (además de temperaturas relativamente bajas), las tasas de descomposición de la hojarasca y las transferencia del N a través de la hojarasca en la selva nublada, deben ser más lentas y menores con respecto a

ecosistemas boscosos de tierras bajas tropicales.

A continuación se consideran por separado los diferentes aspectos abordados en el presente estudio:

**Objetivo. a)** Determinar y cuantificar el ritmo de producción de la hojarasca a lo largo del año y su relación con el patrón de precipitación.

**Hipótesis 1.** A pesar de la estacionalidad en el patrón de precipitación, no existe un estrés hídrico pronunciado para las plantas que pudiese ocasionar la concentración de la caída de hojarasca en ciertos períodos, en un ecosistema como la selva nublada, donde la interceptación de neblina ayuda a mantener un ambiente frío y húmedo durante todo el año. El patrón de caída de hojarasca debe ser independiente del patrón seguido por la precipitación.

**Objetivo. b)** Analizar las variaciones de la calidad de la hojarasca total a través de la cuantificación de sus componentes: hojas, ramas finas, partes reproductivas y partes de epífitas. Así mismo, se ilustrará la dinámica de caída del material foliar de las especies dominantes.

**Hipótesis 2.** Tomando en cuenta la constancia relativa de las condiciones hídricas y de temperatura a lo largo del año en el ecosistema en general, se esperaría que las diferentes especies respondan a factores intrínsecos particulares de cada una, lo que determina la longevidad de la hoja, momentos de floración-fructificación, entre otros. Por otra parte, las variaciones en los componentes de la hojarasca, pueden estar relacionadas con factores exógenos, como el efecto del viento.

**Objetivo. c)** Implementar una nueva metodología (capas de hojarasca) para estudiar la dinámica de la descomposición de la hojarasca, que permita simular las condiciones naturales como transcurre el proceso. Los resultados obtenidos con esta nueva metodología podrán ser comparados con los resultados de una metodología tradicional (bolsas), con la cual se harán mediciones paralelas.

**Hipótesis 3.** Dado que la metodología de capas para medir descomposición, simula de una manera más real la acumulación de la hojarasca sobre la superficie del suelo y además, permite el libre movimiento de la micro y mesofauna, se espera que las tasas de

descomposición obtenidas a partir de esta, sean mayores y más parecidas a las condiciones de campo, en comparación con las tasas medidas en la hojarasca de las bolsas.

**Objetivo. d)** Determinar el efecto de la calidad y contenido de humedad de la hojarasca sobre el proceso de descomposición.

**Hipótesis 4:** Se esperaría que las tasas de descomposición de la hojarasca de las especies de la selva nublada, sean menores en comparación con ecosistemas boscosos de tierras bajas, debido a las condiciones climáticas (temperaturas menores y radiación baja ocasionada por la frecuente nubosidad), prevalecientes en el ecosistema. Las velocidades de descomposición estarían dirigidas por la calidad del material, el cual puede variar temporalmente. Un tipo de hojarasca dada, tendrá tasas de descomposición particulares. Esto tiene su implicación en cuanto al tiempo de formación y acumulación de la materia orgánica del suelo.

**Hipótesis 5:** La descomposición de la hojarasca sobre la superficie del suelo de la selva exhibe una variación estacional, siendo substancialmente menor durante la estación seca que durante la estación húmeda.

Esta hipótesis se puso a prueba mediante el seguimiento del proceso en el transcurso de las diferentes épocas climáticas, a través de una serie de curvas con diferencias temporales en su inicio.

**Objetivo. e)** Calcular la concentración y el flujo de N total que se transfiere desde la vegetación al suelo a través de la caída de hojarasca.

**Objetivo. f)** Analizar las variaciones en las concentraciones del N total en la hojarasca en descomposición, la dinámica de su flujo hacia el suelo e implicación en cuanto a su disponibilidad en el ecosistema selva nublada.

**Hipótesis 6.** Algunos autores postulan que el N es un nutriente limitante en las selvas nubladas (Grubb 1977, Vitousek 1986, Tanner et al. 1992). La reducción de la temperatura en las montañas tropicales causa reducción en las tasas de descomposición y en la liberación de nutrientes (Proctor 1984; Vitousek 1984). En general, las selvas nubladas

tienen concentraciones más bajas de nitrógeno en su biomasa y en el suelo, y ciclan menos nitrógeno que las selvas tropicales de tierras bajas.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1 Descripción del área de estudio

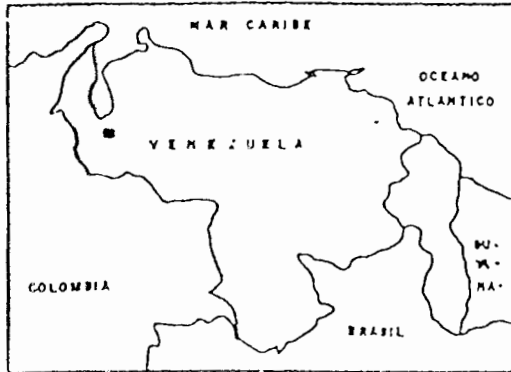
El estudio se llevó a cabo en la selva nublada de la Estación de La Mucuy (~08 38'N - 70 14'W), ubicada en el Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida, Venezuela (figura 5). Dentro de la faja altitudinal que abarca la selva nublada, las parcelas experimentales se situaron a 2350 msnm. en el interior de una vegetación que corresponde según Lamprecht (1954), a una selva nublada de tipo mixto (2300-2600 msnm.).

Geomorfológicamente, Los Andes venezolanos (también conocidos como Cordillera de Mérida), representan un levantamiento topográfico-tectónico cuya culminación se encuentra en la Sierra Nevada de Mérida. Esta culminación se destaca geológicamente, porque en ella afloran las formaciones más antiguas de edad posiblemente pre-cámbrica ( $\pm$  650 millones de años). La mayor parte del terreno está ocupado por rocas metamórficas, destacándose los gneiss y los esquistos, con materiales componentes tales como: cuarzo, feldespatos, biotita y moscovita. La topografía de la zona es bastante quebrada e irregular con heterogeneidad de pendientes (González de Juana et al. 1980).

El clima del área se caracteriza por precipitaciones altas y una humedad relativa que oscila entre 80-100% en combinación con la intercepción de neblina, un ritmo anual de la temperatura marcadamente isotérmico, con medias anuales alrededor de los 13,5 °C. La precipitación alcanzó un volumen aproximado de 3245 mm. durante el año de estudio, mientras que el promedio anual entre los años 1991 a 1995, fue de 2291 mm. Comparativamente con los años anteriores, el año de estudio fue muy húmedo. El climadiagrama de los registros de 5 años consecutivos, muestra que la precipitación sigue un patrón bimodal, con volúmenes mínimos en los meses de diciembre, enero y febrero y dos picos máximos, uno en abril y otro en noviembre (figura 6). Según el climadiagrama, no existe una estación climáticamente seca; esto origina un balance hídrico positivo.

La selva nublada del tipo mixto, posee una estructura compleja con estratos difíciles de definir, dominada por árboles siempreverdes de dosel alto y cargados con numerosas epífitas, especialmente musgos, líquenes, orquídeas y bromelias. Los árboles del estrato superior, por lo general con copas anchas, alcanzan en condiciones óptimas alturas de 25 a 30 m., donde dominan especies como *Clusia sp*, *Alchomea triplinervia*, *Ocotea sp*, *Decussocarpus sp*. entre otras. Los árboles de los estratos inferiores, poseen copas más bien

SITUACION RELATIVA NACIONAL .



SITUACION RELATIVA REGIONAL .

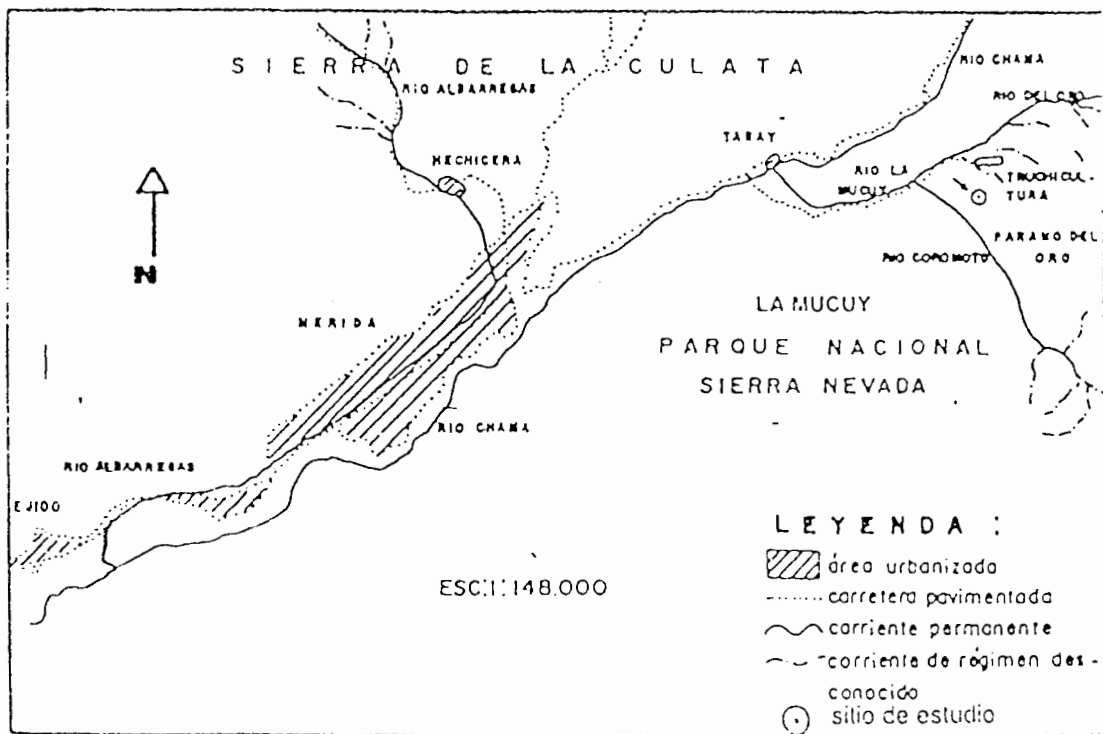


Figura 5. Ubicación de la selva nublada de La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, Estado Mérida

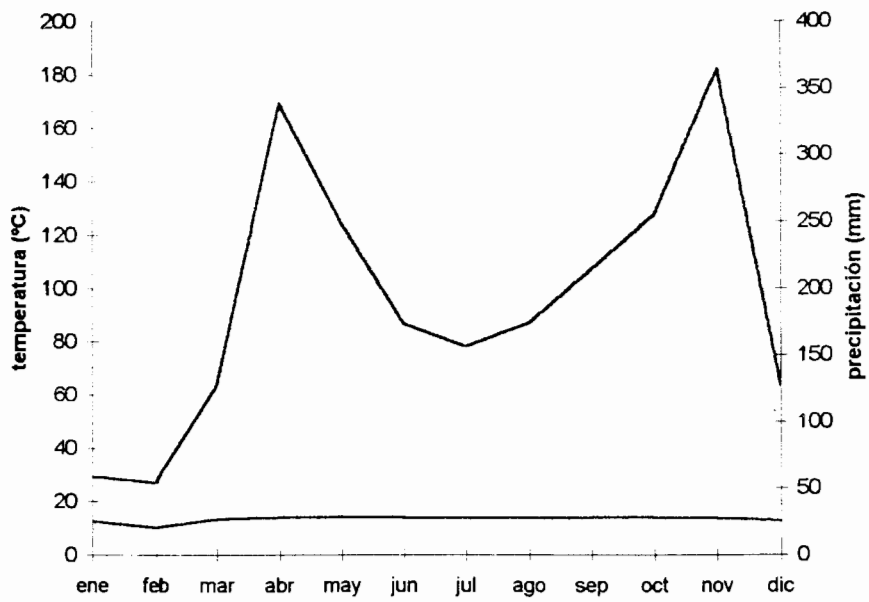


Figura 6. Climadiagrama de Gausson de la selva nublada de La Mucuy, Estación de truchicultura (FONAIAP), 2200 msnm. (enero de 1991-diciembre de 1995).

pequeñas y, a menudo deformadas debido a la competencia por el espacio y la luz. Uno de los rasgos más característico del sotobosque es la presencia de helechos arborescentes de la familia Cyatheaceae, siendo también importantes los géneros *Chusquea*, *Gaultheria*, *Chamaedorea*, *Miconia*. (Observación directa complementada con las descripciones de Lamprecht 1954, Sarmiento et al. 1971).

El aspecto exterior es de una selva tupida, densamente cerrada, con poco espacio entre copa y copa y en la estación lluviosa del año, cubierta por una capa densa de nubes y neblina, lo cual determina un ambiente de luz muy complejo. En las selvas nubladas, la cantidad de energía radiante que alcanza el piso de la selva puede ser extremadamente pequeña, habiéndose reportado valores que oscilan entre 0,1-1,9% de la radiación total que llega al dosel, en la selva nublada de La Carbonera, Edo. Mérida (García-Nuñez & Azócar 1995, Cabrera & Azócar 1998).

Bajo estas condiciones climáticas y de vegetación, los suelos alcanzan gran profundidad en sustratos favorables y el perfil un alto grado de diferenciación. En general, se presentan perfiles ABC, con el horizonte A profundo y humífero, muy ácido, pero sin humus bruto. El horizonte B es casi siempre neto y profundo, con texturas variables según el tipo de roca madre (Sarmiento et. al, 1971).

Los suelos son franco arenosos, húmicos, fuertemente ácidos, con altos contenidos de materia orgánica (13.70%), concentraciones altas de nitrógeno total (1.08%) y una capacidad alta de intercambio catiónico (43.07 meq/100) (Tabla 1), según los resultados del laboratorio de suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, (Noviembre de 1995) y caracterizado según las consideraciones generales para interpretar análisis de suelos de Instituto Geográfico Agustín Codazzi IGAC de Colombia.

**Tabla 1.** Características de los primeros 10 centímetros del suelo de la selva nublada de La Mucuy (Análisis realizado por el Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, Noviembre de 1995) (Herrera, datos sin publicar).

Textura	pH (l:l)	C. O. %	M. O. %	N total %	C/N	P ppm	CIC meq/100
Fa	4.50	7.95	13.70	1.08	7.36	0.70	43.07

Resultados similares fueron encontrados por Manzanilla (1990) en la selva nublada de La Montaña, donde los suelos se caracterizan por una acidez fuerte (pH 4,3-5,1), valores de materia orgánica bastante altos (17% M.O.) en los horizontes superiores, con una

saturación de bases baja y capacidad de intercambio catiónico alta (35 meq/100). Se incluyen estos resultados por que ambas selvas crecen sobre la misma formación geológica y tienen similitud en la composición de especies y estructura de la selva (La Mucuy y La Montaña).

## **2. 2 Fase de campo y de laboratorio**

Los objetivos propuestos, fueron abordados a través de la realización de las siguientes actividades de campo y de laboratorio:

### **2. 2. 1 Delimitación de las parcelas de estudio. Reconocimiento de la vegetación y estructura de la selva**

En el área de estudio, se delimitaron 4 parcelas cada una con un área de 10x15 metros (150 m<sup>2</sup>), donde se ubicaron cestas y pantallas colectoras de hojarasca, así como bolsas y capas de descomposición. En esta área, también se realizó un reconocimiento general de la vegetación (figura 7, anexo 1).

### **2. 2. 2 Recolección de la hojarasca**

En las parcelas antes descritas, se ubicaron colectores circulares de 40 cm. de altura y con un diámetro de 56,6 cm. (área 0,25 m<sup>2</sup>) (Hughes et al. 1987). Cada colector llevaba en su interior una bolsa plástica con orificios en su parte inferior para permitir el drenaje del agua lluvia. En cada parcela se distribuyeron al azar 7 colectores (para un total de 30 en el área de estudio). A partir de noviembre de 1995 y hasta octubre de 1996, la recolección de hojarasca se realizó cada 4 semanas.

Después de la recolección, las 30 muestras eran llevadas al laboratorio y secadas hasta peso constante, aproximadamente durante 78 horas. Se les registro su peso seco y posteriormente se separo la hojarasca por fracciones: hojas, ramas finas (< 2 cm.de diámetro), partes reproductivas (flores, frutos, semillas) y partes de epífitas. A cada fracción se le determino su peso seco. Asimismo, se separaron y pesaron las hojas de las especies dominantes. La producción mensual de hojarasca se expresó en megagramos por hectárea por mes (Mg ha<sup>-1</sup>mes<sup>-1</sup>) y la hojarasca anual en megagramos por hectárea por año (Mg ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup>), según el Sistema Internacional de Medidas.

Paralelamente, se construyeron e instalaron en las parcelas, pantallas colectoras de hojarasca de 1 m<sup>2</sup>, cuyo fin era el de captar la hojarasca que se emplearía en el

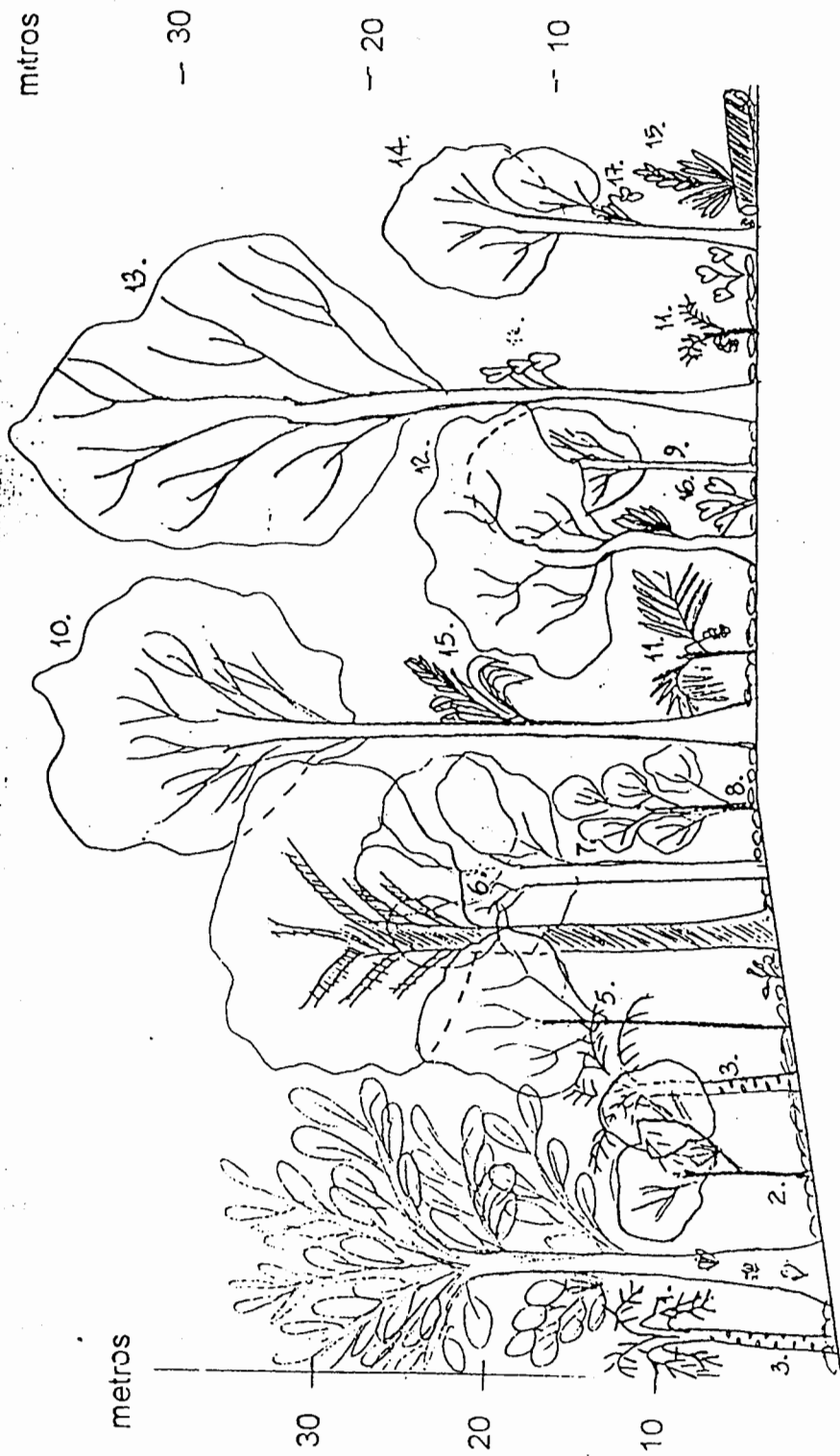


Figura 7. Estructura de la vegetación de tipo mixto de la selva nublada de La Mucuy.

1. *Clusia* sp., 2. *Hedyosmun glabratum*, 3. *Cyathea* sp., 5. *Ocotea* sp., 6. *Alchornea triplinervia*, 7. *Billia columblana*
8. *Ternstroemia acrodanthera*, 9. *Cinchona puberces*, 10. *Beilschmiedia* sp., 11. *Chamaerodea bartlingiana*, 12. *Guarea kunthiana*, 13. *Nectandra* sp., 14. *Miconia* sp., 15. *Tillandsia* sp., 16. *Anthurium nymphaeifolium*, 17. *Orquidiceae*

proceso de descomposición. El área de las pantallas respeta el área cubierta por la hojarasca sobre el suelo.

### **2. 2. 3 Medida de la descomposición**

El método de bolsas de descomposición es la técnica más comúnmente empleada para medir descomposición de hojarasca en ecosistemas terrestres (Anderson et. al, 1983). Aunque el método puede subestimar la descomposición, se asume que los resultados reflejaran las tendencias características de la descomposición de hojarasca, así como también permite hacer comparaciones entre especies, sitios y manipulaciones experimentales (Wieder & Lang 1982). Sin embargo, esta metodología ha sido ampliamente cuestionada por diversos autores (Anderson et. al 1983, Swift et al. 1979), pues dependiendo del tamaño del ojo de malla, se pueden excluir grupos de microorganismos y de fauna, o puede haber pérdida de material de hojarasca; las condiciones microclimáticas de la hojarasca confinada también pueden verse afectadas (humedad y temperatura).

En este trabajo se estudia la descomposición de hojarasca de la selva nublada, mediante el empleo del método tradicional de bolsas y se implementa una nueva metodología que trata de acercarse más a la realidad natural de la descomposición. Esta consiste en simular la acumulación natural de la hojarasca sobre el suelo del ecosistema. En estos dos métodos llevados a cabo en forma paralela, se puso a prueba el efecto de la calidad y cantidad de hojarasca producida, mediante variaciones en los tiempos de inicio, para así obtener familias de curvas de descomposición, tanto de pérdida de peso como de dinámica del N.

#### **- Bolsas**

Se elaboraron un total de 36 bolsas de 25x25 cm. con una red de 2 mm. de ojo, y se ubicaron al azar dentro de tres parcelas. El peso inicial dependió de la cantidad de hojarasca producida bimensualmente (el material mensual se mantuvo en laboratorio bajo condiciones ambientales). El material llevado a campo, correspondió a hojarasca fresca. Este peso se extrapolo, con el peso seco de réplicas llevadas a la estufa a peso constante. Tres grupos de bolsas con hojarasca en descomposición fueron ubicados en el campo. Cada grupo se inicio en un periodo climático: Bolsa 1, periodo seco ( $t_0$ = enero); Bolsa 2, inicio de lluvias ( $t_0$ = marzo); y Bolsa 3, final del primer periodo de lluvias (

$t_0$ = mayo).

Mensualmente, se extrajeron tres bolsas de cada grupo, para la determinación en laboratorio del contenido relativo de humedad, pérdida de peso y concentración de nitrógeno total (método de micro-Kjeldahl, Muller 1961).

### **-Capas**

Como se expuso anteriormente, se implementó una nueva metodología tratando de mantener, por un lado, la estructura vertical de la deposición de hojarasca, y por otro lado, la libertad de acceso a la micro y mesofauna.

Se elaboraron 96 cuadrados abiertos de 25x25 cm. de la misma red (2 mm), 24 de los cuales fueron ubicados en cada parcela al inicio del estudio, sobre el mantillo. Para garantizar que la acumulación de hojarasca procedía únicamente de la vegetación de los diferentes estratos de la selva y no del arrastre horizontal, ya que la zona no es completamente plana, se colocó una barrera de lámina de aluminio perpendicular a la pendiente en el borde superior de cada grupo de cuadrados.

La hojarasca se colectó cada 4 semanas en las pantallas, y se mantuvo en el laboratorio a condiciones ambientales. El material bimensual, se mezcló, homogeneizó y su peso total (fresco) se dividió por el número de cuadrados existentes en campo. Ya en el campo, y sobre cada cuadrado, se colocó esta fracción de material equivalente en peso, al caído durante dos meses sobre la misma superficie (25x25 cm.). Esta fracción de hojarasca se sujetó con un nuevo cuadrado de red colocado sobre ella.

Después de dos meses, una nueva capa de hojarasca fue colocada sobre la anterior, pero aisladas por un cuadrado de red, permitiendo el paso por sus bordes, de fauna edáfica mayor a 2 mm. La acumulación de capas sucesivas, intenta reproducir las condiciones naturales de disposición de hojarasca que cae continuamente, y sepulta el material caído anteriormente. Tres grupos de capas con hojarasca en descomposición fueron ubicados en el campo. Cada grupo se inició en un periodo climático: Capa 1, periodo seco ( $t_0$ = enero); Capa 2, inicio de lluvias ( $t_0$ = marzo); y Capa 3, final del primer periodo de lluvias ( $t_0$ = mayo).

Cada mes, se extrajeron 2 réplicas por parcela y por capa de hojarasca, para determinar el contenido relativo de humedad, la pérdida de peso y el nitrógeno total (método de Micro-Kjeldahl; Muller 1961).

El contenido relativo de humedad de la hojarasca de bolsas y capas se calculó con la fórmula:

$$\text{Contenido de humedad} = \frac{\text{peso húmedo} - \text{peso seco}}{\text{peso húmedo}} * 100$$

Con la implementación de esta nueva metodología, se tiene la precaución de tomar en cuenta:

- a) **la heterogeneidad en la calidad de la hojarasca producida temporalmente.** La calidad de la hojarasca es el principal factor que afecta las tasas de descomposición en ambientes tropicales, con condiciones favorables de temperatura y humedad (Couteaux et al. 1995);
- b) **la cantidad producida mensualmente de hojarasca,** y que varió entre los meses de estudio. Al realizar familias de curvas de descomposición, se verá el efecto de la calidad y cantidad de la hojarasca empleada en el inicio de cada curva;
- c) **la secuencia de la sobreposición de hojarasca,** que es simulado con el empleo de las capas;
- d) **el libre movimiento de la fauna descomponedora.**

#### **2. 2. 4 Capa de mantillo y Constante de descomposición ( $k_L$ ). Estado de la hojarasca en el suelo de la selva.**

La relación entre la caída de hojarasca y la hojarasca acumulada sobre la superficie del suelo, fue propuesta por Olson (1963) y denominada constante de descomposición ( $k_L$ ), como medida para comparar las tasas de descomposición de la hojarasca o tiempos de retorno de los materiales del piso de la selva. Este autor se basó en el supuesto de que, la fragmentación de la hojarasca se caracteriza por seguir la tendencia de un modelo exponencial simple, en condiciones donde la cantidad acumulada sobre la superficie del suelo oscila alrededor de un valor estable.

Para la determinación de esta constante de descomposición, se realizaron colectas de mantillo dentro del periodo de estudio, para lo cual el mantillo acumulado sobre el suelo de la selva, se removió de ocho (8) cuadrantes de 50x50 cm., tomados de las cuatro (4) parcelas a partir de un diseño completamente aleatorio. En cada cuadrante, se recolectó todo el material fino hasta alcanzar en profundidad a la capa de humus intermezclada con el entramado de raíces finas. Ya en el laboratorio, el mantillo fue secado, pesado y separado en fracciones foliar y leñosa siguiendo el mismo

procedimiento empleado en la caída de hojarasca. Se realizaron tres colectas en los meses de noviembre, junio y octubre.

