

PRODUCCIÓN DE HOJARASCA FINA EN BOSQUES ALTOANDINOS DE ANTIOQUIA, COLOMBIA

Claudia Marcela Zapata Duque¹; Jorge Andrés Ramírez²;
Juan Diego León Peláez³ y Maria Isabel González Hernández⁴

RESUMEN

En bosques montanos naturales de *Quercus humboldtii* y reforestados (*Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*) de la región de Piedras Blancas, Antioquia (Colombia), fue evaluada la producción de hojarasca por un periodo de 2 años. Se utilizaron trampas de hojarasca con el fin de recoger el material desprendido del dosel para su posterior separación en fracciones y pesado respectivo. El promedio de caída de hojarasca anual para *Q. humboldtii*, *P. patula* y *C. lusitanica* fue de 7877,20; 8362,47 y 3725,97 kg ha⁻¹año⁻¹ respectivamente; siendo la fracción foliar la que mayor participación tuvo en la producción total. Mediante análisis de regresión lineal múltiple se ajustaron modelos de producción de hojarasca según fracciones por cobertura en función de diferentes variables hidrológicas, tales como la intensidad y la cantidad de lluvia del período simultáneo a la recolección de la hojarasca o inmediatamente anterior.

Palabras claves: Caída de hojarasca, bosques montanos naturales tropicales, plantaciones forestales tropicales, hojarasca, *Quercus humboldtii*, *Pinus patula*, *Cupressus lusitanica*.

ABSTRACT

FINE LITTER PRODUCTION IN HIGH ANDEAN FORESTS FROM ANTIOQUIA, COLOMBIA

Litter production was measured over two years in a montane oak forest (*Quercus humboldtii*) and in pine (*Pinus patula*) and cypress (*Cupressus lusitanica*) plantations in Piedras Blancas, Antioquia (Colombia). Litter traps were used in order to collect litterfall to be subsequently separated into fractions and weighed. Annual mean litterfall for *Q. humboldtii*, *P. patula* and *C. lusitanica* was of 7877,20; 8362,47 and 3725,97 kg ha⁻¹year⁻¹ respectively; being the leaf fraction of highest participation in total production. Multiple linear regression models were used to fit litter

¹ Ingeniera Forestal. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia: <marcela.zapata@co.smurfitgroup.com>

² Ingeniero Forestal. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia e-mail: <nicro@une.net.co>

³ Profesor Asociado Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. A.A. 1779. Medellín, Colombia. <jdleon@unalmed.edu.co>

⁴ Profesora Titular. Universidad de Salamanca, Facultad de Ciencias Agrarias y Ambientales. Avd. Filiberto Villalobos, 119.37007, Salamanca, España. <mimg@gugu.usal.es>

Recibido: Septiembre 9 de 2005; aceptado: Marzo 1 de 2007.

production for each fraction and forest cover as a function of different hydrological variables such as intensity and quantity of precipitation, both during the period when the leaf litter was collected and immediately preceding one.

Key words: Litterfall; tropical montane natural forest; tropical forest plantations; litter; *Quercus humboldtii*, *Pinus patula*, *Cupressus lusitanica*.

El incremento de la presión humana sobre los bosques montaños tropicales ha conllevado una fuerte regresión de estos ecosistemas y su posterior reemplazo por plantaciones forestales de rápido crecimiento. En Colombia, las formaciones boscosas de tierra fría, conocidas como robledales (bosques dominados por *Quercus humboldtii* Bonpl.) se encuentran seriamente amenazadas, condición que implica conocer las propiedades estructurales y funcionales de dichos ecosistemas, así, como de los establecidos en las áreas donde estos han sido desplazados.

El estudio de los ciclos de nutrientes a través de la caída de hojarasca representa una importante aproximación hacia la comprensión de los ecosistemas forestales, dado que aquella constituye la principal entrada de nutrientes al suelo forestal (Rai y Proctor 1986, Vitousek y Sanford 1986, Landsberg y Gower 1997). En particular, su cantidad y naturaleza influyen en el proceso de edafogénesis y en el mantenimiento de la fertilidad edáfica.

Esta investigación tuvo como objetivos cuantificar la producción de hojarasca fina en sus diferentes fracciones y determinar su relación con variables del medio físico en bosques altoandinos de roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.), pino pátula (*Pinus patula* Schltdl. & Cham.) y ciprés (*Cupressus lusitanica*

Mill.) de la región de Piedras Blancas, Antioquia (Colombia).

MÉTODOS

Área de estudio. La zona de estudio se localiza al Oriente del departamento de Antioquia (Colombia), cuenca hidrográfica de la quebrada Piedras Blancas, a una altitud aproximada de 2400 m (Figura 1). La temperatura media anual es de 15 °C, la humedad relativa promedio anual 82 % y la precipitación media anual (período 1942-1997) de 1698 mm¹. Las condiciones climáticas señaladas corresponden con la zona de vida bosque húmedo montano bajo (bh-MB; Holdridge 1987)). En la Figura 2 se presenta el climadiagrama correspondiente al área de estudio. La fisiografía dominante se caracteriza por colinas de pendiente media y suelos derivados de cenizas volcánicas de baja fertilidad (Tschinkel 1972b).

