



Universidad  
del Atlántico

CÓDIGO: FOR-DO-109

VERSIÓN: 0

FECHA: 03/06/2020

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA  
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL  
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, **24 de Junio de 2021**

Señores

**DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS**

Universidad del Atlántico

**Asunto: Autorización Trabajo de Grado**

Cordial saludo,

Yo, **KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO**, identificado(a) con **C.C. No. 1.143.159.602** de **BARRANQUILLA**, autor(a) del trabajo de grado titulado **DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO** presentado y aprobado en el año **2021** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma *Karla Ramirez Badillo.*

**KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO**

**C.C. No. 1.143.159.602 de BARRANQUILLA**

**DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO**

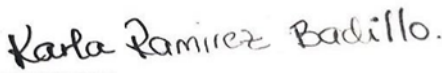
*Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.*

Puerto Colombia, **24 de Junio de 2021**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	<b>DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO</b>
Programa académico:	<b>BIOLOGÍA</b>

Firma de Autor 1:							
Nombres y Apellidos:	<b>KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO</b>						
Documento de Identificación:	CC	X	CE		PA	Número:	<b>1.143.159.602</b>
Nacionalidad:	<b>COLOMBIANO</b>				Lugar de residencia:	<b>SOLEDAD</b>	
Dirección de residencia:	<b>CALLE 69 A # 22 E -42</b>						
Teléfono:	<b>3923901</b>			Celular:	<b>3006471010</b>		



**FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO**

<b>TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO</b>	<b>DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO</b>
<b>AUTOR(A) (ES)</b>	<b>KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO</b>
<b>DIRECTOR (A)</b>	<b>YAMILETH DOMINGUEZ HAYDAR</b>
<b>CO-DIRECTOR (A)</b>	<b>-</b>
<b>JURADOS</b>	<b>NATALIA NORDEN MEDINA HERMES CUADROS VILLALOBOS</b>
<b>TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE</b>	<b>BIÓLOGO</b>
<b>PROGRAMA</b>	<b>BIOLOGÍA</b>
<b>PREGRADO / POSTGRADO</b>	<b>PREGRADO</b>
<b>FACULTAD</b>	<b>CIENCIAS BÁSICAS</b>
<b>SEDE INSTITUCIONAL</b>	<b>SEDE NORTE</b>
<b>AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO</b>	<b>2021</b>
<b>NÚMERO DE PÁGINAS</b>	<b>63</b>
<b>TIPO DE ILUSTRACIONES</b>	<b>MAPAS, TABLAS, GRÁFICOS, DIAGRAMAS Y FOTOGRAFÍAS</b>
<b>MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)</b>	<b>NO APLICA</b>
<b>PREMIO O RECONOCIMIENTO</b>	<b>NO APLICA</b>



**DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA  
EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN  
BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO.**

**KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO**

**TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO**

**PROGRAMA DE BIÓLOGIA  
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS  
UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO  
PUERTO COLOMBIA**

**2021**



**DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA  
EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN  
BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO.**

**KARLA PAOLA RAMÍREZ BADILLO**

**TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO**

**YAMILETH DOMÍNGUEZ HAYDAR**

**PhD. CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS**

**PROGRAMA DE BIÓLOGIA  
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS  
UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO  
PUERTO COLOMBIA**

**2021**

NOTA DE ACEPTACION

---

---

---

---

DIRECTOR(A)

**Dra. YAMILETH DOMÍNGUEZ HAYDAR**

JURADO(A)S

**NATALIA NORDEN MEDINA**

**Y HERMES CUADROS VILLALOBOS**

**Siempre parece  
imposible hasta  
que se hace.  
(Nelson Mandela)**

*Este logro se lo dedico...*

*A mis padres y hermana por siempre enseñarme que debo conseguir lo que me propongo con esfuerzo y dedicación, por creer siempre en mí y apoyarme en cualquier adversidad.*

*A mi familia por estar siempre conmigo en todos los momentos de mi vida. Agradeciendo su confianza y cariño hacia mí, en especial a mi tío Lankin Badillo por su colaboración y apoyo.*

*A todos mis compañeros de carrera que siempre estuvieron y vivieron conmigo todas las experiencias que implica estudiar biología.*

*A las profesoras Beatriz Salgado y Yamileth Domínguez por estar siempre guiándome en la realización de este proyecto, por su paciencia, ayuda y cooperación.*

## **AGRADECIMIENTOS**

Este proyecto hace parte del proyecto "Incorporating relationships between ecosystem integrity and people's livelihoods for conservation action planning in Tropical Dry Forest." financiado por la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos (National Academy of Sciences -NAS) y la agencia de para el desarrollo internacional de los Estados Unidos de America (United States Agency for International Development -USAID-) bajo el acuerdo USAID Prime Award Number AID-OAA-A-11-00012. Todas las opiniones, conclusiones y recomendaciones de este trabajo son de la autora únicamente y no reflejan la posición de USAID o NAS.

A mis padres, hermana y demás familiares por siempre estar ahí, apoyándome en lo que pudieron, nunca me dejaron sola en ningún momento, confiaron en mí y por siempre estar pendiente de mi bienestar.

A las profesoras Beatriz Salgado y Yamileth Domínguez por darme la oportunidad de ser parte de este proyecto, por todos los conocimientos impartidos y por la gran confianza que depositaron en mí.

Al profesor Rodian Fonseca por su paciencia y ayuda que fue muy necesaria para llevar a cabo este proyecto, siempre estaré totalmente agradecida.

A mis amigos de carrera en especial a Lucia Ferrer, Lindys Miranda, Laura Buitrago, Carlos Altamar, entre otros, sin ellos este camino no hubiera sido así de chévere, gracias por las experiencias buenas y también las regulares, por las risas y los buenos momentos.

A mi amiga Natalia Cohen por su apoyo incondicional y ayuda durante la realización de este trabajo.

A la Universidad del Atlántico por permitirme formarme como profesional.

A la Universidad del Norte, Instituto Alexander Von Humboldt y Banco Interamericano de Desarrollo por el apoyo y financiación de este proyecto.

A mis compañeros de laboratorio de Ecología de la Universidad del norte; Lucia Ferrer, Oscar Rojas, Rosa Arrieta, Geider Jiménez por su ayuda y colaboración.

A todos ustedes y a aquellos que no he nombrado pero que saben que tuvieron su granito de arena para la realización de este trabajo.

***¡GRACIAS TOTALES!***



# **DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN Y LOS NUTRIENTES DE LA HOJARASCA EN UN CICLO ANUAL A TRAVÉS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL EN UN BOSQUE SECO DEL CARIBE COLOMBIANO.**

## **RESUMEN**

La hojarasca es la materia vegetal que se acumula sobre el suelo y su importancia radica en que constituye una de las principales vías de entrada de nutrientes y materia orgánica que llega al suelo en cualquier tipo de bosque. Entender la dinámica de la hojarasca en términos de biomasa y aporte de nutrientes es particularmente relevante en el bosque seco tropical, debido a dos razones principales, su marcada estacionalidad climática y su estado actual de transformación, el cual deja bosques en diferentes estados de sucesión. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue evaluar la dinámica de la producción y los nutrientes de la hojarasca en un ciclo anual a través de un gradiente sucesional en un bosque seco tropical del Caribe colombiano. La siguiente investigación se llevó a cabo en los municipios de San Juan Nepomuceno (vereda La Espantosa) y San Jacinto (veredas Brasilar y Pintura). En cada vereda se identificaron remanentes de bosque en cuatro estados sucesionales diferentes (tardío, intermedio, temprano y rastrojo), y se estableció una parcela de 0.18 hectáreas (60 m x 30 m) por cada estado sucesional para un total de cuatro parcelas por sitio. En cada parcela se ubicaron ocho trampas de hojarasca con un área de captación de 0.5 m<sup>2</sup>, y localizadas a 7.5 m del borde de la parcela y separadas por 15 m entre ellas. La cuantificación de la producción de hojarasca se llevó a cabo mensualmente por un periodo de un año. Las muestras se almacenaron en bolsas de papel para su secado en un horno a 60 °C durante 24 horas y se registró el peso seco. Los análisis de nutrientes de la hojarasca se realizaron únicamente en cuatro trampas por parcela y cada muestra fue una muestra compuesta obtenida de la mezcla de tres meses consecutivos en cada una de las trampas. Solo se encontraron diferencias en la producción de hojarasca entre el estado degradada con menores valores que el resto, lo cuales no variaron entre sí. Se obtuvieron los mayores valores de producción en la época seca para todos los estados sucesionales. Para el caso de los nutrientes, el Carbono se

encontró en mayor porcentaje con respecto al nitrógeno reportando valores entre los 41,3% - 41,8% y el nitrógeno en los 1,6% - 2,0%. Adicionalmente, no se presentaron patrones claros a lo largo de la sucesión ni en el tiempo, lo que hace que los valores de retorno potencial de nutrientes estén jalonados por los valores de producción.

**Palabras claves:** Producción de hojarasca, Sucesión, Nutrientes, Bosque seco tropical.

### ABSTRACT

Litter is the plant matter that accumulates on the ground and its importance lies in the fact that it constitutes one of the main routes of entry of nutrients and organic matter that reaches the ground in any type of forest. Understanding the dynamics of litter in terms of biomass and nutrient input is particularly relevant in tropical dry forest, due to two main reasons, its marked climatic seasonality and its current state of transformation, which leaves forests in different states of succession. Therefore, the objective of this research was to evaluate the dynamics of litter production and nutrients in an annual cycle through a successional gradient in a tropical dry forest of the Colombian Caribbean. The following investigation was carried out in the municipalities of San Juan Nepomuceno (La Espantosa village) and San Jacinto (Brasilar and Pintura villages). In each villages, forest remnants were identified in four different successional states (late, intermediate, early and stubble), and a plot of 0.18 hectares (60 m x 30 m) was established for each successional state for a total of four plots per site. In each plot, eight litter traps with a catchment area of 0.5 m<sup>2</sup> were located, and located 7.5 m from the edge of the plot and separated by 15 m between them. The quantification of litter production was carried out monthly for a period of one year. The samples were stored in paper bags for drying in an oven at 60 ° C for 24 hours and the dry weight was recorded. The litter nutrient analyzes were performed only in four traps per plot and each sample was a composite sample obtained from the mixture of three consecutive months in each of the traps. Differences were only

found in litter production between the degraded state with lower values than the rest, which did not vary among themselves. The highest production values were obtained in the dry season for all successional states. In the case of nutrients, Carbon was found in a higher percentage with respect to nitrogen, reporting values between 41.3% - 41.8% and nitrogen in 1.6% - 2.0%. Additionally, there were no clear patterns throughout the succession or in time, which means that the potential return values of nutrients are marked by the production values.

*Keywords:* Litterfall production, Succession, Nutrients, Tropical dry forest.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1.</b>	<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>4</b>
	2.1 Objetivo general.....	4
	2.2 Objetivos específicos.....	4
<b>3.</b>	<b>MARCO TEÓRICO.....</b>	<b>5</b>
	3.1 Bosque seco tropical.....	5
	3.2 Producción y retorno potencial de nutrientes vía hojarasca a través de la sucesión en el bosque seco tropical.....	6
<b>4.</b>	<b>ESTADO DEL ARTE.....</b>	<b>8</b>
<b>5.</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>10</b>
	5.1 Área de estudio.....	10
	5.2 Diseño del muestreo.....	11
	5.3 Construcción y establecimiento de las trampas de hojarasca.....	14
	6.4 Análisis de nutrientes de la hojarasca.....	15
	6.5 Variables ambientales.....	16
	6.6 Análisis de los datos.....	16
<b>7.</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>18</b>
	7.1 Producción de hojarasca.....	18
	7.2 Nutrientes.....	20
	7.3 Retornos potenciales de nutrientes.....	24
<b>8.</b>	<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>27</b>
	8.1 Producción de hojarasca.....	27
	8.2 Nutrientes.....	28
	<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>32</b>
	<b>RECOMENDACIONES.....</b>	<b>33</b>
	<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>34</b>

## LISTAS DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del departamento de Bolívar ubicando los municipios de San Jancito y San Juan Nepomuceno y las veredas donde se llevará a cabo el estudio. .... 11
- Figura 2.** Precipitación mensual del área de estudio. .... 13
- Figura 4.** Diseño de muestreo de hojarasca. a) Las “x” representan la ubicación de las trampas de hojarasca para la estimación del aporte mensual. b) Los círculos representan las subparcelas a las que se le realizarán análisis de nutrientes a la hojarasca (modificado de Nassar *et al.* 2008). .... 15
- Figura 5.** Producción de hojarasca por hectárea según estado sucesional. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ )..... 18
- Figura 6.** Tendencia de la producción de hojarasca en kg/ha por estado sucesional en un año de muestreo. La línea azul representa el valor esperado del modelo y la banda gris del intervalo de confianza al 95%. .... 19
- Figura 7.** Diferencias de la producción de hojarasca entre pares de estados sucesionales dado el tiempo. .... 20
- Figura 8.** Porcentaje de: a) Carbono, y b) Nitrógeno en cada estado sucesional del área de estudio. Las diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).  
21
- Figura 9:** Tendencia de los nutrientes Carbono (C) y Nitrógeno (N) según estado sucesional y el periodo de colecta en el área de estudio. Las diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). .... 22
- Figura 10.** Tendencia del nutriente Carbono según estado sucesional y colecta en el área de estudio..... 23
- Figura 11.** Tendencia del nutriente Nitrógeno en bruto según estado sucesional y colecta en el área de estudio..... 23
- Figura 12.** Tendencia del retorno potencial Carbono (a) y el Nitrógeno (b) según estado sucesional en el área de estudio. Las barras indican límites superior e inferior de la caja, y diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).  
24
- Figura 13:** Tendencia del retorno potencial de Carbono (RPC) y Nitrógeno (RPN) según estado sucesional y el número de colecta en el área de estudio. Diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). .... 25
- Figura 14.** Diferencias de los retornos potencial de carbono entre pares de estados sucesionales dado el tiempo. .... 26
- Figura 15.** Diferencias de los retornos potencial de Nitrógeno entre pares de estados sucesionales dado el tiempo..... 26

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Características de los estadios de sucesión de acuerdo a lo descrito por IDEAM (2010).....	12
<b>Tabla 2.</b> Características ambientales de cada una de las veredas muestreadas en el área de estudio (IDEAM 2018).....	13

## LISTA DE ANEXOS

<b>Anexo 1:</b> Coeficientes y valores de significancia de la producción anual de hojarasca entre estados sucesionales arrojados por el modelo GAM de coeficientes variantes.....	46
<b>Anexo 2.</b> Parámetros y significancia del Tiempo en cada Sucesión. edf: grados de libertad efectivos, Ref.df: grados de libertad máxima, F: estadístico de prueba de hipótesis. ....	46
<b>Anexo 3:</b> Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto al nutriente Carbono arrojados por el modelo empleado OLS. ....	46
<b>Anexo 4:</b> Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto al nutriente Nitrógeno arrojados por el modelo empleado OLS. ....	47
<b>Anexo 5:</b> Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto a los Retornos potenciales de Carbono arrojados por el modelo empleado OLS. ...	48
<b>Anexo 6:</b> Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto a los Retornos potenciales de Nitrógeno arrojados por el modelo empleado OLS. .	48
<b>Anexo 7.</b> ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para nutriente carbono. ....	49
<b>Anexo 8.</b> ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para nutriente nitrógeno. ....	49
<b>Anexo 9.</b> ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para el retorno potencial de carbono.....	50
<b>Anexo 10.</b> ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para el retorno potencial de carbono.....	51
<b>Anexo 11:</b> Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el nutriente carbono, el * indica una diferencia significativa.....	51
<b>Anexo 12:</b> Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el nutriente nitrógeno, el * indica una diferencia significativa.....	52

<b>Anexo 13:</b> Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el retorno potencial de carbono, el * indica una diferencia significativa. ....	52
<b>Anexo 14:</b> Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el retorno potencial de nitrógeno, el * indica una diferencia significativa. ....	53

## 1. INTRODUCCIÓN

Varias líneas de evidencia demuestran la importancia de la hojarasca para el mantenimiento de diferentes procesos a nivel comunitario y ecosistémico (Facelli y Pickett, 1991). En los bosques, la hojarasca acumulada en el suelo genera cambios microclimáticos que protegen el suelo de variaciones de la temperatura, humedad y radiación, lo cual promueve el establecimiento y la coexistencia de microorganismos, insectos, plantas, entre otros (Weltzin *et al.*, 2005). En términos ecosistémicos, la hojarasca facilita la infiltración del agua, reduciendo la erosión y/o pérdida de suelo (Martínez-Yrizar, 2007); además, es uno de los componentes más importantes y dinámicos en los ciclos biogeoquímicos, ya que los procesos de descomposición de la hojarasca aportan nutrientes al suelo manteniendo su fertilidad (Herrera *et al.*, 1978; Attiwill y Adams, 1993).