El coeficiente de descomposición ( $k_L$ ) estima la proporción de la capa de mantillo descompuesta en un año y se calcula con la ecuación:

$$k_L = I / X$$

donde I = entrada anual de hojarasca al suelo del ecosistema (peso seco por área)  
X = es la media anual de la capa de mantillo (peso seco por área)

Se obtuvieron los valores de  $k_L$  para la hojarasca total y para las fracciones foliar y leñosa fina.

## 2. 2. 5 Análisis Estadístico

En general se utilizan dos acercamientos analíticos para analizar la descomposición: el análisis de varianza (ANOVA a un nivel de  $p < 0,05$ ) y modelos matemáticos de descomposición. El ANOVA es usado para examinar el efecto de los tratamientos (bolsas y capas) sobre la tasa de descomposición de hojarasca con tiempos iniciales diferentes, con respecto a la cantidad media de peso residual y contenido de nitrógeno. También se empleó el ANOVA en el análisis de la producción de hojarasca, tanto para conocer la variabilidad espacial (30 colectores y 4 parcelas), como para evaluar la variabilidad temporal a lo largo de los 12 meses de estudio. En algunos casos, se complementó el análisis con la aplicación de correlaciones entre variables.

Para determinar las tasas constantes de descomposición ( $k$ ), se emplearon modelos matemáticos. Los modelos que mejor describen la tendencia a la pérdida de peso en el transcurso del tiempo, son los modelos lineal y exponencial simple. En cada caso, se trató de ajustar la curva a la tendencia más próxima de un modelo.

### 3. DINÁMICA DE LA HOJARASCA

#### 3.1 RESULTADOS

##### 3.1.1 Producción de hojarasca

La vegetación de la selva nublada de La Mucuy produjo  $7,71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  de hojarasca fina, durante el período comprendido entre noviembre de 1995 a octubre de 1996. La hojarasca presentó un patrón continuo de caída en el transcurso del año y una distribución que exhibe tres puntos máximos en los meses de febrero, mayo y agosto (figura 8). La cantidad mensual de hojarasca varió entre  $0,37$  y  $0,93 \text{ Mg ha}^{-1}$ , (en noviembre y agosto, respectivamente) (figura 8, anexo 2).

No se evidencia una relación muy clara entre los patrones de producción de hojarasca y de precipitación (figura 8). Existen períodos donde se observa una relación inversa entre precipitación y caída de hojarasca; sin embargo, no se aprecia una dependencia estadísticamente significativa entre estas dos variables (figura 9; coeficiente de correlación negativo no-significativo,  $r = -0,20$ ;  $P < 0,05$ ). Es interesante resaltar que a pesar de este resultado, dos de los puntos máximos de caída de hojarasca corresponden a los meses de febrero y agosto, ambos con precipitaciones bajas (figura 8). El análisis de varianza (ANOVA) denota diferencias significativas entre los meses ( $P < 0,05$ ,  $n=12$ ) y entre las parcelas ( $P < 0,05$ ,  $n=4$ ), mientras que entre cestas colectoras, no se presentaron diferencias significativas ( $P < 0,05$ ,  $n=7$ ).

Al comparar las cantidades de hojarasca registrada en los meses con volúmenes de precipitación mayores y menores a  $250 \text{ mm.}$ , se puede apreciar como en los meses con  $< 250 \text{ mm.}$  (nov, ene, feb, abr, jul, agt), la hojarasca caída representa el  $54,9\%$  ( $4,23 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) de la producida anualmente, mientras que en los meses con  $> 250 \text{ mm.}$  (dic, mrz, may, jun, sept, oct), ésta representa el  $45,1\%$  ( $3,48 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Aunque en los meses con menores precipitaciones se produjo un poco más de hojarasca, la diferencia entre los porcentajes es de solo el  $9,9\%$ . Los resultados anteriores, permiten confirmar la poca correlación entre cantidad de hojarasca y volúmenes de precipitación.

El viento también puede ejercer un efecto sobre el desprendimiento de las diferentes partes de las plantas, según se puede observar en la escala de Beaufort (Lorente 1961), donde velocidades del viento mayores a  $8,0 \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  alcanzan a mover hojas, ramitas y hasta

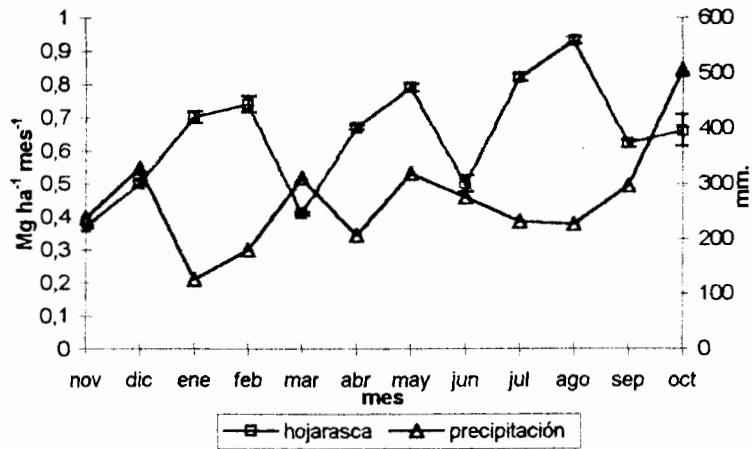


Figura 8. Caída de hojarasca y precipitación mensual en la selva nublada de La Mucuy (Nov. 1995-Oct. 1996). Las barras indican los errores estándar (n=30).

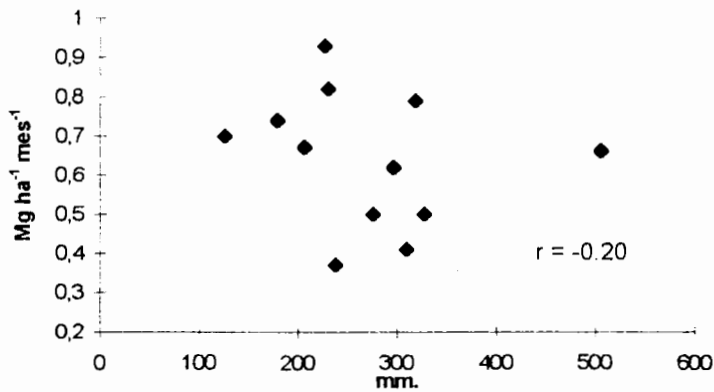


Figura 9. Relación entre precipitación (mm.) y caída de hojarasca (Mg ha<sup>-1</sup>mes<sup>-1</sup>) en la selva nublada de La Mucuy (Nov. 1995-Oct. 1996).

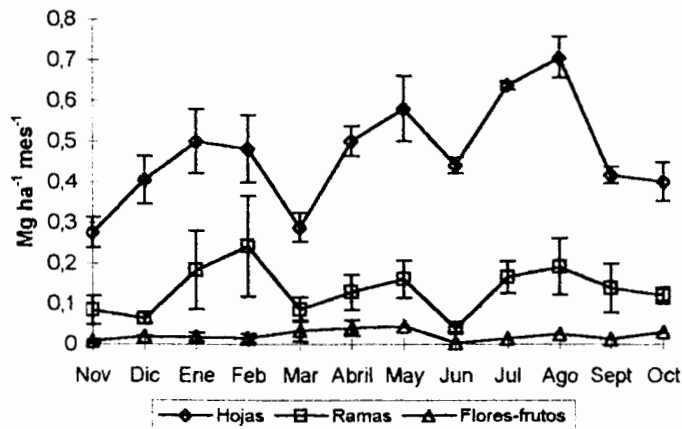


Figura 10. Producción mensual de fracciones de hojarasca en la selva nublada de La Mucuy (Nov.95-Oct96). Las barras indican los errores estándar (n=4).

arbolitos. En este estudio, se han tomado los datos de velocidad del viento registrados en el centro del valle del río Chama (Estación Aeropuerto), cuyas velocidades pueden tener algún efecto sobre la selva nublada de La Mucuy. En los meses de febrero, marzo, abril, agosto y octubre, aumentó el número de días con velocidades del viento mayores a  $8,0 \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ , el cual no fue significativo en cuanto a la cantidad de hojarasca producida en algunos de estos meses. Al parecer el efecto de la fuerza del viento no fue tan determinante en la cantidad de hojarasca producida en la selva, pues en el mes mayo donde hubo un aporte significativo de hojarasca, las velocidades del viento fueron menores a  $8,0 \text{ m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  (tabla 2).

**Tabla 2.** Efecto de la velocidad del viento ( $\text{m}^{-1}\text{s}^{-1}$ ) sobre la vegetación de La Mucuy, según la Escala de Beaufort (Lorente 1961). Datos tomados de la Estación Mérida-Aeropuerto (1479 msnm) (nov. 1995- oct. 1996)

Mes	número de días con veloc. $5,5-7,9 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$	número de días con veloc. $8,0-10,7 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$	número de días con veloc. $10,8-13,8 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$
noviembre	16	15	--
diciembre	16	15	--
enero	11	18	1
febrero	1	27	1
marzo	8	20	2
abril	5	17	4
mayo	14	11	--
junio	13	15	--
julio	13	15	2
agosto	5	20	6
septiembre	9	14	5
octubre	8	21	1

Velocidades del viento de  $5,5-7,9 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$  = mueve hojas y ramitas

Velocidades del viento de  $8,0-10,7 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$  = mueve arbolitos

Velocidades del viento de  $10,8-13,8 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$  = mueve ramas grandes

### 3. 1. 2 Componentes de la hojarasca

La hojarasca producida en selva de La Mucuy, está constituida por las fracciones de hojas, ramas finas (< 2 cm. de diámetro), partes reproductivas (flores-frutos) y partes de epífitas. La contribución de las diferentes fracciones estuvo dominada por las hojas, cuyo aporte fue de  $5,26 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (74,84%), seguida por las ramas finas con  $1,60 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (20,82%), las partes reproductivas con  $0,28 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (3,86%) y finalmente por las epífitas

(0,05 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (0,46%) (anexo 2).

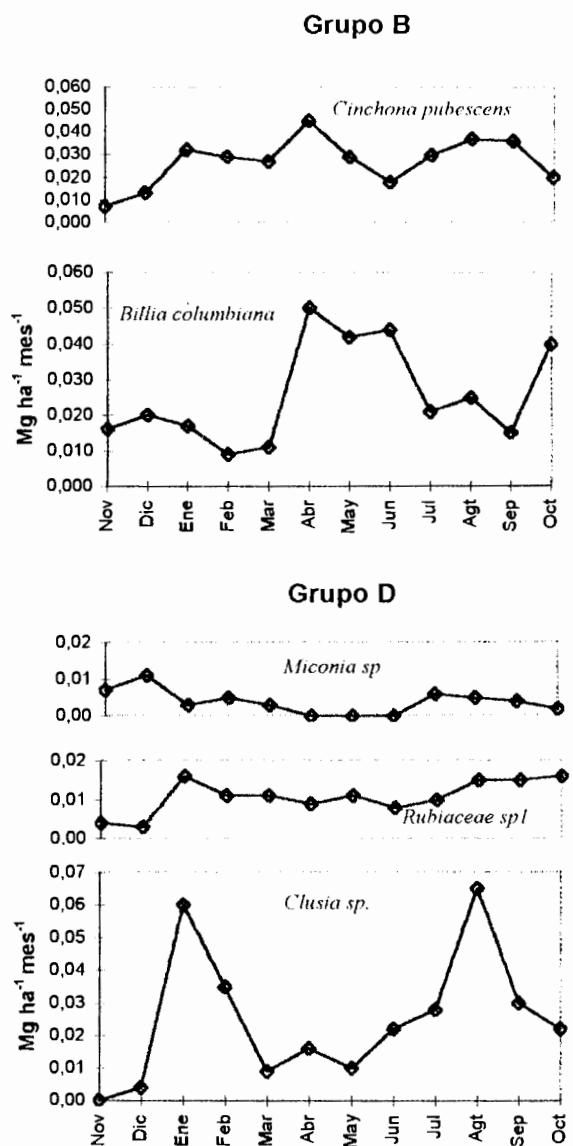
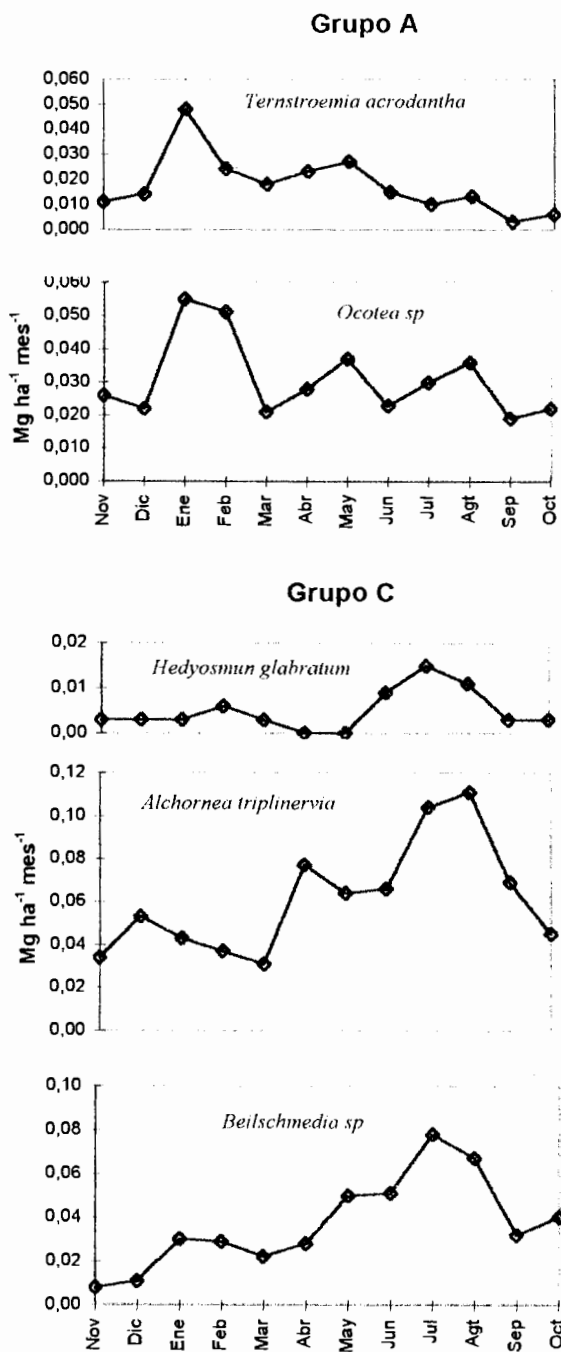
El material foliar y leñoso siguen un ritmo similar de caída a lo largo del año (figura 10). En cualquier época, las hojas fueron el componente principal de la hojarasca, mientras que el aporte de ramas finas aunque fue importante en la mayoría de los meses, en diciembre y junio, su participación fue poco significativa. La proporción de las hojas varió entre 88,20% en junio, hasta un mínimo de 65,10% en febrero, contrario a lo ocurrido con la fracción leñosa con un máximo en febrero de 32,60% y un mínimo en junio del 8% (anexo 3). Las partes reproductivas alcanzaron valores porcentuales mayores entre los meses de marzo-mayo, mientras que las epífitas no exhibieron un aporte porcentual significativo a la hojarasca.

La producción de las partes reproductivas (flores-frutos-semillas), se incrementó entre los meses de marzo a mayo (primer pico de precipitaciones; figs. 8 y 10), con una producción máxima en mayo (0,045 Mg ha<sup>-1</sup>; anexo 2). Aunque el aporte fue pequeño, el material reproductivo se produjo constantemente en el transcurso del año. Las correlaciones entre las diferentes fracciones de la hojarasca y los volúmenes de precipitación, no fueron significativas ( $P < 0,05$ ; hojas  $r = -0,30$ , ramas  $r = -0,43$ , partes reproductivas  $r = 0,34$ ).

Aunque las epífitas representan un elemento estructural y florístico importante de la vegetación de la selva nublada de La Mucuy, su participación en la producción anual de hojarasca dentro de las parcelas de estudio, fue baja y los aportes mensuales no superaron el 2,60% (anexos 2 y 3).

### 3. 1. 3 Aporte del material foliar

Teniendo en cuenta que las hojas son la fracción principal de la hojarasca, se ha considerado relevante analizar la contribución de las 10 especies dominantes. Estas especies aportaron 2,53 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> lo que equivale a un 48% del total de fracción de hojas producida (5,26 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>)(anexo 4). Entre estas 10 especies, hay que destacar a *Alchornea triplinervia* (0,73 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), *Ocotea sp.* (0,37 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), *Cinchona pubescens* (0,32 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>), *Billia columbiana* (0,31 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) y *Clusia sp.* (0,30 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) todas ellas con porte arbóreo. El resto de especies donde se incluyen *Temstroemia acrodanthe*, *Hedyosmum glabratum*, *Beilschmiedia sp.*, *Miconia sp.* y Rubiaceae sp1, tuvieron aportes menores de hojarasca (figura 11).



### Total especies dominantes y no-dominantes

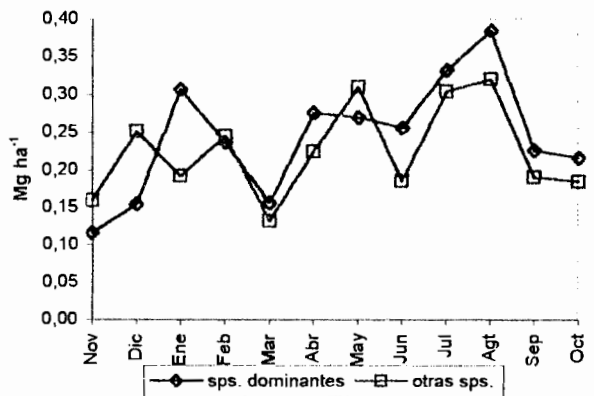


Figura 11. Patrones de caída de la fracción hojas de las especies dominantes y no dominantes de la selva nublada de La Mucuy (Nov. 1995 - Oct. 1996).

En general, tanto las especies dominantes como las no-dominantes, produjeron continuamente material foliar a la hojarasca en el transcurso del año, pero con variaciones en los aportes mensuales (figura 11).

Las especies dominantes siguieron diferentes patrones, a partir de lo cual se han dividido en grupos de análisis. Algunas especies alcanzaron su aporte máximo de hojarasca, durante la primera época de descenso en las precipitaciones, entre los meses de diciembre a febrero; dentro de este grupo (grupo A) se encuentran: *Temstroemia acrodantha* y *Ocotea sp.* ambas con un comportamiento monomodal de producción de hojas y *Clusia sp* (grupo D), con una tendencia bimodal. Es también considerable el aporte realizado en este pico, por *Alchornea triplinervia* (grupo C). En la época de transición de las estaciones sequía-lluvia (febrero-marzo), *Cinchona pubescens* y *Billia colombiana* (grupo B) aportaron cantidades altas de hojas a la hojarasca. Durante el segundo período seco (junio-agosto), otras especies desprendieron cantidades considerables de hojas, destacándose *Beilschmiedia sp*, *Alchornea triplinervia* y *Hedyosmum glabratum* (grupo C); hay que destacar la contribución de *Billia colombiana* y *Cinchona pubescens*, (grupo B). Ciertas especies poseen en el transcurso del año, dos picos máximos de producción de hojas que coincidieron con los dos períodos de disminución de las precipitaciones registrados durante el período de estudio. Son ellas, *Clusia sp.*, *Miconia sp.* y *Rubiaceae sp1* (grupo D, figura 11).

El ritmo de caída de las hojas de las diferentes especies de la selva (dominantes y no dominantes), se caracterizó por una producción máxima en agosto, y mínima en noviembre y marzo (figura 11).

## 3. 2 ANALISIS Y DISCUSIÓN

### 3. 2. 1 Patrones de caída de la hojarasca

Teóricamente, se pueden distinguir dos patrones extremos de caída de hojarasca: 1). La hojarasca cae en el momento más favorable a la descomposición (por ejemplo, en el máximo de la estación lluviosa, en selvas húmedas tropicales) o puede coincidir con la temporada de máxima sequía (bosques tropicales deciduos). 2). Es más típico de bosques templados; la hojarasca entra al piso del bosque al inicio de las condiciones desfavorables de invierno (temperaturas bajas) (Swift et al. 1979, Vitousek & Sanford 1986).

Aunque en las selvas húmedas tropicales, la caída de hojarasca y su acumulación como mantillo, son procesos continuos y relativamente constantes a lo largo del año (Sarmiento 1980), pueden ocurrir períodos de producción máxima y mínima, lo que determina distintos patrones de caída de hojarasca en estas selvas. El incremento en la caída de hojarasca después de una estación seca, ha sido frecuentemente documentado en selvas tropicales de diferentes altitudes (Edwards 1977; Bruijnzeel 1984; Proctor et al. 1989; Pendry & Proctor 1996). En algunas selvas se ha encontrado un aumento en la caída de hojarasca en medio de la estación seca (Scott et al. 1992, Lisanewick & Michelsen 1994, Monedero & González 1995), o durante la estación húmeda (Proctor et al. 1983; Tanner et al. 1992). En una selva montana baja de Nueva Guinea (Edwards 1977), la vegetación de las cimas tuvo un patrón de caída de hojarasca más estacional que la vegetación que crecía en la pendiente y valle. Sin embargo, Tanner (1980) no encontró ninguna diferencia estacional en la caída de hojarasca entre las cimas y pendientes en selvas de montaña de Jamaica. Estos patrones particulares de caída de hojarasca estuvieron determinados por la abundancia y distribución de especies siempreverdes y deciduas, que componen cada vegetación.

El patrón de caída de hojarasca en La Mucuy, se puede comparar con la tendencia seguida en otras investigaciones realizadas en años anteriores en selvas nubladas de Los Andes venezolanos (figura 12). El patrón seguido por la caída de hojarasca en selva de La Mucuy y en el estudio de Fassbender & Grimm (1981) en la selva nublada de La Carbonera, no solo son coincidentes en los máximos y mínimos, sino que además tuvieron aportes semejantes en la hojarasca mensual, así como la producción anual (anexo 5). Los resultados obtenidos por Tanner et. al (1992), en la selva nublada de La Montaña, refleja una tendencia más suave con máximos y mínimos menos pronunciados que en las dos selvas nubladas anteriores. Sin embargo, se presentó un máximo de caída en el mes de mayo, así como un período de disminución en el aporte de hojarasca entre los meses de septiembre a diciembre.

La producción de hojarasca para el año de estudio (nov. 1985-oct. 1986) en la selva nublada de La Montaña fue mucho más baja ( $5,00 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), en comparación con las selvas nubladas de La Carbonera ( $6,97 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) y La Mucuy ( $7,71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) (anexo 5). La metodología empleada en cada estudio hizo posible esta comparación, ya que tanto en la Montaña como en La Carbonera, se distribuyeron al azar colectores con un área de captación de  $1 \text{ m}^2$ . La metodología y el muestreo utilizado en La Montaña, no fueron la causa principal de una recolección baja de hojarasca.

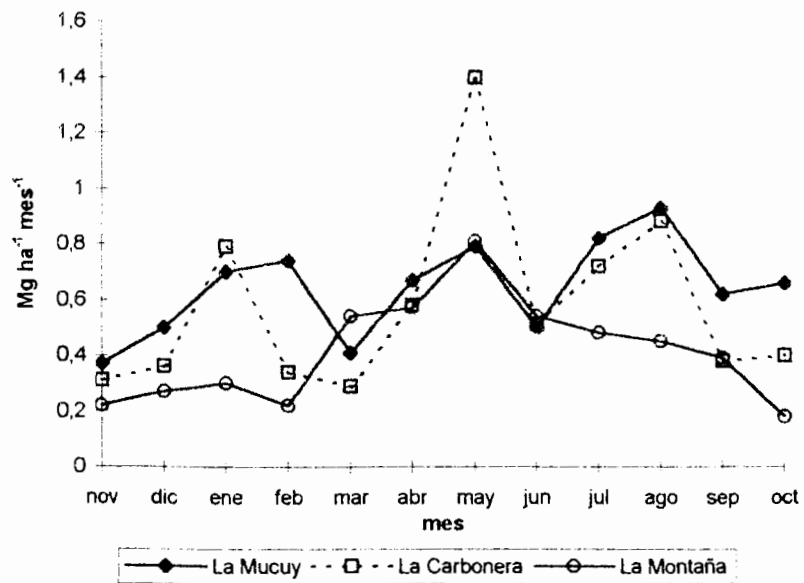


Figura 12. Caída de hojarasca en selvas nubladas de Los Andes venezolanos. Selva nublada de La Mucuy (Nov. 1995-Oct 1996); Selva nublada de La Montaña (Nov 1985-Oct.1986), Tanner et. al (1992); Selva nublada de La Carbonera (1973-1974), Fassbender & Grimm (1981).

El ritmo de producción de restos vegetales en las selvas nubladas de La Carbonera (Fassbender & Grimm 1981) y La Mucuy, no respondieron claramente a los efectos del descenso en las precipitaciones. Tanner et al. (1992), registraron en la selva nublada de La Montaña, una producción menor de hojarasca en períodos más secos. Estos autores encuentran una correlación positiva significativa entre hojarasca y precipitación.

Los resultados no revelan patrones estacionales pronunciados en la caída de hojarasca en la selva nublada de La Mucuy. La disminución de los volúmenes de precipitación (como en el mes de enero con 126,20 mm.), no son tan drásticos para la vegetación y probablemente no son la causa de un estrés hídrico; el suelo y la atmósfera del ecosistema tienen aportes extras de humedad en forma de intercepción de neblina (Fassbender & Grimm 1981, Manzanilla 1991, Tanner et al. 1992, Ataroff 1998), lo cual es un reflejo de que la disponibilidad de agua no es un factor limitante en un ambiente húmedo como la selva nublada. El coeficiente de correlación entre caída de hojarasca y precipitación, no indica la existencia clara de un efecto fisiológico periódico. El reemplazo de las hojas viejas por nuevas, es probablemente un proceso constante en este ecosistema, y que depende de cada especie en particular.

García-Nuñez (1992), trabajando en la selva nublada de La Carbonera, con dos especies adaptadas a ambientes contrastantes de luz, *Alchornea triplinervia* (sol) y *Decussucarpus rospligiosi* (sombra), encontró que a pesar de la estacionalidad en el patrón de precipitaciones, la constancia relativa a lo largo del año de los componentes del potencial hídrico de las dos especies, era un indicativo de que no se presentaron diferencias hídricas estacionales marcadas para ninguna de las dos especies, ya que el ambiente se mantuvo con buena disponibilidad hídrica. Estos resultados pudieran relacionarse con la producción constante de hojarasca en las selvas nubladas de La Mucuy, La Carbonera y La Montaña, y la ausencia de un período de estrés hídrico para las especies, que pudiera ocasionar una defoliación masiva de la vegetación.

El aumento de la presencia de hojas y sobretodo de ramas en la hojarasca de La Mucuy, ocurrió después del incremento en el número de días con velocidades del viento mayores a  $10,8 \text{ m}^{-1}\text{s}^{-1}$ , y que coincidió con los períodos de menores precipitaciones. La interrelación de estos dos factores, tuvo posiblemente una influencia mayor sobre la dinámica de caída foliar de las especies, y pudieron ser la causa de los picos máximos de producción de

hojarasca, especialmente en el mes de agosto. El pico de caída de hojarasca en el mes de febrero, estuvo constituido principalmente por un aumento de fracciones leñosas.

Tanto los patrones de caída de hojarasca, como las cantidades anuales difiere entre las selvas húmedas tropicales (tabla 3). La cantidad de hojarasca en la vegetación de montaña, disminuye con la altitud sin ser el único factor que influye, pues factores como la fertilidad del suelo, también afectan su producción a una misma altitud, como es el caso encontrado por Cuevas & Medina (1986), entre selvas amazónicas de tierra firme, caatinga y bana. Con el incremento en la altitud en las montañas húmedas tropicales, ocurren cambios en la estructura y fisionomía de las selvas (Bruijnzel & Proctor 1993).

Las cantidades de hojarasca registrada en selvas de montaña, por encima de los 1000 msnm. reportan valores medios de  $6,12 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . La selva nublada de La Mucuy aporta cantidades considerables de hojarasca ( $7,71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), con relación a las selvas nubladas más productoras de hojarasca como en Sarawak con  $11 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Proctor et al. 1983) y en Loma de Hierro, con  $10,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Monedero & González 1995). Entre las selvas nubladas del norte de Los Andes, La Mucuy es la selva que reporta la mayor producción de hojarasca (tabla 3). La cantidad de hojarasca media anual para estas selvas andinas, es de  $5,38 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . El valor registrado en La Mucuy es muy cercano a otras selvas en altitudes equivalentes como la selva de La Carbonera,  $6,97 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Fassbender & Grimm 1981) y la selva de la Cordillera Central de Colombia, con  $7,03 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Veneklaas 1991).