Métodos de campo. Entre los meses de febrero y marzo de 2001 se establecieron tres parcelas permanentes de 0,5 ha en bosques de roble, pino pátula y ciprés, dotadas con dispositivos de medición de variables climáticas y biogeoquímicas. Algunas características de estos bosques se

¹ Estación Chorrillos localizada a una altitud de 2.353 m. Información suministrada por Empresas Públicas de Medellín.

presentan en la Tabla 1. En cada parcela se dispusieron sistemáticamente 20 trampas (Proctor 1983) para la recolección de hojarasca, número

considerado aceptable (Stocker *et al.* 1995), el cual permite un error estándar de la media inferior a 5 % (Anderson e Ingram 1993).

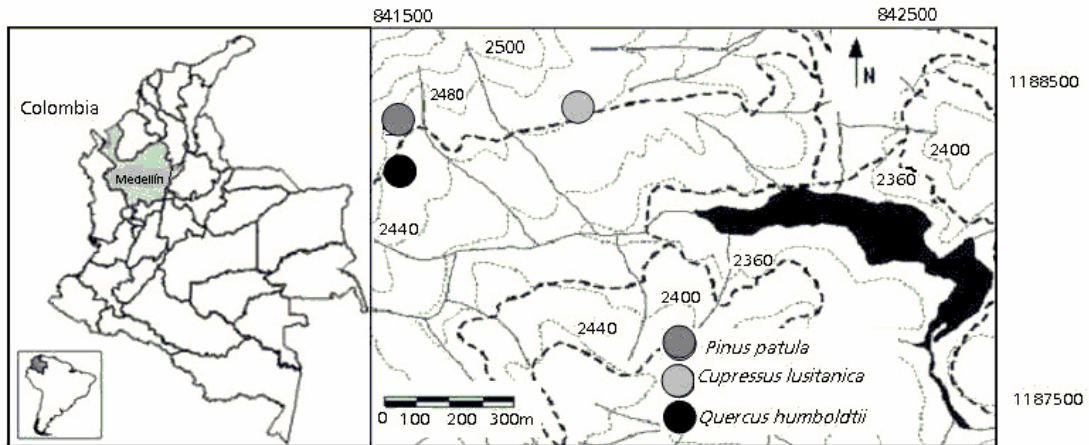


Figura 1. Localización del área para el estudio de la producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

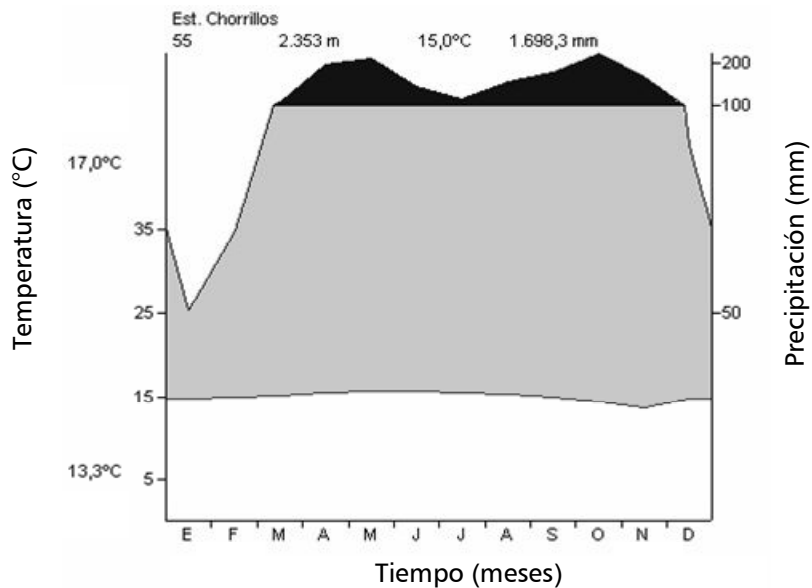


Figura 2. Climadiagrama del área para el estudio de la producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

Cada trampa consistió en una sección circular de 0,5 m² de área, localizada 50 cm sobre la superficie del terreno, elaborada en tela de malla fina con el fin de poder recuperar los órganos vegetales de menor tamaño y permitir,

a su vez, la evacuación efectiva del agua lluvia. Se acogió una frecuencia quincenal de muestreo (Rai y Proctor 1986) de la totalidad del material durante dos años (marzo de 2001-marzo de 2003).

Tabla 1. Caracterización de los bosques empleados para el estudio de la producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

Parcela	Edad* (años)	Árboles** (ha ⁻¹)	Diámetro normal promedio (cm)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Biomasa*** (Mg ha ⁻¹)
Roble		358	15,9	17,3	166,4
Pino pátula	42	439	23,1	41,7	328,1
Ciprés	42	615	18,2	36,6	194,8

* Plantaciones establecidas en julio 1 de 1965, ** Árboles de diámetro normal ≥ 10 cm, *** Calculada a partir de ecuaciones de biomasa (Universidad Nacional de Colombia 1999)

Métodos de laboratorio. Se combinaron las muestras de cada trampa y luego se separaron las fracciones, así: hojas de la especie dominante (HSp), hojas de especies diferentes (HOSp), material leñoso -incluyendo ramas menores de 2 cm de diámetro y frutos leñosos- (ML) y material no identificable -incluyendo estructuras reproductivas- (MNI). Estas fracciones se secaron a 60 °C hasta peso constante, siendo finalmente registrado el peso de cada fracción mediante balanza de precisión. Dado que ha sido señalada la necesidad de secar las muestras de hojarasca a 105 °C con el fin de eliminar el contenido de humedad remanente de la materia seca (Proctor 1983), fueron seleccionadas muestras de 100 g de las distintas fracciones de la hojarasca para su sometimiento a ambos regímenes de secado (60 °C y 103 \pm 2 °C) con el fin de determinar la diferencia entre los pesos obtenidos.

