

QUANTIFICATION OF THE FALL OF TRASH LIKE
MEASURE OF THE NET PRIMARY
PRODUCTIVITY IN A TROPICAL PLUVIAL
FOREST IN SALERO, CHOCÓ, COLOMBIA

RESUMEN

Cuantificamos la producción de hojarasca en una Parcela Permanente de Investigación (PPIB) de Salero. Utilizamos 30 colectores de hojarasca instalados en las subparcelas «E» y «U» de la PPIB. La hojarasca se recogió cada quince días, y en el laboratorio se separó en componentes (hojas, ramas, frutos, flores, semillas, vegetación asociada y material indeterminado), y se pesó fresca y seca. La producción se relacionó con la precipitación mensual y con las características de vegetación. La producción de hojarasca fue 7,2 ton/ha/año; representada en: 60.7% hojas, 29.8% tallos, 3.37% frutos, 0.84% flores, 0.56% semillas, 0.56% vegetación asociada y 4.18% material indeterminado. Se observó una relación negativa entre el aumento en la precipitación y la producción de hojarasca ($r^2 = 5,8$; $p = 0,45$). La relación entre las características de vegetación (área basal, diámetro, altura, número de árboles) con la producción de hojarasca ($r^2 = 20,78$; $p = 0,3135$) fue baja.

Palabras clave: Productividad primaria neta; Hojarasca; Carbono; Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad; Bosque pluvial tropical.

ABSTRACT

We quantified the production of litter fall in a Permanent Parcel of Investigación (PPIB) of Salero. We used 30 collectors of litter fall, installed in subparcels «and» and «U» of the PPIB. Litter fall was gathered every two weeks, and in the laboratory it separated in components (leaves, branches, fruits, flowers, seeds, associated vegetation, and indetermine material), and was weighed fresh and dry. The production was related to the monthly precipitation and the characteristics of vegetation. The production of litter fall was 7.2 ton/ha/año; represented in: 60,7% leaves, 29,8% stems, 3,37% fruits, 0,84% flowers, 0,56% seeds, 0,56% associate vegetation and 4,18% indetermine material. A negative relation between the increase in the precipitation and the production of litter fall was observed ($r^2 = 5,8$; $P = 0,45$). The relation between the characteristics of vegetation (basal area, diameter, height, number of trees) with the production of litter fall ($r^2 = 20,78$; $p = 0,3135$) was low.

Keywords: Net primary productivity; Litter fall; Carbon; Permanent Parcel of Investigación in Biodiversity; Tropical pluvial forest.

CUANTIFICACIÓN DE LA CAÍDA DE HOJARASCA COMO MEDIDA DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA EN UN BOSQUE PLUVIAL TROPICAL EN SALERO, CHOCÓ, COLOMBIA

Harley Quinto Mosquera*
Yan Arley Ramos Palacios*
Deivís Abadía Bonilla*

INTRODUCCIÓN

La Productividad Primaria Neta (PPN) es la diferencia entre la fotosíntesis total (productividad primaria bruta - PPB) y la respiración total de las plantas en un ecosistema. Sin embargo, no es posible medirla en campo en términos de esta diferencia (Clark *et al.* 2001a, Jandl 2004, Warrin y Schlesinger 1985). Además la PPB no puede ser medida directamente (Ryan 1991) y la medición de la respiración total de las plantas de un ecosistema es muy difícil (Lavigne *et al.* 1997, Ryan *et al.* 1996), por lo tanto, la PPN es definida actualmente como el total de materia orgánica producida durante un intervalo específico de tiempo en un ecosistema (Clark *et al.* 2001a, Kimmins 1997).

Por medio de la PPN, se genera para el ecosistema todo el material orgánico que se almacena en un área y en un período de tiempo determinado,

* Grupo de Investigación de La Flora Chocoana Universidad Tecnológica del Chocó, Barrio Medrano, Carrera 22 N° 18 B 10 pbx: 6710237 – 6711616 – fax: 6710172. Quibdó, Chocó, Colombia. e-mail: harquint2000@yahoo.es

entre éstos el incremento en biomasa (hojas, incremento en tronco, ramas, etc.), además materiales reproductivos (flores, inflorescencias, frutos, semillas y néctar) y material radicular y asociaciones como micorrizas (Clark *et al.* 2001a) que benefician a todos los organismos y al ecosistema en general. Las estimaciones precisas de productividad primaria neta constituyen la base fundamental para el entendimiento referente a la capacidad de almacenamiento de biomasa en los ecosistemas; además, son importantes por su relación directa con el incremento de CO₂ atmosférico, debido al papel que tienen los bosques como sumideros y reservorios de carbono (Granados y Corner 2004).

La producción de hojarasca representa un componente fundamental de la productividad primaria neta en ecosistemas arbóreos en un estado dinámico estable (Prause *et al.* 2003). Por tal razón, la caída de la hojarasca ha sido utilizada como una medida de la productividad primaria neta (Arenas 1995, Hernández y Murcia 1995). En términos generales, la producción de hojarasca representa entre un 20 y un 30% de la producción neta total (Margalef 1980), y está regulada fundamentalmente por procesos biológicos y climáticos, aunque también son relevantes la topografía, condiciones edáficas, especie vegetal, edad y densidad del bosque (Hernández *et al.* 1992). No obstante, Existen aun muchos vacíos que impiden el entendimiento pleno de esta temática, pues ha estado siempre influenciada por factores ambientales y climáticos específicos de cada espacio geográfico, ocasionando en ella variaciones marcadas (Clark *et al.* 2001a). Además, el conocimiento de las tasas de productividad primaria neta en ecosistemas tropicales es fragmentario, los datos son relativamente escasos y pertenecen a zonas muy diversas (Hernández y Murcia 1995).