Los valores de producción de hojarasca total en selva nublada de La Mucuy ( $7,71 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), así como los obtenidos para las hojas ( $5,62 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ; 74,80 %), ramas finas ( $1,59 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ; 20,9 %), partes reproductoras ( $0,27 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ; 3,8 %) y partes de epífitas ( $0,04 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ; 0,5%), se ubican dentro de los rangos registrados en la literatura para selvas tropicales y sobretodo para selvas nubladas (tabla 3).

### **3. 2. 2 Dinámica de caída de los componentes de la hojarasca**

Durante todo el año, las hojas dominaron la hojarasca de La Mucuy, con un 74,8 % anual. En la mayoría de las selvas nubladas, su participación en la hojarasca es superior al 65 % (tabla 3), (Veneklaas 1991; Monedero & González 1995) y al 74 % (Edwards 1977, Tanner 1980, Tanner et al. 1992, Rodríguez & Rosas 1993). Según Grubb (1977), la producción de hojarasca, particularmente de hojas declina con la altitud mucho menos que la biomasa y la

producción de madera. Esto es indicativo de una reducción de la productividad de la vegetación al aumentar la altitud (Grubb 1977, Veneklaas 1991).

Aunque la producción de madera disminuye con la altitud (Grubb 1977, Garkoti & Singh 1995), esta tendencia no se refleja (tabla 3), pues lo que está mostrando son valores de ramas finas y no de material leñoso grueso en pie, ni el ingreso anual de madera al suelo de los ecosistemas.

Resulta difícil establecer una comparación entre la producción de ramas finas en los diferentes ecosistemas montanos (tabla 3), ya que en las investigaciones no se especifica exactamente el diámetro de las ramas, ni el tamaño ni número de los colectores y, es posible que hayan sobre y subestimaciones. En líneas generales, en selvas nubladas las ramas están representadas entre el 14 al 22,7 % de la hojarasca total, exceptuando una alta producción en La Carbonera (33 %) y una producción muy baja en Jamaica (3,6 %).

La cantidad de epífitas en la hojarasca de La Mucuy ( $0,05 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), es muy baja en comparación con otras selvas nubladas andinas (tabla 3), sobretodo comparada con una selva cercana como es la selva nublada de La Carbonera, donde se produjeron  $0,23 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  de hojarasca de epífitas (Fassbender & Grimm 1981), y es también baja si se considera que las epífitas son un elemento estructural muy importante de la vegetación de la selva de La Mucuy. Las epífitas son usualmente abundantes en las selvas nubladas y constituyen una masa substancial de materia orgánica viva y muerta del dosel de los árboles (Stadtmüller 1987, Bruijnzeel & Proctor 1993). La riqueza de las epífitas como componente florístico de las selvas nubladas de Los Andes, ha sido estudiado en la selva nublada de La Montaña (Edo. Mérida), por Kelly et al. (1994), donde las epífitas constituyen el 50 % de las especies (120 especies en 1,5 ha).

Veneklaas (1991), observó que de la vegetación epífita, las briofitas especialmente tienden a morir sobre las ramas y sobre la corteza de troncos de árboles en pie. Aunque en nuestra investigación los colectores estaban distribuidos al azar, es posible que parte de las epífitas pudieron caer fuera de los colectores, después de la perturbación accidental por animales o por la acción de vientos fuertes. Algunas de las epífitas encontradas en los colectores, estaban fijadas sobre ramas caídas y/o eran aún material fresco. Según esto, se podría pensar que la dinámica de la caída de epífitas depende en gran medida de la dinámica de caída del material leñoso.

La mayoría de especies de la selva nublada de La Mucuy, inician posiblemente la floración y fructificación en la transición entre la estación seca y la estación lluviosa o antes (febrero-marzo) y posteriormente, cuando empieza la temporada de lluvias en el mes de marzo, las flores y frutos caen al suelo de la selva formando parte de la hojarasca (figura 10). Es al final de la temporada de lluvias, cuando es más frecuente que las partes reproductoras formen parte de la hojarasca. También hay que agregar la importancia del efecto de los vientos sobre la dispersión de semillas, que forma parte de la hojarasca. Según una investigación realizada por Kelly et al. (1994) sobre la flora de la selva nublada de La Montaña, se encontró que la mayoría de la flora (65% , principalmente epífitas) tienen diasporas dispersadas por el viento (polvillo, comose, aladas) y el 29% de las especies (incluso la mayoría de árboles y arbustos), poseen frutos suculentos.

Los picos máximos de caída del material foliar, pueden explicarse como el resultado de la fenología de las diferentes especies, así como del tiempo de vida de las hojas. La distribución temporal de la hojarasca, presentó una alta variabilidad debido al aporte de las especies dominantes y a una alta heterogeneidad (diversidad) de otras especies de la selva (figura 11). Algunas especies tuvieron patrones muy marcados, como es el caso de la distribución bimodal de *Clusia sp.*, y monomodal de *Billia columbiana*, *Tenrstroemia acrodantha* y *Beilschmedia sp.*, principalmente.

La ocurrencia de un aumento en el mes de enero de la caída de hojas, estuvo conformada por el aporte principalmente de las especies dominantes *Clusia sp.*, *Alchornea triplinervia* y *Ocotea sp.* Para este pico, las especies restantes no fueron relevantes. En mayo, donde igualmente hubo un pico de caída de hojas, prevalece el aporte de las especies no-dominantes. Una caída de hojas máxima en agosto, fue producto del aporte de la mayoría de especies, tanto dominantes como no-dominantes.

La producción de hojarasca en la selva nublada, aunque no tuvo una alta correlación con el patrón de precipitación, se vio influenciada por la disminución en los volúmenes de precipitación en meses previos a las caídas máximas. Los momentos de caídas máximas de hojas difiere entre las especies, ya sea como una respuesta ante descensos previos en la precipitación, al efecto de las gotas lluvia y del viento sobre el desprendimiento de las hojas, así como la longevidad de las hojas de cada especie. Este es un ecosistema con una

**Tabla 3.** Producción anual de hojarasca en selvas tropicales (Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>)

Lugar	Altitud msnm	Total	Hojas	Ramas	Reprod.	Epifitas	Ref
<b>SELVAS NUBLADAS</b>							
<b>Andes Venezolanos</b>							
La Carbonera	2200	6,97	3,38	2,27	1,09	0,23	1
%			(48)	(33)	(16)	(3)	
La Montaña	2600	4,50					2
La Mucuy	2350	7,71	5,62	1,59	0,27	0,04	3
%			(74,8)	(20,9)	(3,8)	(0,5)	
<i>Cordillera de la Costa</i>							
Loma de Hierro	1355	10,70	7,7	1,9	1,1*	-----	4
%			(72,0)	(17,7)	(10,3)	-----	
<b>Andes Colombianos</b>							
Cordillera Central	2550	7,03	4,61	1,06	0,66	0,22	5
%			(65,6)	(15,1)	(9,4)	(3,2)	
Cordillera Central	3370	4,31	2,82	0,76	0,27	0,23	5
%			(65,42)	(17,6)	(6,26)	(5,33)	
Cord. Oriental Carpanta	3100	1,79	1,33	0,25	0,09	-----	6
%			(74,3)	(14,0)	(5,0)	-----	
<b>OTRAS SELVAS DE MONTAÑA</b>							
Jamaica	1550	6,6	4,9	1,5	-----	0.18	7
%			(74,2)	(22,7)	-----	(2,8)	
		5,5	5,3	0,2	-----	0.004	7
%			(96,3)	(3,6)	-----	(0,07)	
Nueva Guinea-Oceania	2400	7,55	6,35*	1,2	-----	-----	8
%			(84)	(16)	-----	-----	
<i>Himalaya-Asia</i>							
Bosque de Arce	2750	6,30	-----	-----	-----	-----	9
Bosque de Abedul	3150	4,80	-----	-----	-----	-----	9
Bosque de <i>Rhododendron</i>	3300	3,50	-----	-----	-----	-----	9
Sarawak	1310	11,0	5,7	3,2	0,4	-----	10
%			(51,8)	(29,1)	(3,6)	-----	
	1860	3,6	2,3	0,6	0,1	-----	10
%			(63,8)	(16,6)	(2,77)	-----	
<b>SELVAS DE TIERRAS BAJAS</b>							
Amazonas-Tierra firme	100	10,25	7,57	2,28	0,40	-----	11
%			(73,85)	(22,24)	(3,90)	-----	
Amazonas-Caatinga	100	5,61	3,99	1,36	0,21	-----	11
%			(71,12)	(24,2)	(3,74)	-----	
Amazonas-Bana	100	2,43	2,07	0,26	0,12	-----	11
%			(85,2)	(10,7)	(5,0)	-----	
Amazonas-Tierra firme		9,28	6,30	1,34	1,21	-----	12
%			(68)	(14,4)	(13,0)	-----	

Continuación de la Tabla 3.

Lugar	Altitud msnm	Total	Hojas	Ramas	Reprod.	Epifitas	Ref
<i>Brunei</i>							
Bukit Belalong	200	10,6	7,9	1,8	0,5	—	13
%			(74,5)	(17,0)	(4,7)	—	
	500	10,50	7,9	1,6	0,5	—	13
%			(75,2)	(15,2)	(4,7)	—	
	850	8,30	6,0	1,3	0,5	—	13
%			(72,3)	(15,6)	(6,0)	—	
<i>Africa – Etiopia</i>	2500	10,87	—	—	—	—	14

Referencias: 1. Fassbender & Grimm (1981); 2. Tanner et al. (1992); 3. Ramírez & Ataroff (1999); 4. Monedero & Gonzáles (1996); 5. Veneklaas (1991); 6. Rodríguez & Rosas (1993); 7. Tanner (1980); 8. Edwards (1977); 9. Garkoti et al. (1995); 10. Proctor et al. (1983); 11. Cuevas & Medina (1986); 12. Scott et al. 1992; 13. Pendry & Proctor (1996); 14. Lisanework & Michelsen (1994).

\* Hojarasca no leñosa (reprod+epifitas)

complejidad alta (en formas de vida y especies), donde cada especie o grupo de especies tienen respuestas particulares ante diversos factores bióticos y abióticos. El reemplazo de hojas viejas por hojas nuevas, parece ser un proceso constante en la selva nublada.

## 4. DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA

### 4.1 RESULTADOS

La dinámica de descomposición de la hojarasca en la selva nublada de La Mucuy, se caracterizó por presentar dos fases bien diferenciadas. Una primera fase (**Fase 1**), se ha definido como aquella fase inicial dominada principalmente por pérdidas fuertes de peso. Esta fase tiene distinta duración dependiendo de la metodología utilizada (bolsas o capas). En la metodología de bolsas, comprende desde el momento de la ubicación en campo de la hojarasca ( $t_0$ ), hasta los dos meses siguientes ( $t_1$  y  $t_2$ ), y en la metodología de capas, abarca únicamente el primer mes (de  $t_0$  a  $t_1$ ). Una segunda fase (**Fase 2**), que sigue a la anterior, donde las variaciones en el peso de la hojarasca residual, fueron poco pronunciadas. Esta fase se extiende desde el segundo mes (en capas) y desde el tercer mes (en bolsas), hasta el último registro, según el experimento (12, 10 u 8 meses).

#### 4.1.1 Pérdida de peso. Tasas de descomposición.

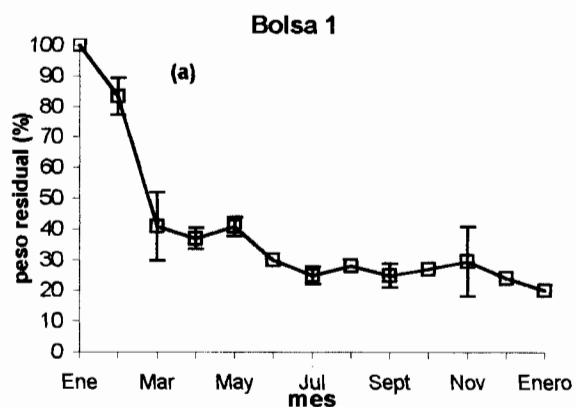
A continuación, se presentan los resultados de pérdida de peso de la hojarasca en descomposición, medidos con el método de bolsas, a partir de tres momentos diferentes del año: enero, mes de inicio para la hojarasca confinada en la bolsa 1, marzo para la bolsa 2 y mayo para la bolsa 3 de descomposición.

- **Bolsas**

**Bolsa 1.** En este experimento, se observaron las mayores variaciones en las pérdidas de peso de la hojarasca. La hojarasca inicial tuvo un peso seco aproximado de 4,9 gramos.

**Fase 1:** En esta fase, la hojarasca sufre una pérdida muy rápida de peso. Durante el primer mes (enero ( $t_0$ ) a febrero ( $t_1$ )), mantuvo un 85,5% de su masa inicial. El cambio más fuerte, se presentó en el segundo mes (entre febrero ( $t_1$ ) y marzo ( $t_2$ )), donde la hojarasca residual conservaba únicamente el 40,8% de su peso inicial. En el primer mes, la tasa de pérdida fue del 15,5% y en el segundo mes, del 44,7% (figura 13a, anexo 6).

## BOLSAS



## CAPAS

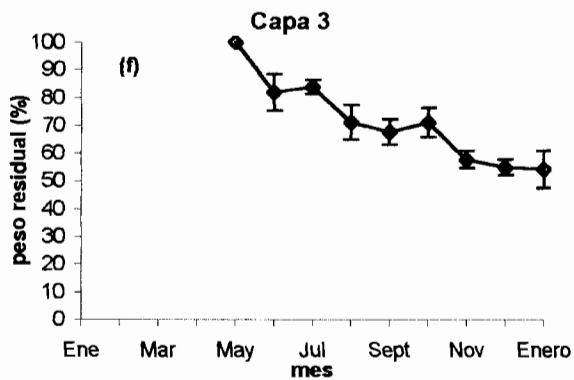
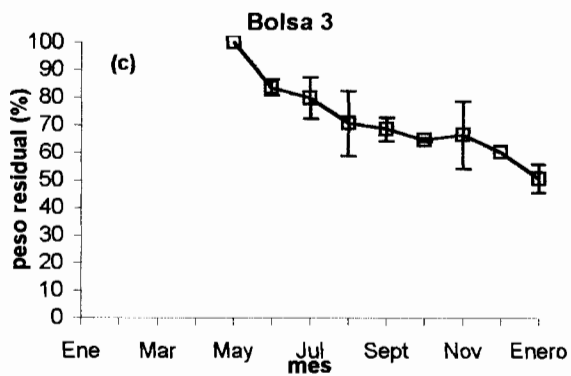
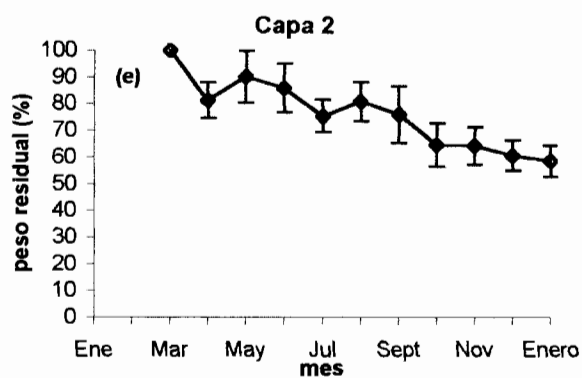
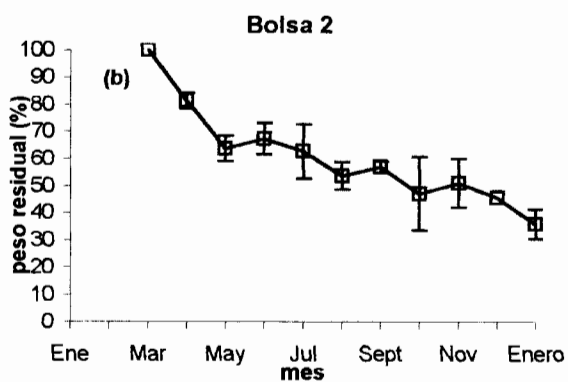
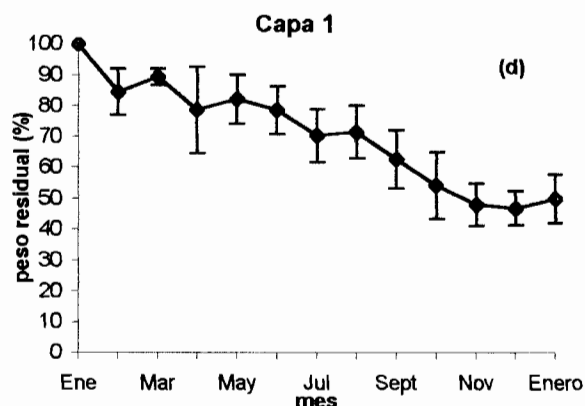


Figura 13. Perdida de peso de la hojarasca en descomposición contenida en (a, b, c) bolsas y (d, e, f) capas. Las barras indican el error estándar (capas n=8; bolsas n=3).

**Fase 2:** A partir del tercer mes (marzo), las variaciones en el peso de la hojarasca residual, fueron menores. El residuo de hojarasca alcanzó al término de un año, un peso del 25% (1,2 g) con respecto al peso inicial (4,9 g) (figura 13a, anexo 6). Durante esta fase, las tasas de pérdida de peso entre meses, no superaron el 10%.

**Bolsa 2.** En este experimento, ocurrió algo similar al anterior (bolsa 1), pero menos pronunciado al inicio del proceso. El peso seco inicial de la hojarasca fue aproximadamente de 4,7 gramos.

**Fase 1:** La hojarasca presentó pérdidas de peso durante los dos primeros meses de la descomposición (marzo ( $t_0$ ) a mayo ( $t_2$ )) (figura 13b). Pasó del 100% de su peso, al 81,3% en el transcurso del primer mes (marzo-abril), y después en el segundo mes (mayo), al 63,7% (anexo 8). La tasa de pérdida de peso fue aproximadamente del 18%, entre cada uno de estos meses.

**Fase 2:** Después del tercer mes, las variaciones en el peso, fueron menores y durante este mes, la hojarasca residual mantenía un peso del 62%. Ya en el décimo mes ( $t_{10}$ ), la bolsa 2 conservaba un 36% de hojarasca residual (anexo 8).

**Bolsa 3.** Al igual que en los dos casos anteriores, se registraron las mayores pérdidas de masa al inicio del proceso, aunque con variaciones menos drásticas (figura 13c). El peso inicial de la hojarasca fue de 2,86 gramos (100%).

**Fase 1:** Entre el  $t_0$  y el  $t_1$  (mayo-junio), el peso disminuyó a un 83,6%. En el segundo mes, la hojarasca residual mantenía el 79,7% del peso, con una tasa de pérdida del 20,3% (anexo 10).

**Fase 2:** A partir del tercer mes, las tasas fueron inferiores al 10%, hasta el último mes de registro ( $t_3$ ), cuando la hojarasca residual aún conservaba aproximadamente, la mitad de su peso inicial (1,45 g) (anexo 10).

Al hacer comparaciones estadísticas entre las curvas seguidas por las bolsas, a través de los ocho primeros meses (coincidentes en los tres experimentos), se encontraron diferencias significativas entre ellas. Estas diferencias son marcadas entre la bolsa 1 y las bolsas 2 y 3 (ANOVA;  $p < 0,05$ ,  $n=3$ ), durante la fase 1 de la descomposición de la hojarasca.

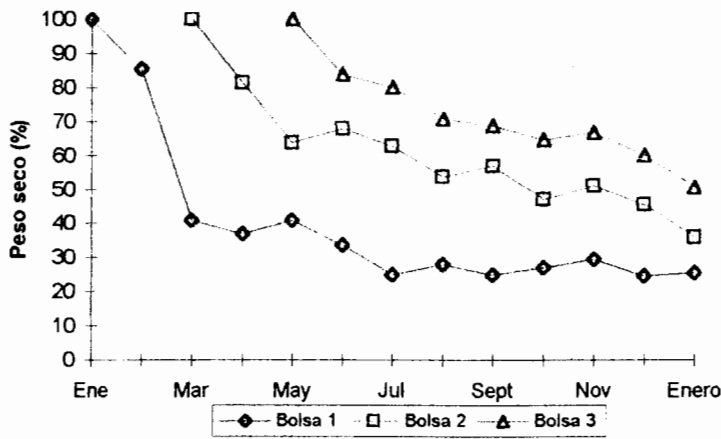


Figura 14. Pérdida de peso de la hojarasca en bolsas de descomposición en la selva nublada de La M

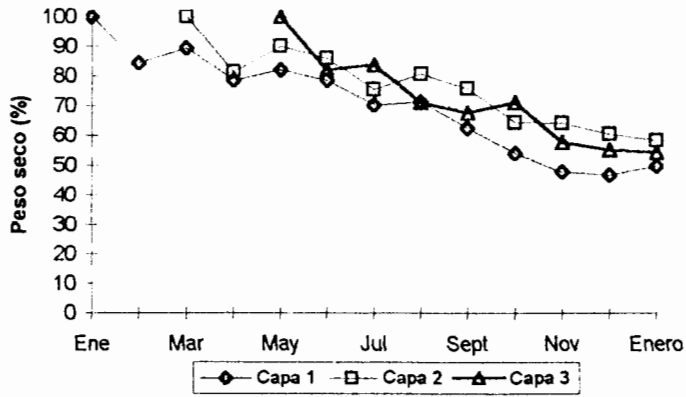


Figura 15. Pérdida de peso de la hojarasca en capas de descomposición en la selva nublada de La Mucuy.

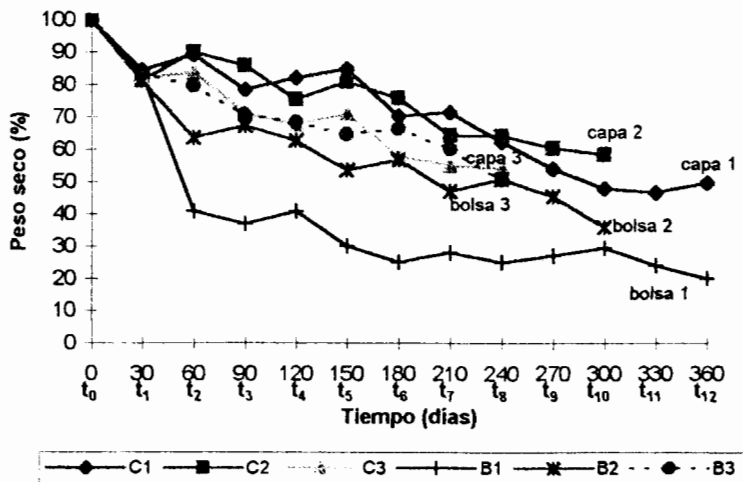


Figura 16. Perdida de peso de la hojarasca siguiendo tiempos y metodologías diferentes (La Mucuy)

En la fase 2 (entre el tercero ( $t_3$ ) y el último mes, inclusive), las diferencias son menores, y la hojarasca residual, descompone aproximadamente a la misma tasa dentro de las tres bolsas (figuras 13a, b y c; figuras 14 y 16).

Como resultado de las diferencias halladas entre curvas, también se realizaron comparaciones estadísticas entre las medias mensuales de los tres experimentos (ANOVA de una vía;  $p < 0,05$ ,  $n=3$ ), y se encontró que las diferencias resultan principalmente en las pérdidas de peso de la hojarasca residual, entre  $t_1$  y  $t_2$  (figuras 14 y 16).

- **Capas**

La descomposición de la hojarasca confinada en las capas, siguió una tendencia de pérdida de peso, menos pronunciada y constante, que la registrada con el método de bolsas. A continuación, se presenta los resultados de los experimentos de la metodología de capas, iniciados en diferentes momentos: en enero (capa 1), en marzo (capa 2) y en mayo (capa 3).

**Capa 1:** La hojarasca residual mantuvo al finalizar el año, aproximadamente el 50% (2,34 gramos) de su peso original (4,70 gramos de peso seco) (anexo 7).

**Fase 1:** Durante el primer mes, la hojarasca conservaba aproximadamente el 84,4% de su peso original, lo que equivale a una tasa de pérdida del 15,6% ( $t_0$  a  $t_1$ ), siendo ésta la mayor registrada en el transcurso de su descomposición.

**Fase 2:** En los meses siguientes, no se presentaron variaciones fuertes, y el descenso en el peso se realizó de forma paulatina (aproximadamente con tasas que fluctuaron entre el 5% y el 12% entre los meses) (figura 13d).

**Capa 2:** el patrón seguido por la pérdida de peso de la hojarasca en la capa 2, fue similar al experimento de hojarasca en la capa 1. Se inicio con un peso seco de 5,9 gramos.

**Fase 1:** La hojarasca perdió durante el primer mes, aproximadamente un 19% de su peso inicial.

**Fase 2:** La hojarasca residual tuvo un incremento del 10% en su peso, en el segundo mes (anexo 9). Hay que resaltar que durante esta fase, se registro un patrón consecutivo de

perdidas y aumentos en el peso de la hojarasca residual (figura 13e). Se puede observar como después de la primera pérdida (fase 1), se inicia un incremento, seguido de un pequeño descenso y de otra pérdida mayor (de  $t_1$  a  $t_4$ ). Ese patrón se repite desde  $t_4$  a  $t_7$ , momento después del cual se presentaron solo pérdidas. Al hacer el último registro de peso ( $t_{10}$ ), la hojarasca residual retuvo el 58,4% de su peso inicial (anexo 9).

**Capa 3:** Como el experimento bolsa 3, este experimento abarcó a partir del mes de mayo, ocho meses de descomposición de hojarasca. El peso seco inicial de la hojarasca fue de 5,2 gramos.

**Fase 1:** Al final del primer mes, la hojarasca residual disminuyó su peso al 81,9% (figura 13f).

**Fase 2:** En el transcurso del segundo mes, hubo un aumento de peso del 1,9%, (83,8%).

Como en la capa 2, la curva de descomposición se caracterizó por seguir una tendencia de patrones repetitivos de pérdidas y aumentos (después de  $t_2$ , entre  $t_2 - t_5$  y entre  $t_5 - t_8$ ). Al final del 8 mes, la hojarasca residual mantuvo el 54,2% de su peso inicial (anexo 11).

Las curvas de pérdida de peso de la hojarasca confinada en las capas, en el transcurso de los 8 primeros meses, son estadísticamente similares y no se encontraron diferencias significativas entre ellas (ANOVA;  $p < 0.05$ ,  $n=8$ ) (figuras 15 y 16).

En términos generales, la hojarasca dentro de las capas, presentó tasas relativas de descomposición menores, que las registradas por la hojarasca confinada en las bolsas. Al término de los 8 primeros meses de la descomposición, la mayor pérdida de peso se registro en la bolsa 1 (75%) y en la capa 3 (45,8%). Los incrementos en el peso de la hojarasca residual, fueron comunes en la evolución de la descomposición de la hojarasca de las capas, mientras que en los experimentos de las bolsas, fue un proceso más atenuado y predominó la pérdida de peso. En la fase 2 de las capas ( $t_1$  a  $t_2$ ), se hizo más evidente el incremento del peso de la hojarasca residual.

#### **4. 1. 2 Contenido de humedad de la hojarasca en descomposición**

Además de los registros de la precipitación, también se determinó el porcentaje de humedad retenida por la hojarasca en el transcurso de su descomposición, variable importante a tener en cuenta a escala microclimática dentro del proceso de descomposición.

En términos generales, la hojarasca en descomposición en la selva nublada presentó contenidos de humedad caracterizados por incrementos en una primera etapa (transición entre la época seca y húmeda), para luego mantener valores altos y estables, en una etapa posterior (época lluviosa), hasta el mes de septiembre, donde la hojarasca empieza a perder humedad. En la metodología de capas (capa 1 y capa 2), la humedad de la hojarasca siguió una tendencia muy parecida al patrón de precipitación, con aumentos y disminuciones que se reflejan sobretodo durante las primeras fases del proceso (enero a mayo) (figura 17).