Procesamiento y análisis de datos. A partir de las bases de datos depuradas se hicieron representaciones descriptivas -tablas y figuras- para el total de hojarasca y para las diferentes fracciones, para cada uno de los dos años de monitoreo y para el promedio. Mediante análisis de regresión se ajustaron modelos para cada una de las fracciones y parcelas. Como variables independientes se incluyeron diferentes presentaciones de la precipitación, tanto para el periodo de monitoreo (n) como para el periodo inmediatamente anterior ($n-1$), tales como: intensidad máxima de las lluvias (Imax; mm h⁻¹); intensidad promedio de las lluvias (Iprom; mm h⁻¹); cantidad de agua asociada a la lluvia de intensidad promedio (Cant. Iprom; mm); cantidad de agua asociada a la lluvia de intensidad máxima (Cant. Imax; mm); cantidad de lluvia (P; mm). Los criterios empleados para la selección de los mejores modelos fueron los mayores valores del coeficiente de determinación y del

estadístico Durbin-Watson, y los menores valores de la suma de cuadrados del error; para estos análisis fue empleado el programa estadístico Statgraphics Plus 5.0. Dado que las hojas que caen en las trampas se ven sometidas a procesos de lavado y descomposición y, con ello, a pérdidas de peso entre recolecciones, se estimaron tales valores para la fracción foliar. Para ello se empleó el modelo de descomposición de hojarasca hallado por Ramírez, Zapata y León 2003, para los bosques aquí estudiados (Ecuación 1).

$$X_t = X_0 e^{-kt} \quad (1)$$

donde X_0 es la cantidad original de hojarasca, X_t es la cantidad de hojarasca remanente tras un tiempo t , k es la tasa proporcional de pérdida de peso día⁻¹ y t la amplitud del período de recolección

(máximo de quince días). El cálculo de la pérdida de peso para las demás fracciones no se realizó debido a que las tasas de descomposición para ellas son desconocidas.

RESULTADOS

Producción de hojarasca. En la Tabla 2 se presenta la producción media de hojarasca durante el periodo considerado. La Figura 3 establece el ritmo de producción de hojarasca foliar y su relación con la precipitación. La producción media de hojarasca total estuvo representada principalmente por la fracción HSp.

En el caso de roble la fracción HOSp aportó un porcentaje similar al de la fracción HSp, caso contrario al resto de parcelas donde las fracciones MNI y ML tuvieron mayor producción.

Tabla 2. Producción de hojarasca (Mg ha⁻¹año⁻¹) en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. (\pm error, en kg ha⁻¹ año⁻¹).

Parcela	Año	Hojas de la especie dominante	Hojas de otras especies	Material leñoso	Material no identificable	Total
Roble	2001-2002	3,2 \pm 29	2,6 \pm 11	1,3 \pm 13	1,1 \pm 11	8,2 \pm 52
	2002-2003	2,8 \pm 48	2,3 \pm 13	1,1 \pm 11	1,3 \pm 12	7,5 \pm 65
	Media	3,0 \pm 26	2,4 \pm 8	1,2 \pm 9	1,2 \pm 8	7,9 \pm 38
Pino pátula	2001-2002	4,9 \pm 24	0,1 \pm 0	1,8 \pm 22	1,0 \pm 5	7,8 \pm 48
	2002-2003	4,9 \pm 31	0,1 \pm 1	2,8 \pm 63	1,1 \pm 16	8,9 \pm 105
	Media	4,9 \pm 19	0,1 \pm 0	2,3 \pm 31	1,1 \pm 8	8,4 \pm 51
Ciprés	2001-2002	2,8 \pm 19	0,006 \pm 0	0,4 \pm 3	0,6 \pm 4	3,7 \pm 26
	2002-2003	2,4 \pm 18	0,010 \pm 0	0,3 \pm 5	1,0 \pm 13	3,8 \pm 34
	Media	2,6 \pm 13	0,008 \pm 0	0,3 \pm 3	0,8 \pm 7	3,7 \pm 20

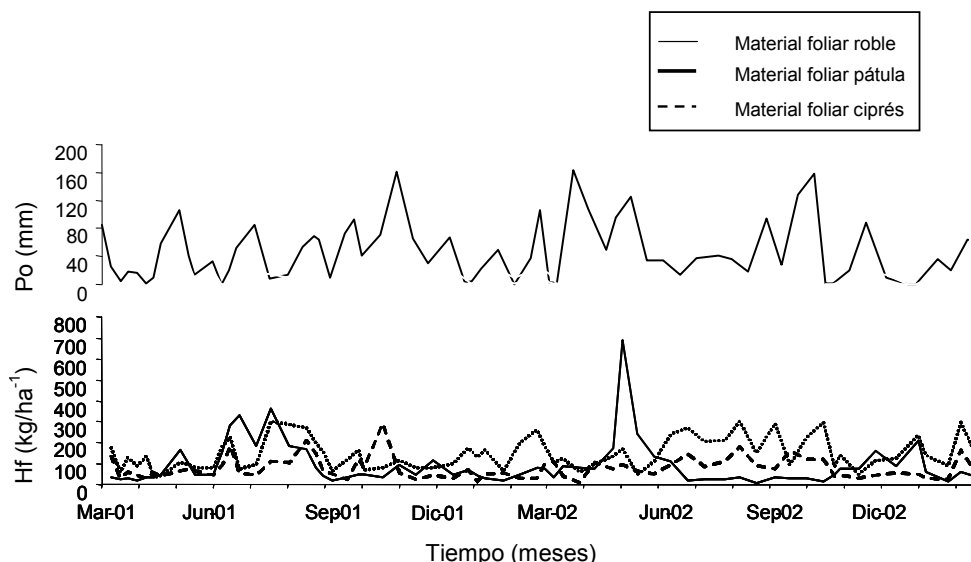


Figura 3. Producción de hojarasca foliar (Hf) en relación con la precipitación (Po), en coberturas de bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

Modelación. En la Tabla 3 se presentan los modelos de regresión lineal obtenidos para la producción de hojarasca según fracciones por parcela, en los cuales se incluyeron diferentes variables hidrológicas.