En el departamento del Chocó hasta el momento han sido pocos los estudios de productividad primaria neta, sólo se tienen reportes de los trabajos realizados por Álvarez *et al.* (2005, *dat. no public.*) sobre biomasa en la Costa Pacífica Chocoana, Mosquera y Sánchez (2005) en el Medio Atrato y las mediciones realizadas en los bosques de Pacurita (Quibdó) por Juan Posada y colaboradores (Y. Ramos, *com. pers.*). Aparte de estos, no se tiene conocimiento de ningún otro estudio en

la selva pluvial central. Por tal razón se tuvo el objetivo de cuantificar la hojarasca que se produce en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad de la Universidad Tecnológica del Chocó «Diego Luís Córdoba» en Salero (Unión Panamericana) durante seis meses, como medida de la productividad primaria neta, evaluando la influencia de los niveles de precipitación. Este sitio ofrece condiciones de bosque pluvial tropical (bp-T), ha sido analizada desde el punto de vista de su composición, estructura y etnobotánica (Asprilla *et al.* 2003, Palacios *et al.* 2003b, Ramírez *et al.* 2000), sin embargo, se desconocían muchos de los aspectos ecológicos de los bosques de esta región, especialmente la productividad primaria neta.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad (PPIB), ubicada en el corregimiento de Salero, municipio de Unión Panamericana Chocó, Colombia (Figura 1). La mayor parte del territorio se encuentra ubicado en la zona de vida de Bosque Pluvial Tropical (bp-T) a Bosque muy Húmedo Tropical (bmh-T) (Holdridge, 1996); La composición florística se reporta en mayor detalle en García *et al.* (2003), Asprilla *et al.* (2003), Palacios y Ramos (1999). Los suelos son planos con ondulaciones, drenaje externo medio e interno medio y natural imperfecto; el horizonte mineral es de color olivo pálido con textura franca, contenido de calcio y magnesio bajo, potasio bajo a muy bajo, fósforo y aluminio con porcentajes muy bajos, aspectos que hacen considerar a estos suelos poco fértiles, con reducida saturación de bases y bajo pH (Rengifo y Corredor, 2001). El área de estudio hace parte de la hoya hidrográfica del río San Juan, las épocas de lluvia en la región se presentan dos veces al año, la primera en abril y mayo, y la segunda en los meses de septiembre y octubre (Eslava 1994).

La mayor parte del territorio se encuentra ubicado en la zona de vida de Bosque Pluvial Tropical (bp-T) a Bosque muy Húmedo Tropical (bmh-T) (Holdridge, 1996); La composición florística se reporta en mayor detalle en García *et al.* (2003), Asprilla *et al.* (2003), Palacios

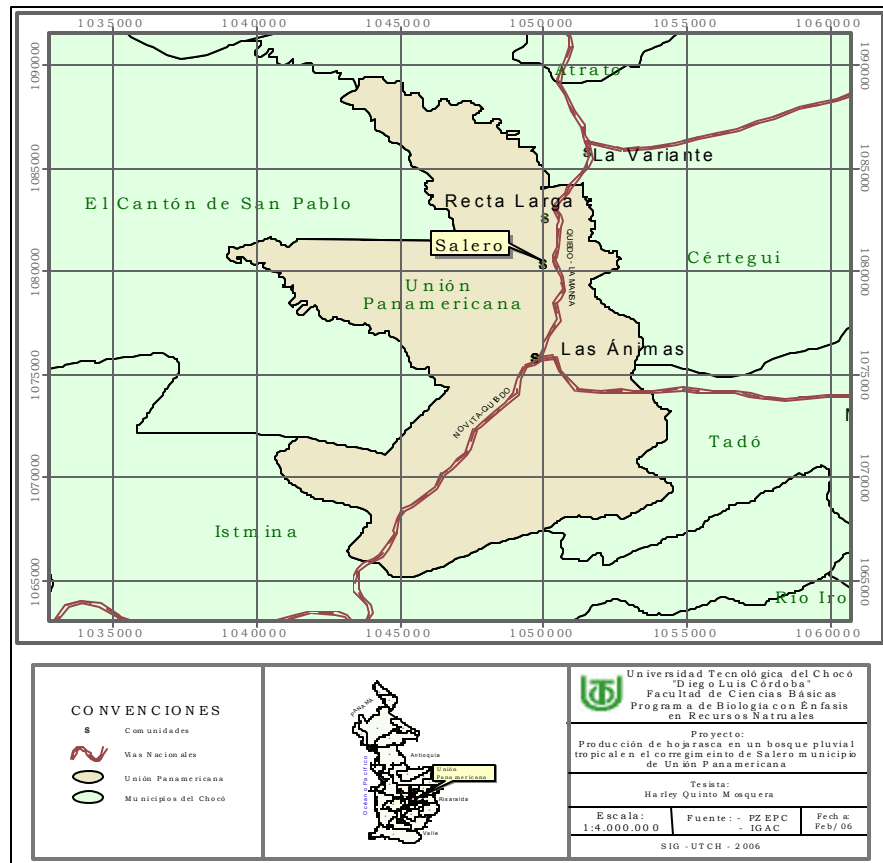


Figura 1. Ubicación de la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó, Colombia.

y Ramos (1999). Los suelos son planos con ondulaciones, drenaje externo medio e interno medio y natural imperfecto; el horizonte mineral es de color olivo pálido con textura franca, contenido de calcio y magnesio bajo, potasio bajo a muy bajo, fósforo y aluminio con porcentajes muy bajos, aspectos que hacen considerar a estos suelos poco fértiles, con reducida saturación de bases y bajo pH (Rengifo y Corredor, 2001). El área de estudio hace parte de la hoy hidrográfica del río San Juan; las épocas de lluvia en la región se presentan dos veces al año, la primera en abril y mayo, y la segunda en los meses de septiembre y octubre (Eslava 1994).