Dentro de las capas, la humedad de la hojarasca varió en un rango entre un 39,7% a un 84,6% y dentro de las bolsas, del 32,8% al 85,3%. Los valores mínimos fueron hallados principalmente en la hojarasca inicial (excepto en la capa 2), y los incrementos máximos entre los meses de enero-febrero y abril-mayo (figuras 17). Los registros de humedad estuvieron predominantemente por encima del 60% (entre mayo y septiembre).

Al inicio del proceso de descomposición, la hojarasca obtuvo un incremento aproximado del 25% en la humedad. Sin embargo, en la hojarasca de las capas 1 y 2, hubo una marcada disminución después de este incremento (marzo-abril), consecuente con el patrón de precipitación (figura 8), mientras que en la hojarasca de las bolsas, continuaron los aumentos en la humedad. A partir del mes de mayo, ocurrieron leves aumentos y disminuciones, hasta septiembre cuando se alcanzaron los valores máximos (entre 78-84,6% para capas y entre 79,3-85,3% para bolsas). En los siguientes meses y hasta enero, predominaron las pérdidas de humedad. Únicamente los residuos de hojarasca de las bolsas 2 y 3, experimentaron un leve incremento durante este lapso ( $\cong 5\%$ ).

En relación con las tasas de descomposición y pérdidas de peso (figura 13), los mayores incrementos en los contenidos de humedad de la hojarasca, se encontraron durante la primera fase, momento en el cual se produjeron las pérdidas de peso mayores y tasas de descomposición máximas.

Cuando se comparan los contenidos relativos de humedad entre experimentos de una misma metodología (capas 1, 2 y 3), se aprecian ligeras diferencias (figura 17) relacionadas con la posición que ocupa cada capa. En esta metodología, la capa de hojarasca que iba quedando más externa en el transcurso del tiempo, registró contenidos menores de humedad, que aquellas ubicadas en posiciones más internas, ya fuera en contacto con el mantillo y suelo (capa 1) o en medio de dos capas (capa 2).

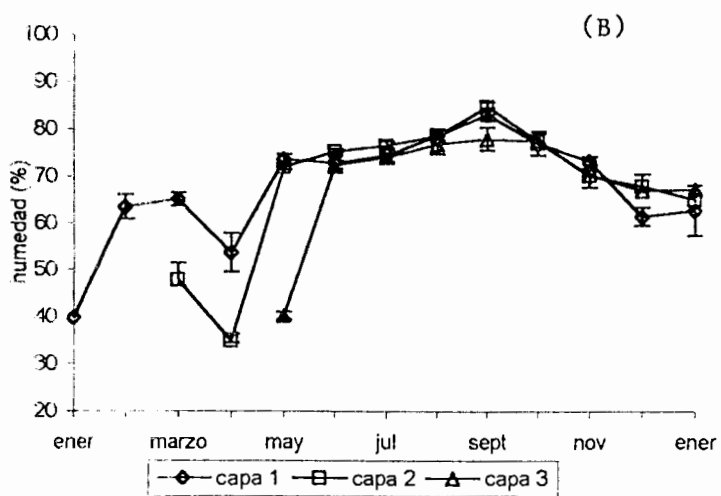
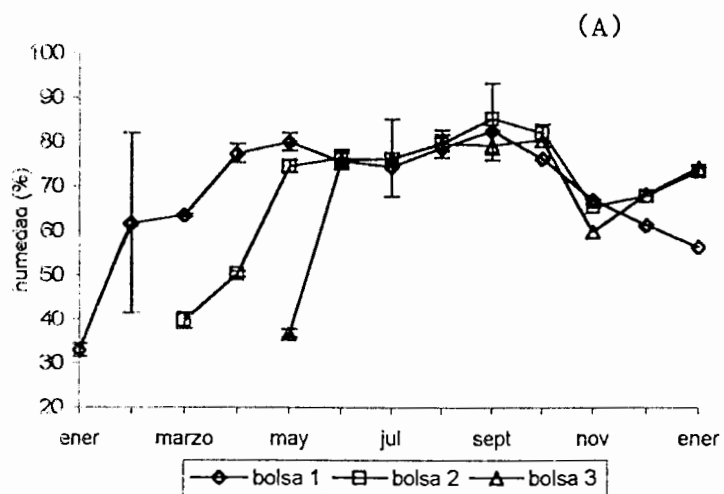


Figura 17. Contenido relativo de humedad de la hojarasca en descomposición. A) confinada en bolsas; B) confinada en capas. Selva nublada de La Mucuy (enero 1996-enero 1997). (n=8, capas; n=3, bolsas)

Con respecto a la metodología de bolsas, los contenidos de humedad de la hojarasca también presentaron ligeras diferencias, relacionadas con el tiempo de inicio de cada experimento (bolsa 1, 2 y 3). Estas diferencias estuvieron determinadas por las cantidades de hojarasca acumulada naturalmente sobre cada bolsa. En este caso, cada bolsa se encontraba cubierta, en su parte superior por la hojarasca que iba cayendo de la vegetación y en su parte inferior, estaba en contacto con el mantillo y con el suelo. Una acumulación mayor de hojarasca sobre la bolsa 1, permitió mantener contenidos de humedad más altos que la hojarasca en la bolsa 2 y esta a su vez, que la hojarasca en la bolsa 3 (figura 17).

A partir de los resultados anteriores, se puede apreciar el efecto que tiene el método utilizado, sobre los contenidos de humedad de la hojarasca durante los primeros meses de la descomposición, y su relación con el patrón de precipitación.

#### **4. 1. 3 Ajuste de la descomposición a modelos matemáticos**

La tendencia que sigue el proceso de descomposición puede ser expresado a partir de modelos matemáticos, que sirven para estimar las constantes que describen la pérdida de masa a través del tiempo. La expresión matemática más sencilla de la descomposición, es aquella que muestra una relación simple lineal entre el peso residual de la hojarasca y el tiempo. En algunos casos, la tendencia puede ser curvilínea y se expresa como un modelo exponencial negativo (Olson 1963, Wieder & Lang 1982); en otros casos menos comunes, los modelos incluyen funciones cuadráticas y potenciales (Wieder & Lang 1982).

Los modelos que más se ajustan a la evolución del proceso de descomposición de hojarasca en la selva nublada de La Mucuy, son los modelos lineal y exponencial negativos (figura 18). El modelo lineal negativo ( $x_t = x_0 - kt$ ) se ajustó bien a casi todos los experimentos ( $r^2 > 0,85$ ), aunque la bolsa 1 presentó un valor bajo del coeficiente de regresión ( $r^2 = 0,58$ ). Sin embargo, la descomposición de la hojarasca tuvo un mejor ajuste con el empleo del modelo exponencial negativo, y presentó valores de regresión más altos, que los registrados con el modelo lineal. En la mayoría de los experimentos, los valores de regresión estuvieron por encima de  $r^2 > 0,90$ , con excepción de la descomposición en la bolsa 1, con un  $r^2 = 0,68$  (figura 18).

**MODELO LINEAL**

**MODELO EXPONENCIAL**

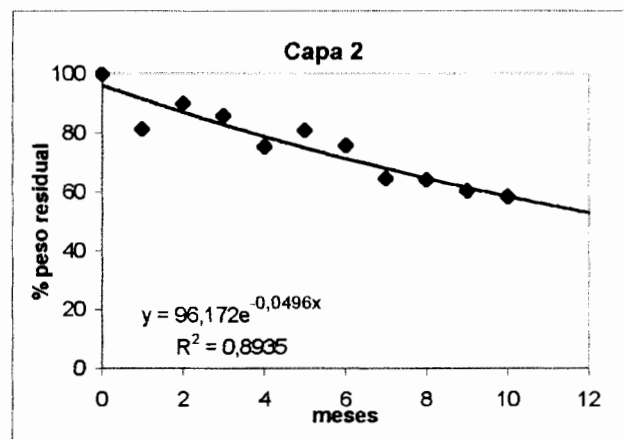
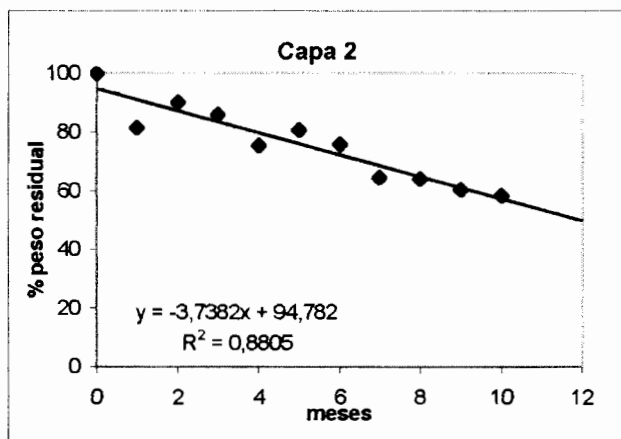
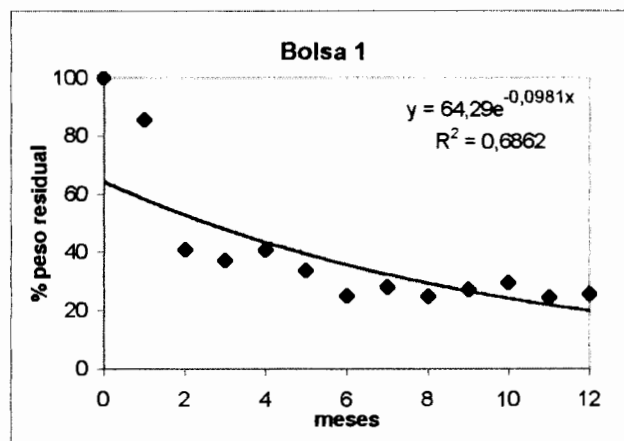
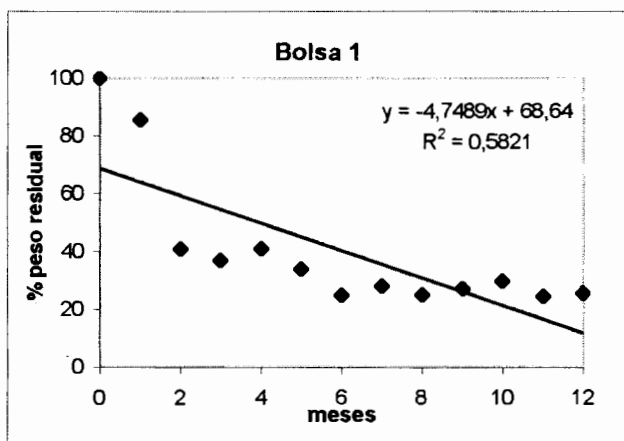
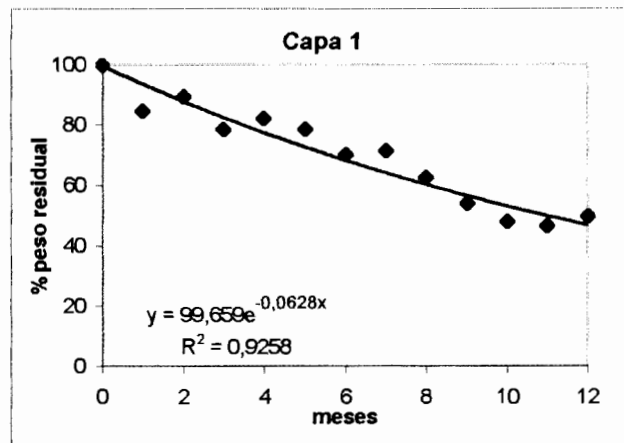
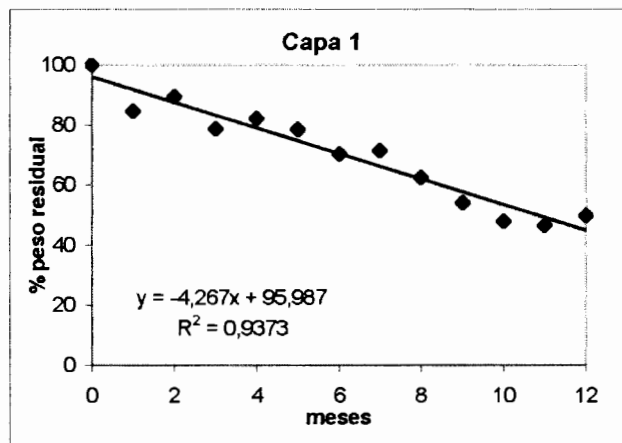
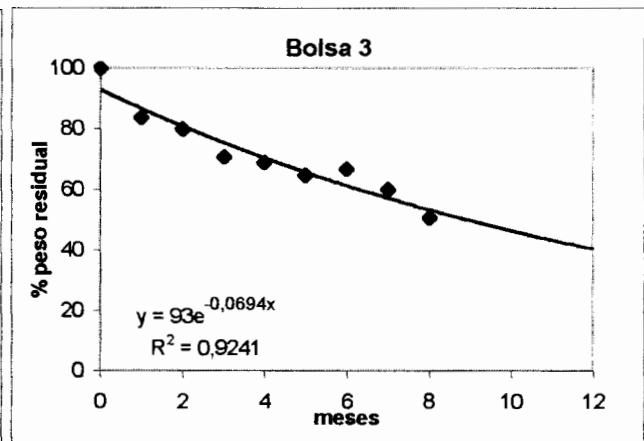
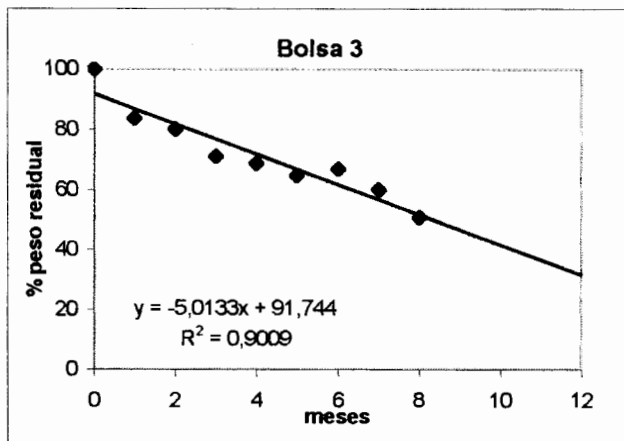
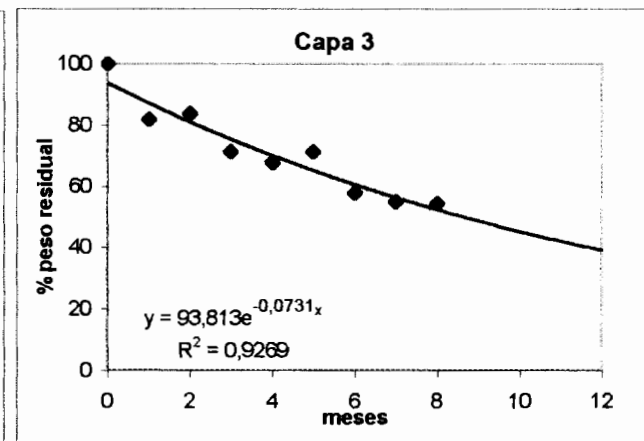
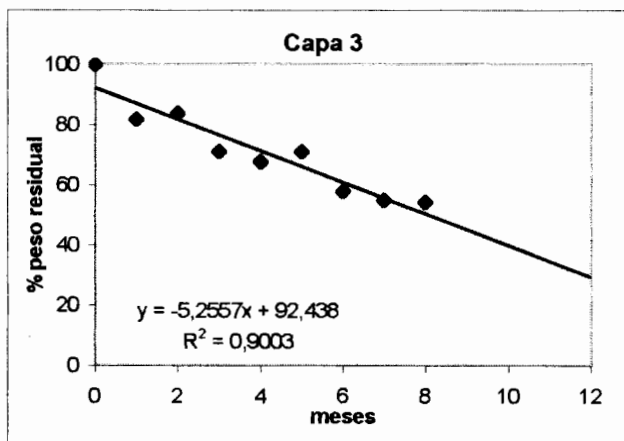
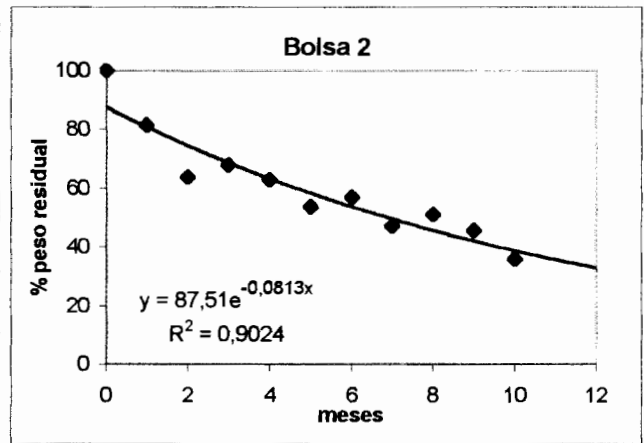
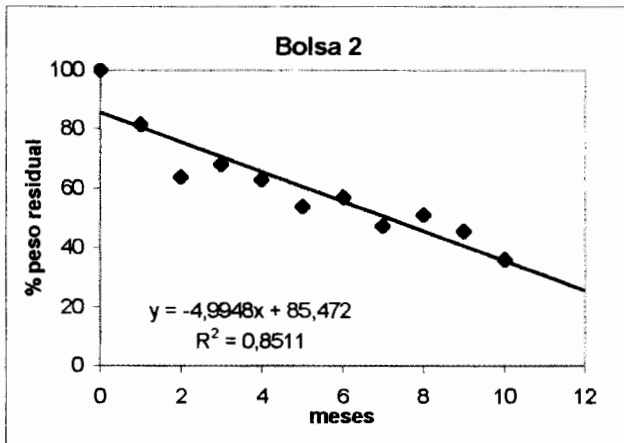


Figura 18. Ajuste de la descomposición de hojarasca a los modelos matemáticos lineal y exponencial utilizando dos metodologías (bolsas y capas) en la selva nublada de La Mucuy.

### MODELO LINEAL

### MODELO EXPONENCIAL



Continuación

Figura 18. Ajuste de la descomposición de hojarasca a los modelos matemáticos lineal y exponencial utilizando dos metodologías (bolsas y capas) en la selva nublada de La Mucuy.

A partir del modelo exponencial negativo ( $x_t = x_0 e^{-kt}$ ), se encontró que las constantes de descomposición ( $k$ ), variaron en rangos mensuales entre 0,05 y 0,10, y expresadas en una base anual entre 0,6 y 1,2. En general, los valores más bajos de  $k$  fueron registrados para las capas (excepto en la capa 3) y los mayores, para las bolsas.

#### 4. 1. 4 Constante de descomposicion ( $k_l$ )

La capa de mantillo acumulada durante un año sobre la superficie del suelo de la selva nublada de La Mucuy, tuvo un promedio de  $3,91 \text{ Mg ha}^{-1}$ , y estuvo constituida principalmente por material foliar (~75%) y por una fracción menor de material leñoso (~20%). Este material fue de fácil identificación en los estados avanzados del proceso de descomposición, pues otras fracciones como partes reproductivas y partes de epífitas, no pudieron ser diferenciadas. En las cuatro (4) parcelas, tanto la acumulación de los restos de hojas y ramas finas, así como el mantillo total, fue mayor en la primera recolección correspondiente al mes de noviembre, que en las dos colectas posteriores de junio y octubre (tabla 4).

**Tabla 4.** Capa promedio de mantillo ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) y Constante de descomposición ( $k_L$ ) en la selva nublada de La Mucuy ( $n=8$ ;  $\pm$  error estandar)

Fracción / mes	Noviembre	Junio	Octubre	Mantillo	Hojarasca	$k_L$
Hojas	$2,98 \pm 0,04$	$2,41 \pm 0,36$	$2,95 \pm 0,17$	2,78	5,62	2,02
Ramas finas	$1,91 \pm 0,40$	$0,62 \pm 0,04$	$0,63 \pm 0,21$	1,05	1,59	1,50
Mantillo total	$4,94 \pm 0,44$	$3,05 \pm 0,38$	$3,74 \pm 0,32$	3,91	7,71	1,97

La constante de descomposición  $k_L$  de la fracción foliar fue ligeramente superior al  $k_L$  estimado para el mantillo total, el cual fue a su vez mayor que el  $k_L$  para la fracción leñosa (tabla 4). Es claro, que existen diferencias substanciales entre las tasas de descomposición de las hojas y los otros componentes de la hojarasca fina; esto indica que el material foliar que llega hasta el piso de la selva, se descompone más rápidamente en un mismo lapso, que las ramas y la hojarasca total (suma de todas las fracciones).

Además de obtener su peso fresco y seco, al mantillo total también se le registro el contenido de humedad, con los siguientes resultados: en el mes de noviembre el mantillo tuvo un porcentaje de humedad del 72,92%, en junio del 72,66% y en septiembre de 69,76%.

## **4. 2 ANALISIS Y DISCUSIÓN**

### **4. 2. 1 Evolución del proceso de descomposición**

Los cambios físicos y químicos de un sustrato, y que son conocidos como descomposición, son atribuidos al efecto de tres procesos distintivos: lavado, catabolismo y consumo, los cuales son controlados principalmente por tres factores: clima, calidad de la hojarasca y naturaleza y abundancia de los organismos descomponedores (Swift et al. 1979, Anderson & Swift 1983, Coûteaux et al. 1995) (figura 1 y 2).

El lavado puede ser considerado como un mecanismo de flujo o pérdida de masa de la hojarasca en descomposición, pero es raramente medido en las investigaciones. La tasa de lavado del material está directamente relacionada con la frecuencia e intensidad de las precipitaciones (Swift et al. 1979). Los materiales de la hojarasca en descomposición que son fácilmente lavados, comprenden compuestos de carbono orgánico disuelto, caracterizados como complejos de ácidos orgánicos de alto peso molecular, donde van también incluidos nutrientes como el N. Estos pueden ser categorizados como sustancias húmicas o prehúmicas, consistentes de productos incompletos de la descomposición o modificación microbiana (Currie & Aber 1997). Además, la cantidad de material lavable también está relacionado con el contenido de agua soluble del material y de su accesibilidad al agua (Swift et al 1979, Cornejo et al. 1994). Aunque este mecanismo no fue medido en este trabajo, puede tener una influencia marcada en la primera fase de la descomposición de la hojarasca, si se tiene en cuenta la presencia continua de lluvias en la selva nublada (figura 8). Los tratamientos iniciados en la época lluviosa como la bolsa 2 y capa 2 (con marzo como  $t_0$ ), perdieron durante el primer mes, su mayor peso (aproximadamente el 20%), con respecto a tratamientos iniciados en otros períodos del año. Es posible que también haya afectado y contribuido a la pérdida rápida de peso de la hojarasca contenida en la bolsa 1. Probablemente esta hojarasca estaba constituida por proporciones considerables de

sustancias solubles o relativamente solubles, que desaparecieron rápidamente por efecto del lavado en las etapas iniciales de la descomposición.

Las curvas de descomposición de la hojarasca obtenidas en este estudio, siguen el patrón de la curva clásica de descomposición (exponencial negativa). La tendencia de la pérdida de peso, fue dividida en dos fases: *fase 1*, un período inicial de pérdida rápida de masa. En esta fase o etapa, la pérdida rápida del peso de la hojarasca, puede relacionarse con la fragmentación del material, movimiento y pérdidas de fragmentos (materiales de carbohidratos solubles) y al consumo por parte de organismos descomponedores, de una hojarasca rica en carbono (producción de CO<sub>2</sub>) (Melillo et al. 1989, Currie & Aber 1997). En los estados iniciales de la descomposición, el carbono está plenamente disponible para los microorganismos. Al pasar de un tiempo a otro ( $t_{x1}$  a  $t_{x2}$ ), hay un cambio del sustrato (hojarasca) por pérdida de peso y hay un cambio en las características físicas y en la composición química del material restante (hojarasca residual) (Swift et al. 1979).

La etapa temprana del proceso de descomposición (*fase 1*), está caracterizada por una desaparición relativamente rápida de celulosa y por las tasas máximas en la actividad de la enzima celulasa. Eventualmente, la actividad de la celulasa declina y continua un proceso de descomposición caracterizado por tasas lentas de pérdida de masa y actividad enzimática. En una *fase 2*, cuando las tasas de descomposición disminuyen, la dinámica de la fracción de la lignino-celulosa, empieza a incrementarse a medida que continua el proceso (Melillo et al. 1989, Currie & Aber 1997).

El método de las bolsas puede subestimar el proceso de descomposición (Wieder & Lang 1982); sin embargo, se asume que los resultados reflejan la tendencia característica de la descomposición de hojarasca en ecosistemas terrestres, y permite hacer comparaciones entre especies, sitios y manipulaciones experimentales, a la vez que es el método más ampliamente utilizado en las investigaciones.

La pérdida de peso de la hojarasca obtenida con el método de bolsas (bolsa 1) en La selva nublada de La Mucuy, muestra que después de un año, se había perdido el 75% del peso original. Este resultado puede ser considerado como alto, con respecto a los reportes de otras investigaciones de descomposición realizadas con esta técnica. Montagnini et al. (1993), encontraron que en un ecosistema agroforestal a 500 msnm. (Costa Rica), la pérdida de peso fue mayor en bolsas que contenían material heterogéneo (o mezclado), que en bolsas

que tenían un solo tipo de material (de una misma especie). Al cabo del primer año, la hojarasca heterogénea había perdido dentro de las bolsas, el 50% de su peso. Asimismo, utilizando la técnica de las bolsas, la descomposición de la hojarasca de una de las especies dominantes *Cullenia ceylanica*, de una selva húmeda de tierras bajas (Sri Lanka), presentó una pérdida anual de peso del 63% (Maheswaran & Gunatilleke 1988). En una selva montana (Etiopía), al finalizar el primer año, la hojarasca había perdido el 75% de su peso inicial (Lisanework & Michelsen 1994). Schinner (1982), realizó con el empleo de bolsas, un estudio sobre el efecto de la altitud en las tasas de descomposición de hojarasca de ecosistemas templados (Alpes austríacos). Después de un año, a una altitud de 2250 msnm., se descompuso el 46% de la hojarasca, a 1920 msnm., el 76% y a 1560 msnm., el 86%. De la misma manera, la actividad enzimática y la evolución del CO<sub>2</sub> del suelo, disminuyeron con la altitud. Para especies arbóreas de la zona templada (Europa Central, Francia), la pérdida de peso de la hojarasca durante el primer año, estuvo entre un 25-34% (Garay et al. 1986).

La principal diferencia entre el diseño de los métodos bolsas y capas, es la disposición del material confinado, lo cual pudo afectar las condiciones ambientales a nivel microclimático (temperatura y humedad, así como el ingreso de organismos mayores a 2 mm). En la fase 1, se encontraron las mayores diferencias. En esta fase que abarca los primeros momentos de la descomposición, en la hojarasca de las bolsas se observó (sin importar el mes de inicio), que hubo una pérdida continua de masa. En las capas, esa pérdida se refleja solo entre el inicio y el primer mes, ya que transcurrido este, se presenta una pequeña ganancia de peso. Esta ganancia en peso, pudo ser el resultado del ingreso de nuevo material por parte de la fauna descomponedora (insectos, artrópodos, miliápodos etc), que tenía acceso libre a la hojarasca en descomposición. En la fase 2, la hojarasca residual (de los diferentes experimentos y métodos), fue posiblemente similar en sus características químicas y físicas, y las pérdidas y ganancias en peso fueron más suaves y no se presentaron diferencias marcadas entre metodologías y entre meses (figura 16 y ANOVA).

La calidad del recurso es una definición compuesta del valor de un recurso, como el alimento de un organismo y envuelve tanto un criterio físico como químico. El alimento satisface los requerimientos físicos (propiedades de la superficie, textura, etc.) y químicos (fagoestimulante, factor de crecimiento y nutricional), para que ocurra la ingestión y colonización (Swift et al 1979, Anderson & Swift 1983). Se han reconocido tres grupos

principales de compuestos, clasificados en base a su significado para los organismos descomponedores: 1- fuentes de carbono y energía; 2- fuentes de nutrientes; 3- modificadores (moléculas que inhiben o estimulan la actividad de los descomponedores). Las principales fuentes de carbono y energía en los materiales de las plantas, son los polisacáridos y la lignina de sus paredes celulares. La lignina puede ser la característica más importante en la calidad del recurso y es degradada más lentamente que la celulosa. El grado de lignificación, es generalmente mayor en tejidos leñosos que en hojas, hierbas o pastos. La acumulación de celulosa es otra característica de los tejidos leñosos. La amplitud de patrones de variación en la descomposición están relacionados con las proporciones de materiales metabolisables (azúcares, etanol o compuestos solubles en agua) y materiales recalcitrantes (lignina). La concentración inicial de N de la hojarasca (y su disponibilidad), parece estar relacionada con la subsecuente tasa de descomposición.