Tabla 3. Modelos de regresión lineal ajustados para las diferentes fracciones vegetales obtenidas en las trampas de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia *.

Parcela	Fracción	Modelo	R ² (%)	D-W	N
Roble	HSp	$Hsp = 11,3988 * Iprom - 19,3314 * C.Imax$	66,5	1,27	44
	HOSp	$Hosp = 2,48392 * Iprom + 5,60119 * Iprom n-1 - 9,30029 * C.Imax n-1$	76,1	1,73	48
	ML	$ML = 1,17711 * Iprom + 0,866327 * Iprom n-1$	65,1	1,83	46
	MNI	$MNI = 1,16803 * Iprom + 0,808122 * Iprom n-1$	72,4	1,26	43
	Total	$TOTAL = -4,58268 * Imax + 22,8985 * Iprom$	70,7	1,13	46
Pino pátula	HSp	$Hsp = 5,48757 * Iprom + 8,28109 * Iprom n-1 - 2,24603 * C.Iprom n-1$	76,8	1,39	47
	HOSp	$Hosp = 0,12649 * Iprom + 0,21491 * Iprom n_1 - 0,3788 * C.Imax n-1$	81,2	1,63	48
	ML	$ML = 1,07291 * P + 2,61583 * Iprom - 2,5316 * C.Iprom$	47,0	1,52	45
	MNI	$MNI = 1,27833 * Iprom + 0,548797 * Iprom n-1$	75,2	1,62	46
	Total	$TOTAL = 7,11979 * Iprom + 23,4342 * Iprom n-1 - 39,974 * C.Imax n-1$	67,9	1,24	48
Ciprés	HSp	$Hsp = 4,73492 * Iprom$	77,10	1,61	46
	HOSp	$Hosp = 0,0213541 * Iprom n-1 - 0,00398579 * C.Iprom n-1$	61,70	1,64	45
	ML	$ML = 0,876706 * Iprom n-1 - 0,185015 * C.Iprom n-1$	54,07	1,42	47
	MNI	$MNI = 0,938087 * Iprom + 0,452456 * Iprom n-1$	68,25	1,37	46
	Total	$TOTAL = 4,12847 * Iprom + 7,81801 * Iprom n-1 - 13,3918 * C.Imax n-1$	75,96	1,36	46

* Todos los modelos estadísticamente significativos ($p < 0,05$); D-W: estadístico Durbin-Watson; N: número de datos.

Ajustes por descomposición. Los resultados correspondientes al ajuste de peso por descomposición se presentan en la Tabla 4, en donde se incluyen los pesos muestreados y los corregidos mediante el empleo de la Ecuación 1.

Ajustes por régimen de secado. Se encontró una disminución de 1,12 % de peso para la fracción foliar y de 2,5 % para las fracciones restantes. Las diferencias en peso para los valores medios de producción, a partir de los porcentajes indicados, se presentan en la Tabla 5.

Tabla 4. Peso de la fracción foliar corregido por descomposición (Mg ha^{-1}) en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

	$K \text{ día}^{-1}$	Año1	Año 2	Media
HSp Roble		3,26	2,76	3,00
Ecuación 1	0,0029	3,30	2,82	3,06
HOSp Roble		2,56	2,32	2,44
Ecuación 1	0,0029	2,61	2,36	2,49
HSp Pino pátula		4,90	4,87	4,88
Ecuación 1	0,0010	4,92	4,91	4,92
HSp Ciprés		2,75	2,44	2,60
Ecuación 1	0,0012	2,78	2,46	2,62

Tabla 5. Pérdidas de peso por régimen de secado ($\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en hojarasca fina de bosques altoandinos de Antioquia, Colombia.

Fracción	Roble	Pino pátula	Ciprés
Foliar (HSp y HOSp)	60,86	55,84	29,17
Otras (ML y MNI)	61,08	84,42	28,05
Total	121,94	140,26	57,22

DISCUSIÓN

La producción media de hojarasca fina durante los dos años de estudio en las parcelas de pino pátula, roble y ciprés fue de $8,4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, $7,9 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $3,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, respectivamente. En general esta producción es superior a la reportada para bosques templados (Jordan 1983) (Tabla 6), a excepción de ciprés donde la producción fue similar a aquella reportada para bosques de coníferas en Chile (Huber y Oyarzum

1983) y Sudáfrica (Dames, Scholes y Straker 1998).