Entender la dinámica de la hojarasca en términos de biomasa y aporte de nutrientes es particularmente relevante en el bosque seco tropical, debido a dos razones principales: primero, su estacionalidad climática marcada y segundo, porque actualmente se encuentra en estados sucesionales tempranos e intermedios causados por la actividad antrópica (González *et al.* 2018).

En primer lugar, estos bosques presentan una estacionalidad climática marcada, lo que implica una fuerte estacionalidad en los pulsos de nutrientes que ingresan al suelo. La acumulación de hojarasca está concentrada en la estación seca, periodo en el cual se inmovilizan los nutrientes (Campo *et al.*, 1998), es decir, ocurre la transformación de compuestos inorgánicos a su estado orgánico (Kummerow *et al.*, 1990). Esto conlleva a una disminución en la demanda de nutrientes del suelo, por lo que los productos y nutrientes de la mineralización de la materia orgánica son inmovilizados por la biomasa microbiana, que actúa como un sumidero y fuente de nutrientes. Por lo tanto, la hojarasca es importante para acumular y conservar los nutrientes en una mezcla biológicamente activa durante el período seco, cuando la actividad de las plantas es baja y no son capaces de



extraer nutrientes del suelo con eficacia (Singh *et al.*, 1989). Luego, a inicios de la estación lluviosa un gran pulso de estos nutrientes es liberado, ya que la mayor humedad promueve el desarrollo de organismos como colémbolos, isópodos, coleópteros, dípteros, dermápteros, gasterópodos, ácaros, himenópteros, entre otros) (Alvarez y Harmon 2003; Guzmán y Sanchez 2003), que favorecen la descomposición de la hojarasca acumulada en la época seca (Lodge, 1994). Esta dinámica es determinante en todos los procesos de regeneración del bosque.

La segunda razón para estudiar la dinámica de la hojarasca en estos ecosistemas, es que la mayoría de los bosques secos en Colombia se encuentran en estados sucesionales tempranos resultado de su alta degradación (González *et al.*, 2018), estos son altamente sensibles a la desertificación en los casos donde son expuestos a la sobreexplotación a través del sobrepastoreo y la deforestación, esto conduce irremediablemente a su desertificación, fenómeno que se puede apreciar de manera alarmante en estas extensiones que presentan una vegetación muy inmadura en comparación de su anterior condición natural (Arias y Torres, 1990). Adicionalmente, estos están sometidos a fuertes filtros ambientales como alta radiación, temperatura y evaporación del agua del suelo (Melo *et al.*, 2017), que limitan procesos ecosistémicos importantes como el ciclaje de nutrientes. Por lo que entender cómo varían estos procesos de los ecosistemas a través de la sucesión, permitirá generar estrategias de manejo encaminadas hacia su conservación y sobre todo a su recuperación.

Por lo tanto, Esta investigación pretende responder: ***¿cómo varía en un ciclo anual la producción y los nutrientes de la hojarasca través de un gradiente sucesional en un bosque seco del Caribe colombiano?*** Este trabajo está enmarcado en el macro proyecto titulado “Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del Bosque seco Tropical”, desarrollado por la Universidad del Norte y el Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, en el cual se exploró la variación de diferentes procesos de los ecosistemas (productividad primaria, producción de raíces y ciclaje de nutrientes)

a través de gradientes sucesionales.

A pesar de la importancia que tiene la hojarasca para el mantenimiento de los bosques y sus servicios ecosistémicos, la mayoría de estudios en el país se han realizado en bosque húmedo y muchos se han enfocado en especies maderables y en plantaciones con fines de reforestación de áreas degradadas y usadas en minería (Zapata *et al.*, 2007; Bonilla *et al.*, 2008; Castellanos y Peláez, 2010; Galeano *et al.*, 2010, Castellanos y Peláez, 2018). Pocos estudios se han enfocado en bosques naturales, ignorando su importancia para la generación de estrategias que permitan un manejo integrado, fomentando la conservación y el aprovechamiento sostenible (Andrade, 2007). Adicionalmente, explorar la contribución a los servicios ecosistémicos de soporte, puede respaldar su conservación, ya que la mayoría de los remanentes de bosque seco en el país están en predios privados bajo ninguna categoría de protección, lo que los hace más vulnerables a la explotación por actividades de ganadería y agricultura (García *et al.*, 2014), haciendo más relevante este tipo de estudios.

Por tanto, en este estudio se analizaron las variaciones espacio-temporales de la producción y los nutrientes de la hojarasca a través de gradientes sucesionales. Se espera que la producción de hojarasca y liberación de nutrientes varíen en respuesta a las épocas climáticas del año y a los cambios ambientales presentes en las distintas etapas sucesionales. Así, se espera un mayor aporte de hojarasca en época seca en todos los bosques, debido a que muchas especies en bosque seco pierden sus hojas para evitar la deshidratación de sus tejidos (Jackson *et al.*, 1995; Borchert y Rivera, 2001). Adicionalmente se espera que en los estados sucesionales tempranos exista mayor producción de hojarasca respecto a los tardíos, debido a que la caducidad foliar es importante en ambientes extra secos que caracterizan las primeras etapas de sucesión (Poorter y Markesteijn 2008; Locbeck *et al.*, 2013). Por el contrario, se espera mayor retorno potencial de nutrientes en etapas sucesionales tardías, debido a que el menor estrés hídrico de estos estadios permite la presencia de especies con estrategias adquisitivas caracterizadas por hojas con altas concentraciones de nutrientes foliares

(Salgado-Negret *et al.*, 2015).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo general.**

Evaluar la dinámica de la producción y los nutrientes de la hojarasca en un ciclo anual a través de un gradiente sucesional en un bosque seco tropical del Caribe colombiano.

### **2.2 Objetivos específicos.**

- Determinar la variación de la producción de hojarasca en un ciclo anual a través de un gradiente sucesional en un bosque seco del Caribe colombiano.
- Estimar las tasas de retorno potencial de nutrientes vía hojarasca en un ciclo anual a través de un gradiente sucesional en un bosque seco del Caribe colombiano.

### 3. MARCO TEÓRICO

#### 3.1 Bosque seco tropical.

El Bosque seco tropical se define como aquella formación vegetal que presenta una cobertura boscosa continua y que se distribuye entre los 0-1000 m de altitud, presenta temperaturas superiores a los 24 °C (piso térmico cálido) y precipitación entre los 700 y 2000 mm anuales, con uno o dos periodos marcados de sequía al año (Espinal, 1985; Murphy y Lugo, 1986; IAVH, 1997). En la región del Caribe colombiano, los bosques secos presentan climas cálidos áridos, cálidos semiáridos y cálidos secos, los cuales se caracterizan porque parcialmente la evapotranspiración supera ampliamente a la precipitación durante la mayor parte del año, presentándose déficit de agua (IAVH, 1998).

La disponibilidad hídrica en este tipo de bosque es marcadamente estacional y determina la fenología distintiva de la mayoría de las plantas, la cual está ligada a la pérdida estacional de follaje durante la estación seca, como estrategia que permite hacer uso más eficiente del agua y soportar la sequía estacional y la producción de nuevo follaje en la estación lluviosa (Espinosa *et al.*, 2011). Asimismo, la estacionalidad controla en gran medida patrones de crecimiento, reproducción (incluyendo floración y fructificación) y supervivencia, así como los procesos de germinación y reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones (Murphy y Lugo 1986; Gerhardt y Hytterborn, 1992; McLaren y McDonald, 2005).

El Bosque seco tropical en el Caribe, es un ecosistema altamente fragmentado y degradado, encontrándose en parches de vegetación en distintos grados de sucesión, inmerso en matrices agropecuarias, particularmente siendo dominado por estadios de sucesión tempranos e intermedios (González *et al.*, 2018). Son múltiples las razones por las cuales el bosque seco ha sido transformado. Por un lado, su ubicación en tierras bajas, que en gran medida coincide con el eje histórico de expansión de la frontera agropecuaria, por el cual se ha facilitado su elevada fragmentación (Espinal y Montenegro 1977; Etter *et al.*, 2008). Por otra

parte, su configuración actual en archipiélagos con conectividad cada vez más limitada ha reducido sus posibilidades de conservación a través de grandes áreas asociadas a parques nacionales y aumenta su vulnerabilidad a los efectos sinérgicos de la fragmentación, la sobreexplotación y los nuevos escenarios de cambio climático global (Miles *et al.*, 2006; Reynolds *et al.*, 2007). Adicionalmente, estos bosques se encuentran en suelo muy fértiles, por ende se favorecen las prácticas agrícolas y otros cambios de uso de la tierra que liberan metano, dióxido de carbono y óxido nitroso, entre otros ( Reid *et al.*, 2004; Reid y Huq, 2005,) lo que representa una amenaza para la biodiversidad de este ecosistema.

### **3.2 Producción y retorno potencial de nutrientes vía hojarasca a través de la sucesión en el bosque seco tropical**

Se denomina como hojarasca al conjunto de órganos vegetales, con excepción de las raíces, que retornan al suelo y sufren un proceso de desintegración hasta formar parte del suelo en forma de nutrientes (González *et al.*, 2008). En este sentido, la producción de hojarasca está compuesta principalmente por hojas, estructuras reproductivas (flores, inflorescencias, frutos) y estructuras leñosas (Arunachalam *et al.*, 1999). El aporte de nutrientes brindado por la hojarasca foliar puede ser determinado como el producto de la concentración de cada nutriente por la cantidad de material foliar, lo cual es conocido como *Retorno Potencial de Nutrientes* (Castellanos y León; 2010; Flórez *et al.*, 2012), es decir que las tasas de retorno de nutrientes al suelo del bosque se controlan no solo por la cantidad de la producción de hojarasca, sino también por las concentraciones de nutrientes en los componentes de la misma (Yang *et al.*, 2006; Mlambo y Nyathi, 2007).

A escala global, la variación en la producción y el retorno potencial de nutrientes vía hojarasca, están relacionados con factores como el tipo de formación vegetal, la densidad del arbolado, el área basal y la sucesión, mientras que la temperatura y la precipitación son los principales predictores climáticos de estos procesos (Berg y Meentemeyer, 2001). Los procesos de los ecosistemas dependen de factores que operan a diferentes escalas. Uno de

esos factores es la sucesión vegetal, definida como los cambios que se dan en los ecosistemas a través del tiempo, desde la evolución del suelo desnudo hasta la formación de un bosque o la recuperación de la vegetación después algún evento ya sea antropogénico o natural (Murillo *et al.*, 2009). En el bosque seco tropical, las primeras etapas sucesionales están caracterizadas por una mayor radiación solar, alto potencial de evaporación, altas temperaturas de suelo y del ambiente (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), por lo que se establecen especies con estrategias conservativas, con bajas concentraciones de nutrientes foliares, alta inversión de carbono y defensas estructurales en las hojas (altas fibras y lignina) para disminuir la herbívora e incrementar la longevidad foliar (Coley *et al.*, 1985; Westoby, 1998) y además reabsorben eficientemente los nutrientes antes de arrojar las hojas - *translocación de nutrientes*-. En estos estados sucesionales se espera una hojarasca poco nutritiva y bajas tasas de descomposición (Kazakou *et al.*, 2006). Adicionalmente, en estas etapas, se ha reportado que la reabsorción de nutrientes de las hojas senescentes tiene implicaciones importantes para el ciclo de los nutrientes. Los nutrientes que son reabsorbidos durante la senescencia están disponibles directamente para un mayor crecimiento de las plantas, lo que hace que una especie sea menos dependiente de la absorción actual de nutrientes. Los nutrientes que no son reabsorbidos, sin embargo, se distribuirán a través de la hojarasca que debe ser descompuesta y los nutrientes contenidos en ella deben ser remineralizados para volver a estar disponibles para la absorción de las plantas. Como estos procesos pueden durar años (Staaf 1982; Berg, 1986), los nutrientes contenidos en la hojarasca se deben considerar, a corto y mediano plazo, como pérdidas para la planta (Aerts, 1996).

Por otro lado, en las etapas sucesionales avanzadas donde hay menor incidencia de luz y temperatura y mayor humedad y materia orgánica (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), se favorecen las especies con estrategias adquisitivas de recursos, lo que promueve baja longevidad foliar, bajas concentraciones de defensas estructurales (lignina y celulosa) y altas concentraciones de nutrientes (Sariyildiz y Anderson, 2005; Kazakou *et al.*, 2006, 2009). Por esta razón, se espera que esta hojarasca altamente nutritiva se descomponga rápidamente y exista un mayor retorno de

nutrientes al suelo respecto a las sucesiones tempranas.

#### **4. ESTADO DEL ARTE**

Diversos estudios en el bosque seco tropical han reportado que la edad del bosque es más importante que el gradiente de precipitación al momento de explicar la caída de hojarasca, explican que los estados sucesionales tempranos producen menos hojarasca que los bosques maduros (Lawrence 2005). Sin embargo, los resultados han llegado a ser contradictorios y otros estudios han reportado mayor producción de hojarasca en estados tempranos (Heal *et al.*, 1997; Werneck *et al.*, 2001; Nascimento y Villela, 2003; Vidal *et al.*, 2007). Esta alta producción en estados de sucesión temprana puede estar asociada a una alta biomasa de especies pioneras, las cuales se caracterizan por un rápido crecimiento (Martins y Rodríguez, 1999), además tienen una mayor inversión en la producción de hojas y raíces en lugar de madera (Leitão-Filho *et al.*, 1993; Guariguata y Ostertag, 2001) y una mayor rotación de hojas que los árboles de sucesión tardía (Coley 1983). Otras investigaciones han sugerido que, con el cierre del dosel que puede ser de alrededor de 20 años, la caída de hojarasca y especialmente la producción de hojas, se estabiliza a los niveles de bosque maduro (Barlow *et al.*, 2007).

Respecto al aporte de nutrientes en el bosque seco tropical, se ha reportado una disminución del fósforo con la sucesión, mientras que el nitrógeno no cambia significativamente (Ewel 1976; Read y Lawrence, 2003), lo que sugiere que el P es limitante a medida que los bosques envejecen (Vitousek, 1982). Por el contrario, otros estudios reportan que los nutrientes más comunes en la hojarasca son N, P, K y Ca, y en la mayoría de los casos el N se hace más abundante a medida que incrementa la sucesión (González *et al.*, 2008). Por otro lado, para el caso del carbono en la hojarasca aumenta con la sucesión y alcanza el nivel de bosque maduro a la edad de 20 años, es decir, a partir de las etapas tempranas de sucesión (Fonseca *et al.*, 2011; Hughes *et al.*, 1999; Jaramillo *et al.*, 2003). No obstante, otros estudios indican que el carbono se hace más alto en los bosques

secundarios o estados intermedios de sucesión debido a la mayor diversidad de especies (Celentano *et al.*, 2011).

En los bosques secos existen pocos estudios que relacionen la producción de hojarasca y liberación de nutrientes con las estrategias funcionales de las especies. Generalmente, el bosque seco muestra cambios claros en las estrategias funcionales a nivel comunitario con la sucesión. Estudios demuestran que las hojas caducas disminuyen con la sucesión (Lohbeck *et al.*, 2013). Adicionalmente, reportan que la caducidad foliar es estrategia por excelencia de las especies conservativas, ya que reabsorben eficientemente los nutrientes antes de arrojar las hojas (Givnish, 2002), este proceso es especialmente importante durante los ambientes extra-secos en etapas tempranas de sucesión (Pineda-García *et al.*, 2013). Adicionalmente, se reporta que un gradiente de caducidad y el valor nutricional de la hojarasca (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012) pueden revelar cómo las especies con hojas grandes y con bajos nutrientes, pueden prosperar en estos sitios secos de sucesión temprana (Pineda- García *et al.*, 2013).

Finalmente, en Colombia el estudio de la producción y la dinámica de nutrientes en el bosque seco tropical ha sido poco documentado, y la gran mayoría de los estudios se han enfocado en otros ecosistemas, como los bosques tropicales húmedos (Valle & Ignacio, 2003; Ramírez *et al.*, 2007; Peláez *et al.*, 2009), o en plantaciones forestales (Bonilla *et al.*, 2008; Castellanos y Peláez 2010; Galeano *et al.*, 2010; Oviedo *et al.*, 2013; Toro *et al.*, 2015; Aguilar, 2016; Ropain, 2017). Solo se encontró un estudio en los bosques secos del Caribe colombiano, el cual reportó que la producción de hojarasca en un relicto de bosque seco fue de 16,7 t/ha/año (Bonilla *et al.*, 2008).