La descomposición de la hojarasca al término del 8 mes en la bolsa 2 y en la capa 2, se caracterizó por mantener las mayores cantidades de hojarasca residual. Este hecho se puede relacionar con la calidad del material inicial empleado en estos experimentos. Correspondió a la hojarasca producida en los meses de enero y febrero (figura 10), la cual estuvo integrada por una proporción considerable de material leñoso (~29%). Si bien es sabido, la velocidad de descomposición de este tipo de material es menor, debido a sus características estructurales (lignificación y acumulación de celulosa en las paredes celulares pobres en nutrientes, Veneklaas 1991). Así mismo, el material foliar estuvo conformado principalmente por hojas de *Clusia sp.* y *Ocotea sp.* (figura 11), (las hojas de estas especies se distinguen por su carácter coriáceo).

Estudios anatómicos de especies de selvas tropicales (Maheswaran & Gunatilleke 1988, Tanner 1977), revelaron que las especies con hojas más coriáceas, tienen un mayor número de células lignificadas, una cutícula más gruesa y una concentración menor de N, hecho que se ha traducido en tasas menores de descomposición de la hojarasca de estas especies. Las diferencias entre las tasas de descomposición de los diversos materiales de la planta, han sido atribuidas a las diferencias en las proporciones relativas de las fracciones lábiles y recalcitrantes presentes inicialmente en cada tipo de material de la hojarasca (Swift et al. 1979, Melillo et al. 1982, Coûteaux et al. 1995).

Las tasas de descomposición, han sido predecidas utilizando varios parámetros (descriptores) de la calidad de la hojarasca, para analizar la dinámica de la descomposición en bosques templados. Son ellos: los contenidos de lignina, de nutrientes (N y P), la relación C:N y lignina:N (Taylor et al. 1989). Con el empleo de los descriptores anteriores de descomposición, estos autores concluyen, que cuando el material es muy rico en lignina (como en las acículas de pino), la relación entre la lignina:N, es un buen descriptor de las tasas de descomposición, mientras que la concentración de N y la relación C:N, son mejores predictores de la tasa de pérdida de peso de sustratos bajos en lignina. Aunque los factores que controlan la degradación de lignina no son muy claros, hay evidencias de que la disponibilidad de compuestos lábiles de C, como simples azúcares, pueden incrementar la tasa de ruptura de la lignina. Los compuestos lábiles facilitan la degradación de lignina, por su funcionamiento como co-metabolitos (Melillo et al. 1982, McClaugherty et al. 1985).

En los ecosistemas boscosos, el C soluble que se lava desde la hojarasca fresca y de los exudados de raíces, es probablemente una fuente importante de estos compuestos lábiles de C (Smith 1969). Existen evidencias de estudios de laboratorio, donde la disponibilidad baja de N puede disminuir la tasa de descomposición de la lignina. Investigaciones realizadas sobre el sistema enzimático lignolítico del hongo *Phanerochaete chrysosporium*, permiten llegar a la conclusión, de que al menos para este hongo, niveles bajos tanto de amonio o de algunos amino-ácidos, pudieran reducir la tasa de degradación de la lignina (Fenn et al. 1981 en Melillo et al. 1989).

Una relación significativa aunque no-lineal, ha sido encontrada entre la proporción inicial relativa de fracciones lábiles y recalcitrantes y el contenido inicial de lignina y la relación C:N inicial. Los materiales con alto contenido de lignina o una relación C:N alta, tendrán una fracción recalcitrante alta y se descompondrán más lentamente, que materiales con contenido inicial de lignina relativamente bajo o una relación C:N baja (Swift et al. 1979, Melillo et al. 1982, Taylor et al. 1989, Coûteaux et al. 1995).

#### **4. 2. 2 Contenido de humedad de la hojarasca.**

El agua afecta el proceso de descomposición, directamente a través del lavado e indirectamente a través de su efecto sobre los descomponedores. La humedad de la hojarasca y del suelo, dependen del suministro del agua por la precipitación, de la intercepción de la

vegetación y de las pérdidas por evapotranspiración y drenaje (Swift et al. 1979, Couteaux et al. 1995).

El contenido de humedad de la hojarasca inicial de las bolsas y de las capas (en el  $t_0$ ), osciló entre el 32 y 50%, el cual correspondió al valor alcanzado por la hojarasca seca al aire en las condiciones del laboratorio. Una vez colocada en condiciones de campo, la hojarasca empezó a ganar humedad aún en los meses con pocas precipitaciones (figura 17).

El contenido bajo de humedad de la hojarasca, puede limitar la actividad metabólica de los descomponedores y a medida que aumentan los niveles de humedad, la actividad metabólica se incrementa hasta alcanzar un óptimo. Normalmente, el agua adicional no afecta el metabolismo. Solo cuando se alcanzan condiciones anaeróbicas, se reducen las tasas de descomposición de algunos compuestos bioquímicos y algunos procesos son suprimidos completamente, por ejemplo, la descomposición de la lignina (Swift et al. 1979, Coûteaux et al. 1995). El aumento de las condiciones de humedad de la hojarasca en La Mucuy durante las etapas iniciales, pueden haber servido para que las poblaciones de descomponedores encontrasen un sustrato de buena calidad tanto físico como químico (poco degradado).

Las diferencias más marcadas en el contenido de humedad de la hojarasca inicial, fueron encontradas en la bolsa 2 y en la capa 2, y se debió posiblemente a la calidad heterogénea del material, ya la retención de humedad de la hojarasca pudo depender no solo del tipo de material foliar y leñoso, sino de la proporción en que se encontraban, así como de su estado de fragmentación y degradación. A medida que iba evolucionando la descomposición de la hojarasca, iban cambiando las propiedades de retención de humedad del residuo. La hojarasca residual debió llegar a un estado (es decir, a partir de la fase 2), donde las propiedades de retención de humedad fueron las mismas en todos los experimentos. Esto pudo haber contribuido a que en el avance de la descomposición en la fase 2, las pérdidas de peso y tasas de descomposición de los experimentos hayan sido similares.

Las principales diferencias metodológicas en cuanto a retención de humedad, se reflejaron sobretodo, en el sellamiento lateral de las bolsas, lo cual disminuyó la libre circulación del aire, manteniendo un ambiente más húmedo dentro de la bolsa, así como la caída y acumulación libre de la hojarasca, que hizo que las bolsas quedasen en un ambiente con una menor tasa de evaporación de la humedad. Por otra parte, la hojarasca dentro de las

capas, mantuvo un contacto más directo con el aire circulante, llevándose consigo la humedad de la hojarasca más superficial (dependió de su velocidad y humedad relativa), disminuyendo las resistencias a las pérdidas de calor latente por evaporación y manteniendo más húmeda a la capa más interna (capa 1).

In situ, podemos representar a través del año de estudio, la acumulación de las capas de hojarasca, estimando la evolución en la descomposición y la entrada de una nueva hojarasca al suelo (figura 19).

Una tasa mayor de descomposición de la hojarasca de las bolsas (en los primeros meses), pudo deberse en parte, a un contenido de humedad mayor (además de la calidad de la hojarasca), que favoreció la actividad de las poblaciones de descomponedores. Este resultado puede relacionarse, con el estudio de Cornejo et al. (1994), quienes realizaron experimentos sobre el efecto de la irrigación en la descomposición de hojarasca, en una selva húmeda (Barro Colorado, Panamá). Dichos autores, encontraron que la hojarasca desapareció más rápidamente en parcelas irrigadas que en parcelas control. Esto fue el reflejo del aumento del lavado y de la actividad microbiana con el incremento en la disponibilidad de agua. Sin embargo, la actividad microbiana no solo dependió de la humedad, sino también de la calidad del sustrato.

Las tasas de descomposición de la hojarasca en una selva húmeda de tierras bajas (Sri Lanka), se incrementaron con la frecuencia de las lluvias y disminuyeron durante la estación seca (Maheswaran & Gunatilleke 1988). Estos autores encontraron una correlación positiva que indicaba la dependencia de la descomposición con la disponibilidad de la humedad en el ambiente. En otra investigación en selvas tropicales (Barro Colorado, Panamá), Wright & Cornejo (1990) determinaron que la estacionalidad en la entrada de hojarasca al piso de la selva no estuvo afectada por la irrigación. El avance en la descomposición de la hojarasca en condiciones de irrigación, sugirió que la liberación y mineralización de nutrientes ocurrirá en los estados iniciales, cuando la descomposición no estuvo limitada por una estación seca.

Esto hecho puede tener un profundo impacto sobre el tiempo de la entrada de nutrientes a la selva. Donde no existen períodos de sequía, hay una descomposición rápida en el piso de la selva, que se inicia cuando cae la hojarasca y la entrada de nutrientes de la descomposición, reflejaría la caída estacional de la hojarasca. En contraste, en ecosistemas con una estación seca marcada, se retrasa la descomposición; en la siguiente estación

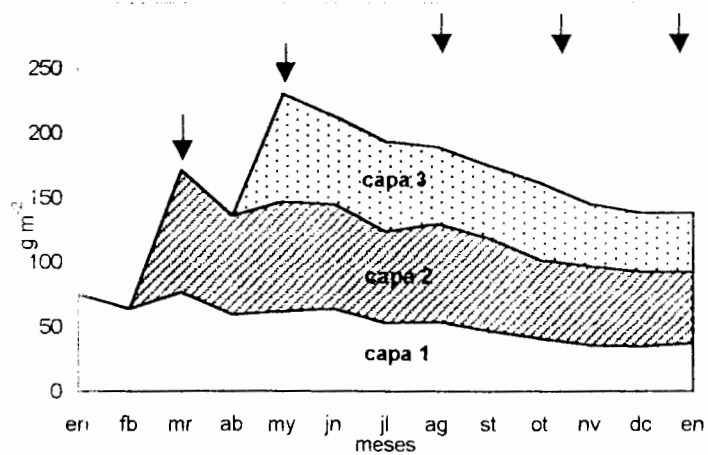


Figura 19. Estimación de la acumulación de hojarasca (en gramos por  $m^2$ ) y su evolución sobre el suelo de la selva nublada de La Mucuy (enero de 1996 a enero de 1997). Las flechas indican que continuamente está cayendo hojarasca sobre la superficie del suelo.

lluviosa, se inicia una descomposición sincronizada de toda la hojarasca acumulada durante la estación seca. Como consecuencia, un pulso fuerte de nutrientes de la hojarasca en descomposición se liberaran en la estación húmeda (Comejo et al. 1994, Wieder & Wright 1995).

Los ciclos alternados de las épocas húmedas y secas en los ecosistemas, logran estimular la actividad microbiana; la sequía puede cambiar la composición de la comunidad microbiana, dentro de los cuales los hongos son más tolerantes a esta condición que las bacterias (Hendrix et al. 1986, Comejo et al. 1994). Los efectos indirectos de la temperatura y la humedad (ciclos de congelamiento-descongelamiento y lluvia-sequía), tienen influencia en las tasas de descomposición y en la proporción de compuestos mineralizados y lavados. A estos efectos generalmente se les atribuye la muerte de ciertos microorganismos y la mineralización parcial de productos de la biomasa microbiana (Coûteaux et al. 1995).

#### **4. 2. 3 Descripción de la descomposición a través de modelos matemáticos**

##### **- Modelo lineal**

El modelo lineal considera que las tasas de descomposición son constantes a través del proceso. Si una cantidad muy pequeña de masa se pierde en el curso de la descomposición, puede ser adecuado utilizar la función lineal. La hojarasca que tiene una cantidad muy pequeña de compuestos tanto lavables y lábiles, puede seguir un modelo lineal al menos los dos primeros años. Según Olson (1963), el modelo lineal negativo, es aplicable en el caso de que haya una entrada constante de hojarasca,  $L$ , donde la tasa instantánea de cambio es el límite entre  $\Delta t$  y  $\Delta x$ , acercándose a 0;  $dx/dt = L - kx$ .

Aunque el proceso de descomposición parece no ser lineal, se han obtenido buenas aproximaciones con este modelo. Autores como Edwards (1977) en una selva de montaña de Nueva Guinea, Fassbender & Grimm (1981), en la selva nublada de La Carbonera y Monedero & González (1995) en la selva nublada de Loma de Hierro, plantean que el peso de la hojarasca desaparece en intervalos de tiempo, en una forma que sigue un modelo lineal.

Fassbender & Grimm (1981) en la selva nublada de La Carbonera, cercana al área de este estudio (con vegetación y condiciones ambientales similares a La Mucuy), encuentran que la curva de descomposición tanto para las hojas como para las ramas, sigue un modelo lineal, y presenta una correlación estadísticamente significativa entre el peso restante de la muestra y el tiempo de descomposición ( $r = -0,98$  para hojas y  $r = -0,50$  para las ramas). Según estos autores, si se extiende la línea de descomposición seguida por la fracción hojas hasta el eje x, estas se descompondrían en 20 meses, de lo cual resulta una tasa anual de descomposición del 72%.

En la selva nublada de La Mucuy, la descomposición de la hojarasca tiene una buena aproximación al modelo lineal negativo, aunque no parece ser el modelo más realista, pues haría suponer que la composición química del material es homogéneo, como para perder la misma proporción de peso en intervalos iguales de tiempo (de un mes a otro). Otra característica a tener en cuenta, es que la entrada de hojarasca tendría que tener cantidades similares entre un mes y otro y eso no ocurre.

La producción continua de hojarasca en La Mucuy, con aportes máximos y mínimos y de diferentes calidades de material, impone velocidades cambiantes de descomposición, aún cuando la temperatura y la humedad se mantienen relativamente constantes a lo largo de los diferentes períodos climáticos. Las velocidades de descomposición en la selva nublada, parecen estar dirigidas principalmente por la calidad del material, el cual puede depender de la relación C:N, de la proporción de compuestos de diferente degradabilidad, del efecto del lavado sobre compuestos solubles de la hojarasca, unido a las condiciones de alta precipitación (humedad de la hojarasca) y a la topografía abrupta del terreno.

Wieder & Lang (1982) critican el modelo lineal, porque puede llegar a subestimar los primeros estados de descomposición y sobrestimar los estados tardíos. Según estos autores, el modelo matemático más realista matemática y biológicamente, es el modelo exponencial.

#### - **Modelo exponencial**

La base fundamental del modelo exponencial simple, asume que: a medida que procede la descomposición, compuestos solubles y de relativamente fácil degradabilidad como azúcares, almidones, proteínas, son rápidamente utilizados por los descomponedores,

mientras que materiales recalcitrantes como celulosa, grasas, ceras, taninos y ligninas, tienen una pérdida lenta y tasas relativamente bajas (Wieder & Lang 1982). Con el tiempo, la proporción relativa de estos materiales recalcitrantes aumentará progresivamente y la tasa de descomposición disminuirá.

El modelo exponencial negativo es el que mejor ilustra a un sustrato simple homogéneo, donde las moléculas como celulosa o lignina, empiezan a descomponerse bajo condiciones ambientales relativamente estables. En un recurso natural más complejo, la pérdida total de peso podría por lo tanto reflejar, la suma de las curvas de descomposición de los sustratos individuales. Esta hipótesis fue propuesta por Minderman (1968) (en Swift et al 1979), quien examinó las tasas de pérdida de peso de los principales constituyentes de la hojarasca, designando varias tasas de pérdida, con rangos del 10% anual para fenoles y del 99% para azúcares. La hipótesis anterior propone tasas diferenciales de descomposición, donde los compuestos solubles de fuentes primarias desaparecen más rápidamente que los polisacáridos de paredes celulares. La pérdida rápida de compuestos solubles de fácil utilización, son asimilados y catabolizados por la microflora descomponedora y/o lavados. Con una tasa de pérdida lenta, hay una interacción entre los componentes y/o la producción de nuevos componentes, que son principalmente de origen microbiano (figura 2B).

Las tasas de descomposición ( $k$ ) encontradas para la hojarasca de la selva nublada de La Mucuy, a través del modelo exponencial negativo estuvieron en un rango mensual  $-0,05$  a  $-0,10$ . A partir de estas tasas mensuales, se obtuvieron rangos anuales de  $k = -0,6$  a  $-1,2$ . Según estas tasas, al llegar a un año, la hojarasca de la bolsa 2 y capa 2, habría perdido un peso del 67% y 47%, respectivamente, mientras que la hojarasca de la bolsa 3 y capa 3, un 59,4% y 61% de su peso. A través de este modelo, se puede estimar que al cabo de 36 meses (3 años), la hojarasca deberá descomponerse casi en su totalidad sobre el suelo de la selva nublada, quedando en promedio un 8,9% de peso residual (para capas y bolsas, exceptuando la bolsa 1).

Mediante el empleo de la técnica de bolsas, diversos son los estudios de descomposición, tanto en ecosistemas templados como tropicales, que se han ajustado a un modelo exponencial. En un bosque decíduo de la zona templada (Hubbard Brook Experimental Forest), Melillo et al. (1982) describen la descomposición de hojarasca a través de un modelo exponencial y obtiene un  $k$  anual que estuvo en un rango entre  $-0,08$  a  $-0,47$ . Los valores de  $k$

estimados para árboles de bálsamo y roble (Montañas rocosas, USA), variaron entre -0,28 a -0,30 (Taylor et al. 1989). En selvas tropicales bajas (Pernambuco, Brasil), Sampaio et al. (1993), estimaron valores de  $k$ , en rangos de -0,62 a -3,3. En una selva húmeda tropical (Sri Lanka), el promedio de valores de descomposición ( $k$ ), de una función exponencial simple fue de -0,902 (Maheswaran & Gunatilleke 1988). Trabajando con los efectos de la irrigación sobre la descomposición, Wieder & Wright (1995) encuentran valores de  $k$  entre -2,96 y -3,41, para parcelas control e irrigadas, respectivamente. El efecto de la fertilidad del suelo en las constantes de descomposición ( $k$ ), se puede ver claramente en los resultados obtenidos para diversos tipos de vegetación amazónica (Cuevas & Medina 1986, Vitousek & Sanford 1986). En un oxisol de la amazonía venezolana, la descomposición fue relativamente lenta ( $k = -1,1$ ); sin embargo fue aún más lenta en dos spodosoles adyacentes ( $k = -0,34$  a  $-0,42$  en bana y  $k = -0,78$ , en caatinga). Similarmente, la descomposición fue un poco mayor ( $k = -1,08$ ) en una planicie de inundación de una varzea relativamente fértil, que en una planicie de inundación del igapo ( $k = -0,48$ ). A 2300 msnm. en una selva montana húmeda (Etiopía), se encontró que la hojarasca descomponía con un  $k = -1,5$  (Lisanewok & Michelsen 1994).

Harmon et al. (1995) encuentran que los detritos de madera de la mayoría de las especies estudiadas del bosque seco tropical, no se descomponen linealmente con el tiempo, sino que su tendencia se aproxima más a un modelo exponencial negativo. Estos autores encontraron diferencias sustanciales en las tasas de descomposición de las ramas finas de diversas especies, donde el rango estuvo entre  $k = -0,151$  a  $-1,019$ .

El modelo exponencial, se aproxima más a la tendencia seguida por la hojarasca en descomposición de la selva nublada de La Mucuy (figura 18), en donde se ven mejor reflejadas las diferencias en las velocidades de descomposición, tanto de la calidad del material foliar aportado (diversas especies), como de las diversas fracciones de la hojarasca, cada una con características estructurales particulares.

#### **4. 2. 4 Constante de descomposicion ( $k$ ) del mantillo**

La acumulación de hojarasca sobre la superficie del suelo de la selva nublada de La Mucuy, es un proceso continuo durante todo el año. Para el año de estudio, se encontró una capa promedio de mantillo de  $3,91 \text{ Mg ha}^{-1}$ . Este valor es relativamente bajo en comparación

con la cantidad de hojarasca acumulada sobre el suelo de la selva nublada de Loma de Hierro, con  $7,27 \text{ Mg ha}^{-1}$  (Monedero & González 1995) y de diversas localidades de la Amazonía, donde el rango varió entre  $4,6-9,1 \text{ Mg ha}^{-1}$  (Scott et al. 1992). El promedio de mantillo en la selva de La Mucuy, se encuentra por debajo de las cantidades reportadas por Edwards (1977) de  $4,94-7,10 \text{ Mg ha}^{-1}$  en ecosistemas forestales montanos (Nueva Guinea).

Los valores de la constante de descomposición para el mantillo total ( $k_L = 1,97$ ), indican que aproximadamente el 50% del mantillo sobre el suelo de la selva, especialmente la fracción hojas, es reemplazado cada año. El material leñoso fino se descompone más lentamente, con un  $k_L = 1,50$  que señala que el 34% de este material se descompone en el transcurso de un año. Scott et al. (1992) en una selva amazónica (Roraima, Brasil), reporta valores promedio de  $k_L$  para el mantillo total de 2,94, para la fracción foliar  $k_L = 2,01$  y para la madera fina  $k_L = 0,76$ . Tanner (1981) estimó para distintas selvas de montañas tropicales (Jamaica), que los porcentajes de descomposición anual de la fracción hojas del mantillo, variaron entre el 44-68%.

En selvas húmedas tropicales de montaña en Nueva Guinea, Edwards (1977), calculó un  $k_L = 1,2$  (1,18 para la fracción no-leñosa), cuya tasa es considerada como relativamente baja para una selva húmeda tropical. Este autor cree, que las tasas bajas en la descomposición, son el resultado de la reducción de temperatura con la altitud, efecto térmico que se ha relacionado directamente con el aumento del contenido de materia orgánica en el suelo. Sin embargo, Grubb (1977) destaca que en las selvas de montaña, las tasas de descomposición no están simplemente relacionadas con factores como la temperatura, porque también depende fuertemente de las especies y de sus características foliares (contenido de nutrientes, dureza --- tendencia al escleromorfismo). Monedero & González (1995) obtuvieron un  $k_L = 1,6$  para el mantillo de Loma de Hierro. Si bien estos valores están por debajo de los valores señalados para las selvas tropicales ( $k_L$  entre 2,0 y 5,0), son superiores a los obtenidos en bosques y ecosistemas templados (tabla 5).

Los resultados resumidos para una variedad de ecosistemas terrestres (tabla 5), apoyan la proposición hecha por Olson (1963), acerca de que el retorno de la hojarasca en selvas tropicales es menor a un año ( $k_L > 1$ ). En estas selvas, el total de la hojarasca fina incluye alrededor de un 30-40 % de material leñoso, el cual tiene una tasa de retorno menor al del material foliar. En los ecosistemas húmedos tropicales, se presenta una variación amplia en las tasas de descomposición (con valores de  $k_L$  entre 2,0 – 5,0, e inclusive menores en

algunos sitios) (Anderson & Swift 1983, Cuevas & Medina 1986, Scott et al. 1992); estas variaciones en las tasas de descomposición están correlacionadas con el clima y la fertilidad del suelo. Wieder & Wright (1995), encontraron un valor promedio de  $k_L = 2,0$  en la descomposición de mantillo de una selva húmeda tropical (Barro Colorado, Panamá), valor relativamente bajo para este tipo de ecosistema. A través del estudio de la descomposición del mantillo foliar de especies tropicales de usos múltiples (selva montana, Africa), Mwiinga et al. 1994, estimaron  $k_L$ , con un amplio rango de variación,  $k_L = 1,4$  a  $5,0$ . En estudios sobre el efecto de la altitud en las constantes de descomposición en selvas tropicales (Brunei) Pendry & Proctor (1996), se encuentra que a medida que se asciende, disminuyen las tasas de retorno de la hojarasca ( $k_L = 2,0$  a una altitud de 200 m.,  $k_L = 1,6$  a 500 m. y  $k_L = 1,5$  a 850 m.). Los bosques templados exhiben valores más bajos de  $k_L$  y rangos menos amplios ( $k_L$  entre  $0,13 - 1,5$ ) (Swift et al. 1979, Schinner 1982, Vitousek & Sanford 1986) (tabla 5).

Las selvas nubladas y selvas tropicales de montaña, se encuentran en rangos intermedios. La selva nublada de La Mucuy, posee una tasa intermedia de desaparición de mantillo ( $k_L = 2,0$ ), entre la selva húmeda tropical de menor altitud y los bosques templados (tabla 5).

**Tabla 5.** Constante de descomposición en diferentes ecosistemas y caracterización de las velocidades de descomposición (Swift et al 1979)

<b>Ecosistema</b>	<b>Constante de descomposición (<math>k_L</math>)</b>	<b>Velocidad de descomposición</b>
<b>BOREAL</b>		
Tundra	0.13	
Taiga	0.13	Lento
<b>TEMPLADO</b>		
Bosque deciduo	0.50	
Praderas	1.50	Media
<b>TROPICAL</b>		
<b>Selva nublada</b>	2.0	
Sabana	3.0	
Selva ecuatorial	5.0	Rápida

## 5. NITROGENO

### 5. 1 RESULTADOS

Los procesos cualitativa y cuantitativamente más importantes dentro del ciclado del nitrógeno, son las transferencias entre la vegetación, la fauna, los microorganismos y el suelo (Sarmiento 1980, Tamm 1991). En esta sección se presentan los resultados de la dinámica del nitrógeno total (orgánico+inorgánico) en la selva nublada de La Mucuy, en cuanto a: su flujo desde la vegetación hasta la superficie del suelo (a través de la hojarasca), cambios en la concentración y en el flujo, a medida que avanza el proceso de descomposición.

#### 5. 1. 1 Concentración y flujo de nitrógeno desde la hojarasca

La concentración de nitrógeno en la hojarasca recién caída, varió en un rango entre 11,59-16,70 mg g<sup>-1</sup>, para las distintas fracciones (tabla 6). Las concentraciones se pueden diferenciar claramente: las más altas se encontraron en las partes reproductivas y las más bajas en la fracción leñosa. La concentración de nitrógeno del material foliar fue relativamente alta (13,70 mg g<sup>-1</sup>) y dependió del aporte realizado por las diferentes especies de la selva (tabla 6). En las epífitas, la concentración de N (12,65 mg g<sup>-1</sup>), provino en su mayor parte de material foliar.

**Tabla 6.** Concentración (mg g<sup>-1</sup>) y flujo (Kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>) de nitrógeno en las fracciones de la hojarasca (n=6; ± error estándar).

Fracción	N mg g <sup>-1</sup>	N Kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
Hojas	13,70 ± 0,30	77,07
Ramas	11,57 ± 0,90	18,48
Reproductivas	16,70 ± 1,10	4,77
Epífitas	12,65 ± 0,66	0,76
Hojarasca Total	13,50 ± 0,15	104,51

El flujo del N a través de las diferentes fracciones, indica que las hojas son el componente de la hojarasca con mayor participación, alcanzando a transferir 77,07 Kg ha<sup>-1</sup>

año<sup>-1</sup>. Las ramas, pese a que contienen las concentraciones más bajas de este nutriente, aportaron cantidades considerables (18,48 Kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> de N). Debido a que las partes reproductivas y partes de epífitas participaron con cantidades pequeñas en la hojarasca del área de estudio, su contribución en la transferencia de N fue baja (4,77 y 0,76 Kg ha<sup>-1</sup>año<sup>-1</sup> respectivamente).

Las concentraciones de N en el material foliar de algunas de las especies más representativas (en cuanto a su abundancia y aporte de hojarasca) en el área de estudio, son considerablemente más bajas en las hojas senescentes que en el material foliar verde (tabla 7). Las concentraciones de N y el porcentaje de retranslocación (es decir, la cantidad de N foliar que se transporta antes de la abscisión a otras partes de la planta, posiblemente a estructuras en crecimiento o a órganos de reserva), difiere entre estas especies. Las hojas de *Clusia sp.*, muestran las mayores tasas de retranslocación de N (51,5 %), aunque con una concentración relativamente baja (12,1 mg g<sup>-1</sup>). *Alchornea triplinervia*, posee las hojas con las concentraciones más altas de N (17,7 mg g<sup>-1</sup>), logrando retranslocar el 42.7% de su N antes de formar parte de la hojarasca. Es la especie que hace el principal aporte de N, transfiriendo en su hojarasca aproximadamente 7,4 Kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> de N al suelo del ecosistema. *Ocotea sp.* una especie muy importante por su participación en la hojarasca, también registró valores altos de N en sus hojas verdes (16,1 mg g<sup>-1</sup>) y en su hojarasca (9,8 mg g<sup>-1</sup>). La especie de la familia *Melastomataceae*, retransloca relativamente las cantidades más bajas de N (solo el 8% del N foliar), cuyas hojas verdes poseen una concentración de N de 13,0 mg g<sup>-1</sup>.