La producción media para la parcela de pino pátula se asemeja a la encontrada en otras plantaciones de origen tropical (Tabla 6). En bosques húmedos tropicales la producción de hojarasca oscila entre 7 y $15 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de materia seca. Los valores más altos se han encontrado en bosques de tierras bajas, en tanto que los menores corresponden a bosques de tierras altas, los cuales a su vez concuerdan con los aquí encontrados

en el robledal. La mayor producción de hojarasca foliar de la especie dominante (HSp) fue encontrada en pino pátula, siendo la excepción los valores pico, registrados en la parcela de roble en los períodos julio-agosto de los dos años de

estudio, a los cuales siguieron períodos de baja producción (Figura 3), producto probablemente de la ocurrencia de una fenofase propia de la especie caducifolia, como estrategia competitiva en un ecosistema de composición mixta.

Tabla 6. Valores reportados para producción de hojarasca fina en diferentes regiones del mundo ($\text{Mg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$).

Bioma	Tipo de bosque o especie	Valores reportados	Fuente
Bosques de regiones templadas	Bosques de <i>Pinus radiata</i> , Chile	3,9	Huber y Oyarzum 1983
	Bosques de <i>Quercus pyrenaica</i> , España	5,6	Santa Regina y Gallardo 1989
	Bosques de <i>Pinus sylvestris</i> , España	7,0	Santa Regina y Gallardo 1989
	Bosques de <i>Quercus ilex</i> , España	2,0 a 4,3	Mayor y Rodà 1992
	Plantaciones de <i>Pinus radiata</i> , Australia	1,8	Crockford y Richardson 1998
	Plantaciones de <i>Pinus patula</i> , Sudáfrica	3,6 a 5,9	Dames <i>et al.</i> 1998.
	Bosques de <i>Quercus rotundifolia</i> , España	2,3	Santa Regina 2001
	Bosques de <i>Pinus pinea</i> , España	2,4	Santa Regina 2001
	Bosques de <i>Pinus pinaster</i> , España	1,7	Santa Regina 2001
	Bosques de <i>Pinus sylvestris</i> , España	5,8	Santa Regina y Tarazona 2001
	Bosques de <i>Lithocarpus xylocarpus</i> , China	5,4 a 7,1	Liu <i>et al.</i> 2002
	Bosques de <i>Castanea sativa</i> , Suiza	5,7 a 7,6	Zimmermann <i>et al.</i> 2002
	Bosques tropicales de tierras bajas	Bosque húmedo, Colombia	10,1
Bosque húmedo, Zaire		12,3 a 15,3	Laudelot y Meyer 1954
Bosques mixtos, Ghana		10,5	Nye 1961
Bosque amazónico de tierra firme, Brasil		7,3	Klinge y Rodrigues 1968
Bosques húmedos, Panamá		11,4	Golley <i>et al.</i> 1975
Bosque húmedo, Costa de Marfil		8,3 a 11,3	Bernhard-Reversat 1975
Bosque húmedo, Guatemala		9,0	Ewel 1976
Bosques húmedos, Panamá		11,1	Haines y Foster 1977
Plantaciones de <i>Pinus caribaea</i> , Nigeria		5,8 a 6,0	Egunjobi y Onweluzo 1979
Bosques secos, Bélize		12,6	Lambert <i>et al.</i> 1980
Plantaciones de <i>Araucaria cunninghamii</i> , Australia		5,1 a 12,7	Brassell <i>et al.</i> 1980
Bosque húmedo, Australia		8,7 a 10,6	Brassell <i>et al.</i> 1980
Bosques húmedos, Australia		8,7 a 10,6	Brasell y Sinclair 1983
Bosques húmedos, Australia		7,3 a 10,5	Spain 1984
Bosques húmedos, India		3,4 a 4,2	Rai y Proctor 1986
Bosques húmedos, Camerún		13,6 a 13,9	Songwe <i>et al.</i> 1988
Bosque húmedo, Brasil		8,9 a 9,5	Scott <i>et al.</i> 1992
Plantaciones de <i>Pinus caribaea</i> , Brasil		10,3	Smith <i>et al.</i> 1998
Bosque húmedo, Brasil	9,7	Smith <i>et al.</i> 1998	
Plantaciones de <i>Pinus pinnata</i> , India	2,3	Singh <i>et al.</i> 1999	
Bosques húmedos, India	5,6 a 9,2	Sundarapandian y Swamy 1999	
Bosques dominado por <i>Peltogyne gracilipes</i> , Brasil	7,9	Villela y Proctor 1999	
Bosque húmedo, Colombia	9,1 a 15,6	Del Valle 2003	
Bosques tropicales de tierras altas	Bosque natural, Tanzania	8,8	Lundgren 1978
	Plantaciones forestales de <i>Pinus patula</i> , Tanzania	6,2	Lundgren 1978
	Plantaciones forestales de <i>Cupressus lusitanica</i> , Tanzania	5,2	Lundgren 1978
	Bosque húmedo, Guatemala	9,1 a 10,1	Kunkel-Westphal y Kunkel 1979
	Bosque húmedo, Jamaica	5,5 a 6,5	Tanner 1980
	Bosque húmedo, Venezuela	7,0	Fassbender y Grimm 1981
	Bosque húmedo, Nueva Guinea	7,2 a 7,9	Edwards 1982
	Bosques húmedos, Sarawak	3,6	Proctor <i>et al.</i> 1983
	Bosques húmedos, Colombia	4,3 a 7,0	Veneklaas 1991
	Bosque húmedo, Australia	5,6	Herbohn y Congdon 1993
	Bosques húmedos, Puerto Rico	9,1	Zou <i>et al.</i> 1995
	Plantaciones de <i>Pinus caribaea</i> , Puerto Rico	14,3	Cuevas y Lugo 1998
	Plantaciones de <i>Pinus elliotii</i> , Puerto Rico	11,4	Cuevas y Lugo 1998
	Bosque húmedo premontano, Venezuela	5,0 a 6,3	Priess <i>et al.</i> 1999
	Bosque húmedo secundario, Jamaica	9,1 a 9,5	McDonald y Healey 2000
	Bosque natural, Colombia	7,9	Este estudio
	Plantaciones de <i>Pinus patula</i> , Colombia	8,4	Este estudio
	Plantaciones de <i>Cupressus lusitanica</i> , Colombia	3,7	Este estudio