METODOS

Tiempo y duración de muestreos

El estudio se realizó durante seis meses, en el período comprendido entre el 12 de agosto de 2005 hasta el 29

de enero de 2006; tiempo en el que se realizaron muestreos con una periodicidad quincenal, hasta completar doce muestreos, en los que se tuvo en cuenta los niveles de precipitación y características topográficas de la zona; cada una de las salidas a campo tuvieron una duración de dos días de trabajo.

Fase de campo

Producción de hojarasca. La producción de hojarasca se evaluó, aplicando la metodología ampliamente utilizada, entre otros, por Arenas (1995), Hernández y Murcia (1995), Leigh y Windsor (1990), Moreno (1987), Prause *et al.* (2003), Rodríguez (1989) y UNESCO/CIFCA (1980); la cual consiste en la utilización de colectores para medir la caída de hojarasca con una dimensión determinada, ubicados sistemáticamente en un área de bosque determinada.

En este estudio se seleccionaron dos subparcelas («U» y «E»). En cada una de ellas se instalaron quince colectores de hojarasca (30 en total), que se ubicaron sistemáticamente en el área de muestreo cada 30 metros, teniendo en cuenta variadas áreas del bosque (claros, pendientes, etc.) para la recolección del material proveniente de diversos estratos de vegetación. Estos colectores (construidos con tubos de PVC y angeo.), se fabricaron con un área de cobertura de 1 x 0.5 m y se instalaron a 1 m sobre el suelo. El material acumulado (hojarasca) en los colectores se recogió en bolsas plásticas para evitar pérdidas de humedad (Figura 2).

Fase de laboratorio. El material colectado (hojarasca) se separó cuidadosamente en varios componentes (hojas, ramas con ≤ 2 cm de diámetro, frutos, flores, semillas, vegetación asociada y restos no identificados;) para estimar la contribución relativa de las distintas fracciones de la hojarasca. La hojarasca total y por componente colectada quincenalmente se pesó fresca y seca hasta que alcanzó un peso constante; este proceso se realizó en una balanza analítica de precisión y se secó a 60° grados durante 24 horas en el horno de secado (Thermolab DIES) presentes en el Laboratorio de Producción Limpia y Agroindustria de la Universidad Tecnológica del Chocó «Diego Luís Córdoba».

Precipitación. En la precipitación se usaron los datos suministrados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) del Aeropuerto El Caraño de Quibdó.

Tratamiento estadístico

Para determinar la presencia de diferencias significativas en la caída de hojarasca a nivel temporal, se aplicó un Diseño Completamente Aleatorizado (DCA), modelo II balanceado, mediante un ANOVA de una vía con grupos iguales. Se utilizó para aquellos datos no paramétricos una prueba de Kruskal-Wallis para denotar diferencias significativas entre las medias de los valores totales de cada parcela por componente. La relación y/o influencia de la precipitación sobre la caída de hojarasca total, y de cada componente, se evaluó con un análisis de re-



Figura 2. Fotografía de colectores de hojarasca instalados en el bosque de Salero.

gresión lineal y correlación múltiple mediante el programa de estadística Past versión 1.15 (Hammer y Harper 2003). Para correlacionar las características de la vegetación con la producción de hojarasca total se utilizaron los datos reportados por Palacios *et al.* (2003) para la PPIB de Salero, se empleó un análisis de regresión múltiple. El análisis estadístico fue realizado con el programa Statgraphics 5.1. (Statgraphics Corporation 2002).

RESULTADOS Y DISCUSION

La producción de hojarasca total fue de 5377,37 g/15m²/semestre, que extrapolada equivale a 3.6Ton/ha/semestre en la PPIB, al extrapolar este valor al año, la cantidad fue 7,2 Ton/ha/año (equivalente a 3,6 ton carbono/ha/año asumiendo que el 50% de la hojarasca corresponde a carbono, según Clark (2001b).). Para las subparcelas «E» y «U» la producción fue de 2357,558 gr./7.5mts²/semestre (3.14ton/ha/semestre) y de 3019,812 g/7.5m²/semestre (4ton/ha/semestre) respectivamente (Tabla 1) (Anexo A).

En general, los resultados obtenidos de producción total anual de hojarasca de 7,2 Ton/ha año (equivalentes a 3,6 Toncarbono/ha/año) se encuentran dentro del rango reportado por Clark *et al.* (2001b) de 0,9-6,0 TonCarbono/ha/año para diferentes bosques tropicales maduros.

Tabla 1
Producción total de hojarasca en la PPIB en Salero, Unión Panamericana, Chocó, Colombia

| PRODUCCIÓN DE HOJARASCA TOTAL EN SEIS MESES DE MUESTREO | | | | | | | | | |
|---|---------|---------|--------|--------|----------|------------|--------|----------|--------|
| Subparcelas | Hojas | Tallos | Frutos | Flores | Semillas | Veg. asoc. | Indet. | Total | ton/ha |
| E | 1474,38 | 604,54 | 132 | 24,19 | 11,4 | 14,63 | 96,11 | 2357,778 | 3,1437 |
| U | 1788,25 | 996,99 | 49,4 | 16,9 | 25,87 | 18,511 | 124,7 | 3019,812 | 4,0264 |
| Total g/m | 3263,15 | 1601,64 | 181 | 41,05 | 37,31 | 33,081 | 220,7 | 5377,12 | 3,6 |
| ton/ha | 2,17 | 1,06 | 0,12 | 0,027 | 0,025 | 0,02205 | 0,147 | 3,6 | |
| % | 60,7 | 29,8 | 3,37 | 0,84 | 0,56 | 0,56 | 4,18 | 100 | |