**Tabla 7.** Concentración de nitrógeno en hojas verdes y recién caídas de algunas de las principales especies de las parcelas de estudio (n=6 ; ± error estándar).

Especie	N mg g <sup>-1</sup>	N mg g <sup>-1</sup>	% de retranslocación
	Material fresco	Hojarasca recién caída	
<i>Alchornea triplinervia</i>	17,72 ± 0,08	10,15 ± 0,82	42,72
<i>Ocotea sp</i>	16,10 ± 0,90	9,80 ± 0,55	39,00
<i>Melastomataceae</i>	13,00 ± 1,13	12,05 ± 0,78	8,00
<i>Clusia sp,</i>	12,12 ± 0,89	5,87 ± 0,39	51,56

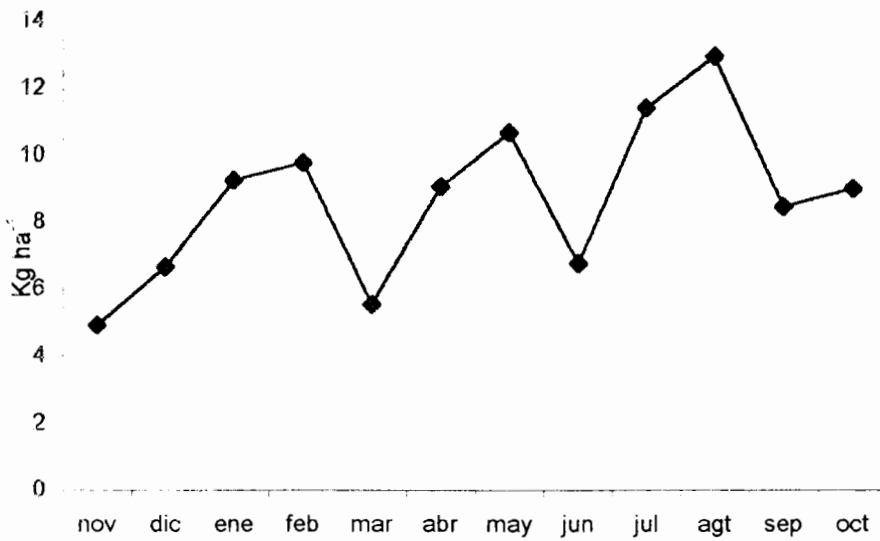


Figura 20. Flujo mensual de N a través de la producción de hojarasca en el ecosistema selva nublada andina, La Mucuy (nov. 1995 - oct. 1996).

La caída continua de hojarasca en el ecosistema selva nublada, representa también una vía de transferencia continua de nutrientes, particularmente de nitrógeno. El flujo de nitrógeno que se incorpora al piso de la selva a través de la hojarasca recién caída, va a depender más de la cantidad de hojarasca producida por la vegetación, que de la concentración de N de la misma, ya que esta se mantiene relativamente constante a lo largo del año (13,2 – 13,9 mg g<sup>-1</sup>). Los meses en donde las transferencias fueron mayores, corresponden a los meses de agosto (12,93 Kg N ha<sup>-1</sup>), julio (11,40 Kg N ha<sup>-1</sup>) y mayo (10,67 Kg N ha<sup>-1</sup>) (figura 20, tabla 8), siendo también los meses de mayor producción de hojarasca (figura 8). Para el año de estudio, la vegetación transfirió al suelo del ecosistema 104,51 Kg ha<sup>-1</sup> de nitrógeno total.

**Tabla 8.** Caída de hojarasca, concentración y flujo de N en la selva nublada de La Mucuy (Nov. 1995-Oct. 1996).

Mes	Mg ha <sup>-1</sup>	N mg g <sup>-1</sup> *	Kg ha <sup>-1</sup>
Noviembre	0,37±0,004	13,3	4,92
Diciembre	0,50±0,007	13,3	6,65
Enero	0,70±0,017	13,2	9,24
Febrero	0,74±0,025	13,2	9,77
Marzo	0,41±0,005	13,5	5,54
Abril	0,67±0,007	13,5	9,05
Mayo	0,79±0,011	13,5	10,67
Junio	0,50±0,025	13,5	6,75
Julio	0,82±0,011	13,9	11,40
Agosto	0,93±0,010	13,9	12,93
Septiembre	0,62±0,011	13,6	8,43
Octubre	0,66±0,048	13,6	8,98
<b>Total año</b>	<b>7,71±0,180</b>	<b>13,5</b>	<b>104,51</b>

\* medidas bimensuales de la concentración de N.

### 5. 1. 2 Concentración de nitrógeno en la hojarasca en descomposición

Como se menciono anteriormente, la concentración N de la hojarasca recién caída no tuvo muchas variaciones entre meses. De la hojarasca utilizada para el seguimiento del proceso de descomposición, aquella producida en los meses de marzo y abril, fue la que registro una concentración relativamente mayor de N (1,35%). Esta hojarasca fue utilizada en el inicio de los experimentos, bolsa 3 y capa 3.

La concentración de N en la hojarasca en descomposición (bolsas y capas), evidencia un comportamiento dinámico caracterizado por variaciones (aumentos y disminuciones) a lo largo del año. Al finalizar los registros de los diferentes experimentos de descomposición, se encontraron concentraciones de N mayores que las reportadas al inicio del proceso (figura 21). Asimismo, es interesante resaltar que al final de los experimentos, la hojarasca en las 3 capas siempre presentaron concentraciones más bajas de N, que sus respectivos experimentos de bolsas.

- **Bolsa 1 y Capa 1**

En el transcurso de la descomposición de la hojarasca de la bolsa 1 y la capa 1, la concentración de N siguió tendencias similares. La concentración inicial en ambos experimentos fue de 1,33%. En la capa 1, las concentraciones siempre fueron menores (entre 1,23-1,77 %), que en la bolsa 1 (entre 1,35-2,08 %) (figura 21).

En la dinámica del N, cabe destacar, el comportamiento "bimodal" que siguen las dos curvas, donde sobresale un máximo en el mes de marzo y otro en septiembre (bolsa 1) y octubre (capa 1). Asimismo, las dos curvas coinciden con un descenso en el mes de junio. Al comienzo del proceso, se produjo un incremento en la concentración (desde enero ( $t_0$ ) hasta marzo ( $t_2$ )), continuando con disminuciones durante los 4 meses siguientes, (de marzo ( $t_2$ ) a junio ( $t_5$ )), donde la hojarasca de la capa 1, alcanzó una concentración de N menor que la inicial (1,23%). Después del mes de junio, dominan los aumentos en la bolsa 1, hasta el mes de septiembre, y en la capa 1 hasta octubre. En estos meses se alcanzaron las concentraciones máximas de N (2,08% en la bolsa 1 y 1,77% en la capa 1). A partir de octubre ( $t_{10}$ ) y hasta el último registro, solo hay disminuciones. La concentración final de N llegó hasta 1,71% en la hojarasca de la bolsa 1 y hasta 1,48% para la capa 1.

- **Bolsa 2 y Capa 2.**

En términos generales, la dinámica de los cambios en la concentración de N en este experimento siguió tendencias similares que en el anterior (bolsa 1 y capa 1). Sin embargo, los cambios fueron menos pronunciados, observándose una tendencia hacia el aumento. Las variaciones más fuertes se produjeron entre septiembre y octubre en la hojarasca de la bolsa

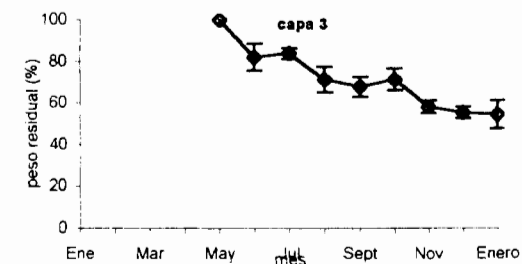
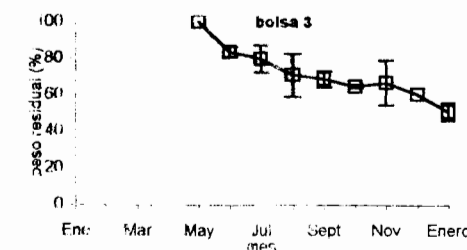
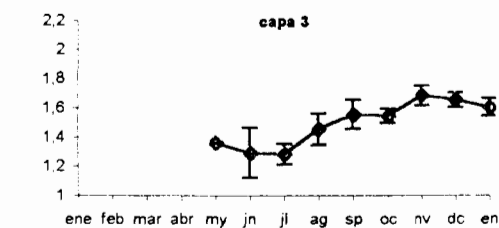
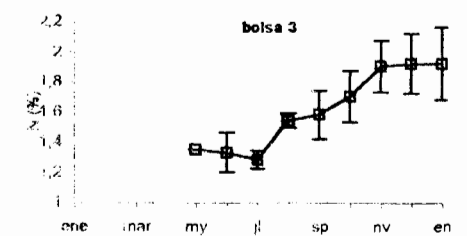
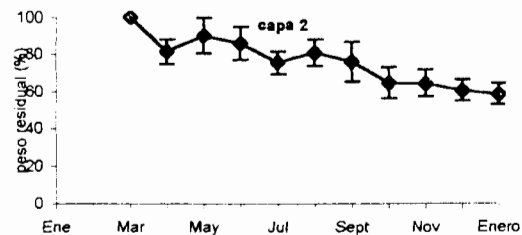
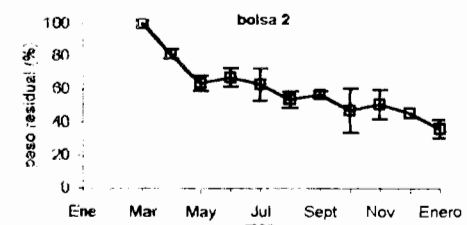
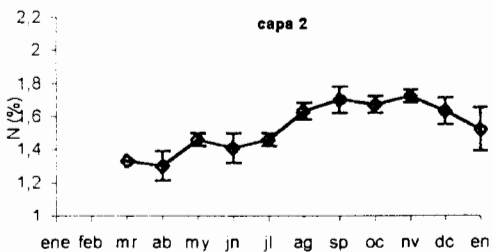
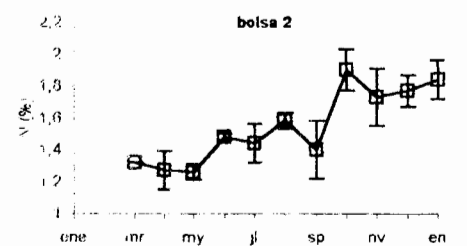
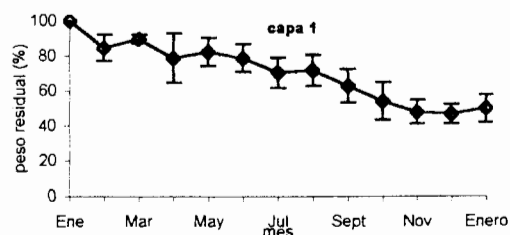
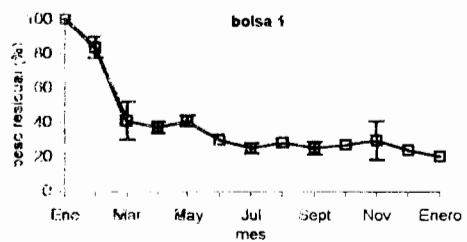
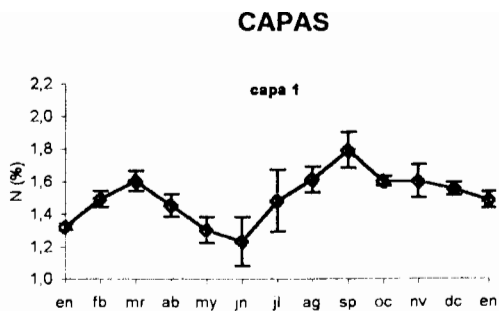
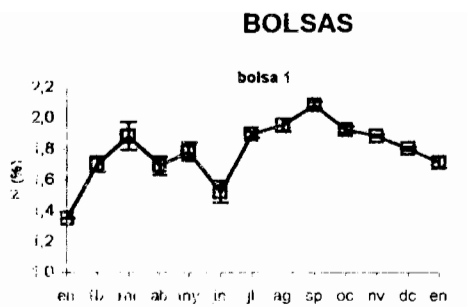


Figura 21. Dinámica de la pérdida de peso y concentración de N en la hojarasca en descomposición.

2, donde hubo un aumento desde 1,40% a 1,90% de N (figura 21). La concentración inicial de N fue de 1,32% y al hacer el último registro en enero ( $t_{10}$ ), en la bolsa 2 la concentración se encontraba en 1,84% y en la capa 2 en 1,52%. En ningún momento las concentraciones descendieron por debajo de la concentración inicial.

- **Bolsa 3 y Capa 3.**

En este experimento, la dinámica de la concentración de N es similar a los anteriores. Ambas, bolsa 3 y capa 3, muestran el mismo comportamiento, aunque la hojarasca de la bolsa 3 siempre registro valores más altos (figura 21). El patrón seguido también se caracterizó por variaciones suaves. Durante los dos primeros meses (mayo ( $t_0$ ) a julio ( $t_2$ )), hubo disminuciones en la concentración de N, seguidas principalmente por aumentos, hasta el último mes del experimento (más marcado en la bolsa 3). A través de los ocho meses de estudio, las concentraciones siempre estuvieron por encima del valor inicial (1,35%) y al final del experimento, la hojarasca de la bolsa 3 registró una concentración de N de 1,90% y la capa 3 de 1,60%.

Para dar una mejor explicación sobre la dinámica de la descomposición de la hojarasca, Aber & Melillo (1980), han demostrado que este proceso puede ser descrito a partir de la relación lineal simple entre el peso residual de la hojarasca (en %) y la concentración de N en ese material residual. En la selva nublada de La Mucuy, las funciones lineales inversas obtenidas para los diferentes experimentos (bolsas y capas), (figura 22), arrojaron coeficientes de correlación relativamente altos ( $r = 0,59$  a  $r = 0,85$ ). Las concentraciones de N se incrementaron de forma lineal como función de la pérdida de peso, principalmente en los experimentos 2 y 3. Una disminución tanto en concentración de N como en peso en la bolsa 1 y capa 1, se tradujeron en una relación lineal con coeficientes de correlación menores (figura 22).

### **5. 1. 3 Flujo de nitrógeno en la hojarasca en descomposición**

La dinámica del nitrógeno, se estudio en términos absolutos ( $g N m^{-2}$ ), a partir de las concentraciones de N medidas y de los valores de peso de la hojarasca residual a lo largo del proceso de descomposición. Con este propósito se diseñaron los diferentes experimentos de

## BOLSAS

## CAPAS

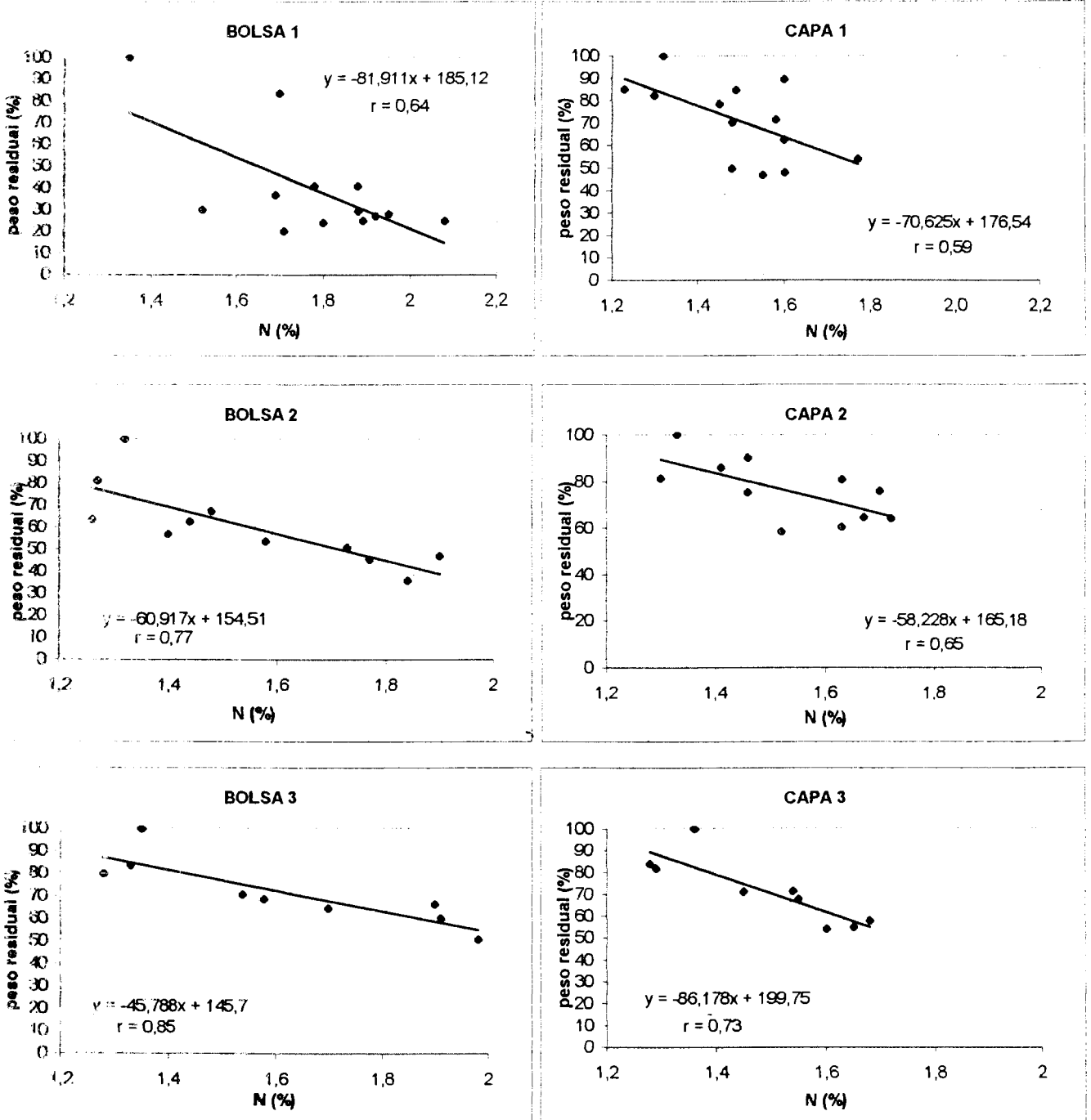


Figura 22. Relación del peso (%) expresado como función de la concentración de N (%) de la hojarasca en descomposición en la selva nublada de La Mucuy.

descomposición (1, 2, 3), en donde se tomó en cuenta por una parte, la calidad y cantidad de la hojarasca producida por la vegetación, y las variaciones en las condiciones ambientales.

Esta dinámica esta caracterizada por periodos de aumentos y disminuciones en el contenido de N, que reflejan fases de bioacumulación y de liberación. A partir de los resultados e independientemente del peso inicial de la muestra, se puede observar, en términos generales, que en todos los experimentos el contenido de nitrógeno disminuyó en el transcurso del proceso (figura 23). Sin embargo, se pueden apreciar diferencias en las tasas de flujo de nitrógeno entre los diferentes experimentos. Los valores del contenido de N registrados mensualmente, fueron ajustados mediante un modelo exponencial, permitiéndonos visualizar diferencias en las tasas de flujo, a través de la pendiente de las líneas de tendencia (figura 23). En el experimento 1 (bolsa y capa), es en donde se observa una mayor tasa de pérdida de N, representando un total de N liberado, entre  $0,40 - 0,72 \text{ g N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , para capa y bolsa, respectivamente. El experimento 2, presentó una tasa de flujo de N menor, en comparación con el anterior, no obstante, el total liberado, en el transcurso del proceso (10 meses) es ligeramente mayor, tanto para la capa ( $0,42 \text{ g N m}^{-2}$ ) como para la bolsa ( $1,03 \text{ g N m}^{-2}$ ). Finalmente, en el experimento 3, la tasa de flujo de N y el total liberado, es similar al anterior, en el caso de la capa ( $0,47 \text{ g N m}^{-2}$ ; período 8 meses). En la bolsa, el flujo de N y el total liberado fueron excepcionalmente bajo ( $0,158 \text{ g N m}^{-2}$ ; período 8 meses).

## 5. 2 ANALISIS Y DISCUSIÓN

El nitrógeno es un constituyente primordial y esencial de las células vivas. Dentro de los recursos primarios y secundarios, el nitrógeno está en amplia combinación orgánica en proteínas, aminoácidos, aminoazúcares, bases heterocíclicas, ácidos nucleicos y co-enzimas. En la materia orgánica del suelo, está presente adicionalmente en formas químicas poco definidas, de complejos de proteínas-taninos y fracciones de humus. Fuera de la solución del suelo, poco nitrógeno está en estado inorgánico, como nitrato, nitrito y amonio (Tamm 1991, Coteaux et al. 1995).

La descomposición de hojarasca no implica que el N es transferido inmediatamente a N inorgánico o transformado en un número limitado de compuestos orgánicos de bajo peso molecular, en formas disponibles para las plantas y micorrizas. La degradación química de la

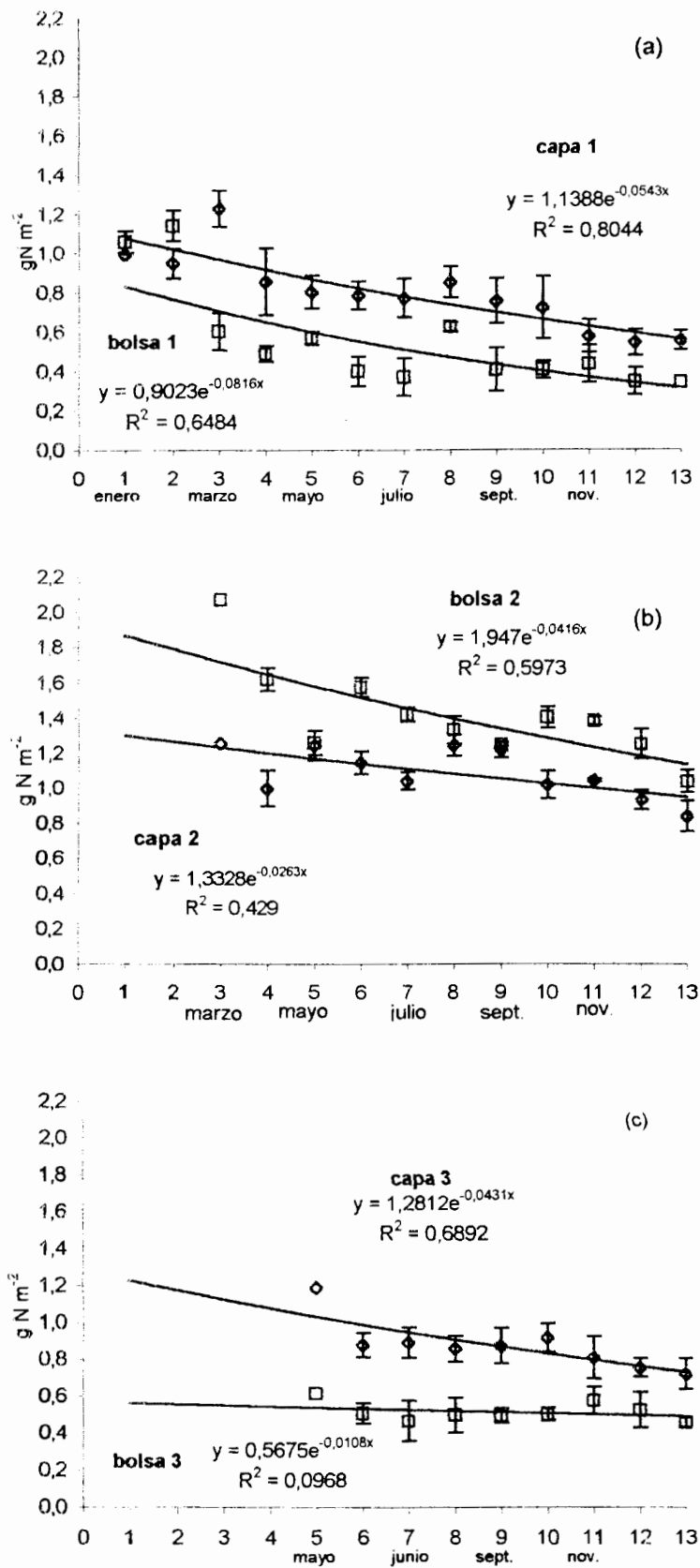


Figura 23. Flujo de nitrógeno a través de la hojarasca en descomposición en la selva nublada de La Mucuy, mediante el empleo de bolsas y capas (enero de 1996 a enero de 1997).

hojarasca es hecha por microorganismos y si ellos pueden producir enzimas extracelulares, el N es tomado por los mismos microorganismos. La tasa en que el N microbiano es transferido a una reserva disponible, depende de la relación C:N del sustrato o de la tasa de muerte de los microorganismos. Los animales necesitan consumir cantidades grandes de sustancias ricas en energía (con alto contenido de C), para su actividad respiratoria. El N es utilizado para el mantenimiento de sus tejidos y para funciones de propagación. Normalmente, es menor el requerimiento de N que de compuestos de carbono ricos en energía (Swift et al. 1979, Melillo et al. 1982, Tamm 1991).

### **5. 2. 1 Transferencia de N desde la vegetación al suelo**

La caída de hojarasca representa un enlace esencial en el ciclo orgánico producción-descomposición y es un proceso fundamental de transferencia de nutrientes desde el dosel de la vegetación hasta el suelo del ecosistema (Sarmiento 1980; Meentemeyer et al, 1982; Vitousek & Sanford 1986). En el ciclado de nutrientes, la hojarasca juega un papel primordial pues es la principal vía para la transferencia de N, P y Ca, mientras que nutrientes como K y Mg tienen un carácter más móvil y son liberados principalmente por lavado del dosel (Swift et al. 1979).

La concentración de nitrógeno de las diversas fracciones de la hojarasca en la selva de La Mucuy, permitió diferenciar la cantidad de N que contienen y que fluye a través de cada una de ellas hasta la superficie del suelo. El principal componente de la hojarasca por peso seco es el material foliar. En La Mucuy, los tejidos fotosintéticos presentaron una concentración relativamente alta de N ( $13,7 \text{ mg g}^{-1}$ ), representando un alto aporte en peso ( $5,6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). Es a través de esta vía, que una proporción alta de los nutrientes tomados por la planta, son liberados y reciclados a través de los ciclos biogeoquímicos.

La distribución de los nutrientes en la planta está determinada por la actividad relativa de los tejidos, y en los tejidos más productivos se acumula una concentración mayor de nutrientes. Es así como en un tejido fotosintético siempre hay la mayor concentración de nutrientes, seguido por órganos de reserva y raíces jóvenes. Los tejidos perennes tienen concentraciones más bajas (Swift et al. 1979).

La concentración relativamente alta N en las partes reproductivas ( $16,70 \text{ mg g}^{-1}$ ) se encuentra formando parte de pequeñas cantidades de proteínas y ácidos nucleicos en flores, frutos y semillas. La concentración menor de N en las ramas ( $11,57 \text{ mg g}^{-1}$ ), se debe a que parte de su peso seco, está constituido por materiales de paredes celulares, pobres en nutrientes (Veneklaas 1991), y porque son tejidos perennes. La relación entre la cantidad de madera de la hojarasca y su contenido de nutrientes, es probablemente lo que hace que la contribución de las ramas sea baja en nutrientes (Grubb & Edwards 1982). Se debe tener en cuenta que los registros de material leñoso de la hojarasca en La Mucuy, solo correspondieron a material muy fino y poco representativo del total del material leñoso del ecosistema.