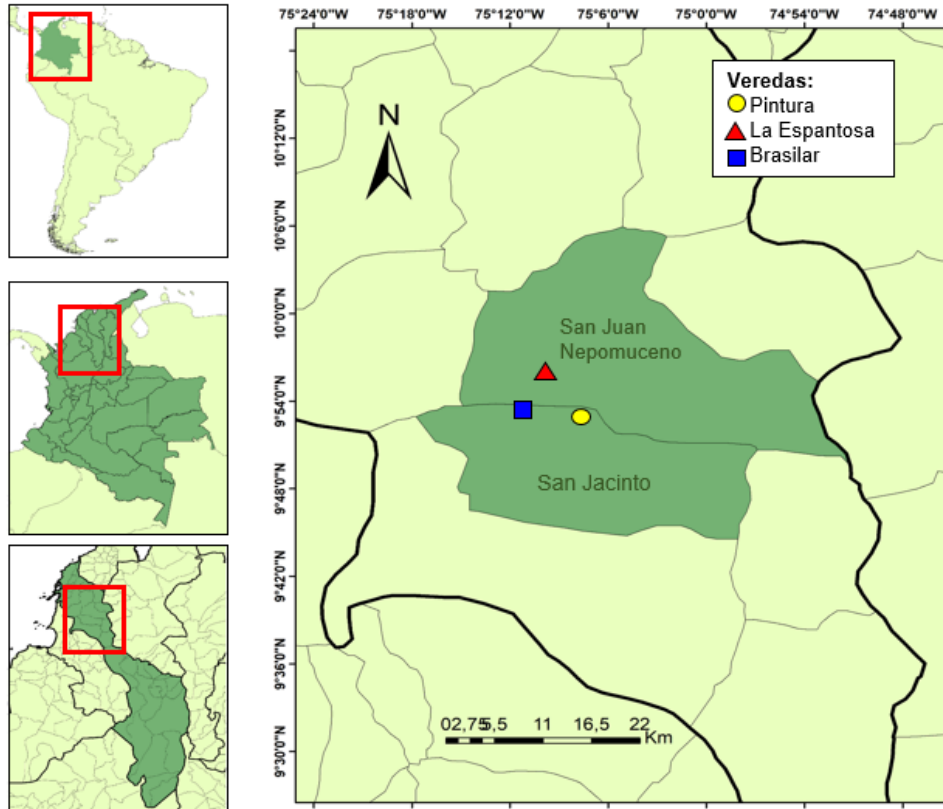
## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en dos municipios del departamento de Bolívar: vereda La Espantosa en San Juan Nepomuceno (9°57'08"N 75°04'52"W), y veredas Brasilar y Pintura ubicadas en el municipio de San Jacinto (9°49'52" N 75°07'19" W) que pertenecen a la los Montes de María (Figura 1).

El área de estudio presenta una temperatura media anual de 26 °C, con una humedad relativa de 80% y precipitación anual de 1688 mm (Tabla 2), se encuentra influenciado por los vientos alisios que soplan durante el primer semestre del año, presentando épocas marcadas de lluvias, en donde la mayor cantidad de precipitaciones ocurren en octubre, y a su vez, disminuyen considerablemente en el mes de enero. El área de estudio presenta alta diversidad florística, en los que podemos encontrar especies como: *Anacardium excelsum* L (Caracolí), *Hura crepitans* L (Ceiba amarilla), *Bulnesia arbórea* Jacq. (Guayacán de bola), *Bocageopsis sp* M. (Yaya), *Aspidosperma polyneuron* M. (Carreto), *Croton magdalenensis* M. (sangregao), *Gustavia superba* K. (el membrillo), *Sterculia apétala* J.H. (camaján), *Caesalpinia coriaria* J. W. (dividivi), *Guazuma ulmifolia* L. (guácimo), *Pseudobombax septenatum* J. D. (ceiba verde). Como ya ha sido mencionado esta área presenta una fuerte presión antrópica por actividades de ganadería y agricultura por lo cual podemos encontrar especies de interés como: *Zea mays* L. (maíz), *Dioscorea esculenta* L. Burkill. (ñame), *Persea americana* Mill. (aguacate), *Capsicum annum* L. (ají), entre otros.

Además, el tipo de suelo derivado de arcillolitas y calcáreos de origen marino le confieren gran fertilidad para las actividades agrícolas, lo que ha conllevado a la alta modificación del bosque y la pérdida de las especies vegetales nativas, alterando de cierta manera, el paisaje natural. Adicionalmente, la zona perteneciente a las veredas La Espantosa y Brasilar cuenta con una quebrada, la cual permanece con agua la mayor parte del tiempo.



**Figura 1.** Mapa del departamento de Bolívar ubicando los municipios de San Jacinto y San Juan Nepomuceno y las veredas donde se llevará a cabo el estudio.

## 5.2 Diseño del muestreo

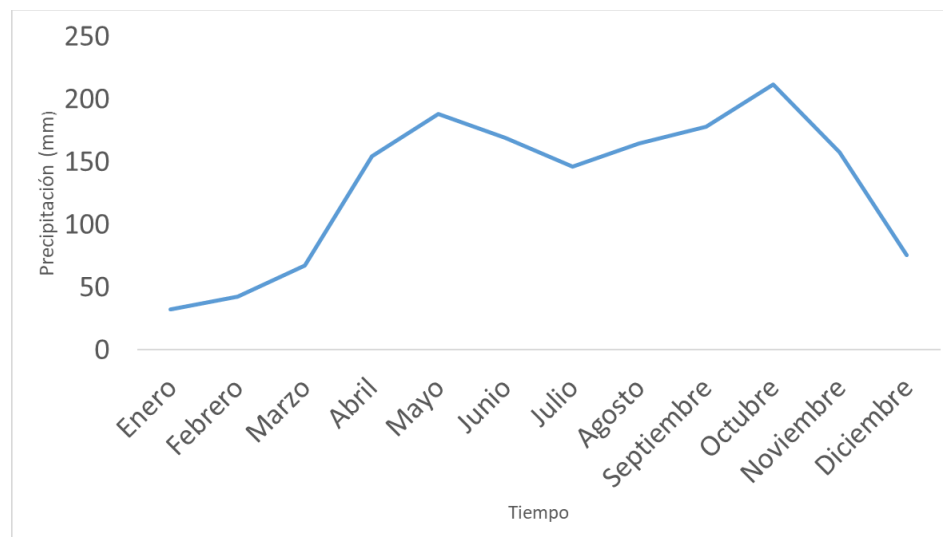
En cada vereda se seleccionaron bosques pertenecientes a cuatro estadios de sucesión (Tabla 1): bosque primario (>30 años), bosque secundario (25-30 años), temprano (15-20 años) y rastrojo (< 5 años). En cada una de las coberturas se estableció una parcela de 0.18 hectáreas (60 m x 30 m) para un total de cuatro parcelas por vereda.

**Tabla 1.** Características de los estadios de sucesión de acuerdo a lo descrito por IDEAM (2010).

<b>Coberturas tardías (Bosques Primario)</b>	<b>Coberturas intermedias (Bosques secundarios)</b>	<b>Coberturas tempranas (Temprano)</b>	<b>Áreas sin coberturas (Degradada)</b>
Bosque denso	Bosque abierto	Vegetación secundaria o en transición	Áreas con pérdida total de cobertura y potencial de regeneración
Arboles continuamente distribuidos	Arboles regularmente distribuidos	Coberturas originadas por el proceso de sucesión	Dominado por herbazales, matorrales o arbustales.
Copas continuas, dosel superior a 5m	Copas discontinuas	Áreas fuertemente distribuidas y abandonadas	-
Cobertura > 70%	Cobertura < 70% - >30%	Cobertura <30%	-
Áreas sin disturbios que no modifiquen su estructura	Áreas con disturbios que no modifiquen su estructura original	-	-

**Tabla 2.** Características ambientales de cada una de las veredas muestreadas en el área de estudio (IDEAM 2018).

Sitio	Parcela	Estado de sucesión	Edad (años)	Humedad anual (%)	Precipitación anual (mm)	Tmax anual (C°)	Tmed anua l(C°)	Tmin anual (C°)
Pintura	Loro	Tardía	> 30	80,150	129,518	31,309	25,812	21,026
	Arroyo medio	Intermedia	25-30	79,729	128,032	31,196	25,699	20,886
	Palma	Temprana	15-20	79,610	127,560	31,450	26,307	21,065
	Rastrojo	Degradada	<5	79,912	130,128	30,400	25,051	20,332
Brasilar	Pava	Tardía	>30	80,837	189,543	31,497	26,012	21,249
	Eduardo	Intermedia	25-30	80,930	127,221	30,935	25,533	20,832
	Escuela	Temprano	15-29	80,768	130,934	30,949	25,537	20,966
	Rastrojo	Degradada	<5	81,075	177,949	30,838	25,454	20,764
La Espantosa	Nueva	Tardía	>30	80,646	140,343	32,699	26,982	22,193
	Arroyo medio	Intermedia	25-30	80,503	134,488	32,013	26,399	21,622
	Intermedia	Temprana	15-20	80,503	134,488	32,013	26,399	21,622
	Rastrojo	Degradada	<5	80,552	138,251	32,538	26,839	22,046



**Figura 2.** Precipitación mensual del área de estudio.

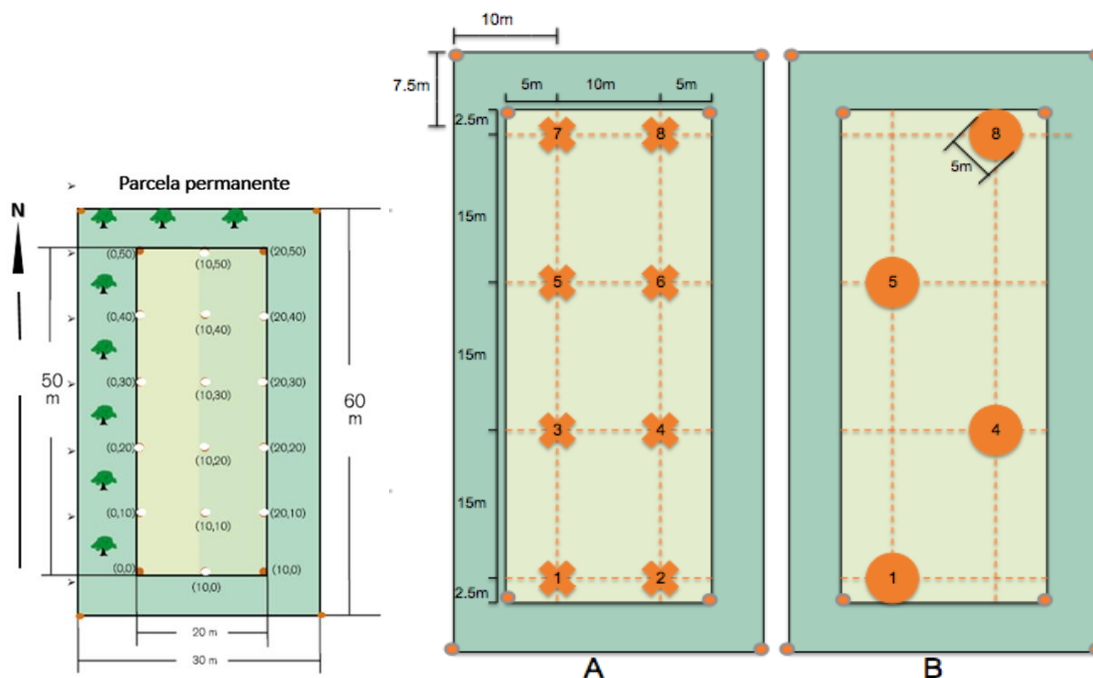
### 5.3 Construcción y establecimiento de las trampas de hojarasca.

El muestreo de la hojarasca se realizó mediante trampas con un área de captación de 0.5 m<sup>2</sup> (Figura 3). Las trampas fueron construidas con mallas de fibra de vidrio, con un ojo de malla de 2 mm de ancho con protección contra rayos ultra violeta para evitar los daños generados por el sol y en la parte superior sujeta con un tubo de plástico circular, para darle forma cónica con profundidad de 15 cm en el punto más profundo. Las trampas de hojarasca se ubicaron a una altura inferior a la vegetación dominante en la parcela a 1,5 m por encima del suelo para reducir la humedad y evitar el daño por pequeños roedores. Dada la menor altura de la vegetación y la ausencia del dosel en las áreas sin cobertura (degrada), se ubicaron por encima del suelo al menos 10 cm (Salgado- Negret *et al.*, 2018).



**Figura 3.** Trampa para coleccionar hojarasca y recoleccion de hojarasca en bolsas de papel.

En cada una de las parcelas se establecieron ocho trampas de hojarasca para un total de 96 trampas por todo el monitoreo. Cada trampa fue numerada del número 1 al 8. Las trampas se localizaron a 7.5 m del borde de la parcela y separadas por 10 m entre ellas (Figura 4). Este espacio maximiza la independencia de las réplicas y evita la sobreposición de las copas de los árboles que están aportando hojarasca (Nassar *et al.*, 2008).



**Figura 4.** Diseño de muestreo de hojarasca. a) Las “x” representan la ubicación de las trampas de hojarasca para la estimación del aporte mensual. b) Los círculos representan las subparcelas a las que se le realizarán análisis de nutrientes a la hojarasca (modificado de Nassar *et al.* 2008).

Las trampas de hojarasca fueron colectadas mensualmente por un periodo de un año. Aquellas hojas o fragmentos leñosos que colgaron de los bordes de la trampa fueron cortados de tal manera que únicamente la parte que cayó dentro de la trampa se incluyó en los análisis. Se almacenó la muestra de hojarasca en bolsas de papel etiquetadas de la siguiente manera:

**Sitio – Parcela – Trampa (1-8) – Colecta (1-12)**

**Ej.: Bolívar – P1 – T1 – C1**

Las muestras de cada trampa fueron secadas en un horno a 60 °C durante 24 horas en bolsas de papel. Cada bolsa de papel se etiquetó en el extremo superior. Una vez secas, las muestras se separaron en 3 componentes: a) hojas, b) frutos + flores, y c) ramas. De cada componente se registró el peso seco en un archivo Excel. (Salgado-Negret *et al.*, 2018)

#### **6.4 Análisis de nutrientes de la hojarasca.**

Los análisis de nutrientes de la hojarasca se realizaron únicamente en cuatro trampas por parcela (trampas uno, cuatro, cinco y ocho) (Figura 4). De las cuales se generó una muestra compuesta, mezclando la hojarasca colectada cada tres meses en cada trampa. De esta manera, hubo un total de cuatro periodos en los que se analizaron los nutrientes: Nitrógeno (N) y Carbono (C), los cuales se llevaron a cabo en el Laboratorio de Biogeoquímica de la Universidad Nacional de Colombia. Una vez secas, las muestras de hojarasca fueron molidas para obtener un total de 20 g de muestra en polvo (Salgado-Negret *et al.* 2018).

### **6.5 Variables ambientales.**

En cuanto a los parámetros ambientales, teniendo en cuenta que son zonas geográficamente cercanas se tomaron los datos de acuerdo a la estación meteorológica del IDEAM más cercana, teniendo en cuenta que existen 2046 estaciones meteorológicas en Colombia, que generan datos mensuales de temperatura, humedad y precipitación (resolución espacial de ~ 90 m).

### **6.6 Análisis de los datos.**

Una vez obtenidos los datos, se construyeron bases de datos mediante el programa Microsoft Excel, se corroboró la presencia de errores o datos extremos mediante estadística descriptiva. Se emplearon promedio y desviaciones estándar para cada una de las variables: producción de hojarasca y el retorno potencial de nutrientes para posteriormente ser procesados en el lenguaje informático R (R Core Team 2019).