Esta fracción (HSp) fue la que tuvo mayor participación en la hojarasca fina, con un aporte de 38,0 % en roble, 58,3 % en pino pátula y 69,6 % en ciprés. En el caso de roble, la fracción HOSp aportó un porcentaje similar (31,0 %) al de la fracción HSp. Consecuentemente, en el robledal -y a lo largo de todo el estudio- los valores registrados para la fracción HOSp fueron siempre mayores que los encontrados para dicha fracción en las plantaciones de pino pátula y de ciprés, dada la mayor mezcla de especies propia del bosque natural, a pesar de la dominancia de la especie roble en dicho ecosistema.

El proceso de sucesión en las plantaciones forestales estudiadas ha alcanzado un escaso desarrollo, aún cuando aquellas no han tenido manejo y con ello no ha sido controlada la competencia. De aquí la clara dominancia de cada una de las especies plantadas en la fracción HSp y la escasa participación en la fracción HOSp.

El mayor valor de participación de la hojarasca foliar -que comprende las fracciones HSp y HOSp- del total de hojarasca, fue encontrado en la parcela de ciprés (69,8 %), seguido de roble (68,9 %) y pino pátula (59,5 %). Estos valores se localizan entre los mínimos y máximos reportados para la fracción foliar del total de hojarasca de 48 % (Steinhardt 1979) y 96 % (Tanner 1980), respectivamente. Así mismo, estarían dentro de los valores propuestos por Meentemeyer, Box y Thompson 1982, quienes sugieren que esta participación en los trópicos húmedos es inferior al 70 %.

La representación de la fracción material leñoso (ML) en la hojarasca fina fue de 15,2 %, 27,4 % y 9,3 % en las parcelas de roble, pino pátula y ciprés, respectivamente. En el caso del robledal y de la plantación de pino pátula, se observó correspondencia entre los picos de máxima producción de esta fracción y los de la hojarasca foliar, permaneciendo relativamente constantes en la plantación de ciprés. Los valores encontrados para esta fracción en el robledal fueron similares a los registrados por Spain 1984, en bosques tropicales (12,5 % a 17,5 %), y a aquellos reportados para otros bosques tropicales en Papua Nueva Guinea (Edwards 1977), Panamá (Haines y Foster 1977) y Brasil (Klinge y Rodrigues 1968). El rango encontrado para las plantaciones de coníferas aquí estudiadas, es más amplio. En la plantación de pino pátula, el mayor porcentaje de la fracción ML encontrado se explica en parte, por la caída frecuente de conos leñosos, los cuales conforman parcialmente esta fracción, siendo en este caso particular, de gran tamaño. La fracción material no identificable (MNI) representó con respecto al total de hojarasca el 15,8% en el robledal, 12,9 % en la plantación de pino pátula y 20,7 % en la de ciprés.

Brown y Lugo 1982 pusieron en evidencia la relación existente entre la producción de hojarasca y las condiciones climáticas (razón temperatura media anual/precipitación media anual). De manera similar Bray y Gorham 1964 encontraron que la hojarasca foliar estaba significativamente relacionada ($P < 0,05$) con la precipitación media anual. En estudios realizados en bosques lluviosos tropicales de Karnataka,

India, Rai y Proctor 1986 registraron sincronía entre los períodos de menor precipitación y los picos de producción de hojarasca.

Pero, en contraposición con lo recién expuesto, Spain 1984 no encontró relaciones claras entre la producción de hojarasca fina -total y foliar- y variables como la altitud, latitud y precipitación. En ninguna de las parcelas aquí estudiadas se registró una clara relación entre las lluvias y la caída de hojarasca foliar durante los dos años de monitoreo. Sin embargo, esta fracción sí se encuentra correlacionada con la intensidad promedio de lluvia del período, así como con la cantidad de agua asociada con los eventos de lluvia de máxima intensidad en los períodos n y $n-1$ (Tabla 3).

Esta situación podría deberse a que, en ocasiones, precipitaciones de intensidad elevada están acompañadas de vientos de gran velocidad, con lo cual, los mayores valores de producción de hojarasca -supuestamente relacionados con tales eventos de lluvia- son en realidad producto del golpe de la masa de aire que ocasiona el desprendimiento de hojas en proceso de abscisión de manera anticipada (Huber y Oyarzum 1983); también puede explicarse, de manera similar, por el impacto físico producido por las gotas de lluvia.

Jordan 1985 señala que temperaturas altas constantes producen el crecimiento continuo de las plantas, lo que origina elevadas tasas de producción, las cuales llevan a su vez a una producción continua de hojas. Además, se favorece la disponibilidad continua de

alimento para los herbívoros (alta productividad secundaria), lo cual promueve altas tasas de retorno de nutrientes al suelo a través de la caída de hojarasca. A las variables climáticas mencionadas, cabría añadir las edáficas, principalmente aquellas que condicionan la disponibilidad de agua para la planta.