La concentración de N de las epífitas ( $12,6 \text{ mg g}^{-1}$ ) es relativamente menor en comparación con las diferentes fracciones. El contenido de nutrientes en las epífitas tiende a mantenerse a través del reciclaje en el dosel del ecosistema vegetal (Veneklaas 1991). Se conoce que las epífitas tienen estrategias de conservación de nutrientes (Benzing 1981) y pueden, en palabras de Nadkarni (1984), ser "participantes importantes en el confiscamiento y movimiento de elementos minerales en los sistemas vegetales". Este autor estima para un rango de selvas nubladas, que el capital mineral contenido en las epífitas, es superior al 45% del encontrado en el follaje. En la selva nublada de La Mucuy, no parece ser así, al menos que la biomasa de las epífitas fuera superior que la biomasa del follaje (pues las hojas tienen mayores concentraciones de N).

Investigaciones llevadas a cabo en selvas nubladas andinas sobre la concentración de N en la hojarasca (tabla 9), demuestran que las partes reproductivas poseen la concentración más alta de este nutriente, mientras que las hojas de la selva de La Mucuy registran los valores más altos de N con respecto al resto de selvas. La contribución particular de grandes cantidades de hojas de ciertas especies con un contenido relativamente alto de N (por ej. *Alchornea triplinervia*) en La Mucuy, constituye un factor importante que pudiera explicar su diferencia con otras selvas nubladas. Dentro de las epífitas, Veneklaas (1991), separó las concentraciones de N de epífitas vasculares ( $5,6 \text{ mg g}^{-1}$ ) y epífitas criptófitas ( $16,5 \text{ mg g}^{-1}$ ).

Las variaciones en el flujo de N a través de la hojarasca fina en selva de La Mucuy, dependieron no solo de la calidad del material, sino también de las cantidades de hojarasca producida, así como de las cantidades en que se encontraba representada cada fracción.

**Tabla 9.** Concentración de nitrógeno ( $\text{mg g}^{-1}$ ) en las fracciones de la hojarasca de selvas nubladas del norte de Los Andes

Selva	Hojarasca total	Fracciones			
		Hojas	Ramas	Reproduc.	Epífitas
<b>Andes Colombianos</b>					
1. Cord. Central	11,6	11,1	7,3	16,5	11,0
<b>Andes Venezolanos</b>					
<i>Sierra de La Culata</i>					
2. La Carbonera	9,9	11,5	5,6	15,0	4,43
<i>Sierra Nevada</i>					
3. La Montaña	12,1	-----	-----	-----	-----
4. La Mucuy	13,5	13,7	11,5	16,7	12,6

Referencias: 1. Veneklaas (1991); 2. Fassbender & Grimm (1981); 3. Tanner et al. (1992). 3. Trabajo actual.

Según los resultados obtenidos, las hojas constituyen la principal vía de transporte de N desde la vegetación al suelo de este ecosistema ( $77,07 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ), siendo a su vez la más alta en comparación con otras selvas nubladas andinas (tabla 10). La transferencia de N a partir de partes reproductivas es baja ( $4,77 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) aunque su concentración es alta, debido a que hubo poco ingreso de esta fracción a la producción anual de hojarasca. Como se puede observar, en otras selvas nublada como La Carbonera (tabla 10), este fracción es fundamental en el flujo de N ( $16,3 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). El transporte anual de N por parte de las ramas ( $18,48 \text{ Kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) es importante en La Mucuy, ya que a pesar de que la concentración de N en sus tejidos es baja, su aporte en peso a la hojarasca total no es despreciable. A pesar de que la concentración de N en las epífitas es considerablemente alta, estas transfieren cantidades muy bajas de N al suelo del ecosistema, debido a que produjeron poco peso en hojarasca. Es posible que para este ecosistema jueguen un papel fundamental en el reciclado de N en el dosel, y que no haya sido detectado por no emplear una metodología exclusiva de captación de epífitas. Debido a que es una fracción de la hojarasca poco medida en cuanto a transporte de nutrientes en las selvas nubladas, es difícil hacer un análisis referente al aporte de N.

Vitousek (1984) encontró que en algunas selvas tropicales de tierras bajas existe una alta circulación de nitrógeno, lo que sugiere que probablemente el N no es un nutriente limitante en estas selvas. Por otra parte, Grubb (1977) y Pendry & Proctor (1996) observaron

que en las selvas de montaña habían cantidades bajas de N, tendencia que se acentúa a medida que aumenta la altitud, con la subsecuente posibilidad de que este nutriente puede ser más limitante en las selvas de montaña que en selvas de tierras bajas tropicales.

**Tabla 10.** Transferencias de nitrógeno ( $\text{Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ) a través de las distintas fracciones de la hojarasca en selvas nubladas del norte de Los Andes

Sitio-Selva nublada	m.s.n.m	Hojas	Ramas	Partes reprod.	Epífitas	Hojarasca total
<i>Colombia</i>						
1. Cordillera Central	2550	51,3	7,8	11,0	----	81,9
2. Cordillera Central	3370	22,0	4,5	2,5	----	34,2
<i>Venezuela</i>						
3. La Carbonera	2200	39,0	12,8	16,3	1,02	69,1
4. La Mucuy	2350	77,0	18,5	4,7	0,76	104,1
5. La Montaña	2600	-----	-----	-----	-----	52,0

Referencias: Ver tabla anterior.

Una de las razones por las cuales se han encontrado transferencias bajas de N desde la vegetación al suelo en los ecosistemas de montaña, se deben a las cantidades igualmente bajas de hojarasca fina que pueden ser la causa de la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo (Edwards & Grubb 1982, Fassbender & Grimm 1981). Después de fertilizar durante 4 años el suelo de una selva nublada en los Andes venezolanos, Tanner et al. (1992) encontraron que la caída de hojarasca fue significativamente más alta en parcelas fertilizadas con N+P, comparadas con parcelas control (sin adición de nutrientes). Las concentraciones de N en la hojarasca no estuvieron afectadas con la fertilización con N o con P. Este resultado permitió suponer, que el N es un nutriente limitante en la productividad de esta selva nublada.

Dichos autores también reportaron niveles muy bajos de flujo de N en la hojarasca ( $52 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ), en comparación con La Mucuy ( $104 \text{ Kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ ), si se tiene en cuenta que son selvas nubladas muy próximas entre sí. La principal razón para esta diferencia, es la cantidad tan baja de hojarasca promedio producida en la selva de La Montaña (Tanner et al. 1992), que transfiere a la vez cantidades bajas de nitrógeno, aunque la concentración de N en la hojarasca total no fue baja ( $12,1 \text{ mg g}^{-1}$ ).

Una propiedad característica del N en la planta, es la alta movilidad de este nutriente que puede ser redistribuido fácilmente entre los diferentes órganos de la planta. Cuando el tejido empieza a envejecer (sobretudo las hojas), a menudo parte del N es retranslocado desde este tejido hasta tejidos en crecimiento u órganos de almacenamiento, incluyendo semillas. El transporte de N desde los tejidos a otras partes de la planta, está influenciado tanto por factores externos como internos. Si el N se encuentra en exceso en el ambiente, una alta proporción del contenido de N puede permanecer en la hojarasca (Tamm 1991). La capacidad fotosintética de las hojas está fuertemente correlacionada con la concentración de nutrientes en sus tejidos (especialmente de N) (Vitousek & Sanford 1986).

La concentración de nutrientes en las hojas, es sensible a las variaciones en las cantidades relativas de tejido estructural dentro de las hojas (Grubb 1977); la presencia de material estructural bajo en nutrientes dentro de hojas esclerófilas, diluye el contenido de nutrientes y produce bajas concentraciones. Las hojas pueden ser esclerófilas como una adaptación a la baja disponibilidad de agua, baja disponibilidad de nutrientes o a una alta presión por herbívoros. Cuando los nutrientes en hojas esclerófilas son expresados en base al área de la hoja, a menudo son iguales o exceden los nutrientes en hojas menos esclerófilas.

La relación entre morfología de la hoja y concentración de N, es un aspecto que está bien documentado, encontrándose que en condiciones de baja disponibilidad de N, las plantas tienden a producir hojas más gruesas, con una acumulación mayor de carbohidratos estructurales y con contenidos menores de N por gramo de peso seco (Medina 1984). Para diferentes especies arbóreas en un gradiente sucesional de una selva nublada tropical, se reportaron valores de N foliar que van desde 36,65 mg g<sup>-1</sup>, para *Heliocarpus americanus* (especie de la sucesión temprana), 17,58 mg g<sup>-1</sup> en *Hyeronima moritziana* (especie de la sucesión tardía), hasta 15,57 mg g<sup>-1</sup> en *Angiosperma fendleri* (especie de la selva primaria) (Añez 1987).

La dinámica de la concentración de N de la hojarasca producida por la vegetación en el transcurso del estudio (tabla 7), estuvo influenciada asimismo por la dinámica foliar de las especies dominantes. Es interesante observar, como en los meses de julio y agosto donde se registró la concentración más alta de N (13,9 mg g<sup>-1</sup>), también se produjo el mayor aporte foliar de la especie *Alchornea triplinervia* (figura 11). Esta especie presentó una concentración de N

en el material foliar fresco de 17,7 mg g<sup>-1</sup> y de 10,2 mg g<sup>-1</sup>, en ese material en forma de hojarasca. No hay que descartar el aporte de otras especies, que pueden haber ejercido su influencia en el flujo de N en el ecosistema.

La concentración de N total en las hojas, es un aspecto que difiere entre especies de la selva nublada y que refleja hasta cierto punto su estado nutricional. Una mayor concentración de N por unidad de peso seco (17,72 mg g<sup>-1</sup>) de la especie colonizadora de claros *Alchornea triplinervia*, es una característica que indica un mejor estado nutricional inherente a esta especie (García-Nuñez et al. 1995). En el caso de *Clusia* sp., su concentración menor de N (12,12 mg g<sup>-1</sup>) y hojas más esclerófilas, son características propias de las especies de sucesión tardía y/o primaria (tolerantes a la sombra) de crecimiento lento.

Las especies tienden a minimizar la concentración de nutrientes en las hojas, y ha maximizar la retranslocación desde las hojas antes de que estas caigan (Grubb 1977, Medina 1984, Vitousek 1984). Las diferencias en la concentración de N en las hojas maduras frescas y recién caídas, pueden ser interpretadas como causa de la retranslocación de este nutriente.

Es interesante resaltar que los árboles de las selvas húmedas tropicales de montaña, pueden retranslocar alrededor de la mitad del contenido de N de sus hojas antes de la formación de hojarasca (Vitousek & Sanford 1986) (tabla 11).

**Tabla 11.** Cantidad de fitomasa de hojarasca, concentración de nitrógeno (mg g<sup>-1</sup>) y porcentajes de retranslocación en N de hojas y hojarasca de algunas selvas tropicales de montaña

Localidad	Altitud msnm	Hojas hojarasca (Mg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup> )	Nitrógeno		
			hojas frescas	hojas hojarasca	%
<b>Malasia</b>					
Sabah	610	4,1	14,5	10,5	28
	790	3,7	17,2	10,5	39
	870	3,3	13,4	8,3	38
<b>América Tropical</b>					
Puerto Rico	1000	2,4	9,9	7,7	22
Jamaica	1550	5,0	13,0	7,6	42
Venezuela (SE)	2300	3,4	17,4	12,0	32
Venezuela (LM)	2350	5,2	17,1	13,7	20
Nueva Guinea	2500	6,1	13,2	11,1	16
Colombia	2550	4,6	17,8	10,8	39
	3370	2,8	14,7	9,0	39

Referencias: Sabah, Proctor et al. (1989); Nueva Guinea, Grubb & Edwards (1982); Jamaica, Tanner (1977); Puerto Rico, Medina et al. (1981); Venezuela (SE), Steinhhardt (1979); Venezuela (LM), presente estudio; Colombia, Veneklaas (1991).

Vitousek & Sanford (1986), reportan concentraciones de N ( $\text{mg g}^{-1}$ ) en material foliar fresco en selvas de montaña entre 6,1-17,8; selvas que crecen sobre suelos moderadamente fértiles, tiene en sus hojas concentraciones de N superiores a  $20,0 \text{ mg g}^{-1}$ , oxisoles/ultisoles entre 12,7-19,3 y spodosoles entre 7,4-11,6.

### **5. 2. 2 Evolución de la concentración de nitrógeno en la hojarasca en descomposición**

La concentración de nitrógeno experimenta cambios en el transcurso del estudio de descomposición. Sin embargo, no hubo grandes diferencias en la concentración inicial encontrada en la hojarasca recién caída empleada para los diferentes experimentos ( $t_0$ ), donde el rango de valores estuvieron entre 1,32% y 1,35%. Tanner et al. (1992), reportan para la selva nublada de La Montaña, que la concentración de N de la hojarasca recién caída varió entre 1,10-1,25%, valores relativamente más bajos a los obtenidos en La Mucuy. Estos autores, tuvieron como premisa de su investigación, que el N es un limitante en selvas nubladas y fertilizaron algunas parcelas con N, obteniendo que la concentración de N no afectó ni la cantidad de hojarasca producida, ni la concentración de N en la misma.

En la selva nublada de La Mucuy, el aporte de material heterogéneo en cuanto a su calidad (numerosas especies y diversas fracciones) en el transcurso del año, no afectó las concentraciones iniciales de N del conjunto total de la hojarasca, que al homogeneizarse en una sola muestra, presentaron registros similares entre épocas. Estos resultados también indican, que la hojarasca que continuamente esta aportando la vegetación al suelo, transfiere en promedio, concentraciones similares de N a lo largo del año. Lo que varían, son las cantidades de hojarasca que se produce mes tras mes, traduciéndose en aportes mayores o menores de N, al suelo del ecosistema. Sin embargo, no hay que perder de vista, que la calidad de la hojarasca puede variar a lo largo del año, afectando las tasas de descomposición, lo que determinará, las tasas de liberación o bioacumulación de acuerdo a la relación C:N del material y a los aportes externos.

La concentración final de N siempre fue mayor que la inicial en todos los experimentos. En las capas, el incremento en la concentración del N al final de cada experimento fue de 12, 14,2 y 12%, y en las bolsas, del 26, 40 y 46% (experimentos 1, 2 y 3, respectivamente). El registro de una concentración mayor de N al final de los experimentos de descomposición ha sido reportado repetidas veces (mediante el uso de la técnica de bolsas). La concentración de N se incremento en un 17%, después de un año de descomposición de la hojarasca de especies nativas utilizadas en la agroforestería de una selva tropical baja (Costa Rica), (Montagnini et al. 1993). En otra selva húmeda tropical (Sri Lanka), Maheswaran & Gunatilleke (1988), encontraron que diferentes tipos de hojarasca en descomposición, mostraban un incremento de un 33-55% en la concentración de N. La descomposición de hojarasca en un ecosistema boscoso templado, experimento al cabo de un año, un aumento en la concentración de N del 76% (Garay et al. 1986). El incremento en la concentración de nitrógeno durante la descomposición, es un fenómeno ampliamente conocido y puede ser explicado por uno o más de los siguientes mecanismos: toma de N de los alrededores de la hojarasca en descomposición a través de hifas fungales (translocación fungal), precipitación atmosférica (absorción de amonio), caída de material fresco, polvo, insectos e inmovilización (Melillo et al. 1982, Anderson et al. 1983, Garay et al. 1986, Cuevas & Medina 1988, Comejo et al. 1994).

La interpretación de los valores relativos de N es muy delicada. Ellos reflejan los cambios cualitativos de la materia orgánica en el transcurso del tiempo, sin necesariamente implicar los mecanismos que intervienen en el curso de la descomposición. Un incremento en la concentración relativa de N, puede ser consecuencia de la pérdida progresiva de la materia orgánica (mineralización de carbono), a medida que la hojarasca se descompone, y/o un aporte exterior (como se explicó en el párrafo anterior). Esta tendencia se ve claramente reflejada en la figura 22, en donde se relaciona el peso residual (%) vs. la concentración de N (%). Por otra parte, los períodos de descenso, significan una pérdida neta de N del material en descomposición.

Es difícil, especular con exactitud, hasta cuando puede continuar o declinar el incremento lineal de la concentración de N con respecto a la pérdida de peso en los experimentos 2 y 3 (figura 22). En el experimento 1 (bolsa y capa), se empieza a observar un descenso paralelo de N (%) y peso (%) después del noveno mes, debido al avanzado estado

de descomposición de la hojarasca. Este hecho va disminuyendo la relación lineal (y los coeficientes de correlación), y se esperaría que en meses posteriores, ésta relación será menor (figura 22). Durante los estados iniciales de la descomposición (que en la selva de La Mucuy pudieran aproximarse a los nueve primeros meses), la hojarasca residual se va tornando más recalcitrante y más rica en N, (incremento en la concentración); en esta etapa, los microorganismos pudiesen estar limitados tanto por la calidad del C, como por la disponibilidad del N (Swift et al. 1979, MacCaugherty et al. 1985).

Este tipo de tendencia entre la concentración de N y el peso residual ha sido reportada por Aber y Melillo (1980), Melillo et al (1982) y MacCaugherty et al. (1985), en la descomposición foliar de una variedad de árboles de bosques templados. Estos autores sugieren que esta relación puede ser utilizada como un índice de la calidad del material (contenido inicial de lignina). Así mismo, un análisis de los cambios de las cantidades absolutas de N, en relación a los cambios en las cantidades absolutas de carbono, indican que a un contenido inicial de lignina mayor, se inmovilizará una mayor cantidad de N, por unidad de carbono respirado. Este fenómeno puede dar como resultado, la formación de complejos de lignina - N metaestables (ej., humus) (Melillo et al. 1982).

El aumento inicial en la concentración de N en los diferentes experimentos (bolsas y capas), también tiene estrecha relación con: los incrementos en la humedad de la hojarasca (figura 17), la pérdida rápida de peso inicial (sobre todo en bolsas) y, a un efecto estimulador en la actividad y crecimiento poblacional de los organismos descomponedores. Más adelante, y en el transcurso del proceso de descomposición, estos efectos parecen ir disminuyendo y otros factores como la calidad de la hojarasca, pueden tomarse más relevantes. En una selva decidua (Barro Colorado, Panamá), Comejo et al. (1994), demostraron que al irrigar en una época seca a la hojarasca en descomposición de diversas especies de árboles, se incrementaron las concentraciones de nitrógeno, llegando a niveles estables durante los primeros 5 meses de exposición. Estas observaciones también permitieron concluir que el aumento de la humedad de la hojarasca, incrementaba la formación de colonias de bacterias, mientras que los periodos donde la hojarasca estuvo menos húmeda, fueron condiciones propicias para un aumento en la actividad de los hongos. Cuando las condiciones de humedad durante los primeros estados de descomposición son óptimas, hay un aumento en la concentración de N de la hojarasca (Anderson et al. 1983, Cuevas & Medina 1988, Wieder & Wright 1995).

Un caso particular ocurrió en el experimento 1 (bolsa y capa), donde la concentración de N no solo se incrementó al inicio del proceso, sino que después de transcurridos varios meses, se evidenció un nuevo incremento (figura 21). Este aumento en la concentración de N puede tener relación con la importación de N de fuentes externas, es decir desde capas nuevas de hojarasca, más superficiales (y menos degradadas), hasta capas más profundas (en estados más avanzados de descomposición). Por otra parte, el lavado de compuestos solubles de N, podría explicar el enriquecimiento en N de la hojarasca en descomposición (Currie & Aber 1997).

### **5. 2. 3 Flujo del nitrógeno total en la descomposición**

En la literatura se destaca que la dinámica de los nutrientes de la hojarasca en descomposición sigue las siguientes tres fases: lavado, bioacumulación (inmovilización) y liberación. El lavado y/o acumulación puede preceder la liberación final, dependiendo de las propiedades iniciales físicas y químicas de la hojarasca, el ambiente físico y la actividad de los descomponedores (Swift et al. 1979, Paul & Juma 1981). Los nutrientes son gradualmente liberados durante el proceso de descomposición y empiezan a ser disponibles para la producción del ecosistema. La descomposición de las hojas, puede ser considerada una función análoga llamada, "fertilizantes de liberación lenta" (Budelman 1988 en Mwiinga et al. 1994).

En la descomposición de hojarasca en la selva de La Mucuy, posiblemente sucedan estas tres fases, sin embargo es difícil distinguirlas y ubicar el momento en que ocurren cada una de ellas.

Cuando la hojarasca fresca empezó su descomposición sobre el suelo de la selva, se presentó una fase inicial muy corta de acumulación de nitrógeno, en los experimentos bolsa 1 y capa 1 (figura 23). Este aumento en la reserva de N, pudo estar relacionada con un período de inmovilización del N por parte de los organismos descomponedores, así como de una época seca paralela y poca humedad de la hojarasca. Aunque en este estudio, no se determinó la relación C:N, que se emplea como un índice de equilibrio entre la inmovilización y mineralización del N, se pudiera pensar que la demanda de este nutriente es mayor en esta etapa, y que los descomponedores estarían importando cierta cantidad de N, como amonio o nitrato desde la solución del suelo, transportado por hifas fungales en el material o

inmovilizado en las células bacterianas hasta alcanzar el punto de balance. Los organismos descomponedores, tienen relaciones estrechas C:nutrientes que indican una alta demanda de nutrientes (Couteaux et al. 1995).

La fase de inmovilización de constituyentes nitrogenados, llega hasta cuando se alcance una actividad respiratoria suficiente, que da un cambio carbono-nitrógeno, que es aproximadamente de 20 o 22:1. Posteriormente, disminuye la limitación por este nutriente, y comienza una fase de liberación. La inmovilización y acumulación del N es un indicador del crecimiento concomitante de microorganismos descomponedores a medida que avanza la descomposición (Swift et al 1979). Con una actividad metabólica continua, se llega a la mineralización, que es la producción a partir de fuentes orgánicas de nutrientes inorgánicos por la descomposición. La producción neta de amonio o nitrato procede vía oxidación catabólica o por vías de reducción (Coleman et al. 1980). El concepto del efecto regulador de la relación C:nutriente se basa sobre el supuesto de que las concentraciones de nutrientes particularmente de N, están comúnmente limitando la actividad de los organismos descomponedores. Cuando los contenidos de N son bajos (C:N por encima de 25:1), el carbono es respirado y eliminado desde la materia orgánica, mientras que el N es bioacumulado y convertido en proteína microbial. Entonces, el N es inmovilizado hasta la muerte de los microorganismos y reciclado, y por ende, disminuye la relación C:N, al tiempo que el carbono es liberado. Cuando las concentraciones de N son más altas (C:N alrededor de 25:1), el N ya no es limitante para el crecimiento microbiano, y otros nutrientes o factores ambientales aumentan en importancia y el N incrementa su disponibilidad para las plantas (Swift et al. 1979, House et al. 1984).

En nuestro estudio encontramos, que en general para todos los experimentos (a excepción del pequeño aumento en la capa 1 y bolsa 1, mencionado anteriormente), lo que se evidencia es una liberación continua de N a lo largo del proceso de descomposición.

La disminución de la reserva del N, pudo deberse al lavado de compuestos hidrosolubles de N en el material en descomposición; es posible que se diera principalmente en la fase 1, donde la hojarasca aún está ligeramente fragmentada y descompuesta. Más adelante (fase 2), la hojarasca ha sufrido una transformación mayor mecánica y bioquímica, y

es posible que en el transcurso de esta fase, la liberación del N se este dando por mineralización o por la combinación de ambos procesos. Para bosques húmedos montanos (New Hampshire, USA), Currie & Aber (1997), encuentran que la cantidad de nitrógeno orgánico soluble (NOS), que se pierde por lavado en el proceso de descomposición, es relativamente alta ( $0,66 \text{ g N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

El flujo de N medido ( $\text{g N m}^{-2}$ ), corresponde a la cantidad de este elemento transferida por la hojarasca caída en un  $\text{m}^2$  durante dos meses. En el período de descomposición estudiado en los diferentes experimentos (12 meses), se liberaron en promedio alrededor del 56% (bolsas 1 y 2) y 36% (capas). Este resultado nos indica que transcurrido un año, queda en reserva aproximadamente la mitad del N contenido inicialmente en el material. Las cantidades de N liberadas, fueron relativamente bajas, y dependieron de la cantidad de hojarasca acumulada sobre el suelo. A través del modelo exponencial negativo ajustado a los valores mensuales, se encontró que la cantidad de total de N liberado estuvo en un rango anual de  $0,27$  a  $0,44 \text{ g N m}^{-2}$  (capas) y de  $0,72$  a  $0,89 \text{ g N m}^{-2}$  (bolsa 1 y 2). Esta variabilidad en el rango anual nos indica que la cantidad de N liberado en el proceso de descomposición depende: de la cantidad acumulada de hojarasca, de su calidad y de las condiciones ambientales a lo largo del año.

Algunos estudios, donde se ha tomado en cuenta la cantidad de hojarasca acumulada sobre el suelo del ecosistema, y como a partir de su descomposición se va liberando el N muestran que: Después de un año de descomposición, la cantidad de N liberado fue de un 22 a 43% del N total de la hojarasca, en especies dominantes de una selva tropical baja (Maheswaran & Gunatilleke 1988). La evolución estacional del contenido de N en la hojarasca en descomposición de árboles deciduos (Francia), se caracterizó por una alternancia de períodos de acumulación y pérdida (Garay et al. 1986). Las fases de aumento se situaron al final de la primavera y durante el verano, mientras que las fases de disminución se situaron a través del otoño e invierno. Al cabo de un año, la hojarasca había perdido el 48% del contenido inicial de N (inicial =  $4,40 \text{ g N m}^{-2}$ ; al año =  $2,27 \text{ g N m}^{-2}$ ). La entrada de N al suelo por la descomposición de las hojas de especies exóticas en una selva montana (Etiopía), fue en general menor (entre  $1,51$  a  $5,47 \text{ g N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), que el N liberado por la descomposición de

las especies de la selva natural ( $8,55 \text{ g N m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) (Lisanework & Michelsen 1994). Estos valores son altos, ya que en esta investigación los autores no respetaron la cantidad de hojarasca producida por área, e indiferentemente se introdujeron 25 gramos de hojarasca en las bolsas de descomposición.

## 6. CONCLUSIONES

1. La vegetación de la selva nublada de La Mucuy, produjo cantidades relativamente altas de hojarasca durante el período de estudio, siendo la selva nublada del norte de Los Andes, con la mayor producción de hojarasca; sin embargo, las cantidades producidas se encuentran dentro del rango de valores obtenidos para diversas selvas nubladas.
2. La producción de hojarasca en la selva nublada de La Mucuy, presentó un patrón continuo de caída, donde sobresalieron tres picos máximos en los meses de febrero ( $0,74 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ), mayo ( $0,79 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ) y agosto ( $0,93 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ mes}^{-1}$ ). Aunque algunos de estos máximos coincidieron con un descenso en los volúmenes de la precipitación, no se evidenció una dependencia estadísticamente significativa entre la caída de hojarasca y la precipitación ( $r = -0.20$ ).
3. La fracción foliar dominó sobre el total de la hojarasca (74,8%) y estuvo constituida principalmente por el aporte de las especies *Alchornea triplinervia* Spreng., *Billia columbiana* Pl. & Lindl., *Ternstroemia acrodantha* Kobuski & Steryerm. y *Clusia* sp. La dinámica de caída de las hojas (fenología foliar), fue el resultado de respuestas a factores intrínsecos de las diferentes especies. El patrón de caída presentó una alta variabilidad, debido al aporte tanto de las especies dominantes, como de otras especies de la selva, donde se denota la diversidad florística y estructural de la vegetación de la selva nublada.
4. Los patrones de producción de los restos vegetales, fueron similares en las selvas nubladas andinas de La Mucuy, La Carbonera y La Montaña. En estos ecosistemas se encontró que la disminución de los volúmenes de precipitación, no son tan drásticos para la vegetación y probablemente no son la causa de un estrés hídrico, que pudiese ocasionar una defoliación masiva; el suelo y la atmósfera tienen aportes extras de humedad en forma de intercepción de neblina, lo cual es un reflejo de que la disponibilidad de agua, no es un factor limitante en un ambiente húmedo como el ecosistema selva nublada.