Para el cálculo de la producción de hojarasca, se relacionó lo recolectado en cada trampa por unidad de área expresada en kilogramos por hectárea en cada réplica (sitios). Se efectuaron pruebas de normalidad por medio del método de Shapiro-Wilk para cada uno de los estados de sucesión. Seguidamente para determinar la variación de la producción de hojarasca a través de la sucesión y el tiempo (1° objetivo), se implementó un modelo aditivo generalizado (GAM) de coeficientes variantes con P-Spline cíclica, adecuada para fenómenos que se repiten en ciclos temporales como las variaciones fenológicas en las plantas (Wood, 2017) con el paquete para ajuste de modelos GAM mgcv (Wood, 2009). Para comparar las

diferencias entre pares de estados sucesionales se estimaron intervalos de confianza del 95% para diferenciar las tendencias en cuanto a producción de hojarasca, dados los parámetros del modelo entre los estados sucesionales en cada mes de colecta (Wood, 2017). Dicho modelo permite observar la tendencia de la producción de hojarasca en estados sucesiones individuales, además, de suavizar las covariables continuas y ajustar relaciones no lineales con la variable dependiente:

$$g(y_{ij}) = \beta_0 + \beta_{1j}\text{Sucesion}_{ij} + f_j(\text{Tiempo}_i) + \epsilon_i, \quad \epsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$$

donde  $Y_{ij}$  es la producción de hojarasca por hectárea, con función de enlace  $g$  gaussiana en escala logarítmica;  $\beta_0$  es el intercepto, es decir, el valor esperado de la producción de hojarasca  $Y_{ij}$  en la Sucesión de referencia;  $\beta_{1j}$  es la diferencia entre el valor esperado para la sucesión  $j$  y  $\beta_0$ ;  $F_j$  son funciones de suavizado para la variable Tiempo y representa la tendencia de la producción de hojarasca para la Sucesión  $j$ ;  $\epsilon_i$  representa los residuos, normalmente distribuidos con media 0 y varianza  $\sigma^2$ . Para calcular las tasas de retorno potencial de nutrientes (2° objetivo), se determinaron mediante el cálculo del producto de la concentración del nutriente por la cantidad de material foliar (Castellanos y León, 2010; Flórez *et al.*, 2012):

### **Producción de hojarasca (kg/ ha) X [Concentración] del nutriente.**

Adicionalmente, se ajustaron modelos lineales ordinarios (OLS) por separado para las variables respuestas: concentración de los nutrientes en porcentaje y los retornos potenciales de nutrientes con el paquete tidyverse (Wickham 2016). Se tomó la sucesión y el número de colecta como variables independientes o variables explicativas de tipo categóricas.

$$Y \sim \beta_0 + X_1(\text{Sucesión}) + X_2(\text{Colecta})$$

Donde  $Y$  es la variable respuesta (retorno potencial de nutrientes y/o % de nutrientes);  $\beta_0$  es el coeficiente;  $X_1$  variable explicativa sucesión y  $X_2$  representa la variable tiempo que en este caso está determinado por el número de colecta, adicionalmente, para comparar las diferencias entre pares de estados

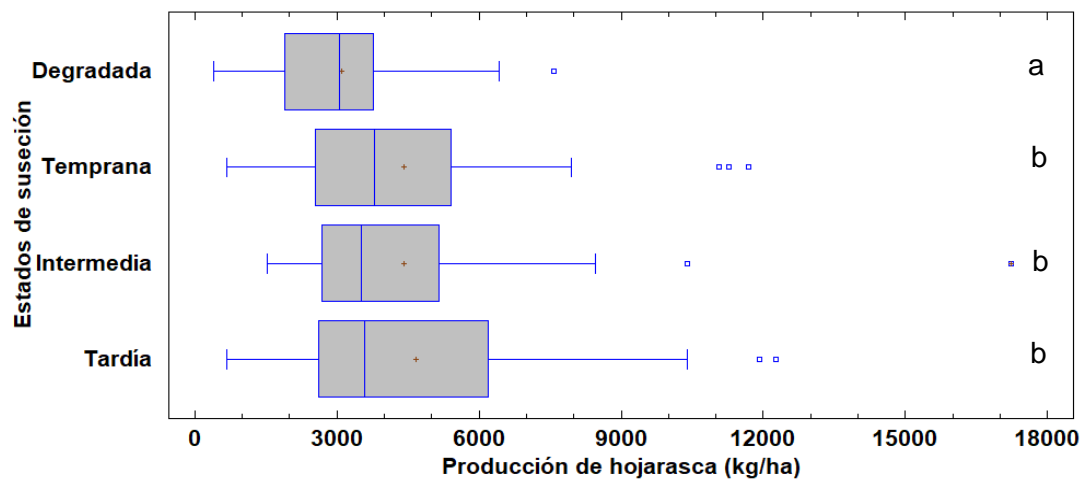


sucesionales se estimaron intervalos de confianza del 95% de la diferencia de las tendencia de la concentración nutrientes y los retornos potencial de nutrientes de la de hojarasca, dados los parámetros a partir de un ANOVA de 2 vías con interacciones entre los estados sucesionales en cada colecta (Wood, 2017).

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Producción de hojarasca

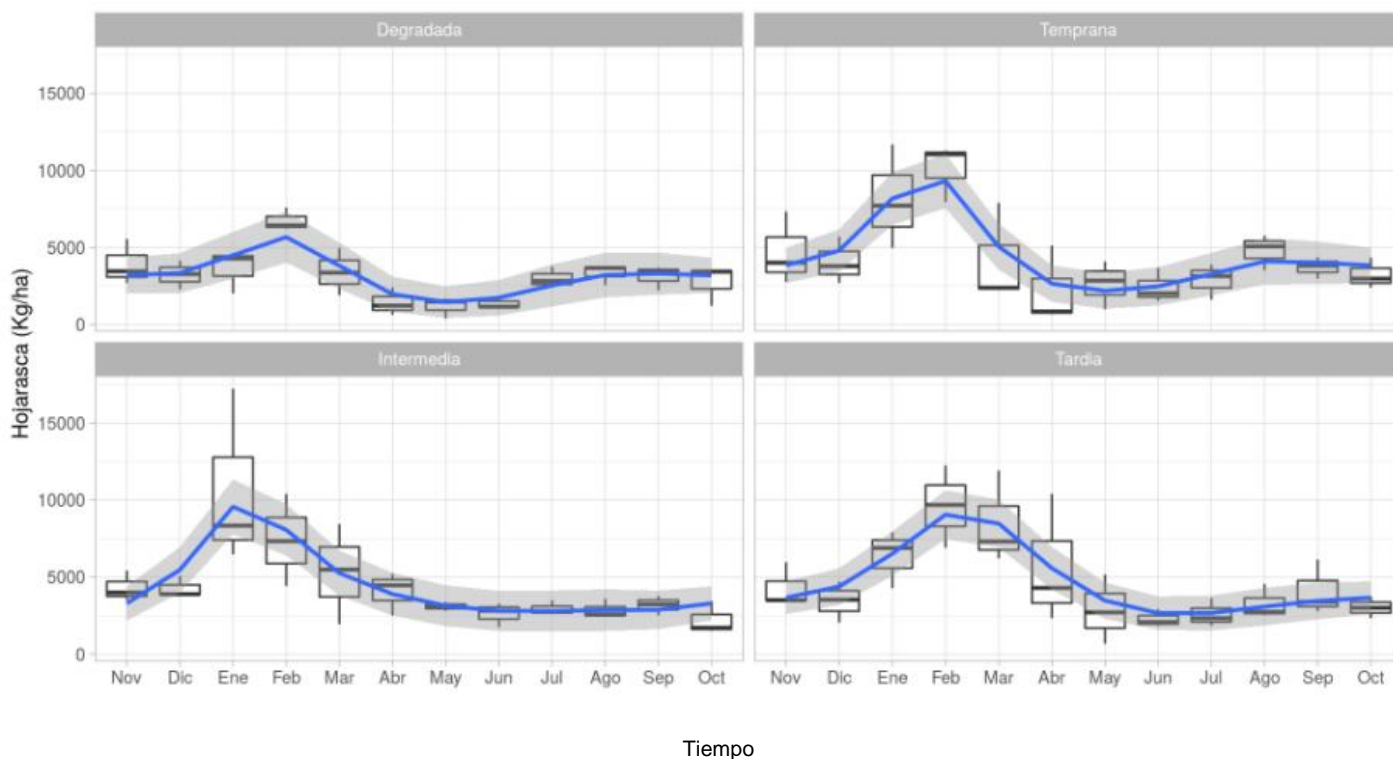
La producción media anual de hojarasca en las doce parcelas evaluadas fue de 4057 kg/ha. El estado sucesional degrada registró la menor producción anual de hojarasca (3089 kg/ha) y presentó diferencias significativas respecto a los demás estados sucesionales, los cuales no difirieron entre sí (temprana: 4420 kg/ha; intermedia: 4367 kg/ha; tardía: 4350 kg/ha) (Anexo 1, Figura 5).



**Figura 5.** Producción de hojarasca por hectárea según estado sucesional. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

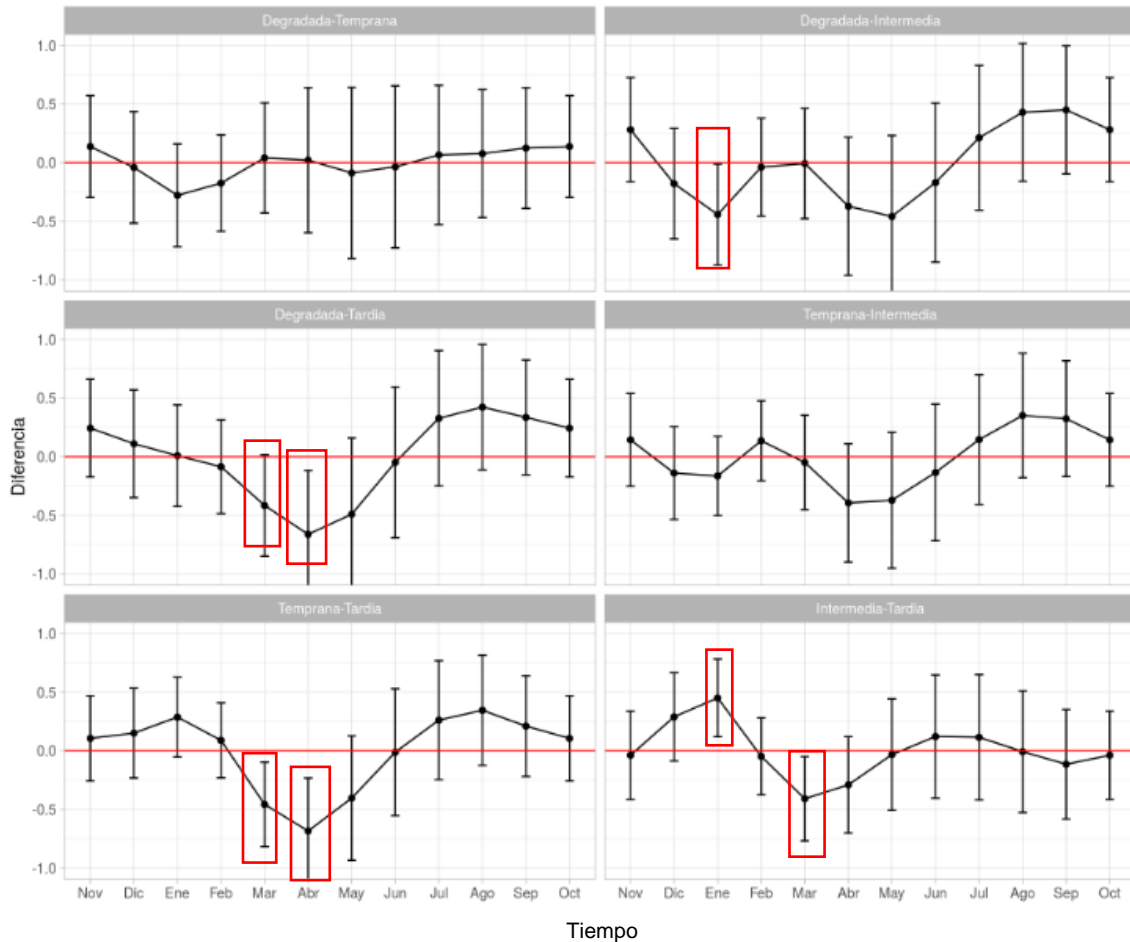
Respecto a la variación temporal de la producción de hojarasca, se observó un comportamiento no lineal y no constante en todos los estados sucesionales ( $P < 0.01$  Anexo 2). Las mayores tasas de producción de hojarasca fueron registradas durante la época seca (enero-abril), y el aporte fue disminuyendo a medida que aumentaron las precipitaciones en el área de estudio (Figura 5).

Todos los estados sucesionales presentaron el mayor aporte de hojarasca en febrero (degradada: 6746 kg/ha; temprana: 10,100 kg/ha y tardía: 9621 kg/ha), con excepción del estado intermedio que presentó el mayor aporte en el mes de enero (10,689 kg/ha), dicha diferencia fue significativa (Figura 6).



**Figura 6.** Tendencia de la producción de hojarasca en kg/ha por estado sucesional en un año de muestreo. La línea azul representa el valor esperado del modelo y la banda gris del intervalo de confianza al 95%.

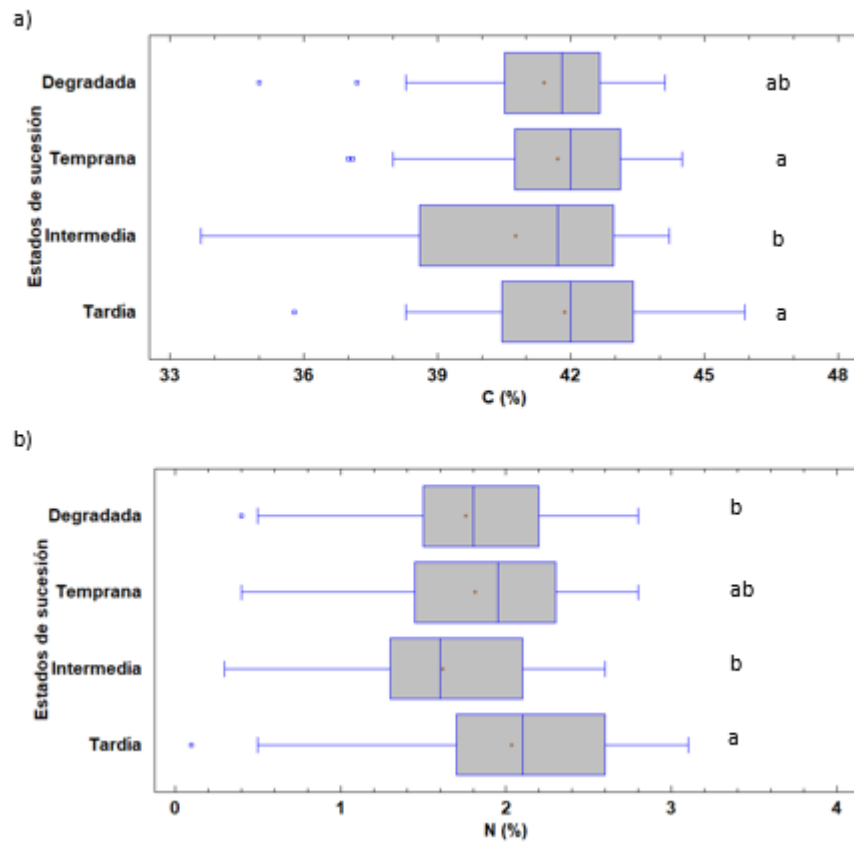
Aunque la tendencia general en la producción de hojarasca anual fue similar entre estados sucesionales, al realizarse las comparaciones por pares de sucesión, el estado sucesional tardía presentó diferencias significativas en los meses marzo y abril con todos los estados sucesionales y para los meses de enero y marzo con la sucesión intermedia (Figura 7). También hubo diferencias entre los estados sucesionales degradada e intermedia para el mes de enero (Figura 7).