Fuente presente estudio

Los resultados de hojarasca total (7,2 Ton/ha/año) son inferiores a los encontrados por Rodríguez (1989), quien reporta 8,1 Ton/ha/año para un Bosque Pluvial Tropical de colinas bajas en el Bajo Calima. Esta inferioridad en los resultados de hojarasca total se deben probablemente a que el periodo de muestreo en este estudio, fue inferior (solo seis meses) al de Rodríguez (1989), además las estimaciones de la hojarasca generalmente son de tipo anual y se registran la totalidad de las épocas del año, en las que se presentan incrementos considerables en la producción generalmente en las épocas secas (Arenas 1995), mientras que en este estudio solo se tomó en registro parte de la estación de menor precipitación correspondiente a enero, por lo que no se incluyen en estas estimaciones los posibles aumentos (superiores a los actuales reportes) en la hojarasca total ocasionadas por continuación de la época de menor precipitación correspondiente a febrero de 2006, lo que nos pudo ocasionar una subestimación de la producción anual de la hojarasca. A pesar de esto, los valores de 7,2 Ton/ha/año de este estudio, se encuentran dentro del rango reportado por Takeda (1996) para bosques tropicales de entre 5 y 15 Ton/año; esta amplitud de valores se debe según Sánchez *et al.* (2003) a las diferencias en estructura y composición florística de los bosques tropicales.

Los resultados obtenidos en este estudio de 3,6 Toneladas de Carbono anual, son superiores a los reportes publicados por Clark *et al.* (2001b) para bosques tropicales con precipitación altas (≥ 5000 mm), reportados para distintas zonas de la India, Puerto Rico y Hawai, con un rango de 0.9-2.1 TonCarbono/ha/año; Sin em-

bargo, los datos de hojarasca de la PPIB de Salero, son inferiores a los reportes publicados para zonas con menor precipitación (Clark *et al.* 2001b).

La relativamente baja producción de hojarasca total reportada en este estudio, puede deberse, en parte, a las condiciones climáticas de la zona, en especial la alta precipitación promedio anual de 6885 mm., esto corrobora lo presentado por Schuur (2003), quien manifiesta, que existe una relación negativa entre el aumento en la precipitación media anual y la productividad primaria neta en ecosistemas húmedos, es decir, la PPN disminuye conforme aumenta la precipitación (sobre los 5000 mm) en bosques tropicales, porque la alta pluviosidad afecta el ciclo de nutrientes y la disponibilidad de estos para las plantas, debido a que la llegada de excesiva agua al suelo, reduce el oxígeno disponible para los microorganismos descomponedores y las raíces de plantas, lo que reduce la obtención de recursos y, disminuye la productividad; igualmente, esto es similar a lo manifestado por Lebret *et al.* (2001), quien explica que, el desarrollo de la vegetación es influenciado por el clima y, sus efectos son reflejados por la hojarasca.

Los reportes obtenidos para bosques tropicales montanos de 5,38ton/ha/año por Roderstein *et al.* (2005), son inferiores a los resultados de bosques pluvial tropical de Salero (7,2ton/ha/año) de este estudio, lo que se debe posiblemente a que los bosques montanos se encuentran a alturas superiores a los 1000 metros de elevación, donde la temperatura es generalmente baja y puede llegar a convertirse, según Arenas (1995), en un

factor inhibidor de la productividad cuando desciende la temperatura de forma significativa, reduciendo la producción de hojarasca. Coincidiendo con los datos reportados por Clark *et al.* (2001b) que al analizarlos desde el punto de vista altitudinal se observa una reducción en la productividad con el aumento en la altura sobre el nivel del mar.

Asimismo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las cantidades de hojarasca total ($F=0,81$; $p=0,3747$) producida en los sitios muestreados (colectores) de las subparcelas «E» y «U» de la PPIB. Igualmente, los promedios de hojarasca total producidas en los colectores de las subparcelas «E» y «U» fueron $20,952\text{g/m}^2$ y $26,849\text{g/m}^2$ respectivamente, igualmente se registraron dos datos considerablemente altos de $468,23\text{ g}$ y $496,72\text{ g}$ para los colectores U2 y U5 respectivamente (Figura 3).

Con respecto a lo anterior, Uribe (1995) afirma que el bosque tropical es un complejo de especies vegetales arregladas especialmente en multiestratos, estos estratos a menudo no pueden ser diferenciados en forma discreta, sino que forman un *continuum*. Teniendo en cuenta que los muestreos de hojarasca fueron realizados en un mismo tipo de bosque, ambas subparcelas dominadas por especies vegetales similares, este hecho explica, el no tener diferencias significativas en cuanto a hojarasca total en este estudio. La caída de hojarasca en la PPIB es continua a lo largo del estudio, mostrando fluctuaciones en las cantidades producidas en los muestreos; en este sentido, la mayor producción se obtuvo en el quinto muestreo en octubre con $728\text{g}/15\text{m}^2$ (Figura 4). La menor producción se presentó en el décimo muestreo en diciembre con $334,8\text{g}/15\text{m}^2$ (Tabla 2).

La producción promedio mensual en un metro cuadrado fue de $59,7\text{g/m}^2/\text{mes}$. En el sexto muestreo cerca del colector «U2» se presentó la caída de un árbol de forma natural, dicho fenómeno aumentó la producción de hojarasca ($274,62\text{g}/0,5\text{m}^2$) e incremento considerablemente la cantidad de detritos finos y gruesos producidos en el área, igualmente, en el muestreo siguiente, la producción en dicho colector fue considerable ($57,69\text{g}/0,5\text{m}^2$),

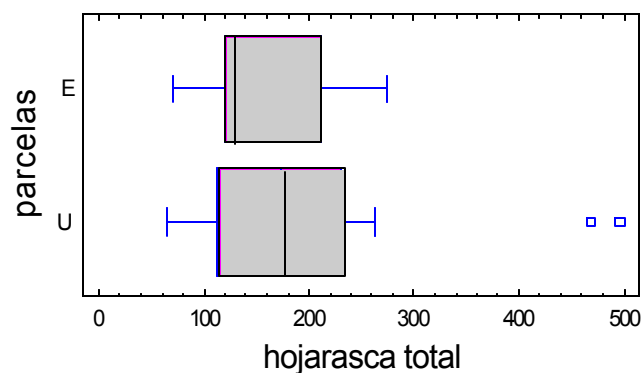


Figura 3. Distribución de datos de hojarasca total en gramos en Salero, Unión Panamericana, Chocó, Colombia.

mostrando la influencia del árbol caído y el claro formado sobre la producción del área a través del tiempo. En el noveno muestreo se formó un claro cerca del colector «E3» que influyó de manera positiva en la producción de hojarasca ($121,5\text{g}/0,5\text{m}^2$), cabe resaltar que el claro formado fue de menor intensidad, igualmente de manera natural, lo que evidencia que las perturbaciones (pequeñas y medianas) aumentan la biomasa del suelo.

