



UNIVERSIDAD DISTRITAL
FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS



Producción y descomposición de hojarasca en un robleal: análisis de determinantes ambientales y de vegetación

Production and Decomposition of Litter in Oak Forests: Analysis of Environmental and Vegetation Drivers

Fancy Liliana Machuca Duarte¹ , Álvaro Sebastián Acevedo Bermúdez¹ ,
Diego Suescún Carvajal¹  , Juan Diego León Peláez² , Sergio Bolívar-Santamaría¹ 

Machuca Duarte, F. L., Acevedo Bermúdez, Á. S., Suescún Carvajal, D., León Peláez, J. D., & Bolívar-Santamaría, S. (2023). Producción y descomposición de hojarasca en un robleal: análisis de determinantes ambientales y la vegetación. *Colombia Forestal*, 26(2), 44-59.

Recepción: 16 de junio 2022

Aprobación: 11 de abril 2023

Resumen

Este artículo evaluó, para un bosque altoandino, la relación entre la producción y descomposición de hojarasca y varias variables, incluyendo la lluvia, el suelo y las estructuras y características florísticas. Se instalaron bolsas de hojarasca, trampas de descomposición y pluviómetros, y se registraron varias variables. La producción de hojarasca total fue de 4780 kg.ha⁻¹.año⁻¹, con las hojas como la fracción más representativa (60.4 %), mientras que la descomposición estuvo entre 25 y 30 % para 195 días de medición. Se encontraron correlaciones significativas entre la producción fina y la precipitación incidente (0.60), entre altura (-0.98) y biomasa aérea (0.97) y entre la descomposición y la humedad (0.75). Los resultados sugieren que los cambios en la estructura del bosque o en las condiciones meteorológicas podrían afectar la regulación de las funciones ecosistémicas y biogeoquímicas, destacando la importancia de conservar los bosques altoandinos amenazados por la deforestación y el cambio climático.

Palabras clave: biomasa aérea, trampas de descomposición, cambio ambiental global, productividad del bosque, servicios ecosistémicos, trampas de hojarasca.


Abstract

This article evaluated the relationship between litter production and decomposition in a High-Andean forest and several variables, including rainfall, soil, and structural and floristic characteristics. Litter traps, litter-bags, and rain gauges were installed, and various variables were recorded. The total fine litter production was 4780 kg.ha⁻¹.year⁻¹, with leaves as the most representative fraction (60.4%), while decomposition was between 25 and 30% for 195 days of measurement. Significant correlations were found between fine litter production and incident precipitation (0.60), between height (-0.98) and above-ground biomass (0.97), and between decomposition and moisture (0.75). The results suggest that changes in the forest structure or weather conditions could affect the regulation of ecosystem and biogeochemical functions, highlighting the importance of conserving High-Andean forests, which are threatened by deforestation and climate change.

Key words: aboveground biomass, decomposition traps, global climate change, forest productivity, ecosystem services, litter traps.

1 Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia (IPRED). Universidad Industrial de Santander- sede Málaga. Málaga, Colombia.

2 Grupo de Investigación en Restauración Ecológica de Tierras Degradadas en el Trópico. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín, Colombia.

 Autor para correspondencia

INTRODUCCIÓN

El norte de los Andes es uno de los principales núcleos de diversidad y especiación (Marian *et al.*, 2018), donde los bosques naturales brindan servicios ecosistémicos que favorecen a la población (López *et al.*, 2016). Los bosques altoandinos redistribuyen gran cantidad del agua procedente de la precipitación, que es retenida en el dosel y en la capa de hojarasca acumulada sobre el suelo (Bruijnzeel *et al.*, 2011). La hojarasca, además de albergar agua, mantiene un microclima en la superficie del suelo, y su descomposición favorece el ciclo de nutrientes y la fertilidad (Oliveira *et al.*, 2019). Por lo tanto, los bosques altoandinos ayudan a la regulación hídrica y la conservación del suelo (Segura *et al.*, 2020). Particularmente, los robleales en Colombia están dominados por *Quercus humboldtii* Bonpl. y se caracterizan por su gran producción de hojarasca, por concentrar gran diversidad de epífitas y por asociarse con los géneros *Weinmannia*, *Clusia*, *Alfaroa* y *Drimys* (Ávila *et al.*, 2010).

En los robleales, la producción de hojarasca fina incluye material leñoso de hasta 2 cm de diámetro (Castellanos-Barliza *et al.*, 2022), lo cual se relaciona con los flujos y la captación de carbono, el aporte de nutrientes, la materia orgánica en el suelo y la productividad primaria neta del bosque, procesos que podrían verse afectados por el cambio climático, pues están asociados a variables meteorológicas (Aragão *et al.*, 2009). Por su parte, las características florísticas y estructurales del bosque (*i.e.*, diversidad, densidad de árboles, apertura del dosel y biomasa aérea) influyen en las tasas de producción de hojarasca (Nonghuloo *et al.*, 2020). Así, la producción de hojarasca fina tiene un papel fundamental en la funcionalidad de ecosistemas estratégicos como los bosques altoandinos (Sayer *et al.*, 2011). Sin embargo, y pese a su importancia, la degradación de los robleales ha conducido a catalogar a *Q. humboldtii* como vulnerable (López & Salinas, 2007).

La descomposición de hojarasca como proceso ecosistémico determina las tasas de retorno de

materia orgánica y nutrientes al suelo a través de una sucesión de etapas (fraccionamiento del material, lixiviación, catabolismo y humificación) y reduce las estructuras orgánicas a sus constituyentes químicos más elementales (Sánchez, 2001). A nivel ecosistémico, se considera que la descomposición es un proceso clave (León-Peláez *et al.*, 2021); si es rápida, los nutrientes se pueden perder por lixiviación, mientras que, si es lenta, puede limitar la disponibilidad de nutrientes para las plantas y restringir su crecimiento. Así, la descomposición de la hojarasca es fundamental para la formación de la materia orgánica del suelo, la mineralización de nutrientes orgánicos y el equilibrio de carbono (Ge *et al.*, 2013).

Por lo anterior, el estudio de la producción y descomposición de hojarasca en los ecosistemas forestales permite comprender aspectos clave de su funcionamiento y dinámica, a partir de los cuales pueden plantearse estrategias de intervención y manejo que promuevan su conservación (Avella & Cárdenas, 2010). Actualmente, es importante realizar estudios en la provincia de García Rovira (Santander, Colombia), donde se encuentran robleales de importancia regional que proveen servicios ecosistémicos clave para la sociedad. Por lo tanto, este estudio relaciona la producción y descomposición de hojarasca con la precipitación, la humedad gravimétrica del suelo y las variables florísticas y estructurales de un robleal con árboles del dosel y del sotobosque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó al Nororiente de los Andes (Molagavita, Santander), en un paisaje montañoso a 3100 m de altitud, con una precipitación media anual de 1765 mm y una temperatura media anual de 13 °C. Los suelos son de textura franca y franca arenosa, ácidos ($3,72 \pm 0,28$) y con baja disponibilidad de nitrógeno (Domínguez & Silva, 2020).

La [Tabla 1](#) presenta los valores promedio de índices de diversidad (Margalef, Simpson y Shannon), variables estructurales (DAP, altura, área de copa, densidad de individuos y biomasa aérea) y propiedades químicas del suelo (Jaimes & Rosales, 2019). Los datos se discriminaron por transecto entre árboles del dosel (fustales) y del sotobosque (latizales). La altura media del dosel es de 13 m,

y las familias más representativas son *Fagaceae*, *Chloranthaceae*, *Araliaceae* y *Melastomataceae*.