**Figura 7.** Diferencias de la producción de hojarasca entre pares de estados sucesionales dado el tiempo.

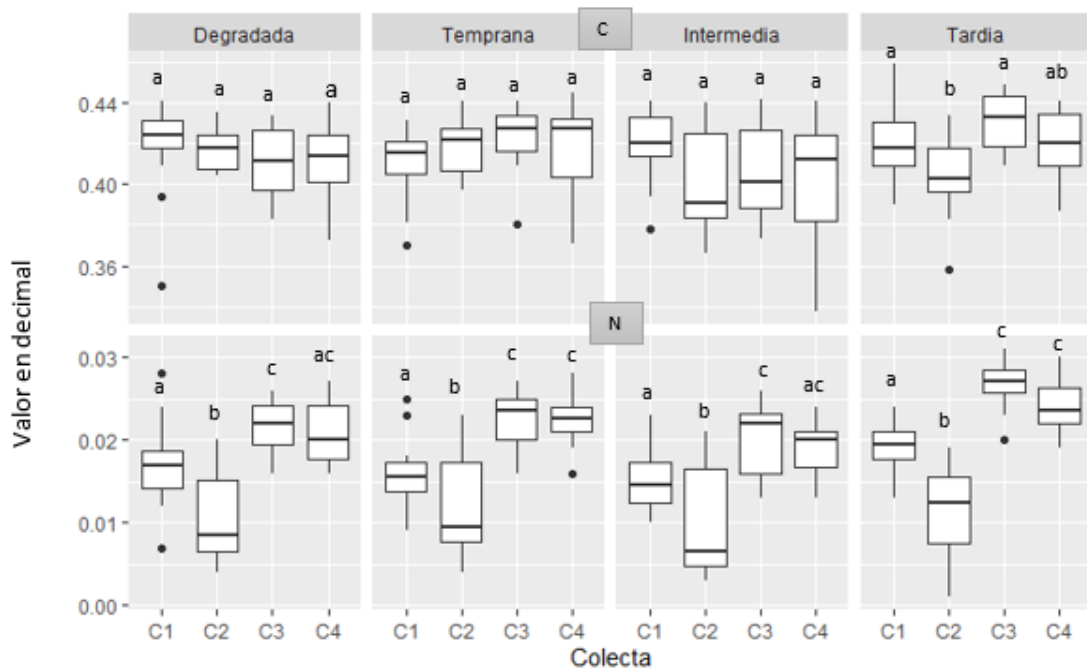
## 7.2 Nutrientes

La concentración media anual de Carbono en la hojarasca fue de 41,4% y varió entre estados sucesionales, con diferencias significativas entre el estado intermedia (40,7%) y los estados temprana (41,7 %) y tardía (41,8 %). Los demás estados sucesionales no variaron entre ellos (degradada: 41,3 %) (Figura 6). Respecto al Nitrógeno, la concentración media anual fue de 1,80% y se encontraron diferencias significativas entre el estado tardía (2,0 %) con los estados degradada (1,7 %) e intermedia (1,6 %). Los demás estados sucesionales no variaron entre ellos (temprana 1,8%) (Figura 8).



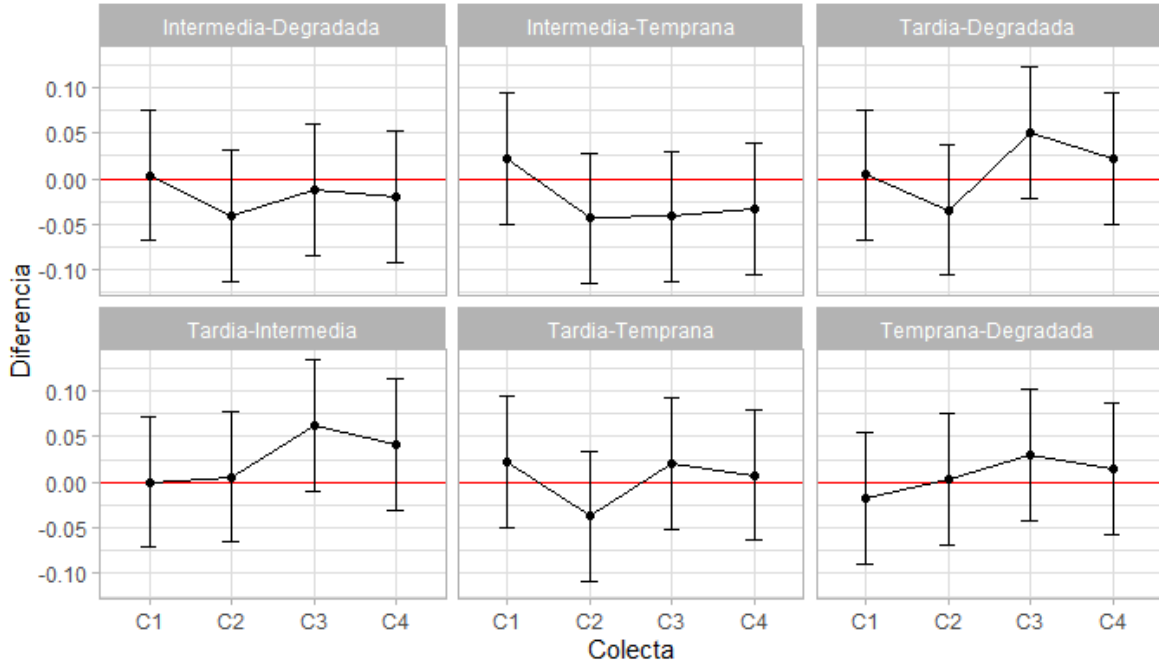
**Figura 8.** Porcentaje de: a) Carbono, y b) Nitrógeno en cada estado sucesional del área de estudio. Las diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

Respecto a la variación temporal de nutrientes, el Carbono solo presentó diferencias significativas para la sucesión tardía, variando en la colecta 2 (época seca) con menores valores en comparación a las colectas 1 (época seca) y 3 (época de lluvias), el resto no presentaron diferencias entre sí (Figura 8, anexo 10). Por el contrario, el Nitrógeno fue altamente sensible a la época climática. En todos los estados sucesionales, las colectas realizadas en la época lluviosa (colectas 3 y 4) presentaron los mayores porcentajes de nitrógeno, en particular la colecta 3 la cual difirió significativamente de las colectas realizadas en época seca (Figura 9, anexo 11).

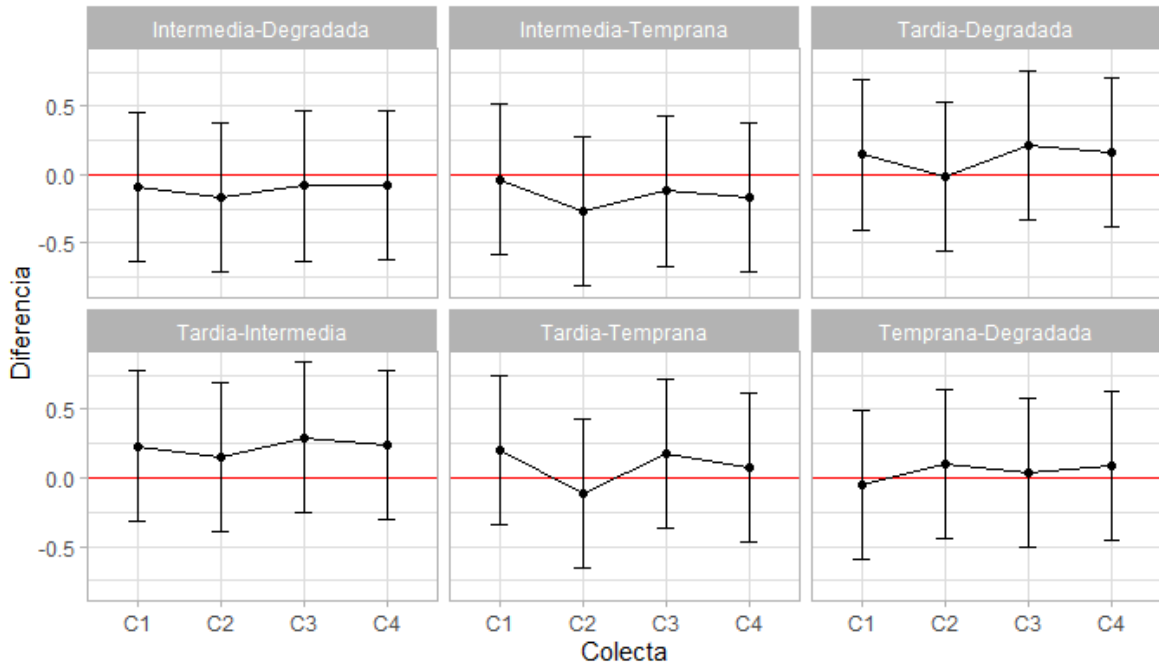


**Figura 9:** Tendencia de los nutrientes Carbono (C) y Nitrógeno (N) según estado sucesional y el periodo de colecta en el área de estudio. Las diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

Al comparar entre pares de estados sucesionales en función de la época climática, no se reportaron diferencias significativas para ningún nutriente en ningún estado sucesional (Figura 10 y 11).



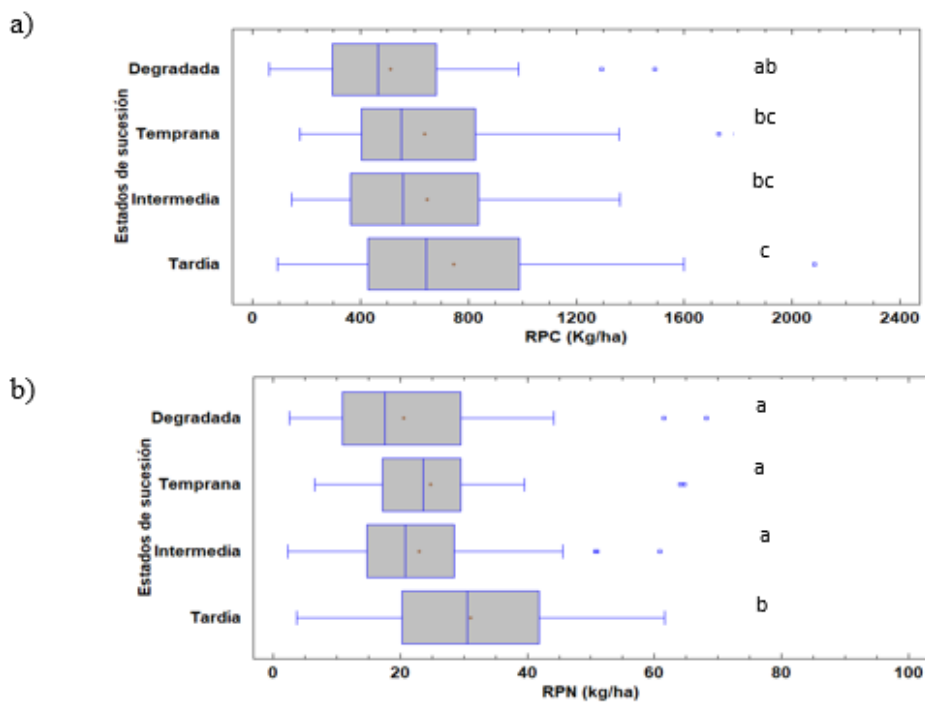
**Figura 10.** Tendencia del nutriente Carbono según estado sucesional y colecta en el área de estudio.



**Figura 11.** Tendencia del nutriente Nitrógeno en bruto según estado sucesional y colecta en el área de estudio.

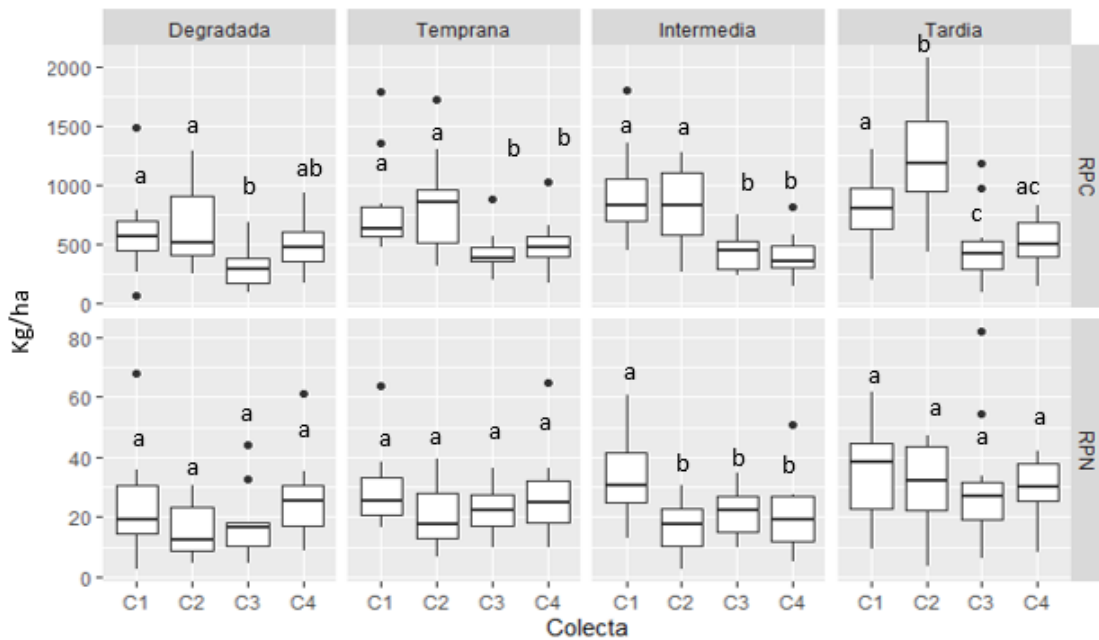
### 7.3 Retornos potenciales de nutrientes

El retorno potencial anual de carbono fue de 635,8 kg/ha. Solo se reportaron diferencias entre el estado sucesional tardía (745,8 kg/ha) y degradada (510,7 kg/ha), los demás estados no presentaron diferencias significativas entre sí (temprana: 638,8 kg/ha e intermedia: 648,0 kg/ha) (Figura 11). Respecto al Nitrógeno, el retorno potencial anual fue de 24,86 kg/ha, el estado tardía (31,1 kg/ha) varió significativamente de los estados degradada (20,6 kg/ha), temprana (24,7 kg/ha) e intermedia (23,0 kg/ha). Los demás estados no reportaron diferencias significativas entre ellos (Figura 12).



**Figura 12.** Tendencia del retorno potencial Carbono (a) y el Nitrógeno (b) según estado sucesional en el área de estudio. Las barras indican límites superior e inferior de la caja, y diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

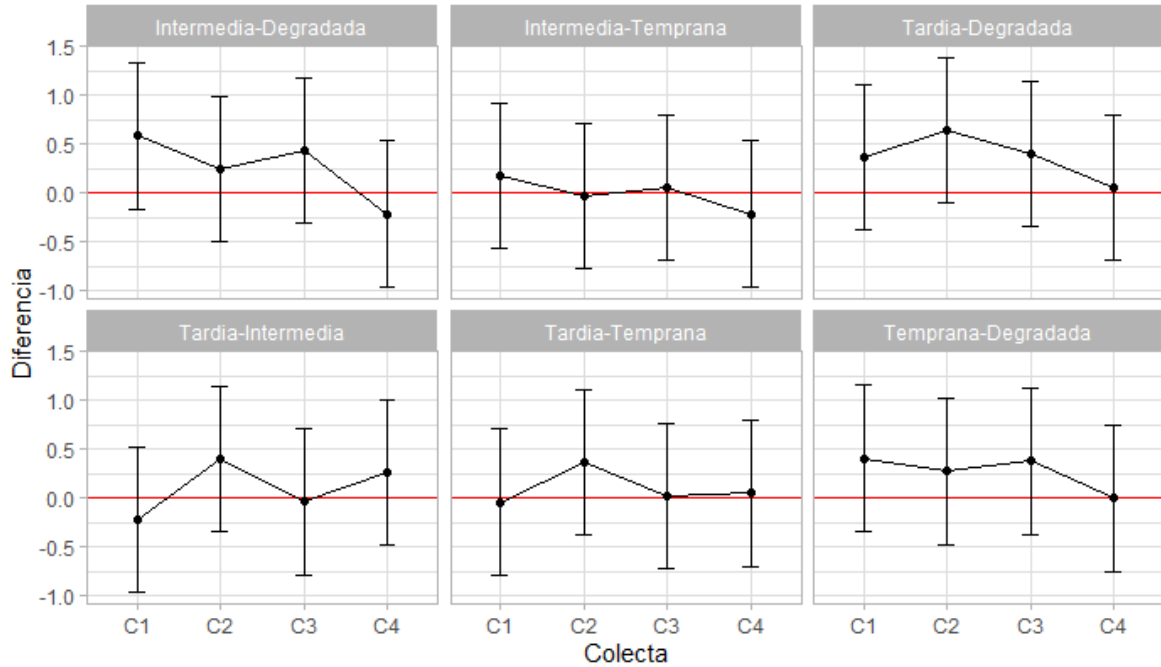
De acuerdo a la variación temporal, los mayores retornos potenciales de carbono fueron registrados durante la época seca (entre las C1 y C2) variando significativamente de los demás estados para todos los estados sucesionales, con excepción del estado degradada en el que solo variaron significativamente con la colecta 3 y para el estado tardía la colecta 1 fue similar a la 4 (Figura 13, Anexo 12). Por el contrario, para el retorno potencial de Nitrógeno, solo se reportaron diferencias significativas en el estado intermedia, donde la colecta 1 varió significativamente de las demás colectas que no variaron entre ellas (Figura 13, Anexo 12).