La caída de árboles y la posterior formación de claros naturales en el bosque aumenta de manera significativa la producción de hojarasca, lo que coincide con Palacios *et al.* (2003b) quienes afirman que la caída de árboles aportan una gran cantidad de biomasa vegetal a estos suelos; cuando se presentan claros en el bosque, aumenta la producción de todos los componentes de la hojarasca, destacándose la producción de tallos y fracciones de este, porque, los claros del bosque se forman además de las caídas de árboles por el rompimiento de ramas que se precipitan del dosel (Córdoba y Gonzáles 2005), debido a esto, se observó una alta producción de tallos y fracciones de este en el momento de formación del claro en noviembre.

En la producción de hojarasca total que es continua a través del tiempo se observa que, cuando se presentan incrementos en la hojarasca total en octubre y diciembre (muestreos 5 y 8), se presenta una leve disminución en los promedios de precipitación registrados y, cuando se registraron los menores valores de precipitación en enero (muestreos 11 y 12), se presentó una producción es-

Tabla 2
Producción de hojarasca a través de los muestreos en Salero, Unión Panamericana, Chocó, Colombia

| PRODUCCIÓN DE HOJARASCA TOTAL A TRAVÉS DE LOS MUESTREOS | | | | | | | | |
|---|---------|---------|--------|--------|----------|-----------|--------|---------|
| Hojarasca fecha de muestreo | Hojas | Tallos | Frutos | Flores | Semillas | Veg. Aso. | Indet | Total |
| Muestreo 1, ago 27 de 2005. | 294,00 | 122,50 | 23,20 | 3,30 | 0,40 | 1,60 | 17,20 | 462,20 |
| Muestreo 2, sep 9 de 2005 | 258,00 | 103,10 | 27,38 | 2,00 | 1,74 | 0,79 | 16,98 | 410,00 |
| Muestreo 3, sep 24 de 2005 | 254,00 | 178,50 | 25,91 | 8,67 | 6,24 | 4,41 | 17,75 | 495,00 |
| Muestreo 4, oct 8 de 2005 | 280,75 | 115,00 | 36,29 | 0,79 | 0,54 | 4,52 | 13,28 | 451,18 |
| Muestreo 5, oct 25 de 2005 | 313,13 | 339,90 | 26,02 | 8,28 | 2,04 | 11,18 | 28,33 | 728,93 |
| Muestreo 6, nov 7 de 2005 | 319,64 | 273,10 | 15,15 | 2,96 | 11,23 | 3,98 | 35,91 | 661,93 |
| Muestreo 7, nov 20 de 2005 | 294,73 | 39,79 | 3,32 | 4,58 | 1,25 | 0,00 | 7,13 | 350,80 |
| Muestreo 8, dic 6 de 2005 | 293,13 | 118,60 | 2,58 | 6,30 | 0,57 | 0,51 | 12,74 | 434,42 |
| Muestreo 9, dic 18 de 2005 | 235,00 | 66,40 | 6,12 | 0,71 | 0,90 | 2,74 | 27,70 | 339,23 |
| Muestreo 10, dic 30 de 2005 | 238,10 | 74,10 | 1,92 | 0,64 | 1,57 | 2,79 | 15,72 | 334,84 |
| Muestreo 11, ene 14 de 2006 | 261,84 | 68,59 | 7,13 | 2,82 | 6,14 | 0,56 | 9,10 | 356,18 |
| Muestreo 12, ene 29 de 2006 | 220,83 | 102,00 | 5,94 | 0,00 | 4,69 | 0,00 | 18,90 | 352,41 |
| Total g/15 m ² | 3263,20 | 1601,00 | 180,90 | 41,05 | 37,31 | 33,08 | 220,70 | 5377,00 |
| Porcentaje de aporte | 60,70 | 29,80 | 3,37 | 0,84 | 0,56 | 0,56 | 4,18 | 100,00 |
| Total Ton. Ha. | 2,18 | 1,07 | 0,13 | 0,03 | 0,03 | 0,03 | 0,15 | 3,58 |