Instalación de trampas de hojarasca, bolsas de descomposición y pluviómetros

Las trampas de hojarasca, las bolsas de descomposición y los pluviómetros se instalaron en cinco

Tabla 1. Variables evaluadas discriminadas por transecto, por latizal y fustales y por propiedades químicas del suelo (CM: cociente de mezcla; D_{Mg} : índice de Margalef; D: índice de Simpson; H': índice de Shannon; DAP: diámetro a la altura del pecho; H: altura; AC: área de copa; DI: densidad; AGB: biomasa aérea; AGB(P): biomasa aérea promedio; MO: materia orgánica; CIC: capacidad de intercambio catiónico; SAl: saturación de aluminio)

Variables	Transecto 1	Transecto 2	Transecto 3	Transecto 4	Transecto 5
Índices de diversidad (fustales)					
CM	0.27	0.27	0.20	0.36	0.16
D_{Mg}	1.84	1.84	0.43	2.49	0.93
D	0.76	0.78	0.18	0.72	0.51
H'	1.64	1.67	0.32	1.69	1.80
Índices de diversidad (latizales)					
CM	0.11	0.07	0.26	0.10	0.35
D_{Mg}	2.86	2.61	2.66	2.30	3.12
D	0.82	0.81	0.78	0.78	0.87
H'	2.11	2.01	1.91	1.90	2.21
Estructura (fustales)					
DAP (m)	0.23 ± 0.2	0.16 ± 0.09	0.41 ± 0.22	0.21 ± 0.14	0.23 ± 0.12
H (m)	11.69 ± 4.20	13.09 ± 6.65	18.65 ± 7.83	11.98 ± 5.38	13.37 ± 4.25
AC (m ²)	29.14 ± 36.04	12.07 ± 14.97	74.18 ± 64.47	29.69 ± 29.11	23.63 ± 20.55
DI (n° ind)	520	520	200	500	500
AGB (ton.ha ⁻¹)	32.08 ± 4.03	8.58 ± 0.59	28.68 ± 2.96	18.19 ± 1.19	18.99 ± 0.97
AGB(P) (ton.ha ⁻¹)	1.23 ± 4.03	0.33 ± 0.59	2.87 ± 2.96	0.73 ± 1.19	0.76 ± 0.97
Estructura (latizales)					
DAP (m)	0.05 ± 0.021	0.05 ± 0.021	0.047 ± 0.018	0.048 ± 0.017	0.044 ± 0.018
H (m)	2.73 ± 0.48	4.38 ± 0.35	6.37 ± 0.10	8.08 ± 0.42	11.39 ± 0.35
AC (m ²)	4.52 ± 3.66	1.78 ± 1.65	1.87 ± 1.83	1.91 ± 2.31	1.51 ± 1.39
DI (n° ind)	2600	4280	860	2380	680
AGB (ton.ha ⁻¹)	2.31 ± 0.016	3.55 ± 0.015	0.60 ± 0.012	1.74 ± 0.012	0.42 ± 0.011
AGB(P) (ton.ha ⁻¹)	0.016 ± 0.016	0.015 ± 0.015	0.013 ± 0.012	0.014 ± 0.012	0.012 ± 0.011
Propiedades químicas del suelo					
MO (%)	5.65	8.03	9.36	6.96	7.37
N (%)	0.28	0.40	0.47	0.35	0.37
P (ppm)	2.92	13.40	17.90	9.17	8.94
CIC (mEq/100 g)	8.95	10.00	11.43	9.47	3.80
Al (meq/100 g)	6.55	7.70	9.00	7.60	2.55
SAl (%)	73	77	79	80	67

transectos (T1, T2, T3, T4, T5) de 50 x 10 m, divididos en cinco cuadrantes (A, B, C, D y E) de 10 x 10 m cada uno. Para estimar la producción de hojarasca, se construyeron trampas circulares de 0.5 m², elaboradas con alambre y una malla de 1 mm de ojo que retuviera la hojarasca y permitiera la circulación del agua. Se establecieron 10 trampas por transecto, para un total de 50. Dentro de los transectos, las trampas fueron distribuidas de manera aleatoria a una altura de 1 m sobre el suelo. En cuanto a la descomposición, se tomaron hojas recién caídas de árboles de *Q. humboldtii* y se secaron a una temperatura de 70 °C. Estas se clasificaron, eliminando hojas con signos de deterioro, y luego se depositaron 10 g de ellas en bolsas de descomposición. Estas bolsas fueron fabricadas con malla de anjeo de 20 x 20 cm y ojo de 1 mm. Se instalaron de 14 a 15 bolsas por transecto, para un total de 72 en el bosque. Por otro lado, con el fin de contar con un registro de la precipitación incidente e interna (esta última es considerada la mayor contribución del flujo de agua que escurre desde las copas de los árboles y alcanza el suelo forestal, y representa entre un 70 y 80 % del total de la precipitación incidente según [Suescún et al., 2019](#)), se elaboraron pluviómetros con embudos plásticos de 15 cm de diámetro, conectados por medio de una manguera a un recipiente plástico, que además fue cubierto con una malla fina para impedir que se obstruyera la entrada de agua al recipiente. Para medir la precipitación interna, se instalaron cinco pluviómetros dentro del bosque, cada uno ubicado en el punto central de cada cuadrante "A" de cada uno de los cinco transectos. Para medir la precipitación incidente, se instalaron dos pluviómetros fuera del bosque. Las trampas de producción, bolsas de descomposición y los pluviómetros fueron ubicados al azar ([León et al., 2011](#)).

Monitoreo de campo

Las muestras de hojarasca fina fueron recolectadas en cada una de las trampas quincenalmente durante 10 meses (entre diciembre/2020 y octubre/2021). El material se depositó en bolsas

plásticas rotuladas y fue llevado al laboratorio. Al momento de realizar el muestreo de hojarasca, se midieron los volúmenes de precipitación (incidente e interna). Para determinar la descomposición del material depositado en el suelo, se recolectó quincenalmente una bolsa por transecto (cinco bolsas por fecha). Para determinar la humedad gravimétrica del suelo, se extrajeron tres muestras al azar por transecto, utilizando recipientes cilíndricos y bolsas herméticas, para un total de 15 muestras recolectadas por fecha. Estas se colocaron en neveras refrigeradas y fueron llevadas al laboratorio para su rápido procesamiento en hornos de secado y su respectivo pesaje. Estas muestras de suelo, así como las bolsas de descomposición, se midieron con frecuencia quincenal durante siete meses.

Trabajo de laboratorio

La hojarasca recolectada se transportó al laboratorio para secado en una estufa marca Schott (modelo Ceran) a 70 °C durante 72 h. Posteriormente, la hojarasca se separó en fracciones: hojas, inflorescencias, ramas menores a 2 cm de diámetro, frutos y semillas, y miscelánea. Luego, se determinó la masa seca (g) de cada fracción y la producción de hojarasca fina total. Las muestras recolectadas de las bolsas de descomposición fueron limpiadas y sometidas al mismo régimen de secado de biomasa aérea para calcular la masa seca residual (g) ([León et al., 2011](#)). Las muestras de suelo se secaron a 105 °C por 48 h para determinar la materia seca (g).

Procesamiento de datos y análisis estadístico

Para determinar la variabilidad en el tiempo de la producción de hojarasca fina, la materia seca por fracciones y por trampa se totalizó por fecha y luego se extrapola a kg.ha⁻¹.año⁻¹. Se calculó la producción de hojarasca total/anual para el bosque, sumando los valores por fracciones (kg.ha⁻¹) y extrapolando la producción a un año. También se obtuvo el porcentaje de cada fracción respecto a la producción de hojarasca fina total. Por otro lado,

la variabilidad de la descomposición de hojarasca se calculó a partir de la masa seca inicial y la masa seca residual, para luego ajustar los datos a un modelo de regresión lineal simple, con la descomposición de hojarasca como variable dependiente y el tiempo en días como variable independiente. Esto, verificando los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk, la homogeneidad de la varianza con la prueba de Breusch-Pagan, la linealidad con el comportamiento de la media de los errores y la independencia con la prueba de Durbin-Watson (Peláez, 2016).