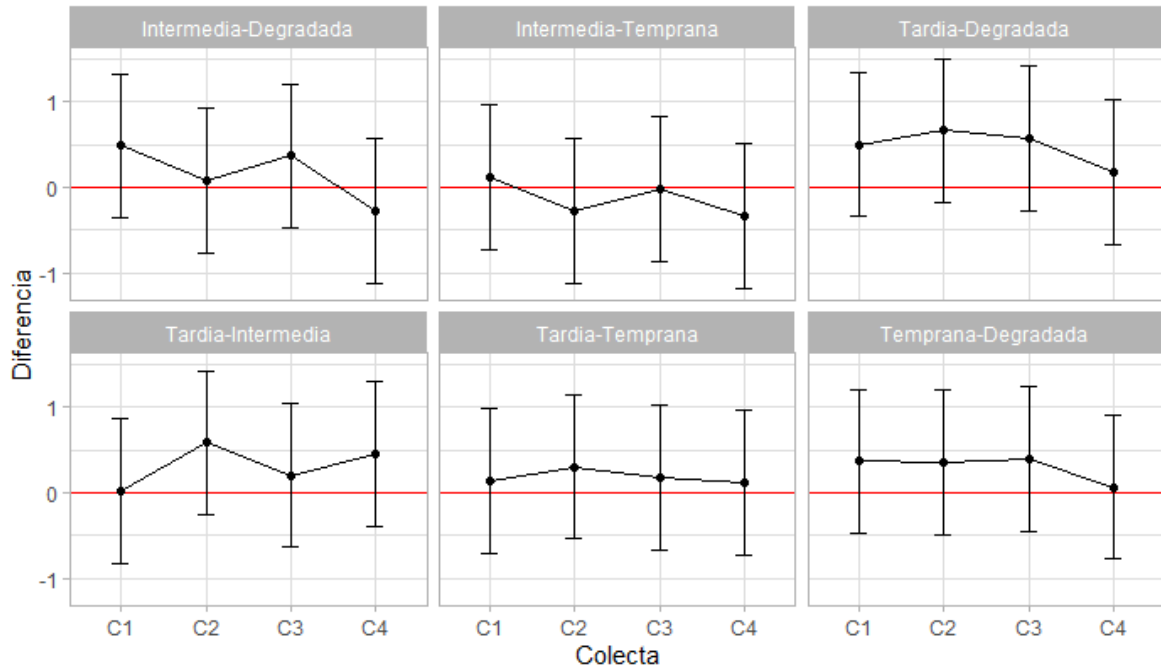
**Figura 13:** Tendencia del retorno potencial de Carbono (RPC) y Nitrógeno (RPN) según estado sucesional y el número de colecta en el área de estudio. Diferentes letras muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

No se reportaron diferencias significativas para el retorno potencial de Carbono o Nitrógeno entre colectas al comparar pares de estados sucesionales (Figura 14 y 15, Anexo 8)





**Figura 14.** Diferencias de los retornos potencial de carbono entre pares de estados sucesionales dado el tiempo.



**Figura 15.** Diferencias de los retornos potencial de Nitrógeno entre pares de estados sucesionales dado el tiempo.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 Producción de hojarasca

El aporte de hojarasca de nuestros remanentes de bosque seco en el Caribe colombiano reportó un rango anual entre los 3089– 4350 kg/ha, estos valores son similares a los reportados para otros bosques Neotropicales. Por ejemplo, en México estudios realizados en el bosque seco, reportaron un aporte de hojarasca que osciló entre los 3800 y 5200 kg/ha anuales (Martínez-Yrizar, 1990; Whigham *et al.*, 1990; Mass *et al.*, 1995; Lawrence, 2005; Rivera-Vazquez *et al.*, 2013; Aryal *et al.*, 2015), para un bosque tropical seco de Brasil se reportó un aporte de 4300 kg/ha anual (Souza *et al.*, 2019) y para un ecosistema de bosque seco de Costa Rica aportes entre los 3000 y 4750 kg/ha anuales (Kalácska *et al.*, 2005).

Contrario a nuestra hipótesis, no hubo una tendencia diferencial en la producción de hojarasca a través de la sucesión, no se reportaron diferencias significativas, solo el estado degradada varió respecto a los demás estados sucesionales. La producción y acumulación de hojarasca incrementa rápidamente en las etapas tempranas de sucesión (Ewel, 1976). Adicionalmente, se reporta que la dominancia de especies deciduas disminuye con la edad sucesional del bosque (Locbeck *et al.*, 2013), lo que implica mayor aporte de hojarasca en la estación seca para la sucesión temprana, por lo que se esperaba un mayor aporte de hojarasca en estados tempranos de sucesión, debido a que la caducidad foliar es importante en ambientes extra secos que caracterizan las primeras etapas de sucesión (Poorter & Markesteijn, 2008, Locbeck *et al.*, 2013). Sin embargo, el bajo aporte de hojarasca en las parcelas degradadas parece estar relacionado con la estructura del bosque, el cual, está dominado por individuos de baja estatura y poca área basal (Calvo *et al.*, 2012, Poorter y Markesteijn, 2008; Pineda-García *et al.*, 2013). Los resultados también mostraron que la producción de hojarasca incrementa rápidamente después de los primeros 15 años de abandono al no

reportar diferencias estadísticas entre los estados temprano, intermedio y tardío, esto coincide con lo reportado en estudios anteriores, donde la producción de hojarasca alcanza aportes similares en bosques >60 años a los 18 años de abandono (Chazdon, 2008; Stoner y Sanchez 2009; Ramírez, 2015).

Como era esperado, el mayor aporte de hojarasca en todos los estados sucesionales se generó en la temporada seca, lo que está relacionado con la deciduosidad foliar como principal estrategia de las plantas del bosque seco para lidiar con el déficit hídrico, reduciendo así la pérdida de agua por transpiración (Martins y Rodrigues, 1999; Poorter y Markesteijn, 2008; Jaramillo, 2018). Sin embargo, se destaca que los mayores aportes de hojarasca fueron asincrónicos en el tiempo, lo que puede indicar que factores locales como la topografía (Mendez-Alonso *et al.*, 2012), la cercanía a fuentes de agua y las perturbaciones naturales o no (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Whigham *et al.*, 1991; Campo y Vázquez-Yanes, 2004) podrían tener un impacto sobre este proceso ecosistémico. Adicionalmente, esas variaciones pueden estar relacionadas con las diferentes estrategias de respuesta al déficit hídrico, las cuales varían a lo largo de la sucesión e introducen la variabilidad espacial entre las condiciones medio ambiente y la caducidad (Cuba *et al.*, 2013, Aryal *et al.*, 2015). Cabe resaltar que, las diferencias entre estados sucesionales solo fueron encontradas en la época seca, lo que resalta la importancia de las diferencias fenológicas para el mantenimiento de procesos ecosistémicos como el ciclaje de nutrientes y carbono (Espinosa *et al.*, 2011).

## **8.2 Nutrientes.**

Las concentraciones de Carbono (41,3% - 41,8%) y Nitrógeno (1,6% - 2,0%) se encontraron dentro del rango reportado por otros estudios realizados en el bosque seco tropical (C: 38,2-46% y N: 1,5% -2,0%) (Hughes *et al.*, 1999; Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003; Kaspari *et al.*, 2008; Negash y Starr 2013; Moura *et al.*, 2015).

Para el caso del Carbono, no se registró un patrón claro, las diferencias fueron encontradas en las sucesiones tardía y temprana con intermedia, cabe destacar que prácticamente se obtuvo un porcentaje anual muy similar entre las sucesiones tardía y temprana, esto concuerda con lo anteriormente reportado, donde mencionan que el Carbono puede llegar a alcanzar el nivel de bosque maduro a la edad de 20 años, es decir, a partir de las etapas tempranas de sucesión (Fonseca *et al.*, 2011; Hughes *et al.*, 1999; Jaramillo *et al.*, 2003). Sin embargo, ellos recomiendan que es importante realizar más estudios de carácter interanual para comprender mejor estos patrones, de hecho, mencionan que estudios de 2 años aun no son suficiente para determinar realmente estos patrones (Moura *et al.*, 2016). Para el caso del Nitrógeno, tampoco se evidenció una tendencia clara, pero se puede destacar que las diferencias se encuentran en los extremos, es decir que los mayores porcentajes ocurren en el estado de bosque maduro ya que hay una mayor estratificación vertical, lo que genera cambios en las condiciones microclimáticas como menor radiación y estrés hídrico, lo cual favorece el establecimiento de plantas con estrategias adquisitivas con altas concentraciones de nutrientes (Lohbeck *et al.* 2013). Sin embargo, se reporta que solo la sucesión como variable no explica a totalidad los patrones de nutrientes, se hace necesario incluir patrones fenológicos comunitarios para así obtener una mejor comprensión de los cambios sucesionales en la caída y calidad de la hojarasca y qué tan rápido se recuperan estas funciones importantes en los bosques secundarios (Souza *et al.*, 2019).

Al evaluar los retornos potenciales de nutrientes a partir de las concentraciones anteriormente mencionadas, el menor retorno de Carbono se reportó en la sucesión degradada, que solo varió con tardía. Estos menores retornos están relacionados con la baja cantidad de hojarasca debido a la menor cobertura de dosel del estado degradada, ya que lo que se retorna al suelo del bosque a partir de la hojarasca depende de lo que se produce y los componentes de la misma (Yang *et al.*, 2006; Mlambo y Nyathi, 2007). Por otro lado, el retorno potencial

Nitrógeno, reportó diferencias tal como se esperaba en la hipótesis, el estado sucesional tardía presentó valores más altos que el resto de estados, pero, teniendo en cuenta que este componente va ligado a los nutrientes en bruto que para el caso del Nitrógeno no reportó diferencias tan claras, hace que la influencia de este comportamiento este jalonado por la producción de hojarasca, que en los estados de bosque maduro es alta, por ende sustenta el incremento de los retornos de dicho nutriente (Yang *et al.*, 2006; Mlambo y Nyathi, 2007).

Respecto a la variación estacional, el Carbono a lo largo del tiempo permaneció constante, solo reportó una diferencia en el estado tardía, en la colecta 2 que pertenece a la época seca, y obtuvo menores porcentajes que el resto a excepción de la colecta 4. Este resultado no es claro, pero existen reportes que mencionan que las liberaciones de nutrientes tienden a ser menor en época seca, debido a que tanto la productividad del bosque, como la actividad de la comunidad microbiana, son favorecidas por la mayor disponibilidad de agua (Schuur *et al.*, 2001; Saynes *et al.*, 2005). Aunque los mayores aporte de hojarasca se registraron en la época seca, las mayores concentraciones de Nitrógeno se reportaron en la hojarasca de la época de lluvia para todos los estados sucesionales, esto parece estar ligado a que una fracción importante de la caída de la hojarasca durante el período lluvioso está asociada con los fuertes vientos que derriban las hojas jóvenes que aún están firmemente adheridas a las ramas y con altos contenidos de Nitrógeno (Aranguren *et al.*, 1982) el cual, tiene mayor movilidad y se transportan desde los órganos viejos de la planta a órganos jóvenes, característica principal de los macronutrientes en las hojas (Conti 2000). Adicionalmente, esto indica cierto grado de reasignación de nitrógeno antes de la caída de las hojas que fue particularmente evidente para el pico en la estación seca (Aranguren *et al.*, 1982).

A pesar que las concentraciones de Carbono no fueron claras a lo largo de tiempo, los retornos potenciales de Carbono fueron mayores en época seca en todos los

estados a excepción de degradada, esto se debe a que la variación en la entrada de nutrientes va ligada a las diferencias en la producción total de hojarasca, con más hojarasca en la estación seca, los bosques maduros depositan mayor porcentaje de nutrientes que los bosques más jóvenes (Read y Lawrence 2003). A pesar de que las concentraciones de Nitrógeno fueron mayores en época de lluvias, no se reportó variación de acuerdo a la temporalidad en los retornos potenciales de Nitrógeno, este resultado parece estar ligado a que muchas veces esas variaciones no son tan evidentes en periodos cortos de tiempos, por ende se hace necesario medirlo durante varios años para capturar mejor los límites de retornos en los bosques secos, el papel clave de la disponibilidad de agua para las transformaciones de N y su disponibilidad en ecosistemas están sujetos a cantidades de lluvia escasas o marcadamente estacionales (Davidson *et al.*, 1993; Campo *et al.*, 1998; Austin *et al.* 2004) , esto indica que el agua más que la cantidad de nutrientes aportados controlan los retornos en este ecosistema (Rentería *et al.*, 2005).

Por último, es importante señalar que la disponibilidad hídrica no solo es determinada por la precipitación, sino también por cómo se distribuye el agua en el suelo, la cual está ligada a las características edáficas y topográficas (Paruelo *et al.*, 2000; Reynolds *et al.*, 2000), así como a las condiciones microclimáticas. Teniendo en cuenta que el área de estudio solo cuenta con una estación meteorológica (IDEAM), no se contó con datos suficientes para realizar este análisis a escala más pequeña y así poder señalar las relaciones encontradas a escala microambiental. Adicionalmente, cabe aclarar que la historia del uso de tierra puede inducir a esta variación local, lo que hace que sea necesario incluirla en este tipo de estudios, teniendo en cuenta que es una parte muy real de la mayoría de los paisajes tropicales y debe analizarse explícitamente (Lawrence, 2005).

## CONCLUSIONES

- Acorde a nuestra hipótesis, se encontró que la caída de hojarasca se vio mayormente marcada por las condiciones climáticas, las diferencias fueron reportadas durante la estación seca, lo que está relacionado con la deciduosidad foliar como principal estrategia de las plantas del bosque seco para lidiar con el déficit hídrico, reduciendo así la pérdida de agua por transpiración.
- Teniendo en cuenta nuestra hipótesis, las diferencias solo se encontraron en el estado degradada con el resto, no obstante, esto parece estar relacionado con la estructura del bosque, el cual, está dominado por individuos de baja estatura y poca área basal.
- Teniendo en cuenta los nutrientes y retornos potenciales, para el caso del Carbono la variación estuvo dada por las diferencias en la producción total de hojarasca en cada uno de los estados a raíz de las condiciones climáticas, con más hojarasca en la estación seca, los bosques maduros depositaron mayor porcentaje de nutrientes que los bosques más jóvenes.
- El nitrógeno reportó sus mayores porcentajes en la hojarasca de la época de lluvia, esto parece estar ligado a que una fracción importante de la caída de la hojarasca durante el período lluvioso está asociada con los fuertes vientos que derriban las hojas jóvenes que aún están firmemente adheridas a las ramas y con altos contenidos de nitrógeno, el cual, tiene mayor movilidad y se transportan desde los órganos viejos de la planta a órganos jóvenes, característica principal de los macronutrientes en las hojas.
- Se hace necesario incluir patrones fenológicos comunitarios para así obtener una mejor comprensión de los cambios sucesionales en la caída y calidad de la hojarasca y qué tan rápido se recuperan dichos factores importantes en los bosques secundarios.

## RECOMENDACIONES

- Realizar monitoreos con mayor inversión de tiempo de muestreo para corroborar las estimaciones de producción de hojarasca realizadas y sus relaciones encontradas con temperatura y precipitación a escala local.
- Uso de equipos de monitoreo de variables ambientales **in situ** de manera simultánea para cada uno de los estados de sucesión que permita relacionar el efecto real de las variables ambientales con los parámetros de evaluación de cada uno de los sitios.
- Realizar más estudios de producción de hojarasca teniendo en cuenta las especies dentro de las parcelas para determinar la variabilidad espacial y temporal a mayor escala y así determinar las diferentes estrategias de respuesta al déficit hídrico, lo que resaltaría la importancia de las diferencias fenológicas para el mantenimiento de procesos ecosistémicos como el ciclaje de nutrientes y Carbono.
- Debido a la importancia que representa la caída de hojarasca para el pool nutrientes en los bosques secos tropicales, se propone realizar estudios con especies claves, que puedan ser empleadas en programas de restauración ecológica.



## BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. & Chapin, F. S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In Fitter, A. H. & Raffaelli, A. H. (eds.). *Advances in Ecological Research*. pp. 30: 1-67. Academic Press. UK
- Aerts, R. (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns. *Journal of Ecology*, 597-608.
- Aguilar, Y. (2016). Aportes de materia orgánica vía hojarasca fina en áreas con diferentes edades de rehabilitación en la mina de carbón del Cerrejón, la Guajira, Colombia (Doctoral dissertation, Universidad del Magdalena).
- Álvarez-Sánchez, J., & Harmon, M. E. (2003). Descomposición de hojarasca: hojas y madera. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*, 108-122.
- Andrade, Á. (2007). Aplicación Del Enfoque Ecosistémico en Latinoamérica. CEM - UICN. Bogotá, Colombia.
- Aranguren, J., Escalante, G., & Herrera, R. (1982). Nitrogen cycle of tropical perennial crops under shade trees I. Coffee. In *Nitrogen cycling in ecosystems of Latin America and the Caribbean* (pp. 247-258). Springer, Dordrecht.
- Arias, C. & J. Torres. (1990). Dinámica de la vegetación de las Lomas del sur del Perú: Estacionalidad y Productividad Primaria, Caso: Lomas de Atiquipa (Arequipa). *Zonas Áridas* 6:55-76.
- Arunachalam, K., Arunachalam, A., & Melkania, N. P. (1999). Influence of soil properties on microbial populations, activity and biomass in humid subtropical mountainous ecosystems of India. *Biology and Fertility of Soils*, 30(3), 217-223.
- Aryal, D. R., De Jong, B. H., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., & Esparza-Olguin, L. (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient transfer in semi-evergreen tropical forests of SE Mexico. *Nutrient cycling in agroecosystems*, 103(1), 45-60.

- Attiwill, M. & Adams, A. (1993) Nutrient cycling in forests. *New Phytologist*, 124, 561–582.
- Barlow, J., Gardner, A., Ferreira, V. & Pérez, A. (2007). Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forest in the Brazilian Amazon. *Forest Ecol. Manag.* 247:91-97.
- Berg, B. (1986) Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils - a mini review. *Scandinavian Journal of Forestry Research*, 1, 359-369.
- Berg, B., & Meentemeyer, V. (2001). Litter fall in some European coniferous forests as dependent on climate: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(2), 292-301.
- Bonilla, R., Roncallo, B., Jimeno, J., & García, T. (2008). Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 9(2), 5-11.
- Bonilla, R., Roncallo, B., Jimeno, J., & García, T. (2008). Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 9(2), 5-11.
- Borchert, R., & Rivera, G. (2001). Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology*, 21(4), 213-221.
- Campo, J., & Vázquez-Yanes, C. (2004). Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, 7(3), 311-319.
- Campo, J., Jaramillo, V. J., & Maass, J. M. (1998). Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, 115(1-2), 167-172.
- Castellanos Barliza, J., & León Peláez, J. (2010). caída de hojarasca y dinámica de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (MIMOSACEAE) de Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 15(2).

- Castellanos Barliza, J., & León Peláez, J. (2010). caída de hojarasca y dinámica de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (MIMOSACEAE) de Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 15(2).
- Castellanos Barliza, J., & León Peláez, J. (2010). caída de hojarasca y dinámica de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (MIMOSACEAE) de Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 15(2).
- Castellanos-Barliza, J., León-Peláez, J. D., Armenta-Martínez, R., Barranco-Pérez, W., & Caicedo-Ruíz, W. (2018). Contribuciones de materia orgánica y nutrientes a través de la hojarasca en un fragmento de bosque seco tropical urbano. *Revista de Biología Tropical*, 66(2), 571-586.
- Celentano, D., Zahawi, R. A., Finegan, B., Casanoves, F., Ostertag, R., Cole, R. J., & Holl, K. D. (2011). Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de varios modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1323-1336.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *science*, 320(5882), 1458-1460.
- Coley, D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53:209-233.
- Coley, D. (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Monogr.* 53:209-233.
- Conti, M. 2000. Dinámica de la liberación y fijación de potasio en el suelo. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina, disponible en: [www.ppi.org](http://www.ppi.org), consultado el 17(07).
- Cuba, N., Rogan, J., Christman, Z., Williams, C. A., Schneider, L. C., Lawrence, D., & Millones, M. (2013). Modelling dry season deciduousness in Mexican Yucatán forest using MODIS EVI data (2000–2011). *GIScience & remote sensing*, 50(1), 26-49.
- de Moura, L. B., Diógenes, A. F., Campelo, D. A. V., de Almeida, F. L. A., Pousão-Ferreira, P. M., Furuya, W. M., ... & Oliva-Teles, A. (2019). Nutrient digestibility, digestive enzymes activity, bile drainage alterations and plasma metabolites of meagre (*Argyrosomus regius*) feed high plant protein diets supplemented with taurine and methionine. *Aquaculture*, 511, 734231.

- Espinal, L. S. y E. Montenegro (1977) Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia: memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Bogotá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, 237pp.
- Espinosa, C. I., Cabrera, O., Luzuriaga, A. L., & Escudero, A. (2011). What factors affect diversity and species composition of endangered Tumbesian dry forests in Southern Ecuador *Biotropica*, 43(1), 15-22.
- Etter, A., C. Mcalpine & H. Possingham. 2008. Historical Patterns and Drivers of Landscape Change in Colombia Since 1500: A Regionalized Spatial Approach. *Annals of the American Association of Geographers* 98: 2-23.
- Ewel, J. (1976). Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *J. Ecol.* 64:293-308.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57(1), 1-32
- Flórez-Flórez, P., León, J. D., Osorio, W., & Restrepo-Llano, M. F. (2012). Dinámica de nutrientes en plantaciones forestales de *Azadirachta indica* (Meliaceae) establecidas para restauración de tierras degradadas en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 515–529.
- Fonseca, W., Benayas, J. M. R., & Alice, F. E. (2011). Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1400-1408.
- Galeano, G., Pineda, M. & Calderón, M. (2010). Effect of the substrate on the litter decomposition in three mangrove species in the Biosphere Reserve Seaflower, Colombian Caribbean. *Caldasia*, 411-424.
- Gerhardt K. and Hytterborn H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest –an introduction. *Journal of Vegetation Science* 3:361-364
- Givnish, T. J. (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva fennica*, 36(3), 703-743.
- González H, Cantú S, Ramírez L, Gómez M, Domínguez G, Bravo G, Maiti. (2008). Spatial and seasonal litterfall deposition pattern in the Tamaulipan

thornscrub, Northeastern Mexico. *Intern. J. Agric. Environ. Biotechnol.* 1:177-181.

- González-M, R., García, H., Isaacs, P., Cuadros, H., López-Camacho, R., Rodríguez, N & Idárraga-Piedrahíta, Á. (2018). Disentangling the environmental heterogeneity, floristic distinctiveness and current threats of tropical dry forests in Colombia. *Environmental Research Letters*, 13(4), 045007.
- Guariguata, R. & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecol. Manag.* 148:185-206.
- Guzmán, G., & Sánchez, J. (2003). La comunidad de desintegradores en una selva húmeda tropical. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. J. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.). Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/Instituto de Biología, UNAM/Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF*, 162-184.
- Heal O., Anderson J. y Swift M.J. (1997). Plant litter quality and decomposition: an historical overview. En: *Driven by nature: plant litter quality and decomposition* (Cadisch, G.; Giller, K.E., (Eds.) Wallingford, Oxon: CAB International, pp. 3-30.
- Herrera, R., Merida, T., Stark, M. & Jordan, F. (1978). Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. *Naturwissenschaften*, 65, 208–209.
- Hughes, R. F., Kauffman, J. B., & Jaramillo, V. J. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 80(6), 1892-1907.
- Instituto Alexander von Humboldt, IAvH. 1997. Caracterización ecológica de cuatro remanentes de Bosque seco Tropical de la región Caribe colombiana.
- Instituto Alexander von Humboldt, IAvH. 1998. Programa de inventarios de la biodiversidad Grupo de exploración y monitoreo GEMA. El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia.

- Jackson, C. R., Foreman, C. M., & Sinsabaugh, R. L. (1995). Microbial enzyme activities as indicators of organic matter processing rates in a Lake Erie coastal wetland. *Freshwater biology*, 34(2), 329-342.
- Jaramillo, A. (2003). La lluvia y el transporte de nutrientes dentro de ecosistemas de bosque y cafetales.
- Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., Maass, M., Nava-Mendoza, M., Castañeda-Gómez, L., Ahedo-Hernández, R., ... & Verduzco, A. (2018). Hurricane impact on biogeochemical processes in a tropical dry forest in western Mexico. *Forest Ecology and Management*, 426, 72-80.
- Kalácska, M., Calvo-Alvarado, J. C., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2005). Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. *Tree physiology*, 25(6), 733-744.
- Kaspari, M., Garcia, M. N., Harms, K. E., Santana, M., Wright, S. J., & Yavitt, J. B. (2008). Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology letters*, 11(1), 35-43.
- Kazakou, E., Vile, D., Shipley, B., Gallet, C., & Garnier, E. (2006). Covariations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology*, 20(1), 21-30.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O., & Garnier, E. (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, 104(6), 1151-1161
- Kummerow J, Castellanos J, Maass M, Larigauderie A (1990) Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73±80.
- Lawrence, D. (2005). Regional-Scale Variation in Litter Production and Seasonality in Tropical Dry Forests of Southern Mexico 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 561-570.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L., & Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 477-489.

- Leitão-Filho, F., Pagano, N., Cesar, O. Timoni, J.L. & Rueda, J. 1993. *Ecología da Mata Atlântica em Cubatão, SP*. EdUNESP, EdUNICAMP.
- Lodge, D. J., McDowell, W. H., & McSwiney, C. P. (1994). The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in ecology & evolution*, 9(10), 384-387.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez, M., Meave, J., Paz, H., & Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211-1216.
- López Hernández, J. M., González Rodríguez, H., Ramírez Lozano, R. G., del Valle Arango, J. I., Cantú Silva, I., Pando Moreno, M., ... & Gómez Meza, M. V. (2015). Producción de hojarasca y depósito potencial de nutrientes de las hojas en el Matorral Espinoso Tamaulipeco. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 6(30), 74-89.
- Maass, J., Vose, J. M., Swank, W. T., & Martínez-Yrizar, A. (1995). Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management*, 74(1-3), 171-180.
- Martínez-Yrizar, A., Nuñez, S., & Burquez, A. (2007). Leaf litter decomposition in a southern Sonoran Desert ecosystem, northwestern Mexico: Effects of habitat and litter quality. *Acta Oecologica*, 32(3), 291-300.
- Martins, V. & Rodrigues, R. 1999. Produção de serrapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Rev. Bras. Bot.* 22:405-412.
- McLaren, K. P., & McDonald, M. A. (2005). Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(4), 584-590.
- Melo, O., Fernandez-Méndez, F. & Villanueva, B. (2017). Hábitat lumínico, estructura, diversidad y dinámica de los bosques secos tropicales del Alto Magdalena. *Colombia Forestal*, 20(1), 19-30.
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Cruz-Zuluaga R, Rosell J and Olson M 2012 Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees *Ecology* 93 2397–406

- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., ... & Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491-505
- Mlambo D, Nyathi P (2007) Litterfall and nutrient return in a semi-arid Southern African savanna woodland dominated by *Colophospermum mopane*. *Plant Ecol* 196:101–110
- Montagnini, F., & Jordan, C. F. (2002). Reciclaje de nutrientes. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Editorial tecnológica, Cartago, Costa Rica, 167-191.
- Murillo, J. I., & Quílez, M. J. G. (2009). Uso del concepto de sucesión ecológica por alumnos de secundaria: la predicción de los cambios en los ecosistemas. *Enseñanza de las ciencias: revista de investigación y experiencias didácticas*, 27(1), 19-32.
- Murphy, G, & Lugo, E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean. pp. 9-34. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 450.
- Nascimento, A. & Villela, M. (2003). Produção de serrapilheira em um fragmento de Mata Atlântica na Reserva Biológica União, RJ: Efeito de borda. In VI Congresso de Ecologia do Brasil. Fortaleza, p.495-497.
- Nassar, J. M., Rodríguez, J. P., Sánchez-Azofeifa, A., Garvin, T., & Quesada, M. (2008). Manual of methods: human, ecological and biophysical dimensions of tropical dry forests. *Manual of methods: human, ecological and biophysical dimensions of tropical dry forests*.
- Negash, M., & Starr, M. (2015). Biomass and soil carbon stocks of indigenous agroforestry systems on the south-eastern Rift Valley escarpment, Ethiopia. *Plant and soil*, 393(1), 95-107.
- Oviedo, S. Y., Ríos, M., & Molina, L. J. (2013). Caída y descomposición de hojarascas de *Juglans neotropica* Diels (1906) (Juglandaceae) en un bosque montano andino, Pijao (Quindío), Colombia. *Actualidad Biológica*, 35(98), 33-43.



- Paruelo, J.M., Lauenroth, W.K., Roset, P.A., 2000. Technical note: estimating aboveground plant biomass using a photographic technique. *J. Range Manage* 53 (2), 190–193.
- Peláez, L., Hernández, G., & Lancho, G. (2009). Retranslocación y eficiencia en el uso de nutrientes en bosques del centro de Antioquia. *Colombia forestal*, 12, 119-140.
- Pineda, F., Paz, H., y Meinzer, C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and Leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36:405–418
- Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321-331.
- Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40(3), 321-331.
- Ramírez, A., Zapata, M., León, D., & González-Hernández, M. I. (2007). Caída de hojarasca y retorno de nutrientes en bosques montanos andinos de Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Interciencia*, 32(5), 303-311.
- Read, L., & Lawrence, D. (2003). Litter nutrient dynamics during succession in dry tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. *Ecosystems*, 6(8), 747-761.
- Reid, H; Huq, S. (2005). Climate change: Biodiversity and livelihood impacts. In Robledo, C; Kanninen, M; Pedroni, L. (eds.). *Tropical forest and adaptation to climate change: In search of synergies*. Bogor, Indonesia, CIFOR. p. 57-70
- Reid, H; Pisupati, B; Baulch, H. (2004). How biodiversity and climate change interact (on line). Science and Development Net. Biodiversity Dossier Policy Brief. Consultado 20 nov. 2007.
- Reynolds, H. L., Hungate, B. A., Chapin III, F. S., & D'Antonio, C. M. (1997). Soil heterogeneity and plant competition in an annual grassland. *Ecology*, 78(7), 2076-2090.

- Reynolds, J. F., Smith, D. M. S., Lambin, E. F., Turner, B. L., Mortimore, M., Batterbury, S. P. & Huber-Sannwald, E. (2007). Global desertification: building a science for dryland development. *science*, 316(5826), 847-851.
- Rivera Vázquez, R., Soto Pinto, L., Núñez Colín, C. A., De Jung, B., Hernández Rivera, M., & Ordóñez Díaz, J. A. (2013). Producción y tasa de descomposición de hojarasca en Acahuales de selva caducifolia en Chiapas. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 4(20), 20-30.
- Ropain, E. (2017). Dinámica de nutrientes en la hojarasca foliar de las especies *Mimosa arenosa* y *Caesalpinia mollis* (Fabaceae), utilizadas en planes de rehabilitación en la Mina del Cerrejón, La Guajira, Colombia.
- Salgado-Negrete, B., Rodríguez-Buriticá, S & González, R., (2018). Evaluación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos del bosque seco tropical. Instituto de Investigación en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Programa Ciencias de la Biodiversidad.
- Sariyildiz T, Anderson JM (2005) Variation in the chemical composition of green leaves and leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types. *For Ecol Manage* 210:303–319.
- Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J. D., & Campo, J. E. (2005). Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29(3), 282-289.
- Schuur, E. A., & Matson, P. A. (2001). Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia*, 128(3), 431-442.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499±500
- Souza, S. R., Veloso, M. D., Espírito-Santo, M. M., Silva, J. O., Sánchez-Azofeifa, A., e Brito, B. G. S., & Fernandes, G. W. (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *Forest Ecosystems*, 6(1), 1-12.

- Staaf, H. (1982) Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, 3, 161-170
- Stoner, K. E., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2009). Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and management*, 258(6), 903-906.
- Toro, C. A., Bautista, E. H. D., & Salazar, J. C. S. (2015). Descomposición de hojarasca asociada a arreglos agroforestales en la Amazonia Colombiana. *Momentos de Ciencia*, 12(1).
- Valle-Arango, D. & Ignacio, J. (2003). Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico colombiano. *Interciencia*, 28(3), 148-153.
- Vitousek, P. (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, 553–572.
- Weltzin, J. F., Keller, J. K., Bridgham, S. D., Pastor, J., Allen, P. B., & Chen, J. (2005). Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos*, 110(3), 537-546.
- Werneck, M.S., Pedralli, G. & Gieseke, L. 2001. Produção de serrapilheira em três trechos de uma floresta semidecídua com diferentes graus de perturbação na Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG. *Rev. Bras. Bot.* 24:195-198.
- Whigham, D. F., Olmsted, I., Cano, E. C., & Harmon, M. E. (1991). The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica*, 434-441.
- Whigham, D. F., Olmsted, I., Cano, E. C., & Harmon, M. E. (1991). The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica*, 434-441.
- Wickham, H. (2016). tidyverse: Easily install and load 'tidyverse' packages [Software].
- Wood, S. N. (2009). mgcv: Mixed GAM computation vehicle with GCV/AIC/REML smoothness estimation and GAMMs by REML/PQL. R package version 1.8–4.