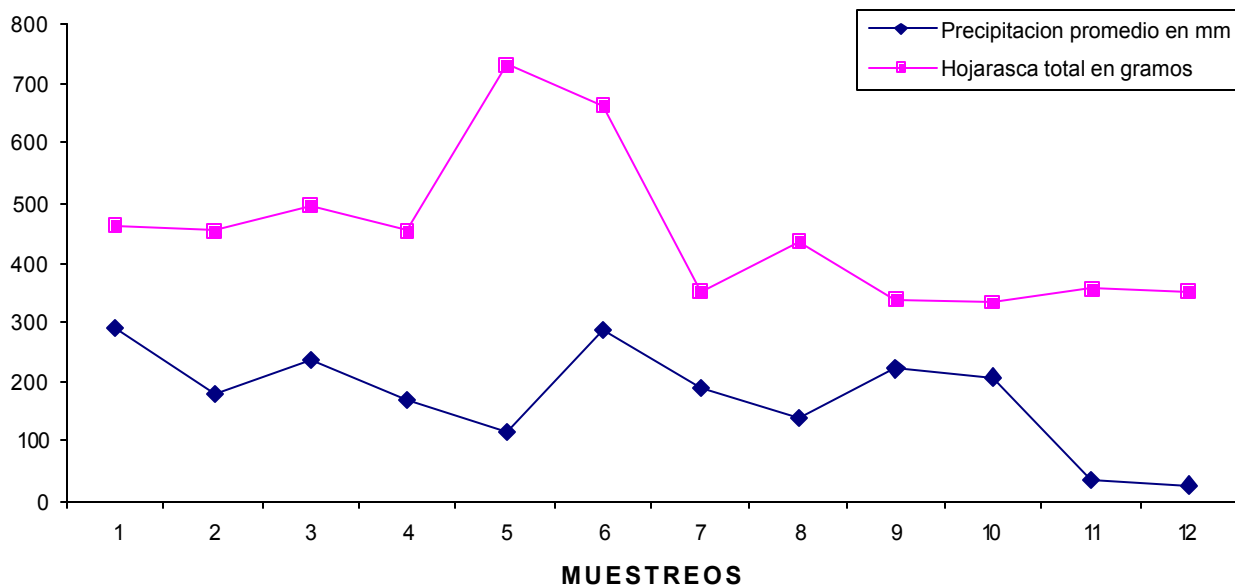


Figura 4. Precipitación y hojarasca (en gramos) a través del tiempo en Salero, Unión Panamericana, Chocó, Colombia.

table de hojarasca. El hecho que la producción sea continua a lo largo del estudio se debe según Arenas (1995) a que en las regiones tropicales la ausencia de una prolongada estación fría, permite que el crecimiento se produzca durante todo el año, siempre que las condiciones

hídricas sean favorables, beneficiando así la producción de hojarasca; a pesar de esto, Sánchez *et al.* (2003) menciona que las fluctuaciones en la producción de hojarasca en bosques tropicales muestran un patrón de producción, que revela un aumento en las épocas de

menor precipitación, lo que se debe según Arenas (1995) a que en los bosques tropicales de tierras bajas, la mayor caída de hojas en los periodos de menor precipitación se debe a un déficit hídrico, al cual las plantas reaccionan perdiendo abundante follaje.

Sin embargo, no existe relación estadísticamente significativa entre hojarasca total y precipitación ($r^2=5,8$; $P=0,4507$) para un nivel de confianza del 90% o superior. El modelo explica un 5,8037% de la variabilidad en total de hojarasca, indicando una relación débil entre las variables, a pesar de todo, el modelo estadístico muestra una tendencia de que, con el aumento en la precipitación crece la producción de hojarasca total.

El análisis estadístico muestra que con incrementos fuertes en la precipitación, se tendrán aumentos en la producción de hojarasca, fenómeno que se presenta por el efecto mecánico de las lluvias, que acompañadas de fuertes vientos, aumentan la producción de todos los componentes (Sánchez *et al.* 2003); esta tendencia es de gran importancia para este tipo de Bosque Pluvial Tropical, ya que, presenta condiciones de alta pluviosidad, acompañada de fuertes vientos y lluvias intensas que aumentan la producción.

Producción de los componentes de la hojarasca

La producción de cada uno de los componentes y su respectivo porcentaje fue de 2.18 Ton/ha/semestre (60.7%) en hojas, 1.07 (29.8%) en tallos, 0.121 (3.37%) en frutos, 0.03 (0.84%) en flores, 0.02 (0.56%) en semillas, 0.02 (0.56%) en vegetación asociada y 0.15 (4.18%) en material indeterminado.

Las hojas fueron el componente de mayor aporte con 2,17 Ton/ha/año con el 60%, seguido por los tallos con 1,06 Ton/ha/año con 30%, lo que es similar a los reportes para bosques tropicales hechos por Arenas (1995), Hernández y Murcia (1995), Rodríguez (1989), Sánchez *et al.* (2003), entre otros, quienes reportan que las hojas son el componente que más aporta a la hojarasca. Además representa entre el 60% y el 80% del total de la

hojarasca según Bray & Gorham (1964). Las hojas han sido el componente que más necromasa aporta en la producción de hojarasca a lo largo de la investigación, excepto en el quinto muestreo, en el que los tallos mostraron una mayor necromasa, la mayor cantidad de hojas en el estudio se presenta en el sexto muestreo en noviembre con 319,64 g/15m²/semestre. Además, La producción de hojas aumenta con la formación de claros en la PPIB.

Los valores totales encontrados en los sitios muestreados para hojas no tuvieron diferencias estadísticamente significativas ($F=1,48$; $p=0,2345$). Además, no existe relación estadísticamente significativa entre hojas y precipitación para un nivel de confianza de 90% o superior. El r^2 explica en un 10,9257% de la variabilidad en hojas; el coeficiente de correlación es igual a 0,33054, indicando una relación relativamente débil entre las variables.

El 60% obtenido para hojas en esta investigación hace pensar que este bosque pluvial tropical se encuentra en buen estado de desarrollo, apoyándonos en lo manifestado por Lebret *et al.* (2001), Quienes afirman que el porcentaje de aporte de hojas decrece con el estado de desarrollo del bosque (disminución del 80% en bosques jóvenes, a un 60-70% en bosques maduros); este fenómeno se le atribuye según Thiebaud & Vernet (1981), al estado fisiológico de los árboles maduros, que se enfocan más en sus procesos reproductivos, contrario a los árboles jóvenes que favorecen más su crecimiento vegetativo.

Los tallos son el componente que le sigue a las hojas en importancia en la producción de hojarasca, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($F=1,76$; $p=0,19$) entre los valores totales encontrados para tallos, entre las parcelas y colectores. En la producción de tallos se encontraron dos datos superiores al rango, lo que se debe, a que en el momento de la formación del claro aumento significativamente la producción de este componente.