La lámina de agua (mm) se obtuvo así: $L = V/A$, donde L es lámina de agua, V es el volumen del recipiente plástico en cm^3 y A es el área del embudo en cm^2 (León *et al.*, 2010). La humedad gravimétrica se obtuvo así: $HG = (M_{\text{húmeda}} - M_{\text{seca}} / M_{\text{seca}}) \times 100$, donde HG es la humedad gravimétrica, $M_{\text{húmeda}}$ es la masa húmeda y M_{seca} es masa seca (en g). El criterio de diferenciación entre temporadas húmedas y secas fue la ocurrencia de mínimo cuatro semanas consecutivas en las que el promedio de precipitación quincenal fuera mayor o menor que el promedio (59 mm/quincena) para el tiempo de medición. Teniendo en cuenta que la biomasa aérea del bosque es una de las variables determinantes de la producción y descomposición de hojarasca, se determinaron las correlaciones entre estas variables y se ajustó un modelo de regresión lineal simple, tomando como variable dependiente la producción de hojas y como variable independiente la biomasa aérea, la cual se calculó a partir de la siguiente ecuación (Álvarez *et al.*, 2012):

$$\text{AGB} = \exp(-2.616382155 + (2.3733 \cdot \ln(\text{DAP})) \quad (1)$$

donde AGB es la biomasa aérea ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) y el DAP se expresa en cm. Esta variable se presenta en promedio para cada transecto y categoría diamétrica (fustal y latizal).

Para cada uno de los transectos, se buscaron relaciones entre la producción de hojarasca fina ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), la producción de hojas ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) y la descomposición de la hojarasca (%). Esto, con variables

de diversidad florística, variables estructurales y propiedades químicas del suelo. Estas variables se catalogaron como estáticas en el tiempo, ya que solo se obtuvo un dato de estas para cada transecto. Además, las variables de producción de hojarasca fina, producción de hojas y descomposición de hojarasca se correlacionaron con variables temporales cambiantes en el tiempo, tales como la precipitación incidente e interna y la humedad del suelo. Para ello, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), con el objetivo de reducir el número de variables auto-correlacionadas y facilitar la interpretación de los datos. Luego de determinar el aporte de las variables a la explicación de la varianza por medio del ACP, se buscaron relaciones entre las variables por medio de los coeficientes de correlación de Pearson. Para comprobar si existían diferencias significativas en la producción de fracciones (hojas, frutos y semillas, inflorescencias, ramas y miscelánea) para los distintos periodos de tiempo, se hizo un ANOVA y se determinaron la distribución de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de la varianza con la prueba de Levene. Posteriormente, se aplicaron pruebas estadísticas para identificar estas diferencias mediante los siguientes tratamientos (periodos de tiempo): *periodo 1*: diciembre-enero; *periodo 2*: febrero-marzo; *periodo 3*: abril-mayo; *periodo 4*: junio-julio; *periodo 5*: agosto-septiembre-octubre. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R, versión 4.1.3 (R Development Core Team, 2021).

RESULTADOS

Producción de hojarasca fina y su relación con variables temporales

La producción de hojarasca fina total fue de $4780 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, mientras que las fracciones mostraron el siguiente orden: hojas: $2887 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (60.4 %); miscelánea: $802 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (16.8 %); ramas: $596 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ (12.5 %); frutos

y semillas: $442 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (9.2 %); e inflorescencias $53 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (1.1 %). La variabilidad de la producción promedio por fracciones presentó los valores más altos para las hojas en octubre, con $3.86 \pm 1.52 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; para inflorescencias, en marzo con $0.10 \pm 0.10 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; para frutos y semillas, en octubre con $0.68 \pm 0.82 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; para ramas, en abril con $0.79 \pm 0.99 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; y para la miscelánea, en abril con 0.81 ± 0.48 . Las fracciones de hojas, ramas y miscelánea muestran un comportamiento similar a la variabilidad de la precipitación, en contraste con las inflorescencias cuya producción disminuyó con el avance del tiempo de medición, mientras que la producción de frutos y semillas aumentó. También se logró apreciar que, en los primeros cuatro meses (temporada seca), la producción de inflorescencias fue alta, aunque posteriormente decayó a medida que aumentaba la producción de frutos y semillas durante la temporada húmeda (Figura 1).

En el ACP, para la producción por fracciones y la precipitación incidente en cada medición, se

encontró que los dos primeros componentes principales (PC1 y PC2, Figura 2) explicaron el 69.3 % de la varianza de todos los datos, y que existe una relación entre la precipitación incidente y las fracciones de hojas, frutos y semillas, miscelánea y ramas, a diferencia de las inflorescencias, que presentan un comportamiento contrario al de los frutos y semillas. Además, se identificó que, durante la temporada húmeda, la producción de hojarasca fina aumentó, a excepción de la fracción de inflorescencias.

Los valores de correlación mostraron relaciones significativas entre la precipitación incidente y las fracciones de frutos y semillas, ramas y miscelánea, con valores de 0.48 ($p=0.031$), 0.52 ($p=0.020$) y 0.71 ($p=0.001$) respectivamente. Por otro lado, esta relación fue inversa a lo encontrado para inflorescencias, que presentaron una correlación de -0.49 ($p=0.026$) con la precipitación incidente y de -0.82 ($p=9.14 \times 10^{-6}$) con los frutos y semillas. Para las correlaciones entre producción de hojarasca fina (promedio total) y la precipitación incidente,

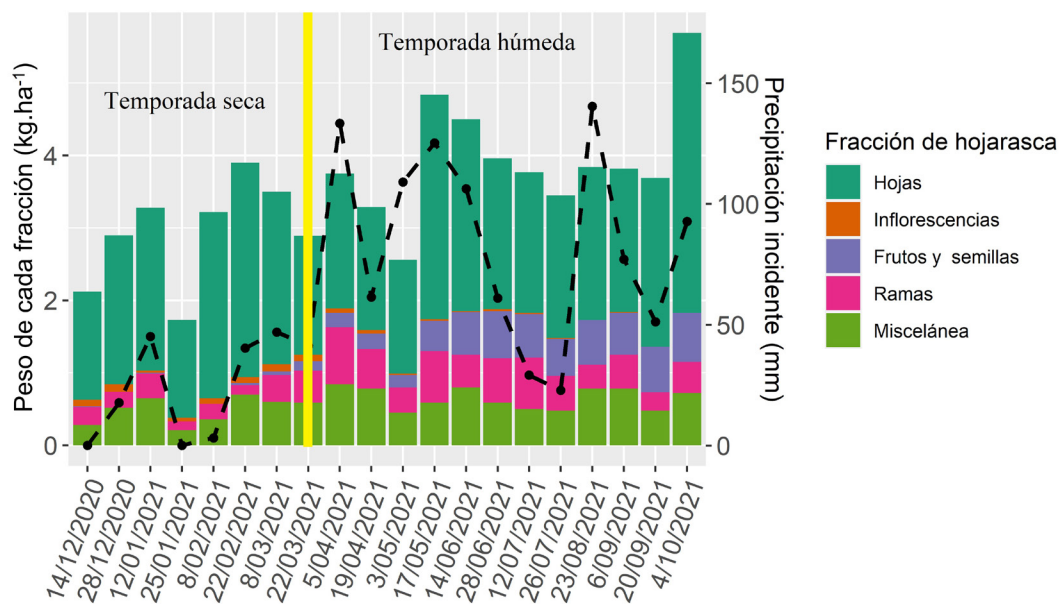


Figura 1. Variabilidad en el tiempo de la producción de hojarasca fina por fracciones ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y de la precipitación (mm): a) hojas, b) inflorescencias, c) frutos y semillas, d) ramas, e) miscelánea

se encontró una relación moderada y significativa de 0.6 ($p=0.006$), mientras que no se presentó correlación con la humedad gravimétrica. Se determinó, por medio de las pruebas Shapiro-Wilk y Levene, que los datos registrados en los periodos de producción son no paramétricos. En consecuencia, mediante la prueba de Kruskal-Wallis, se determinó que la fracción de frutos y semillas presentó diferencias en la productividad para algunos de los periodos ($p=0.014$), y la prueba de Wilcoxon indicó que hay diferencias significativas para esta fracción entre los cinco periodos, excepto entre abril-mayo y junio-julio y entre agosto-septiembre-octubre y junio-julio ($p=0.089$ y $p=0.207$ respectivamente).