- Wood, S. N. (2017). Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.
- Xuluc-Tolosa, F. J., Vester, H. F. M., Ramirez-Marcial, N., Castellanos-Albores, J., & Lawrence, D. (2003). Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3), 401-412.
- Yang W-Q, Wang K-Y, Kelloma"ki S, Zhang J (2006) Annual and monthly variations in litter macronutrients of three subalpine forests in Western China. *Pedosphere* 16:788–798
- Yavitt, J. B., Harms, K. E., Garcia, M. N., Mirabello, M. J., & Wright, S. J. (2011). Soil fertility and fine root dynamics in response to 4 years of nutrient (N, P, K) fertilization in a lowland tropical moist forest, Panama. *Austral Ecology*, 36(4), 433-445.
- Zapata, C. M., Ramírez, J. A., León Peláez, J. D., & González Hernández, M. I. (2007). Producción de hojarasca fina en bosques altos andinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía-Medellín*, 60(1).

## ANEXOS

**Anexo 1:** Coeficientes y valores de significancia de la producción anual de hojarasca entre estados sucesionales arrojados por el modelo GAM de coeficientes variantes.

Nivel de referencia Tardía					Nivel de referencia Intermedia				
sucesión	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	sucesión	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	8.374	0.077	108.412	0.000	(Intercept)	8.306	0.083	100.078	0.000
Degradada	-0.384	0.135	-2.834	0.005	Degradada	-0.316	0.139	-2.274	0.025
Temprana	-0.062	0.113	-0.548	0.585	Temprana	0.006	0.117	0.053	0.958
Intermedia	-0.068	0.113	-0.601	0.549	Tardía	0.068	0.113	0.601	0.549
Nivel de referencia Degradada					Nivel de referencia Temprana				
sucesión	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	sucesión	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	7.990	0.111	71.84	0.000	(Intercept)	8.312	0.083	100.449	0.000
Temprana	0.322	0.139	2.32	0.022	Degradada	-0.322	0.139	-2.321	0.022
Intermedia	0.316	0.139	2.27	0.025	Intermedia	-0.006	0.117	-0.053	0.958
Tardía	0.384	0.135	2.83	0.005	Tardía	0.062	0.113	0.540	0.585

**Anexo 2.** Parámetros y significancia del Tiempo en cada Sucesión. edf: grados de libertad efectivos, Ref.df: grados de libertad máxima, F: estadístico de prueba de hipótesis.

Sucesión	edf	Ref.df	F	p-valor
Degradada	4.19	9	1.71	0.003
Temprana	4.67	9	6.14	0.000
Intermedia	4.72	9	6.52	0.000
Tardía	3.75	9	5.82	0.000

**Anexo 3:** Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto al nutriente Carbono arrojados por el modelo empleado OLS.

Carbono							
Nivel de referencia Degradada				Nivel de referencia Temprana			
Sucesión	Estimates	CI	p	Sucesión	Estimates	CI	p
(Intercept)	0.42	0.41 – 0.42	<0.001	(Intercept)	0.42	0.41 – 0.43	<0.001
[Intermedia]	-0.01	-0.01 – 0.00	0.134	[Degradada]	-0.003	-0.01 – 0.01	0.459
[Temprana]	0.003	-0.01 – 0.01	0.459	[Intermedia]	-0.01	-0.02 – -	0.026

						0.00	
[Tardía]	0.004	-0.00 – 0.01	0.289	[Tardía]	0.001	-0.01 – 0.01	0.748
<b>Nivel de referencia Intermedia</b>				<b>Nivel de referencia Tardía</b>			
<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>	<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>
(Intercept)	0.41	0.40 – 0.42	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	0.42	0.41 – 0.43	<b>&lt;0.001</b>
[Temprana]	0.01	0.00 – 0.02	<b>0.026</b>	[Intermedia]	-0.01	-0.02 – - 0.00	<b>0.011</b>
[Degradada]	0.01	-0.00 – 0.01	0.134	[Temprana]	-0.001	-0.01 – 0.01	0.748
[Tardía]	0.01	0.00 – 0.02	<b>0.011</b>	[Degradada]	-0.004	-0.01 – 0.00	0.289

**Anexo 4:** Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto al nutriente Nitrógeno arrojados por el modelo empleado OLS.

<b>Nitrógeno</b>							
<b>Nivel de referencia Degradada</b>				<b>Nivel de referencia Temprana</b>			
<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>	<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>
(Intercept)	0.02	0.02 – 0.02	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	0.02	0.02 – 0.02	<b>&lt;0.001</b>
[Intermedia]	- 0.001	-0.00 – 0.00	0.304	[Degradada]	- 0.0005	-0.00 – 0.00	0.663
[Tardía]	0.002	0.00 – 0.01	<b>0.041</b>	[Intermedia]	-0.001	-0.00 – 0.00	0.144
[Temprana]	0.0005	-0.00 – 0.00	0.663	[Tardía]	0.002	-0.00 – 0.00	0.106
<b>Nivel de referencia Intermedia</b>				<b>Nivel de referencia Tardía</b>			
<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>	<b>Sucesión</b>	<b>Estimates</b>	<b>CI</b>	<b>p</b>
(Intercept)	0.02	0.01 – 0.02	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	0.02	0.02 – 0.02	<b>&lt;0.001</b>
[Temprana]	0.001	-0.00 – 0.00	0.144	[Intermedia]	- 0.004	-0.01 – -0.00	<b>0.002</b>
[Degradada]	0.001	-0.00 – 0.00	0.304	[Temprana]	- 0.002	-0.00 – 0.00	0.106
[Tardía]	0.004	0.00 – 0.01	<b>0.002</b>	[Degradada]	- 0.002	-0.01 – -0.00	<b>0.041</b>

**Anexo 5:** Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto a los Retornos potenciales de Carbono arrojados por el modelo empleado OLS.

RPC							
Tardía				Degradada			
<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	745.81	641.42 – 850.20	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	510.80	406.40 – 615.19	<b>&lt;0.001</b>
[Degradada]	-235.01	-382.65 – 87.38	<b>0.002</b>	[Tardía]	235.01	87.38 – 382.65	<b>0.002</b>
[Temprana]	-107.08	-254.71 – 40.56	0.154	[Temprana]	127.93	-19.70 – 275.57	0.089
[Intermedia]	-97.73	-245.37 – 49.90	0.193	[Intermedia]	137.28	-10.35 – 284.92	0.068
Temprana				Intermedia			
<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	638.73	534.34 – 743.12	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	648.08	543.69 – 752.47	<b>&lt;0.001</b>
[Degradada]	-127.93	-275.57 – 19.70	0.089	[Temprana]	-9.35	-156.98 – 138.29	0.901
[Tardía]	107.08	-40.56 – 254.71	0.154	[Degradada]	-137.28	-284.92 – 10.35	0.068
[Intermedia]	9.35	-138.29 – 156.98	0.901	[Tardía]	97.73	-49.90 – 245.37	0.193

**Anexo 6:** Coeficientes y significancia de los estados sucesionales con respecto a los Retornos potenciales de Nitrógeno arrojados por el modelo empleado OLS.

RPN							
Degradada				Temprana			
<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	23.00	19.20 – 26.81	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	24.73	20.93 – 28.54	<b>&lt;0.001</b>
[Temprana]	1.73	-3.66 – 7.11	0.527	[Intermedia]	-1.73	-7.11 – 3.66	0.527
[Degradada]	-2.39	-7.77 – 3.00	0.382	[Degradada]	-4.12	-9.50 – 1.27	0.133
[Tardía]	8.09	2.71 – 13.48	<b>0.003</b>	[Tardía]	6.36	0.98 – 11.75	<b>0.021</b>
Intermedia				Tardía			
<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	<i>Sucesión</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>

(Intercept)	23.00	19.20 – 26.81	<b>&lt;0.001</b>	(Intercept)	31.10	27.29 – 34.90	<b>&lt;0.001</b>
[Temprana]	1.73	-3.66 – 7.11	0.527	[Intermedia]	-8.09	-13.48 – 2.71	<b>0.003</b>
[Degradada]	-2.39	-7.77 – 3.00	0.382	[Temprana]	-6.36	-11.75 – 0.98	<b>0.021</b>
[Tardía]	8.09	2.71 – 13.48	<b>0.003</b>	[Degradada]	-10.48	-15.87 – 5.10	<b>&lt;0.001</b>

**Anexo 7.** ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para nutriente carbono.

Variable	Factores	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Estadístico	p. valor
C	Sucesión	3	0.022	0.007	2.788	0.042
C	Colecta	3	0.009	0.003	1.168	0.323
C	Sucesión: Colecta	9	0.041	0.005	1.775	0.076
C	Residuos	176	0.453	0.003	NA	

**Anexo 8.** ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para nutriente nitrógeno.



Variable	Factores	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Estadístico	p. valor
N	Sucesión	3	1.314	0.438	2.964	0.034
N	Colecta	3	24.705	8.235	55.724	0.000
N	Sucesión: Colecta	9	0.454	0.050	0.341	0.960
N	Residuos	176	26.009	0.148		

**Anexo 9.** ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para el retorno potencial de carbono.

Variable	Factores	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Estadístico	p. valor
RPC	Sucesión	3	3.533	1.178	4.280	0.006
RPC	Colecta	3	18.295	6.098	22.166	0.000
RPC	Sucesión: Colecta	9	3.167	0.352	1.279	0.251
RPC	Residuos	176	48.420	0.275		

**Anexo 10.** ANOVA de 2 vías con interacciones de las variables colecta y sucesión para el retorno potencial de carbono.

Variable	Factores	gl	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Estadístico	p. valor
RPN	Sucesión	3	5.880	1.960	5.550	0.001
RPN	Colecta	3	5.183	1.728	4.893	0.003
RPN	Sucesión: Colecta	9	2.659	0.295	0.837	0.583
RPN	Residuos	176	62.150	0.353		

**Anexo 11:** Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el nutriente carbono, el \* indica una diferencia significativa.

C							
Degradada				Temprana			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
<b>C1 - C2</b>		0,0005	0,0152567	<b>C1 - C2</b>		-0,00858333	0,0154546
<b>C1 - C3</b>		0,0076667	0,0152567	<b>C1 - C3</b>		-0,0124167	0,0154546
<b>C1 - C4</b>		0,00675	0,0152567	<b>C1 - C4</b>		-0,00708333	0,0154546
<b>C2 - C3</b>		0,0071667	0,0152567	<b>C2 - C3</b>		-0,00383333	0,0154546
<b>C2 - C4</b>		0,00625	0,0152567	<b>C2 - C4</b>		0,0015	0,0154546
<b>C3 - C4</b>		-0,000917	0,0152567	<b>C3 - C4</b>		0,00533333	0,0154546
Intermedia				Tardía			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
<b>C1 - C2</b>		0,0175	0,0209805	<b>C1 - C2</b>	*	0,0155833	0,0150573
<b>C1 - C3</b>		0,0133333	0,0209805	<b>C1 - C3</b>		-0,0118333	0,0150573
<b>C1 - C4</b>		0,0150833	0,0209805	<b>C1 - C4</b>		-0,001	0,0150573
<b>C2 - C3</b>		-0,004167	0,0209805	<b>C2 - C3</b>	*	-0,0274167	0,0150573
<b>C2 - C4</b>		-0,002417	0,0209805	<b>C2 - C4</b>	*	-0,0165833	0,0150573
<b>C3 - C4</b>		0,00175	0,0209805	<b>C3 - C4</b>		0,0108333	0,0150573

**Anexo 12:** Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el nutriente nitrógeno, el \* indica una diferencia significativa.

Degradada				Temprana			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
C1 - C2	*	0,00633333	0,00393041	C1 - C2	*	0,00433333	0,00363273
C1 - C3	*	-0,00466667	0,00393041	C1 - C3	*	-0,00666667	0,00363273
C1 - C4		-0,00358333	0,00393041	C1 - C4	*	-0,00658333	0,00363273
C2 - C3	*	-0,011	0,00393041	C2 - C3	*	-0,011	0,00363273
C2 - C4	*	-0,00991667	0,00393041	C2 - C4	*	-0,0109167	0,00363273
C3 - C4		0,00108333	0,00393041	C3 - C4		8,3333E-05	0,00363273
Intermedia				Tardía			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
C1 - C2	*	0,00541667	0,00404202	C1 - C2	*	0,00775	0,00329479
C1 - C3	*	-0,005	0,00404202	C1 - C3	*	-0,00783333	0,00329479
C1 - C4		-0,00383333	0,00404202	C1 - C4	*	-0,00516667	0,00329479
C2 - C3	*	-0,0104167	0,00404202	C2 - C3	*	-0,0155833	0,00329479
C2 - C4	*	-0,00925	0,00404202	C2 - C4	*	-0,0129167	0,00329479
C3 - C4		0,00116667	0,00404202	C3 - C4		0,00266667	0,00329479

**Anexo 13:** Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el retorno potencial de carbono, el \* indica una diferencia significativa.

RPC							
Degradada				Temprana			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
C1 - C2		-49,45	227,885	C1 - C2		-42,625	261,918
C1 - C3	*	275,883	227,885	C1 - C3	*	369,825	261,918
C1 - C4		98,475	227,885	C1 - C4	*	301,908	261,918
C2 - C3	*	325,333	227,885	C2 - C3	*	412,45	261,918
C2 - C4		147,925	227,885	C2 - C4	*	344,533	261,918
C3 - C4		-177,408	227,885	C3 - C4		-67,9167	261,918
Intermedia				Tardía			
Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites	Contraste	Sig.	Diferencia	+/- Límites
C1 - C2		113,108	235,965	C1 - C2	*	-396,217	284,462
C1 - C3	*	487,683	235,965	C1 - C3	*	302,308	284,462
C1 - C4	*	527,558	235,965	C1 - C4		262,033	284,462
C2 - C3	*	374,575	235,965	C2 - C3	*	698,525	284,462

<b>C2 - C4</b>	*	414,45	235,965	<b>C2 - C4</b>	*	658,25	284,462
<b>C3 - C4</b>		39,875	235,965	<b>C3 - C4</b>		-40,275	284,462

**Anexo 14:** Prueba de múltiples rangos por el método de diferencia mínima significativa (LSD) de Fisher para el retorno potencial de nitrógeno, el \* indica una diferencia significativa.

<b>RPN</b>							
<b>Degradada</b>				<b>Temprana</b>			
<b>Contraste</b>	<b>Sig.</b>	<b>Diferencia</b>	<b>+/- Límites</b>	<b>Contraste</b>	<b>Sig.</b>	<b>Diferencia</b>	<b>+/- Límites</b>
<b>C1 - C2</b>		8,625	10,9608	<b>C1 - C2</b>		8,39167	9,59528
<b>C1 - C3</b>		7,01667	10,9608	<b>C1 - C3</b>		7,01667	9,59528
<b>C1 - C4</b>		-1,63333	10,9608	<b>C1 - C4</b>		2,25833	9,59528
<b>C2 - C3</b>		-1,60833	10,9608	<b>C2 - C3</b>		-1,375	9,59528
<b>C2 - C4</b>		-10,2583	10,9608	<b>C2 - C4</b>		-6,13333	9,59528
<b>C3 - C4</b>		-8,65	10,9608	<b>C3 - C4</b>		-4,75833	9,59528
<b>Intermedia</b>				<b>Tardía</b>			
<b>Contraste</b>	<b>Sig.</b>	<b>Diferencia</b>	<b>+/- Límites</b>	<b>Contraste</b>	<b>Sig.</b>	<b>Diferencia</b>	<b>+/- Límites</b>
<b>C1 - C2</b>	*	16,1417	9,14444	<b>C1 - C2</b>		5,275	12,9109
<b>C1 - C3</b>	*	11,55	9,14444	<b>C1 - C3</b>		5,11667	12,9109
<b>C1 - C4</b>	*	13,125	9,14444	<b>C1 - C4</b>		5,95833	12,9109
<b>C2 - C3</b>		-4,59167	9,14444	<b>C2 - C3</b>		-0,158333	12,9109
<b>C2 - C4</b>		-3,01667	9,14444	<b>C2 - C4</b>		0,683333	12,9109
<b>C3 - C4</b>		1,575	9,14444	<b>C3 - C4</b>		0,841667	12,9109