La producción de éste componente varía a través del

tiempo, presenta su mayor aporte en el quinto muestreo en octubre con 339.95g/15m², la producción de tallos incluye el material leñoso que se produzca en las subparcelas, en este sentido, ramitas <2 cm de diámetro (excluyendo a las de diámetros superior por considerarse detritos gruesos), cortezas y fracciones de esta que representan el material de la hojarasca.

La producción de tallos representó 30% de la producción total de hojarasca, este valor, es superior a lo reportado por Rodríguez (1989) de 14,4 % de la producción, y también, por encima de lo reportado por Sánchez *et al.* (2003) de 23% de ramas; esto se debe, probablemente a que en el estudio se presentaron fenómenos de perturbación intermedias (claros), anteriormente mencionados, que aumentaron considerablemente la producción de este componente. No existe relación estadísticamente significativa entre tallos y precipitación ($r^2 = 2,27673$; $p=0,6397$) para un nivel de confianza del 90% o superior. El estadístico r^2 explica un 2,27673% de la variabilidad en tallos. El coeficiente de correlación es igual a 0,150888, indicando una relación débil entre las variables (tallos y precipitación).

La producción de frutos a nivel total no tuvo diferencia estadísticamente significativa ($F=0,08$; $p=0,78$) entre los colectores y entre subparcelas, presenta variaciones a través del tiempo. La mayor cantidad se presentó en el cuarto muestreo en octubre con 36.29 g/15m². Los frutos, las flores y las semillas que corresponden al material reproductivo son el material que menor necromasa aporta en la hojarasca, sin embargo, su producción parece tener un efecto fundamental a nivel ecológico en el ecosistema, por ejemplo, la producción de frutos en la isla de Barro Colorado puede limitar la poblaciones de frugívoros, cuando se presenta escasez estacional, Leigh y Windsor (1990), esta escasez es suficientemente intensa para que los murciélagos frugívoros del dosel de Barro Colorado ajusten su ciclo reproductivo para evitar la lactancia, en la escasez de frutos de todo tipo. Leigh & Windsor (1990) afirman que la producción de frutos generalmente es poco uniforme e irregular, asegurando que la cantidad de trampas utilizadas para medir la producción de hojarasca puede no ser suficiente para

medir la producción de frutos, situación que se evidencia en el presente estudio, que igual a que a ellos, la producción presentó valores por debajo de los 100 gramos. No existe relación estadísticamente significativa ($r^2 = 6,4$; $P = 0,4267$) entre frutos y precipitación para un nivel de confianza de 90% o superior.

El estadístico r^2 explica que un 6,42316% de la variabilidad en frutos se debe a la relación con la precipitación, igualmente el coeficiente de correlación igual a 0,253 indica una relación relativamente débil entre las variables.

La producción de flores presenta fluctuaciones a través del tiempo. La máxima cantidad se presenta en el tercer muestreo en septiembre con 8.67 g/15m² en seco, No hay diferencia estadísticamente significativa ($F = 0,16$; $p= 0,69$) en la producción de flores entre parcelas para un 95,0%, igualmente no existe relación estadísticamente significativa ($r^2 = 0,78$; $p= 0,78$) entre flores y precipitación para un nivel de confianza del 90% o superior. Con una relación relativamente débil entre las variables.

En cuanto a la producción de flores Mosquera *et al.* (2004) afirman que con el aumento en la precipitación se estimula la fenofase de floración en las especies *Huberodendron patinoi* y *Cariniana pyriformis* en bosques chocoanos, lo que se relaciona con este trabajo donde se encontró la mayor producción de flores en un momento de precipitación «alta», lo que a su vez, es corroborado por Usma *et al.* (1996) quienes afirman que en las regiones tropicales es casi una constante que las plantas tengan una máxima producción de flores cuando aumente la pluviosidad, es decir, en épocas húmedas.

La producción de semillas presentó fluctuaciones a través del tiempo, el máximo valor se obtuvo en el sexto muestreo en noviembre con 11.23 g/15m². No hay diferencia estadísticamente significativa ($F = 0,14$; $p= 0,7165$) entre las semillas de parcelas a otro para un 95%, no existe relación estadísticamente significativa ($r^2 = 0,18$; $p= 0,89$) entre semillas y precipitación para un nivel de confianza del 90% o superior. Indicando una

relación relativamente débil entre las variables. Lo importante de conocer la producción de estructuras como las flores, frutos y semillas dicen Lebrecht *et al.* (2001) radica en que permite conocer las etapas más reproductivas del bosque y como éstas, son afectadas por el clima.

Las cantidades totales de producción de vegetación asociada no tuvieron diferencias estadísticamente significativa ($F = 0,12$; $p=0,7309$) en las subparcelas «E» y «U». Aunque la mayor cantidad se presentó en octubre con $11.18\text{g}/15\text{m}^2$ peso seco, muestra pocas variaciones a través del tiempo.

Este componente se presenta en considerables proporciones generalmente cuando algún árbol ó rama se cae del dosel del bosque, debido a que esta vegetación se adhiere firmemente a los árboles, de tal forma que es difícil de desprenderse a pesar de estar inertes, y solo cuando cae alguno de estos elementos hay valores importantes en la producción de este elemento, como en el noveno muestreo. No existe relación estadísticamente significativa entre vegetación asociada y precipitación ($r^2 = 0,13$; $p= 0,7231$), el análisis explica en un 1,3108% de la variabilidad en vegetación asociada, Indicando una relación débil entre las variables. La vegetación asociada en este estudio fue representada principalmente por especies epifitas como los musgos y los líquenes, lo que coincide con lo reportado por Lebrecht *et al.* (2001), Rodríguez (1989) entre otros, para distintos tipos de bosque; además Lebrecht *et al.* (2001) afirma que la biomasa de los bosques maduros es mayor por la colonización a través del tiempo de especies epifitas, lo que se evidencia claramente en los bosques del Chocó biogeográfico.