No obstante, es necesario así mismo apuntar la reconocida capacidad de almacenamiento de agua por los suelos desarrollados de cenizas volcánicas, con lo cual -probablemente- no se explicarían de manera satisfactoria los picos de producción de hojarasca a partir del contenido de humedad edáfico. De hecho, en la Figura 2 se puede apreciar el climadiograma para el área de estudio, según el cual no existen períodos deficitarios de agua, situación que junto con la alta capacidad de retención de humedad de los andisoles, representan unas condiciones óptimas para el suministro de agua para las plantas y ausencia de estrés hídrico.

Por otra parte, se ha argumentado que los picos de producción de hojarasca podrían representar un mecanismo fisiológico desarrollado por las plantas ante los eventos de floración, estos últimos probablemente inducidos para muchas especies forestales tropicales por el fotoperíodo, el cual promueve la floración como respuesta a los cambios en la longitud del día, ocurridos alrededor de los equinoccios (Borchert *et al.* 2005); sin embargo, para este caso en particular, los mayores valores de caída de hojarasca se presentaron por fuera de estos períodos, con lo cual

el factor en cuestión tampoco alcanza a explicarlos satisfactoriamente.

Con respecto a la relación existente entre las variables estructurales del bosque y la producción de hojarasca, se encontró que en la plantación de pino pátula -donde se tiene la mayor biomasa- fueron registrados los mayores valores de caída de hojarasca. Esto concuerda con lo señalado por Brown y Lugo 1982, quienes reportaron una correlación lineal positiva entre la producción de hojarasca total y la biomasa del bosque. Por el contrario, en las coberturas de ciprés y roble esta relación no es evidente. Ello se debe posiblemente a las condiciones de la zona que, en el caso de ciprés, no son las ideales para su desarrollo. Los lugares donde se localizan estos bosques fueron utilizados en el pasado para potreros y agricultura de subsistencia, y posteriormente abandonados por sus bajos rendimientos (Tschinkel 1972b). Para plantaciones de *Cupressus lusitanica* en África, han sido reportados por Tschinkel 1972a, volúmenes superiores a los encontrados en plantaciones de la misma especie en Antioquia, lo cual podría apoyar la hipótesis recién indicada. Esto corresponde además con la mayor producción de hojarasca total encontrada por Lundgren 1978, en Tanzania ($5,2 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en comparación con la encontrada en este estudio ($3,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$).

En el caso de los robledales, es probable que los bajos valores de biomasa y de producción de hojarasca, se deban asimismo a la calidad de los sitios que ocupan. Incluso es posible que su

existencia actual se explique, aunque parcialmente, por su localización en los lugares más inaccesibles y de menor productividad.

Los valores de producción de hojarasca obtenidos en este estudio podrían estar eventualmente subestimados por la ocurrencia de procesos de lavado y descomposición. Estos podrían conducir a pérdidas de peso del material ocurridas entre el momento de caída en las trampas y el de recolección. Sin embargo, los cálculos realizados para su ajuste (Tabla 4), muestran que tales pérdidas son tan bajas que al comparar estadísticamente los valores estimados -corregidos- con los obtenidos directamente en campo, no se registran diferencias significativas ($P > 0,05$).

Por otra parte, las diferencias de peso obtenidas a partir del régimen de secado empleado ($60 \text{ }^\circ\text{C}$) y el sugerido por algunos autores para desecar efectivamente los tejidos foliares ($103 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$), fueron de 1,12 % para la fracción foliar (fracciones HSp y HOSp) y de 2,5 % para las fracciones restantes (ML y MNI). Valores semejantes (1,1 % en promedio) fueron encontrados para la hojarasca foliar por Del Valle (2003), los cuales significaban una reducción del peso de la hojarasca de entre 100 y $170 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. En este estudio, las mayores reducciones de peso para la fracción foliar se encontraron en el robledal, las cuales representan $60,9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en tanto que para esta misma parcela, las correspondientes a las demás fracciones son de $61,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 5).

CONCLUSIONES

De los tres ecosistemas estudiados, la plantación de *Pinus patula* fue la que mostró una mayor producción de hojarasca fina ($8,4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), seguida por el ecosistema natural de roble ($7,9 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y finalmente por la plantación de ciprés ($3,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Estos valores corresponden con los reportados para bosques montanos de los trópicos, caso de los ecosistemas de roble y pino pátula, a diferencia del ecosistema de ciprés donde se registraron producciones similares a las reportadas para bosques templados de coníferas.

La caída de hojarasca no siguió un patrón similar entre los tres ecosistemas estudiados, ni tampoco mostró correlación con las variables del medio físico que comúnmente gobiernan dicho proceso fenológico. La alta capacidad de retención de humedad que caracteriza a los suelos derivados de ceniza volcánica, distorsiona el efecto que tienen los períodos de menor precipitación sobre la disponibilidad hídrica en el suelo, viéndose alterado el patrón característico de picos de defoliación en tales períodos, dada la disponibilidad de agua para las plantas durante todo el año.

Dado que el material que cae en las trampas se ve sometido a procesos de lavado y descomposición, y con ello a pérdidas de peso entre recolecciones, se considera conveniente estimar tales valores para la fracción foliar. De no hacerlo se estaría posiblemente subvalorando la producción. Por otra parte, el empleo de temperaturas de secado bajas, podría conducir a la ob-

tención de pesos que sobreestimarían las tasas de caída de hojarasca. No obstante, es necesario indicar que la mayoría de estudios en la materia no incluye este tipo de corrección, con lo cual no se tendrían referentes de comparación.