Descomposición de hojarasca y su relación con variables temporales

Para un tiempo de seis meses, se determinó una descomposición de hojarasca de 25-30 %, así como una masa seca residual de 70-75 % en relación con la masa inicial (10 g) para las hojas de roble.

En general, se registraron valores de humedad del suelo entre 60 y 70 %. Por otro lado, la descomposición de hojarasca y la humedad del suelo presentaron un valor de correlación de 0.75 ($p=0.006$). Se ajustó un modelo de regresión lineal, *i.e.*, $Msr(t)=100.05 - 0.145t$ (donde *Msr* es la masa seca residual en % y *t* es el tiempo en días), con $R^2=0.984$ y $p=0.001$. Se logró estimar que, para los 10 meses de medición de producción de hojarasca fina, se alcanzaría una masa seca residual del 56.01 % ($2676.8 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) con respecto a una masa inicial correspondiente a la producción fina total registrada en el robleal ($4780.1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) (Figura 3a).

Producción y descomposición de hojarasca fina y su relación con variables estructurales

Los análisis de correlación entre la producción de hojarasca fina, la producción de hojas, la descomposición de la hojarasca y las variables estructurales solo mostraron valores altos y significativos para los latizales entre la producción de hojas con la altura

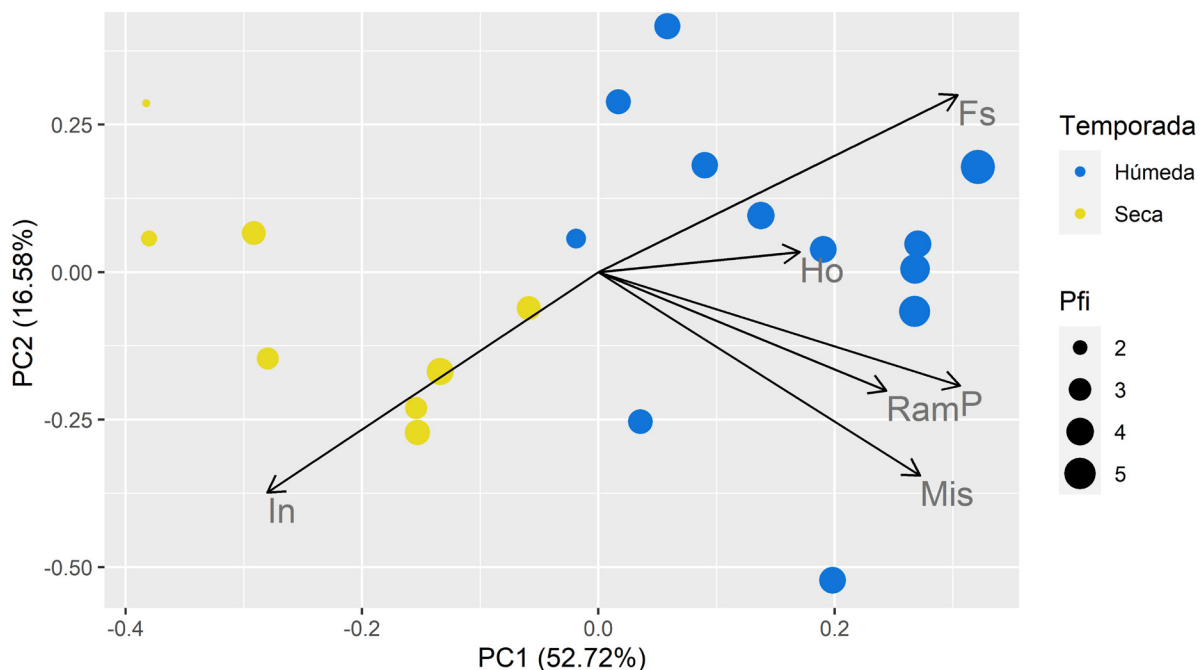


Figura 2. Análisis de componentes principales para la producción de hojarasca fina por fracciones y precipitación incidente.

y la biomasa aérea (-0.98, $p=0.001$ y 0.97, $p=0.006$ respectivamente). Igualmente, se resaltan altas correlaciones entre la descomposición con el índice de Margalef y el cociente de mezcla (-0.85, $p=0.06$ y -0.81, $p=0.08$ respectivamente), aunque estas no muestran una confiabilidad mayor o igual al 95 % (Figura 4). Finalmente, se presenta un modelo de regresión lineal obtenido con la producción de hojas y la biomasa aérea promedio en los transectos para los latizales: $Pho=31208AGB-2.07$ (Pho es producción de hojas en $kg\cdot ha^{-1}$ y AGB es biomasa aérea) con un $p = 0.0062$ y un $R^2 = 0.923$ (Figura 3b).

DISCUSIÓN

Producción de hojarasca fina

La hojarasca acumulada en la superficie del suelo y sujeta a descomposición por microorganismos es

la principal fuente de materia orgánica y nutrientes para las plantas (Preusser *et al.*, 2021). Además, la hojarasca es impulsora del ciclo de nutrientes y la principal vía de aporte de carbono al suelo. Por lo tanto, la hojarasca ayuda a sostener la regulación de servicios ecosistémicos asociados con la productividad del bosque, la captura de gases de efecto invernadero y, por ende, la mitigación del cambio climático (Wang *et al.*, 2015). A diferencia de estudios realizados en bosques tropicales de zonas bajas, se encontró una menor producción de hojarasca fina, debido a que los bosques montanos tienen tasas fotosintéticas menores, y existe una toma de nutrientes limitada por las bajas temperaturas, los suelos ácidos y una lenta tasa de descomposición y mineralización de nutrientes (Dalling *et al.*, 2002). La fracción más representativa de la hojarasca fina total fue la fracción foliar, con el 60.4 %, similar a lo reportado por Fu *et al.* (2017), quienes encontraron valores entre 60 y 80 %.