5. La tasa de retorno o constante de descomposición ( $k_1$ ) de la capa de mantillo acumulada sobre la superficie del suelo de la selva nublada, indica que aproximadamente dos veces por año, el mantillo (especialmente la fracción foliar), es reemplazado. La selva nublada de La Mucuy, posee una velocidad intermedia de desaparición del mantillo, entre la selva húmeda tropical baja y los bosques templados.
6. Se definieron dos fases en el transcurso de la descomposición de la hojarasca. Una fase inicial (fase 1), con una tasa mayor de descomposición, que estuvo influenciada principalmente por el tipo de hojarasca y por sus características de retención de humedad. En esta fase, hay una mayor actividad de los organismos descomponedores, por la riqueza nutricional de la hojarasca fresca. En la segunda fase, el efecto de la humedad de la hojarasca podría considerarse como secundario, siendo posiblemente el efecto de otros factores de la calidad de la hojarasca, como la relación C:N y las proporciones de los diferentes constituyentes (como celulosa y lignina, principalmente), la causa del descenso en las tasas de descomposición de una hojarasca más fragmentada y degradada.
7. En la selva nublada de La Mucuy, la descomposición de la hojarasca tuvo una buena aproximación al modelo lineal negativo; sin embargo, el modelo exponencial negativo ilustra mejor la tendencia seguida por la pérdida de peso de la hojarasca. A través de este modelo, se pudo estimar que aproximadamente al cabo de 3 años, se habrá descompuesto casi la totalidad de la hojarasca sobre el suelo de la selva.
8. La cantidad del N total transferido que se incorporó al piso de la selva a través de la caída de hojarasca, dependió de la cantidad de hojarasca producida por la vegetación, más que de la concentración de N, la cual se mantuvo relativamente constante a lo largo del año. En La Mucuy, los tejidos fotosintéticos presentaron una concentración relativamente alta de N. Es a través de esta vía, que una proporción alta de los nutrientes tomados por la planta, son liberados y reciclados a través de los ciclos biogeoquímicos.

9. La interpretación de los valores de concentración de N es muy delicada. Ellos reflejan los cambios cualitativos de la materia orgánica en el transcurso del tiempo, sin necesariamente implicar los mecanismos que intervienen en el curso de la descomposición. El incremento en la concentración de N en todos los experimentos, pudo ser consecuencia de la pérdida progresiva de la materia orgánica, a medida que la hojarasca se descomponía y/o de un aporte exterior.
  
10. La cantidad de N total liberado a través de la descomposición de la hojarasca, registró valores relativamente bajos, los cuales dependieron de la cantidad de hojarasca producida. Para el año de estudio, aproximadamente la mitad del N fue liberado desde el material en descomposición, posiblemente como efecto del lavado de compuesto hidrosolubles o de la mineralización.
  
11. Hubo una mayor variabilidad en los resultados obtenidos a través de la metodología de bolsas. En la metodología de capas, se respetó la heterogeneidad del material, la cantidad, la sobreposición de capas y el movimiento libre de los organismos. A partir de esta metodología, se obtuvieron resultados más reales, y sirvió como punto de comparación con la metodología de bolsas.
  
12. Al llevar a cabo investigaciones sobre la descomposición de hojarasca en ecosistemas con vegetación siempreverde, es muy importante tener en cuenta las variaciones que pudiesen existir en los tiempos de caída de las hojas de las diferentes especies (ecosistemas con alta diversidad). Este hecho tiene un efecto importante en la cantidad y calidad de la hojarasca que se acumula sobre la superficie del suelo del ecosistema, en las tasas de retorno, en la formación de materia orgánica del suelo (MOS) y en la liberación final de los nutrientes.

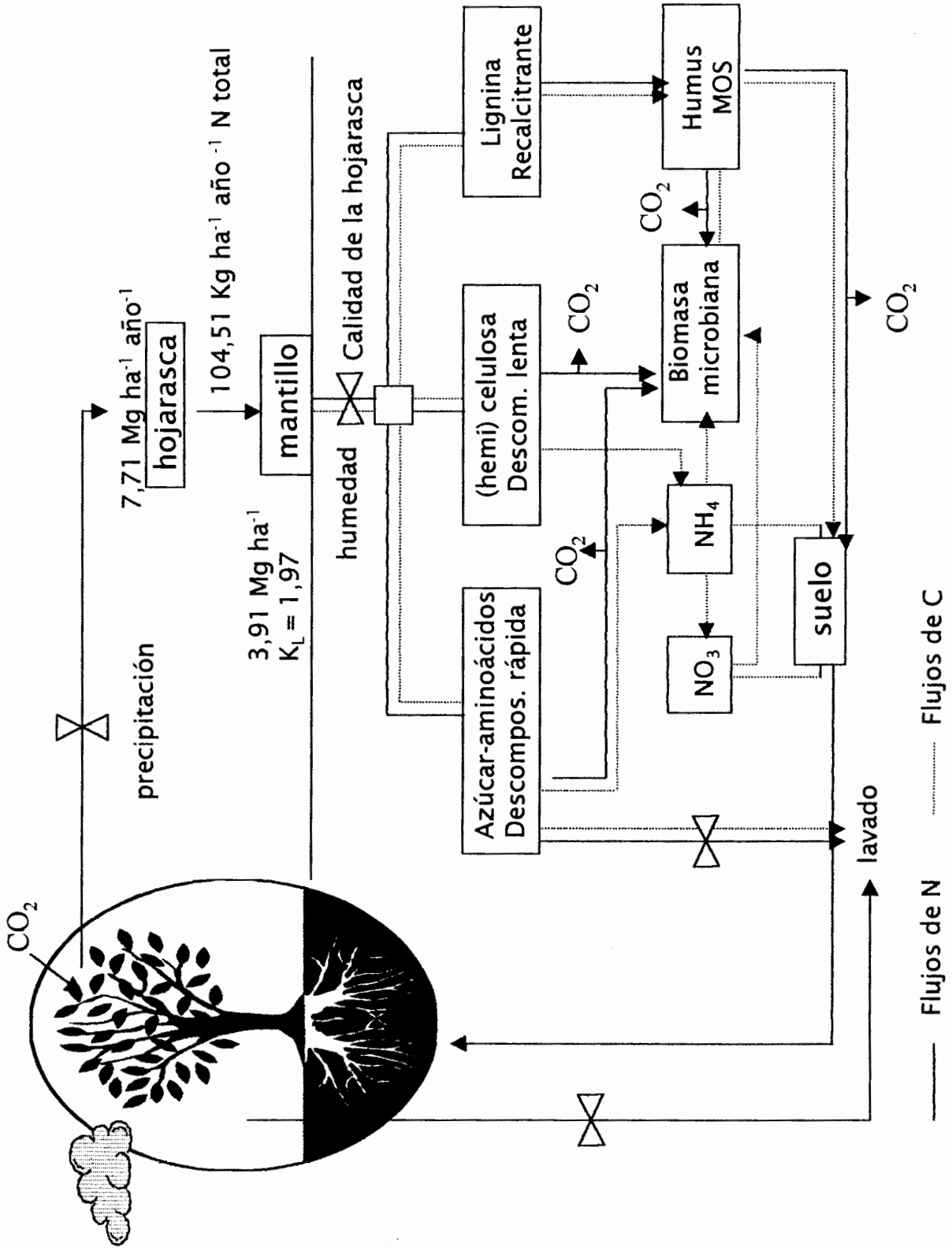


Figura 24. Diagrama resumen de flujos de N y C en la selva nublada de La Mucuy

## **ANEXOS**

Anexo 1. Lista de las principales especies encontradas en la selva nublada de La Mucuy (observación de campo, complementada con Lamprecht (1954)).

Especie	Nombre común	Familia	Características
<i>Alchornea triplinervia</i>	cañaflote	Euphorbiaceae	De vegetación secundaria. Hasta 30 mts.
<i>Beilschmiedia sp.</i>	curo blanco	Lauraceae	Arbol de tronco largo y algo torcido con DAP > 15 m. Alcanza 30 mts.
<i>Billia columbiana</i> Pl. & Lind	caracolí	Hippocastanaceae	Arbol de tronco cilíndrico y follaje tupido. Alcanza alturas hasta de 30 mts. y DAP > 80 cms. Principalmente en parcelas con > 30°.
<i>Cinchona pubescens</i> Vahl	quino	Rubiaceae	
<i>Clusia sp.</i>	caucho	Guttiferae	
<i>Cyathea sp.</i>	helecho arborescente	Cyatheaaceae	Helecho de porte arborescente que alcanza Hasta 15 mts. De sotobosque.
<i>Chamaerodea bartligiana</i>	palma	Palmae	
<i>Decusocarpus rospigiosii</i> Pilger	pino laso	Podocarpaceae	Arbol siempreverde que alcanza los 45 mts. Tronco recto y cilíndrico.
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	cedrillo de montaña	Meliaceae	Arbol hasta de 25 mts., tronco torcido, copa densa y DAP > 1 m. Prefiere terreno con poca pendiente.
<i>Hedyosmun glabratum</i> H.B.K.	espejuelo	Chlorantaceae	En vegetación secundaria. Arbol del estrato inferior, tronco ramificado, no mayor a 15 m. de altura y DAP < 60 cms. Parcelas 3 y 4.

<i>Miconia</i> sp.	mortiño	Melastomataceae	Arbol de tronco recto, copa de pequeña pero densa. Alcanza hasta 25 mts. y DAP < 80 cms.
<i>Nectandra</i> sp.	laurel baboso	Lauraceae	Arbol de tronco recto, alcanza hasta 30 mts. y DAP > 1 m.
<i>Ocotea</i> sp.	laurel verdecito	Lauraceae	Arbol de tronco recto, follaje tupido verde claro, tamaño mediano < 20 mts.
<i>Ternstroemia acrodanthe</i> Kobus & Stem	manteco negro	Theaceae	Arbol de tronco recto o algo torcido. Alcanza Hasta 30 m. y DAP > 1m.

---

Anexo 2. Valores mensuales de caída hojarasca en la selva hublada de La Mucuy, entre noviembre de 1995 a octubre de 1996 (datos expresados en  $\text{Mg ha}^{-1} \text{mes}^{-1}$ ;  $\pm$  es).

Mes	Hojarasca Total		Valor porcentual		Fracción hojas		Fracción ramas		Reproductivas		Epífitas	
	n=30		hojarasca mensual	n=4	n=4	n=4	n=4	n=4	n=4	n=4	n=4	
Noviembre	0,37±0,004		4,8	0,275±0,037	0,084±0,035	0,008±0,0036	0,003					
Diciembre	0,50±0,007		6,5	0,405±0,059	0,063±0,013	0,019±0,0023	0,013					
Enero	0,70±0,017		9,1	0,499±0,079	0,182±0,097	0,017±0,0114	0,002					
Febrero	0,74±0,025		9,6	0,481±0,082	0,241±0,124	0,015±0,0111	0,003					
Marzo	0,41±0,005		5,3	0,288±0,036	0,086±0,030	0,033±0,0260	0,003					
Abril	0,67±0,007		8,7	0,500±0,037	0,128±0,044	0,040±0,0190	0,002					
Mayo	0,79±0,011		10,2	0,580±0,080	0,160±0,046	0,045 ±0,0050	0,005					
Junio	0,50±0,025		6,5	0,441±0,020	0,040±0,011	0,018 ±0,0034	0,001					
Julio	0,82±0,011		10,6	0,636±0,010	0,165±0,039	0,014 ±0,0018	0,005					
Agosto	0,93±0,010		12,1	0,705±0,050	0,191±0,069	0,026 ±0,0154	0,008					
Septiembre	0,62±0,011		8,1	0,416±0,020	0,138±0,060	0,021 ±0,0168	0,010					
Octubre	0,66±0,048		8,5	0,40±0,0470	0,120±0,020	0,030±0,010	0,002					
Mg $\text{ha}^{-1}$ año <sup>-1</sup>	7,71 ± 0,180		100	5,626 ±0,557	1,598 ±0,588	0,286 ±0,125	0,057					

### Anexo 3. Aporte porcentual (%) de las distintas fracciones a la hojarasca

Mes	Hojas	Ramas	Reproductivas	Epifitas
Noviembre	74,40	22,90	2,30	0,40
Diciembre	81,00	12,60	3,80	2,60
Enero	71,30	26,00	2,50	0,20
Febrero	65,10	32,60	2,10	0,20
Marzo	70,30	21,20	8,20	0,30
Abril	74,70	19,20	6,00	0,10
Mayo	73,70	20,30	5,70	0,30
Junio	88,20	8,00	3,70	0,10
Julio	77,60	20,20	1,80	0,40
Agosto	75,90	20,90	2,80	0,40
Septiembre	73,50	24,30	2,10	0,10
Octubre	72,40	21,70	5,40	0,50
<b>Media anual</b>	<b>74,84 ± 1,70</b>	<b>20,82 ± 1,85</b>	<b>3,86 ± 0,61</b>	<b>0,46 ± 0,20</b>

### Anexo 5. Producción mensual de hojarasca (Mg ha<sup>-1</sup>) en tres selvas nubladas de Los Andes venezolanos.

Selva nublada	La Carbonera	La Montaña	La Mucuy
Mes/Período	1973-1974	1985-1986	1995-1996
Noviembre	0,31	0,22	0,37
Diciembre	0,36	0,27	0,50
Enero	0,79	0,30	0,70
Febrero	0,34	0,22	0,74
Marzo	0,29	0,54	0,41
Abril	0,58	0,57	0,67
Mayo	1,40	0,81	0,79
Junio	0,51	0,54	0,50
Julio	0,72	0,48	0,82
Agosto	0,88	0,45	0,93
Septiembre	0,38	0,39	0,62
Octubre	0,40	0,18	0,66
<b>Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup></b>	<b>6,97</b>	<b>4,97</b>	<b>7,71</b>

#### Referencias:

La Carbonera (2650 msnm), Fassbender & Grimm (1981)

La Montaña (2500 msnm), Tanner et al. (1992)

La Mucuy (2350 msnm), presente estudio

**Anexo 4.** Producción de la fracción hojas a partir de las principales especies vegetales de la selva de La Mucuy ( $\text{Mg ha}^{-1} \text{mes}^{-1}$ )

<b>Especie/mes</b>	<b>Nov</b>	<b>Dic</b>	<b>Ene</b>	<b>Feb</b>	<b>Mar</b>	<b>Abr</b>	<b>May</b>	<b>Jun</b>	<b>Jul</b>	<b>Agt</b>	<b>Sep</b>	<b>Oct</b>	<b>Total anual</b>
<i>Alchornea triplinervia</i>	0,034	0,053	0,043	0,037	0,031	0,077	0,064	0,066	0,104	0,111	0,069	0,046	0,730
<i>Ocotea sp.</i>	0,026	0,022	0,055	0,051	0,021	0,028	0,037	0,023	0,030	0,036	0,019	0,022	0,370
Rubiaceae sp	0,007	0,013	0,032	0,029	0,027	0,045	0,029	0,018	0,030	0,037	0,036	0,020	0,320
<i>Billia columbiana</i>	0,016	0,020	0,017	0,009	0,011	0,050	0,042	0,044	0,021	0,025	0,015	0,040	0,310
<i>Clusia sp</i>	0,000	0,004	0,060	0,035	0,009	0,016	0,010	0,022	0,028	0,065	0,030	0,022	0,300
<i>Temstroemia acrodantha</i>	0,011	0,014	0,048	0,024	0,018	0,023	0,027	0,015	0,010	0,013	0,003	0,006	0,210
verde claro	0,004	0,003	0,016	0,011	0,011	0,009	0,011	0,008	0,010	0,015	0,015	0,016	0,130
<i>Hedyosmun glabratum</i>	0,003	0,003	0,003	0,006	0,003	0,000	0,000	0,009	0,015	0,011	0,003	0,003	0,060
<i>Beilschmedia sp.</i>	0,008	0,011	0,030	0,029	0,022	0,028	0,050	0,051	0,078	0,067	0,032	0,040	0,050
<i>Miconia sp.</i>	0,007	0,011	0,003	0,005	0,003	0,000	0,000	0,000	0,006	0,005	0,004	0,002	0,050
<b>Total</b>	0,116	0,154	0,307	0,236	0,156	0,276	0,270	0,256	0,332	0,385	0,226	0,216	2,530
<b>Otras especies</b>	0,159	0,251	0,192	0,245	0,132	0,224	0,310	0,185	0,304	0,320	0,190	0,184	3,086

**Anexo 6. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la bolsa 1**

Replica/mes	Enero (t <sub>0</sub> )	Febrero (t <sub>1</sub> )	Marzo (t <sub>2</sub> )	Abril (t <sub>3</sub> )	Mayo (t <sub>4</sub> )	Junio (t <sub>5</sub> )	Julio (t <sub>6</sub> )	Agosto (t <sub>7</sub> )	Sept (t <sub>8</sub> )	Oct (t <sub>9</sub> )	Nov (t <sub>10</sub> )	Dic (t <sub>11</sub> )	Enero (t <sub>12</sub> )
1	4,90	4,12	1,72	1,63	2,03	1,59	1,45	1,50	1,53	1,33	2,36	1,38	1,42
2		4,41	1,68	1,73	2,21	1,91	1,05	1,34	1,02	0,98	1,08	0,89	1,06
3		4,04	2,60	2,08	1,76	1,43	1,16	1,26	1,11	1,67	0,92	1,33	1,27
X±es	4,9	4,19±0,13	2,00±0,36	1,81±0,16	2,00±0,16	1,64±0,17	1,22±0,14	1,36±0,08	1,22±0,16	1,32±0,24	1,45±0,15	1,20±0,19	1,25±0,12
%	100	85,51	40,82	37,01	40,82	33,60	24,90	28,00	24,90	27,00	29,66	24,50	25,50

**Anexo 7. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la capa 1.**

Replica/mes	Enero (t <sub>0</sub> )	Febrero (t <sub>1</sub> )	Marzo (t <sub>2</sub> )	Abril (t <sub>3</sub> )	Mayo (t <sub>4</sub> )	Junio (t <sub>5</sub> )	Julio (t <sub>6</sub> )	Agosto (t <sub>7</sub> )	Sept (t <sub>8</sub> )	Oct (t <sub>9</sub> )	Nov (t <sub>10</sub> )	Dic (t <sub>11</sub> )	Enero (t <sub>12</sub> )
1	4,7	2,97	4,28	3,23	3,98	3,63	4,63	5,46	3,64	2,53	3,91	3,15	2,18
2		3,66	4,33	7,97	4,22	3,24	3,80	3,29	1,55	0,93	2,40	1,80	1,27
3		4,45	5,68	3,25	3,13	4,38	3,37	4,56	4,90	1,47	1,96	2,56	2,50
4		3,74	6,00	2,57	4,74	4,18	3,72	2,70	3,15	3,43	1,73	1,78	4,44
5		4,52	4,64	3,19	2,40	2,90	3,98	2,51	2,56	2,60	1,96	2,20	1,53
6		5,25	5,59	3,03	4,06	6,11	2,58	2,40	2,72	5,21	2,62	2,86	2,14
7		2,51	4,42	3,38	2,93	3,85	1,09	3,26	2,07	2,73	0,95	1,65	2,85
8		4,66	3,74	2,93	5,43	3,69	3,30	2,73	-	1,47	2,63	1,52	1,82
X±es	4,70±0,48	3,97±0,30	4,84±0,30	3,69±0,65	3,86±0,37	3,99±0,36	3,30±0,40	3,36±0,41	2,94±0,44	2,54±0,51	2,25±0,32	2,19±0,22	2,34±0,37
%	100	84,47	89,30	78,59	82,15	85,05	70,40	71,57	62,58	54,18	48,30	46,60	49,81

**Anexo 8. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la bolsa 2**

Replica/mes	Marzo (t <sub>0</sub> )	Abril (t <sub>1</sub> )	Mayo (t <sub>2</sub> )	Junio (t <sub>3</sub> )	Julio (t <sub>4</sub> )	Agosto (t <sub>5</sub> )	Septiembre (t <sub>6</sub> )	Octubre (t <sub>7</sub> )	Noviembre (t <sub>8</sub> )	Diciembre (t <sub>9</sub> )	Enero (t <sub>10</sub> )
1	9,8	7,5	5,51	6,46	7,41	6,06	5,56	6,23	5,09	3,94	4,29
2		8,13	6,45	5,97	4,66	5,04	5,3	2,55	3,7	4,57	2,78
3		8,28	6,77	7,52	6,38	4,68	5,87	5,07	6,2	4,88	3,5
X±es	9,8	7,97±0,20	6,24±0,46	6,65±0,56	6,15±0,90	5,26±0,50	5,57±0,20	4,67±1,33	4,99±0,88	4,46±0,33	3,52±0,53
%	100	81,33	63,71	67,86	62,76	53,67	56,90	47,11	50,99	45,50	35,95

**Anexo 9. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la capa 2**

Replica/mes	Marzo (t <sub>0</sub> )	Abril (t <sub>1</sub> )	Mayo (t <sub>2</sub> )	Junio (t <sub>3</sub> )	Julio (t <sub>4</sub> )	Agosto (t <sub>5</sub> )	Septiembre (t <sub>6</sub> )	Octubre (t <sub>7</sub> )	Noviembre (t <sub>8</sub> )	Diciembre (t <sub>9</sub> )	Enero (t <sub>10</sub> )
1	5,90±1,34	3,74	3,75	4,11	3,69	3,92	3,47	1,54	3,01	3,27	4,00
2		3,45	4,86	4,21	6,07	3,11	2,7	5,19	2,44	5,15	4,47
3		4,05	6,53	5,94	4,72	6,79	7,02	3,82	4,09	2,45	3,06
4		6,52	6,36	7,73	5,43	5,11	3,34	4,54	3,82	3,23	3,27
5		5,36	7,11	3,74	3,09	4,16	4,95	2,87	3,32	4,50	2,19
6		4,4	3,49	3,84	4,01	4,77	4,07	5,48	2,94	3,86	2,32
7		5,59	5,14	6,3	4,08	4,51	5,8	3,8	5,25	3,15	3,73
8		5,32	-	4,74	4,55	5,79	-	3,25	5,48	2,98	4,60
X±es	5,9	4,80±0,39	5,32±0,54	5,07±0,54	4,45±0,36	4,77±0,43	4,47±0,62	3,81±0,48	3,79±0,41	3,57±0,33	3,45±0,34
%	100	81,42	90,17	86,04	75,51	80,85	75,91	64,60	64,30	60,57	58,56

**Anexo 10. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la bolsa 3**

Replica/mes	Mayo (t <sub>0</sub> )	Junio (t <sub>1</sub> )	Julio (t <sub>2</sub> )	Agosto (t <sub>3</sub> )	Septiembre (t <sub>4</sub> )	Octubre (t <sub>5</sub> )	Noviembre (t <sub>6</sub> )	Diciembre (t <sub>7</sub> )	Enero (t <sub>8</sub> )
1	2,86	2,27	2,04	1,55	1,77	1,82	1,73	2,10	1,22
2		2,51	2,20	2,01	2,10	1,85	1,52	1,75	1,63
3		2,40	2,62	2,51	2,03	1,88	2,47	1,30	1,50
xtes	2,86	2,39±0,08	2,28±0,20	2,02±0,30	1,96±0,12	1,85±0,02	1,90±0,35	1,72±0,28	1,45±0,14
%	100	83,68	79,95	70,75	68,76	64,69	66,67	60,02	50,70

**Anexo 11. Pérdida de peso seco en gramos de la hojarasca en descomposición en la capa 3**

Replica/mes	Mayo (t <sub>0</sub> )	Junio (t <sub>1</sub> )	Julio (t <sub>2</sub> )	Agosto (t <sub>3</sub> )	Septiembre (t <sub>4</sub> )	Octubre (t <sub>5</sub> )	Noviembre (t <sub>6</sub> )	Diciembre (t <sub>7</sub> )	Enero (t <sub>8</sub> )
1	5,20	4,50	4,15	3,90	4,27	4,13	2,87	3,08	1,85
2		4,33	3,86	3,66	3,85	3,50	3,32	3,00	2,17
3		5,00	4,12	5,32	3,57	3,15	2,79	2,38	4,43
4		3,57	4,82	3,57	2,86	3,43	3,09	2,70	2,74
5		5,17	5,12	2,17	2,65	3,86	3,89	4,38	2,28
6		4,49	4,44	3,50	4,07	4,36	2,53	2,40	3,20
7		2,79	4,60	3,93	3,40	2,53	2,92	1,96	3,11
8		-	3,78	3,62	-	4,85	2,71	2,96	-
xtes	5,20±0,15	4,26±0,33	4,36±0,17	3,70±0,32	3,52±0,24	3,72±0,27	3,01±0,16	2,86±0,27	2,82±0,35
%	100	82,01	83,87	71,32	67,77	71,66	57,98	54,95	54,34

ANEXO 12. Tabla resumen de pérdida de peso y N, de la hojarasca en descomposición, con los métodos de capas y bolsas.

CAPA 1		To	fb	mr	ab	my	jn	jl	ag	st	ot	nv	dc	en
peso seco (gramos)		4,70	3,97	4,80	3,69	3,86	3,99	3,30	3,36	2,94	2,54	2,25	2,19	2,34
peso seco (%)		100	84,40	89,30	78,50	82,10	84,90	70,20	71,40	62,50	54,00	47,80	46,60	49,70
% N		1,32	1,49	1,60	1,45	1,30	1,23	1,48	1,58	1,60	1,77	1,60	1,55	1,48
N en gramos/m <sup>2</sup>		0,993	0,946	1,229	0,856	0,803	0,785	0,781	0,849	0,753	0,719	0,576	0,543	0,554

CAPA 2		To	ab	my	jn	jl	ag	st	ot	nv	dc	en
peso seco (gramos)		5,9	4,8	5,32	5,07	4,45	4,77	4,47	3,81	3,79	3,57	3,45
peso seco (%)		100	81,3	90,1	85,9	75,4	80,8	75,9	64,5	64,2	60,5	58,4
% N		1,33	1,3	1,46	1,41	1,46	1,63	1,7	1,67	1,72	1,63	1,52
N en gramos/m <sup>2</sup>		1,26	1,00	1,24	1,14	1,04	1,24	1,22	1,02	1,04	0,93	0,84

CAPA 3		To	jn	jl	ag	st	ot	nv	dc	en
peso seco (gramos)		5,2	4,26	4,36	3,7	3,52	3,72	3,01	2,86	2,82
peso seco (%)		100	81,9	83,8	71,1	67,7	71,5	57,8	55	54,2
% N		1,43	1,29	1,28	1,45	1,55	1,54	1,68	1,65	1,6
N en gramos/m <sup>2</sup>		1,19	0,88	0,89	0,86	0,87	0,92	0,81	0,76	0,72

BOLSA 1		enero	feb	marz	abril	may	jun	jul	agost	sept	oct	nov	dic	enero
peso seco (gramos)		4,9	4,19	2	1,81	2	1,64	1,22	2	1,22	1,32	1,44	1,2	1,25
peso seco (%)		100	83,3	40,8	36,9	40,8	30	25	28	25	27	29,5	24	20
% N		1,35	1,7	1,88	1,69	1,78	1,52	1,89	1,95	2,08	1,92	1,88	1,8	1,71
N en gramos m <sup>2</sup>		1,06	1,14	0,60	0,49	0,57	0,40	0,37	0,62	0,41	0,41	0,43	0,35	0,34

BOLSA 2		To	abril	mayo	jun	jul	agost	sept	oct	nov	dic	ener
peso seco (gramos)		9,8	7,97	6,24	6,65	6,15	5,26	5,57	4,61	4,99	4,41	3,52
peso seco (%)		100	81,3	63,6	67,3	62,7	53,6	56,8	47	50,9	45,5	35,9
% N		1,32	1,27	1,26	1,48	1,44	1,58	1,4	1,9	1,73	1,77	1,84
N en gramos m <sup>2</sup>		2,07	1,62	1,26	1,57	1,42	1,33	1,25	1,40	1,38	1,25	1,04

BOLSA 3		To	jun	jul	agost	sept	oct	nov	dic	ener
peso seco (gramos)		2,86	2,39	2,28	2,02	1,96	1,85	1,9	1,72	1,45
peso seco (%)		100	83,5	79,7	70,6	68,5	64,6	66,4	60,2	50,7
% N		1,36	1,33	1,28	1,54	1,58	1,7	1,9	1,91	1,98
N en gramos/m <sup>2</sup>		0,6178	0,5086	0,4669	0,4977	0,4955	0,5032	0,5776	0,5256	0,4594