RECONOCIMIENTOS

Al Departamento de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y a su Laboratorio de Ecología y Conservación Ambiental. Al laboratorio del Área de Edafología y Química Agrícola de la Universidad de Salamanca, España. Así mismo al personal de la Estación Forestal Piedras Blancas de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín por su apoyo en las tareas de campo. A Empresas Públicas de Medellín por su autorización para realizar la investigación en predios de su propiedad y suministro de información climatológica.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, J. M. and Ingram, J. S. I. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook methods, Wallingford, Oxford, U.K. : C.A.B. International. 221 p.
- Borchert, R.; Renner, S. S. ; Calle, Z. ; Navarrete, D.; Tye, A.; Gautier, L. ; Spichiger, R. and Von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. En: Nature. Vol. 433; p. 627-629.
- Bray, J. R. and Gorham, E. 1964. Litter production in forests of the world.

- Advances in Ecological Research. Vol. 2; p. 101-157.
- Brown, S. and Lugo, A. E. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. En: Biotropica. Vol. 14, no. 3; p. 161-187.
- Dames, J. F.; Scholes, M. C. and Straker, C. J. 1998. Litter production and accumulation in *Pinus patula* Schiede plantations of the Mpumalanga Province, South Africa. En: Plant and Soil. Vol. 203; p. 183-190.
- Del Valle, J. I. 2003. Cantidad, calidad y nutrientes reciclados por la hojarasca fina en bosques pantanosos del pacífico sur colombiano. En: Inter-ciencia. Vol. 28, no. 8; p. 443-449.
- Edwards, P. J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. Part II. The production and disappearance of litter. En: Journal of Ecology. Vol. 65; p. 971-992.
- Haines, B. L. and Foster, R. B. 1977. Energy flow through litter in a Panamanian forest. En: Journal of Ecology. Vol. 65; p. 147-155.
- Huber, A. and Oyarzum, C. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* D. Don. En: Bosque. Vol. 5, no.1; p. 1- 11.
- Jordan, C. F. 1983. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. p. 117-132. En: Golley, F. B., ed. Ecosystems of the world. Tropical rain forest: ecosystems, structure and function. New York: Elsevier Scientific Publishing.
- Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. Principles and their application in management and conservation. Chichester: John Wiley and Sons. 190 p.
- Klinge, H. and Rodrigues, W. A. 1968. Litter production in an area of amazonian terra firme forest. Part I. Litterfall, organic and total nitrogen contents of litter. En: Amazoniana. Vol. 1, no. 4; p. 287-310.
- Landsberg, J. J. and Gower, S. T. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. New York: Academic Press. 345 p.
- Lundgren, B. 1978. Soil conditions and nutrient cycling under natural and plantation forests in Tanzanian highlands. Uppsala, Suecia: Swedish University of Agricultural Sciences. 428 p. (Reports in Forest Ecology and Forest Soils 31).
- Meentemeyer, V. BOX, E. O. and Thompson, R. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. En: Bioscience, 32, no. 2; p. 125-128.
- Proctor, J. 1983. Tropical forest litterfall. Part I. Problems of data comparison. p. 267-273. En: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C. and Chadwick, A. C., eds. Tropical rain forest: ecology and management. Oxford, England: Blackwell Scientific Publications.

- Rai, S. N. and Proctor, J. 1986. Ecological studies on four rainforests in Karnataka, India. Part II. Litterfall. En: *Journal of Ecology*. Vol. 74; p. 455-463.
- Ramírez, J. A., Zapata, C. M. and León, J. D. 2003. Descomposición de hojarasca en bosques montanos naturales de *Quercus humboldtii* Bompland y reforestados (*Pinus patula* Schlttdl. & Cham. y *Cupressus lusitanica* Mill.) de la región de Piedras Blancas, Antioquia (Colombia). p. 29-35. En: Díez, M. C. y León J. D., eds. Primer Simposio Forestal DCF 2003. Medellín: Universidad Nacional de Colombia.
- Spain, A. V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. En: *Journal of Ecology*. Vol. 72; p. 947-961.
- Steinhardt, U. 1979. Untersuchungen über den wasser- und nährstoffhaushalt eines andinen wolkenwaldes in Venezuela. En: *Göttinger Bodenkundliche Berichte*. Vol. 56; p. 1-185.
- Stocker, G. C.; Tompson, W. A.; Fitzsimon, A. K. and Thomas, P. R. 1995. Annual patterns of litterfall in lowland and tableland rainforest in tropical Australia. En: *Biotropica*. Vol. 27, no. 4; p. 412-420.
- Tanner, E. V. J. 1980. Litterfall in montane rain forests of Jamaica and its relation to climate. En: *Journal of Ecology*. Vol. 68; p. 833-848.
- Tschinkel, H. 1972a. La clasificación de sitios y el crecimiento del *Cupressus lusitanica* en Antioquia, Colombia. En: *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín*. Vol. 27, no. 1; p. 3-30.
- _____. 1972b. Factores limitantes del crecimiento de plantaciones de *Cupressus lusitanica* en Antioquia, Colombia. En: *Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín*. Vol. 27, no. 2; p. 3-55.
- Universidad Nacional de Colombia. 1999. Cuenta del bosque cuenca de Piedras Blancas (Antioquia). Medellín: La Universidad. 96 p.
- Vitousek, P. M. and Sanford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. En: *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 17; p. 137-167.