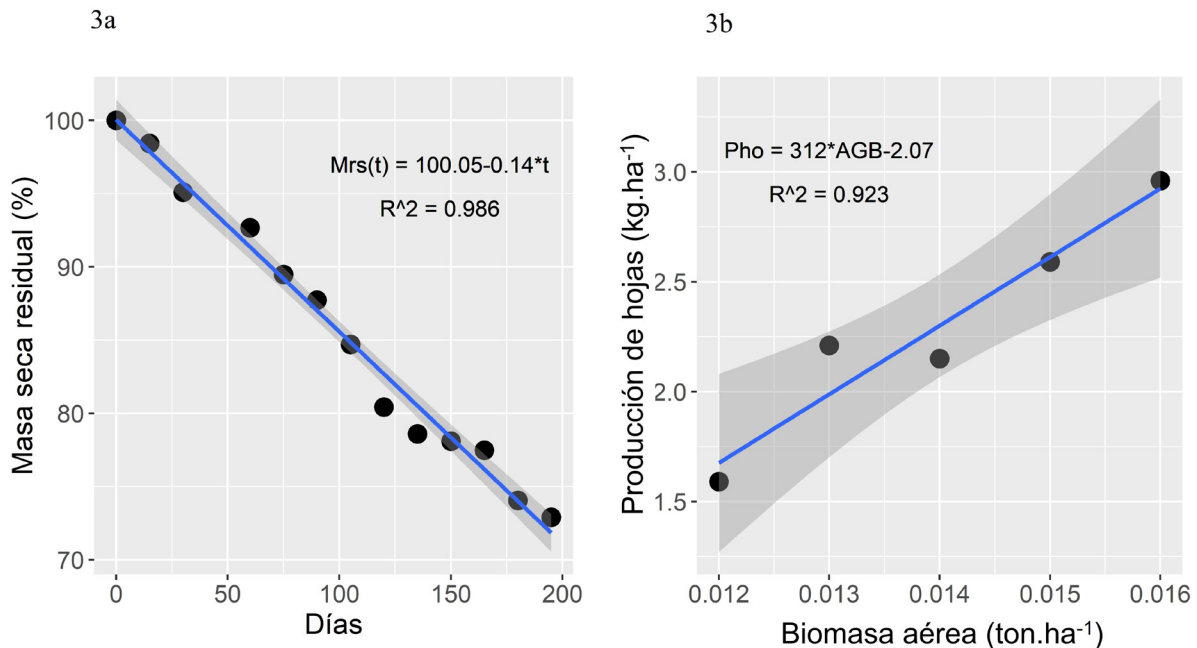


Figura 3. a) Modelo de regresión lineal entre la masa seca residual y días; b) modelo de regresión lineal para la estimación de la producción de hojas en función de la biomasa en la categoría diamétrica latizal.

En relación con la producción de hojarasca fina total (4780 kg.ha⁻¹.año⁻¹), los resultados estuvieron por debajo de los 7460 kg.ha⁻¹.año⁻¹ reportados para un bosque nativo ubicado a una altitud similar (3125 msnm, Murcia, 2019). Moreno et al. (2018) encontraron una producción fina total de 5900 kg.ha⁻¹.año⁻¹ en bosques montañosos, y determinaron que las hojas fueron el componente con mayor participación (74.8 %). Entretanto, Zapata et al. (2007) reportaron una producción de 7900 kg.ha⁻¹.año⁻¹ en un robleal, con un aporte de la

fracción de hojas del 69 %. Con resultados semejantes, Cizungu et al. (2014) encontraron una producción de hojarasca fina de 4175 kg.ha⁻¹.año⁻¹ en un bosque tropical montano de África Central, con un aporte de las hojas del 58 %. En contraste, Röderstein et al. (2005) hallaron un valor inferior de 2630 kg.ha⁻¹.año⁻¹ en un bosque de alta montaña de Ecuador.

La producción de inflorescencias tuvo picos en diciembre y marzo, coincidiendo con la temporada seca, mientras que los picos en la producción

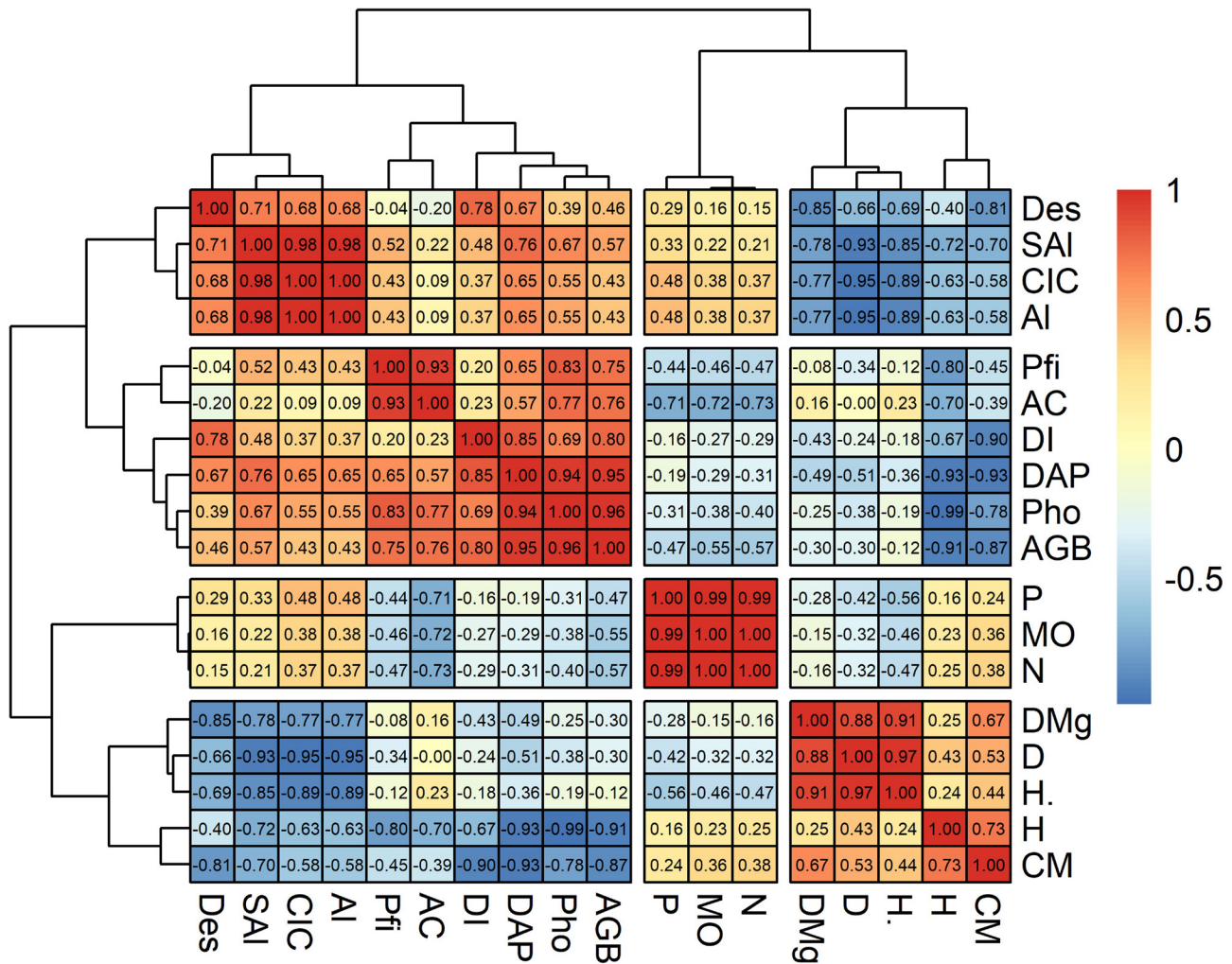


Figura 4. Matriz de correlación entre producción de hojarasca fina, producción de hojas y descomposición de hojarasca vs. diversidad florística, variables estructurales de la vegetación y propiedades químicas del suelo en los cinco transectos

de frutos y semillas fueron entre junio y octubre, coincidiendo con la temporada húmeda. Esto se observa normalmente en la dinámica fenológica de los bosques, teniendo en cuenta que las plantas generalmente florecen en temporada seca para evitar la lixiviación del néctar. Además, las lluvias pueden dañar las flores y el polen, y disminuyen la actividad de los polinizadores (Dalling *et al.*, 2002). Las correlaciones respaldan los resultados, ya que la producción de inflorescencias se correlacionó con la precipitación. Lo anterior se corrobora con la fenología reportada para *Q. humboldtii* con producción de inflorescencias entre diciembre y marzo y con la producción de frutos entre marzo y noviembre (Gómez, 2018). Además, las inflorescencias de *Q. humboldtii* se caracterizan por ser frágiles, lo que facilita una polinización principalmente anemófila, característica de solo el 5 % de las especies arbóreas del neotrópico (van der Kooi & Ollerton, 2020). Además, los eventos de alta precipitación podrían dificultar el transporte del polen por vientos.

En los meses con mayor precipitación, se obtuvieron altas producciones en las demás fracciones, especialmente en frutos y semillas, ya que los procesos de fructificación están relacionados con las necesidades fisiológicas de las plantas, principalmente la radiación solar y la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo (González & Parrado, 2010). Esto lo constata Muñoz (2017), quien establece que la fenología de las especies de los bosques montanos tropicales está muy relacionada con la radiación y la precipitación. Las diferencias significativas en la producción de frutos y semillas entre los periodos evaluados puede deberse a la maduración del fruto de *Q. humboldtii*, la cual tarda de seis a siete meses y está condicionada por el pico de floración. Así, se presentan los primeros frutos verdes dos meses después de la floración (Gómez, 2018), por lo que el peso seco registrado para las mediciones está ligado al crecimiento del fruto a través del tiempo. Lo anterior se observa en la Figura 1, según la cual la producción de frutos y semillas fue mayor durante la temporada húmeda.

Relación entre la producción de hojarasca fina, la descomposición y variables temporales

Los requerimientos fisiológicos de las especies confirman que las plantas presentan defoliación en las épocas de menor precipitación, en aras de evitar la pérdida de agua por transpiración y sobrevivir en condiciones de estrés hídrico. Por ello, los picos de producción de hojarasca fina, particularmente foliar, son mayores en los periodos de baja precipitación (Morffi-Mestre *et al.*, 2020). En contraste, en este estudio se evidenció que la correlación entre la producción de hojarasca fina y la precipitación incidente fue moderada (0.6), lo que podría indicar una tendencia al aumento en la producción de hojarasca fina en las épocas de lluvias para los robleales. En el área de estudio, los eventos de alta precipitación pueden estar acompañados de vientos de gran velocidad, que repercuten en un contacto con las fracciones y generan un desprendimiento anticipado. Dicho desprendimiento podría estar relacionado con el impacto físico que generan las gotas de lluvia con el dosel, lo que de cierta manera sustenta la producción encontrada para el periodo de medición (Zapata *et al.*, 2007). De cumplirse las proyecciones de cambio climático en términos del aumento en la frecuencia e intensidad de los eventos meteorológicos y la resultante alteración de la estacionalidad (temporadas húmedas y secas), podrían producirse impactos negativos en la dinámica natural de los ecosistemas forestales, afectando a su vez el soporte y el mantenimiento de bienes y servicios ambientales para la sociedad. Así, posibles eventos de precipitación con mayor intensidad y la presencia de vientos aumentarían la defoliación anticipada en estos ecosistemas altoandinos, alterando los procesos fisiológicos de las plantas y la eficiencia en el ciclo de nutrientes (Thomas *et al.*, 2021).

En cuanto a la descomposición de la hojarasca, se encontró una correlación alta y significativa (0.75) con la humedad del suelo, evidenciándose una relación directa. Según Zhang *et al.* (2014), la

disminución en la humedad del suelo debido a las bajas precipitaciones y la constante evapotranspiración de la comunidad vegetal generan una disminución en la actividad microbiana y, por ende, una menor descomposición de los detritos orgánicos. Por el contrario, nuestros resultados evidencian una humedad del suelo alta y casi constante a lo largo de las mediciones (entre 60 y 80 %), mientras que la pérdida de masa fue generalmente constante en las mediciones consecutivas. Así, se deduce una influencia de la humedad del suelo en la transformación de materia orgánica por parte de los microorganismos. Sin embargo, hay otros factores importantes que influyen en el proceso de descomposición, como lo son la composición de la macrofauna edáfica, la temperatura, la composición química de las hojas y la disponibilidad de nutrientes (Ge *et al.*, 2013). Aunque se esperaba una alta correlación entre la humedad del suelo y la precipitación, los resultados obtenidos indicaron una relación inversa y débil. Son varios los factores que intervienen en el comportamiento entre estas dos variables, como la intensidad y la duración de la lluvia, así como el tipo y el espesor de la capa de hojarasca (Du *et al.*, 2019). En el sitio de estudio, la profundidad de la capa de hojarasca probablemente impidió la libre circulación del agua entre la hojarasca y el suelo mineral. Debido a esto, no se evidenciaron cambios significativos en la humedad del suelo durante los periodos de alta precipitación.

En el modelo de regresión obtenido para la masa seca residual, se observa una tendencia de disminución a lo largo del periodo de medición, con una baja pendiente negativa (-0.145), indicando que la hojarasca es muy persistente ante la descomposición, es decir, que los procesos de transformación de la materia orgánica son lentos (Smith & Smith, 2007). La descomposición puede estar influenciada por diferentes factores, tales como la calidad de hojarasca, donde las relaciones carbono/nitrógeno, carbono/fósforo y lignina/nutrientes tienen un fuerte impacto. Así, la hojarasca rica en nutrientes

puede llegar a descomponerse más rápido en los primeros meses de medición (Ge *et al.*, 2013). De aquí que la calidad de la hojarasca del robleal estudiado podría ralentizar la descomposición, debido a las características intrínsecas de los suelos en estos bosques montanos, generalmente poco desarrollados y típicamente limitados por nitrógeno y fósforo (Homeier *et al.*, 2012). Marian *et al.* (2018) mencionan que los procesos de descomposición se vuelven más lentos a medida que aumenta la altitud, y, con ello, aumentan las reservas de carbono y materia orgánica en el suelo, así como la presencia de biomasa de raíces en la capa orgánica. Esto, debido a que las plantas de estos ecosistemas dependen no solamente de las reservas nutritivas de los horizontes minerales, sino también de las almacenadas en el horizonte O, para cuya captura se valen de asociaciones micorrizales, e incluso de captura directa a través de raíces finas de hojas desprendidas del dosel (León *et al.*, 2011). Así, se puede resaltar la importancia de los ecosistemas altoandinos, al soportar servicios de regulación como el secuestro y el almacenamiento de carbono y la conservación y el mantenimiento de la fertilidad del suelo, aspectos fundamentales en la mitigación del cambio climático y la conservación de la diversidad biológica.

Relación entre la producción y descomposición de hojarasca y la diversidad y estructura del bosque

Se encontró una alta correlación positiva y significativa entre la biomasa de los latizales y la producción de hojas, lo cual resulta seguramente de la mayor densidad de individuos de latizales en los transectos estudiados y su cercanía a las trampas instaladas. Esto, debido a su baja altura, lo cual permitió una mayor eficiencia en la captura de la hojarasca producida por los árboles de esta categoría diamétrica. También se encontró una correlación negativa y significativa entre la altura de los latizales y la producción de hojas, por lo que se

infiere que esta eficiencia es favorecida por individuos de porte bajo, ya que, a mayor altura, se puede presentar una menor captura en las trampas. Esto no indica que la producción de hojas esté estrechamente vinculada a los individuos del sotobosque, pues la sobrevivencia de estos individuos exige un crecimiento lento y conservador, en el cual es útil disminuir la construcción de tejidos foliares. En el sotobosque se presenta una menor densidad de flujo de fotones por la baja cantidad de luz que penetra la capa del dosel, generando una tasa fotosintética más baja y una captación de carbono mucho menor en comparación con individuos del dosel que tienen tasas fotosintéticas más altas, mayor captación de carbono y, por ende, mayor biomasa aérea (Gleiser *et al.*, 2021). En este estudio se encontró que las hojas son el componente con mayor participación en la producción de hojarasca fina, representando una de las principales transferencias de carbono al suelo, similar a lo reportado por otros estudios (Castellanos-Barliza *et al.*, 2022). Por esta razón, es importante determinar, junto con la biomasa aérea, el comportamiento de estas variables, en aras de una mejor aproximación de la productividad primaria neta y un conocimiento parcial de los flujos de carbono que se presentan en el ecosistema (Salas & Infante, 2006). Por lo anterior, el modelo de regresión lineal entre la biomasa y la producción de hojas permitirá realizar un acercamiento al potencial de captura y el flujo de carbono para los robleales del nororiente de Colombia.

Para la relación encontrada entre la descomposición de hojarasca y los índices de diversidad para la categoría de latizales, se presentó una correlación negativa del proceso principalmente con el índice de Margalef, lo cual sugiere que, a mayor diversidad, menor descomposición. Esto, de acuerdo con los datos obtenidos de los transectos, donde se evidenció que T5 y T1 presentaron la menor descomposición y registraron, en general, los mayores valores del índice. Por el contrario, otros estudios han reportado que una mayor diversidad

favorece la descomposición de la hojarasca, debido a que la heterogeneidad del ambiente, la diversidad de microorganismos y la composición de la capa de hojarasca contribuyen a una mayor transformación de la materia orgánica (Ge *et al.*, 2013). Considerando la riqueza, de manera similar a nuestros resultados, Madritch y Cardinale (2007) encontraron que el aumento de la riqueza de la hojarasca (riqueza de especies de plantas que aportan hojas) se relaciona con tasas más bajas de descomposición, lo cual sugiere que, en el sitio de estudio, la dominancia de *Q. humboldtii* podría influenciar dicho proceso. Esto se relaciona con lo establecido por Oliveira *et al.* (2019), quienes proponen que la descomposición y los procesos del ecosistema están definidos por los rasgos funcionales de la especie dominante, como podría ocurrir para este estudio con *Q. humboldtii*, una especie que contribuye en gran medida a la biomasa y que además interviene en gran parte con los flujos de materia y energía de estos bosques.

CONCLUSIONES

Los estudios de producción y descomposición de hojarasca son fundamentales para entender los procesos relacionados con la captación de carbono, la regulación de gases de efecto invernadero, el ciclo de nutrientes y la conservación del suelo, más aún cuando estos procesos se relacionan con variables meteorológicas como la precipitación, las cuales están cambiando constantemente debido al cambio climático. Para terminar, nuestros resultados sugieren que las interrelaciones entre los procesos del dosel y el suelo de los bosques altoandinos son sensibles a la alteración de las condiciones climáticas y el cambio en la estructura del bosque, lo que podría alterar la ecohidrología y la dinámica biogeoquímica de estos ecosistemas, con implicaciones en la capacidad para proporcionar servicios ambientales clave para la sociedad.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal del laboratorio de la Universidad Industrial de Santander, sede Málaga, por su disposición y préstamo de equipos; a Jhazzneaide Maritza Martínez Celis, Oscar Correa, Mabel Bermúdez, Martha Duarte, Luis Machuca, Alex Carvajal, Leonardo Angarita, Rolando Escobar, Sara Ramírez y Camila Bermúdez por su ayuda en la elaboración de materiales y su acompañamiento en el trabajo de campo; y, finalmente, a Don Mario Vega, dueño del predio donde se desarrolló la investigación, por conservar este relicto de bosque.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

CONTRIBUCIÓN POR AUTOR

A. S. A. B y D. S.C.: concepción de la idea de investigación; F. L. M. D., A. S. A. B., D. S. C. y J. D. L. P.: planteamiento metodología del experimento; F. L. M. D. y A. S. A. B.: trabajo de campo; F. L. M. D., A. S. A. B., D. S.C., J. D. L.P y S. B.: procesamiento, análisis de datos y escritura del manuscrito.

REFERENCIAS

Álvarez, E., Duque, A., Saldarriaga, J., Cabrera, K., de Las Salas, G., del Valle, I., Lema, A., Moreno, F., Orrego, S., & Rodríguez, L. (2012). Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management*, 267, 297-308.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.013>

Aragão, L. E., Malhi, Y., Metcalfe, D. B., Silva-Espejo, J., Jiménez, E., Navarrete, D., Almeida, S., Costa, A. C. L., Salinas, O. L., Phillips, L. O., Álvarez, E., Baker, T. R., Gonçalves, P. H., Huamán-Ovalle, J., Marmani-Solórzano, M., Meir, P., Monteagudo,

A., Patiño, S. ... Vásquez, R. (2009). Above-and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6(12), 2759-2778.

<https://doi.org/10.5194/bg-6-2759-2009>

Avella, A., & Cárdenas, L. M. (2010). Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva-La Rusia-Iguaque, departamentos de Santander y Boyacá, Colombia. *Colombia Forestal*, 13(1), 5-26.

<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2010.1.a01>

Ávila, F. A., Ángel, S. P., & López, R. C. (2010). Diversidad y estructura de un robleal en la reserva biológica Cachalú, Encino (Santander-Colombia). *Colombia Forestal*, 13(1), 87-116

<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2010.1.a04>

Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25(3), 465-498.

<https://doi.org/10.1002/hyp.7974>

Castellanos-Barliza, J., Carmona-Escobar, V., Line-ro-Cueto, J., Ropain-Hernández, E., & León-Peláez, J. D. (2022). Fine litter dynamics in tropical dry forests located in two contrasting landscapes of the Colombian Caribbean. *Forests*, 13(5), 660.

<https://doi.org/10.3390/f13050660>

Cizungu, L., Staelens, J., Huygens, D., Walangulu-lu, J., Muhindo, D., Van Cleemput, O., & Boeckx, P. (2014). Litterfall and leaf litter decomposition in a central African tropical mountain forest and Eucalyptus plantation. *Forest Ecology and Management*, 326, 109-116.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.015>

Dalling, J. W., Guariguata, M. R., & Kattan, G. H. (2002). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editora LUR.

Domínguez, A. K., & Silva, C. N. (2020). *Efecto sinérgico de las propiedades físicoquímicas del suelo sobre la diversidad y estructura de plántulas en un bosque altoandino* [Tesis de pregrado, Universidad Industrial de Santander].

- Du, J., Niu, J., Gao, Z., Chen, X., Zhang, L., Li, X., van Doorn, N. S., Luo, Z., & Zhu, Z.** (2019). Effects of rainfall intensity and slope on interception and precipitation partitioning by forest litter layer. *Catena*, 172, 711-718.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.09.036>
- Fu, C., Yang, W., Tan, B., Xu, Z., Zhang, Y., Yang, J., Ni, X., & Wu, F.** (2017). Seasonal dynamics of litterfall in a sub-alpine spruce-fir forest on the eastern Tibetan Plateau: Allometric scaling relationships based on one year of observations. *Forests*, 8(9), 314.
<https://doi.org/10.3390/f8090314>
- Ge, X., Zeng, L., Xiao, W., Huang, Z., Geng, X., & Tan, B.** (2013). Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 33(2), 102-108.
<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006>
- Gleiser, G., Leme da Cunha, N., Sáez, A., & Aizen, M. A.** (2021). Ecological correlates of crop yield growth and interannual yield variation at a global scale. *Web Ecology*, 21(1), 15-43.
<https://doi.org/10.5194/we-21-15-2021>
- Gómez, M.** (2018). *Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de CORANTIOQUIA, un paso hacia su conservación*. Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia, CORANTIOQUIA.
- González, A., & Parrado, Á.** (2010). Diferencias en la producción de frutos del roble *Quercus humboldtii* Bonpl. en dos bosques andinos de la cordillera oriental colombiana. *Colombia Forestal*, 13(1), 141-162.
<https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2010.1.a06>
- Homeier, J., Hertel D., Camenzind, T, Cumbicus, N. L., Maraun, M., Martinson, G. O., Poma, L. N., Rillig, M. C., Sandmann, D., Scheu, S., Veldkamp, E., Wilcke, W., Wullaert, H., & Leuschner, C.** (2012). Tropical Andean forests are highly susceptible to nutrient inputs –Rapid effects of experimental N and P addition to an Ecuadorian montane forest. *PLoS One*, 7, e47128.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047128>
- Jaimes, E. M., & Rosales, M. S.** (2019). *Estructura y diversidad de fustales y latizales en dos bosques naturales tropicales bajo condiciones contrastantes de temperatura y humedad: implicaciones para la conservación* [Tesis de pregrado]. Universidad Industrial de Santander.
<https://noesis.uis.edu.co/items/9c308d80-46b6-4d68-a444-de64432d505f>
- León, J., González, M., & Gallardo, J.** (2010). Distribución del agua lluvia en tres bosques altoandinos de la Cordillera Central de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 63(1), 5319-5336.
- León, J., González, M., & Gallardo, J.** (2011). Ciclos biogeoquímicos en bosques naturales y plantaciones de coníferas en ecosistemas de alta montaña de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1883-1894.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v59i4.33193>
- León-Peláez, J. D., Caicedo-Ruiz, W., & Castellanos-Barliza, J.** (2021). Reactivation of nutrient cycling in an urban tropical dry forest after abandonment of agricultural activities. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales*, 27(3), 355-365.
<https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2020.11.068>
- López, D. C., & Salinas, N.** (2007). *Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 4. Especies maderables amenazadas: Primera parte*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.
- López, R., Navarro, L. J., & Caleño, B.** (2016). *Productos forestales no maderables de CORPOCHIVOR. Una mirada a los regalos del bosque*. CORPOCHIVOR.
- Madritch, M., & Cardinale, J.** (2007). Impacts of tree species diversity on litter decomposition in northern temperate forests of Wisconsin, USA: A multi-site experiment along a latitudinal gradient. *Plant and Soil*, 292(1), 147-159.
<https://doi.org/10.1007/s11104-007-9209-5>
- Marian, F., Sandmann, D., Krashevskaya, V., Maraun, M., & Scheu, S.** (2018). Altitude and decomposition stage rather than litter origin structure soil microarthropod communities in tropical montane rainforests. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, 263-274.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.07.017>
- Moreno, M. E., Domínguez, G. T. G., Alvarado, S., Colín, J. G., Corral, R. S., & González, R. H.** (2018).

- Aporte y descomposición de hojarasca en bosques templados de la región de El Salto, Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(47), 70-93.
<https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i47.180>
- Morffi-Mestre, H., Ángeles-Pérez, G., Powers, J. S., Andrade, J. L., Huechacón Ruiz, A. H., May-Pat, F., Chi-May, F., & Dupuy, J. M.** (2020). Multiple factors influence seasonal and interannual litterfall production in a tropical dry forest in Mexico. *Forests*, 11(12), 1241.
<https://doi.org/10.3390/f11121241>
- Muñoz, J.** (2017). Regeneración Natural: Una revisión de los aspectos ecológicos en el bosque tropical de montaña del sur del Ecuador. *Bosques Latitud Cero*, 7(2), 130-143.
<https://revistas.unl.edu.ec/index.php/bosques/article/view/326>
- Murcia, M.** (2019). Dinámica de la caída de hojarasca en un gradiente sucesional del bosque altoandino colombiano. *BISTUA Revista de la Facultad de Ciencias Básicas*, 2019, 179-186.
<https://doi.org/10.24054/01204211.v.n.2019.227>
- Nonghuloo, I. M., Kharbhih, S., Suchiang, B. R., Adhikari, D., Upadhaya, K., & Barik, S. K.** (2020). Production, decomposition and nutrient contents of litter in subtropical broadleaved forest surpass those in coniferous forest, Meghalaya. *Tropical Ecology*, 61(1), 5-12.
<https://doi.org/10.1007/s42965-020-00065-x>
- Oliveira, R. A., Marques, R., & Marques, M. C.** (2019). Plant diversity and local environmental conditions indirectly affect litter decomposition in a tropical forest. *Applied Soil Ecology*, 134, 45-53.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.09.016>
- Peláez, I. M.** (2016). Modelos de regresión: lineal simple y regresión logística. *Revista Seden*, 14, 195-214.
<https://www.revistaseden.org/files/14-cap%2014.pdf>
- Preusser, S., Liebmann, P., Stucke, A., Wirsching, J., Müller, K., Mikutta, R., Guggenberger, G., Don, A., Kalbitz, K., Bachmann, J., Marhan, S., Poll, C., & Kandeler, E.** (2021). Microbial utilization of aboveground litter-derived organic carbon within a sandy Dystric Cambisol profile. *Frontiers in Soil Science*, 1, 3.
<https://doi.org/10.3389/fsoil.2021.666950>
- R Development Core Team** (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
<http://www.R-project.org>
- Röderstein, M., Hertel, D., & Leuschner, C.** (2005). Above-and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 21(5), 483-492.
<https://doi.org/10.1017/s026646740500249x>
- Salas, R. J., & Infante, A. C.** (2006). Producción primaria neta aérea en algunos ecosistemas y estimaciones de biomasa en plantaciones forestales. *Revista Forestal Latinoamericana*, 40, 47-70.
- Sánchez, A. J.** (2001). Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana, Es1*, 11-27.
- Sayer, E. J., Heard, M. S., Grant, H. K., Marthews, T. R., & Tanner, E. V.** (2011). Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change*, 1(6), 304-307.
<https://doi.org/10.1038/nclimate1190>
- Segura, M. M., Andrade, H. J., & Sierra, R. E.** (2020). Diversidad florística y captura de Carbono en robleales y pasturas con árboles en el municipio de Santa Isabel, Tolima, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 383-391.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v68i2.37579>
- Smith, T. M., & Smith, R. L.** (2007). *Ecology*. Pearson Educación.
- Suescún, D., León, J. D., Villegas, J. C., García-Leoz, V., Correa-Londoño, G. A., & Flórez, C. P.** (2019). ENSO and rainfall seasonality affect nutrient exchange in tropical mountain forests. *Ecohydrology*, 12(2), e2056.
<https://doi.org/10.1002/eco.2056>
- Thomas, J., Brunette, M., & Leblois, A.** (2021). The determinants of adapting forest management practices to climate change: Lessons from a survey of French private forest owners. *Forest Policy and Economics*, 135, 102662.
<https://doi.org/10.1016/j.forpol.2021.102662>

van der Kooi, C., & Ollerton, J. (2020). The origins of flowering plants and pollinators. *Science*, 368(6497), 1306-1308.

<https://doi.org/10.1126/science.aay3662>

Wang, Z., Yin, X., & Li, X. (2015). Soil mesofauna effects on litter decomposition in the coniferous forest of the Changbai Mountains, China. *Applied Soil Ecology*, 92, 64-71.

<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.03.010>

Zapata, C. M., Ramírez, J. A., León, J. D., & González, M. I. (2007). Producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 60(1), 3771-3784.

Zhang, H., Yuan, W., Dong, W., & Liu, S. (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240-247.

<https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.01.003>