La producción del material indeterminado no tuvo diferencia estadísticamente significativa ($F = 0,69$; $p=0,41$), mostró variaciones a través del tiempo con el máximo valor registrado en el sexto muestreo en noviembre con $35.91\text{g}/15\text{m}^2$ en seco, este alta producción se presentó en el mismo muestreo en el que se formó el claro natural en el bosque y, en el colector aledaño al árbol caído; lo que muestra una relación estrecha entre este material indeterminado y

los fenómenos de formación de claros. Generalmente este componente está compuesto de porciones descompuestas de hojas, ramas, estructuras reproductivas y excremento de organismos diversos del bosque, que es difícil de identificar. Se observa además, un aumento en la producción con el incremento en la precipitación, sin embargo, no existe relación estadísticamente significativa ($r^2 = 13,07$; $p= 0,24$) entre indeterminada y precipitación para un nivel de confianza de 90% o superior.

Este material indeterminado, corresponde generalmente a hojarasca consumida por animales (Leigh & Windsor 1990) y también, por fracciones descompuestas de hojas, tallos y frutos que se precipitan con facilidad con las lluvias y la caída de árboles como se evidencio en este estudio. El estadístico r^2 explica en un 13,0745% la variabilidad en material indeterminado con respecto a la precipitación, indicando una relación relativamente débil entre las variables, sin embargo la relación entre este componente y la precipitación es superior a registrada para los otros componentes de la hojarasca seguramente por la facilidad que tiene el material indeterminado para caer del dosel con las lluvias y vientos característicos de la zona.

La producción de hojarasca y la vegetación de la PPIB

La variabilidad en la producción de hojarasca a nivel total no mostró correlación estadística significativa con la vegetación. El modelo estadístico explica en un 20,78% la variabilidad en la hojarasca total. No existe una relación estadísticamente significativa ($r^2 = 20.78$; $p = 0,3135$) entre las variables (Área basal, DAP promedio, altura promedio, individuos de cuadrículas y especies registradas) para un 90% de confiabilidad, aunque en el grafico se observa una relación positiva entre la hojarasca total y área basal.

La relación entre las características de la vegetación con la hojarasca muestra una negativa relación entre las variables, aunque gráficamente el área basal fue el componente que mayor correlación mostró, esto es diferente en parte, a los resultados obtenidos por Lebrecht *et al.*

(2001) quien reporta una alta correlación entre las características de la vegetación y la producción de hojarasca, especialmente la edad y el área basal, probablemente estas diferencias se deben, a que Le Bret *et al.* (2001) realizaron el estudio en diferentes tipos de bosques y en un tiempo más extenso; mientras que, en el presente estudio se realizó la investigación en un mismo tipo de bosque dominado por las mismas especies en ambas subparcelas con características estructurales similares (Palacios *et al.* 2003b) y además, con periodo más corto de muestreo, lo que no permitió observar variaciones significativas.

El hecho de que el área basal mostrara gráficamente una relación positiva con la producción de hojarasca se debe básicamente, a que el área basal muestra el desarrollo del bosque y, a mayor desarrollo mayor producción de hojarasca, además, Le Bret *et al.* (2001) afirma que la producción de hojarasca incrementa con la edad de la parcela, en relación al área basal, con la colonización de especies epifitas y la madurez de los árboles.

Cabe recordar que la distribución de la caída de hojarasca en los sitios de estudio, está determinada por la distribución de los individuos de las especies que dominan la comunidad y no por los parámetros estructurales de la misma. (Tun Dzul *et al.* 2005); destacándose fundamentalmente las fases fenológicas de dichas especies, que determinaran en últimas, la variabilidad en la producción de hojarasca en cuanto al sitio y en el espacio.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a las empresas Interconexión Eléctrica S. A. (ISA) de Medellín y Distribuidora del Pacífico S.A.E.S.P. (DISPAC), por la financiación de este trabajo. Igualmente, al ingeniero Dr. Esteban Álvarez Dávila por la colaboración prestada en el análisis de los datos y revisión del informe final. A los biólogos Elmer Rentería, Yair Rueda y a la Ingeniera Yulisa Mosquera por la colaboración prestada en las actividades de campo. Al laboratorio de Producción Limpia y Agroindustria de la Universidad Tecnológica del Chocó por la colaboración prestada en el procesamiento del material de campo.

LITERATURA CITADA

- ALVAREZ-D E. , A. A. COGOLLO, O. MELO, E. ROJAS, D. SÁNCHEZ, O. VELÁSQUEZ, E. SARRIA, E. JIMÉNEZ-R, D. BENITEZ, C. VELASQUEZ, M. SERNA, A. C. LONDOÑO-V, P. STEVENSON, G. GALEANO, M. C. PEÑUELA, F. GARCÍA, Y. RAMOS, J. PALACIOS y S. PATIÑO. 2005. Red de Parcelas Permanentes para el Monitoreo de los Bosques Nativos de Colombia. Artículo en preparación- Noviembre del 2005. Para someter a la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas-Físicas y Naturales.
- ARENAS, S. H. 1995. Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia. En: MORA-O, L. y STURN, H (eds.). Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 6 Santa Fe de Bogotá. Colombia.
- ASPRILLA, A. MOSQUERA, C. M. VALOYES, H. Q. CUESTA, H. Y GARCÍA, F. 2003. Composición Florística de un bosque pluvial tropical (bp-T) en la parcela permanente de investigación en biodiversidad (PPIB) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. Pg.39-44. En: GARCÍA, F. RAMOS, Y. PALACIOS, J. ARROYO, J. E. MENA, A. y GONZÁLEZ, M (eds.). SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editora Guadalupe Ltda. Bogotá -Colombia.
- BRAY, J. R. y E. GORHAN. 1964. Litter Production in Forest of the Word, Adv. Ecol. Res. 2, 101-157.

- CLARK, D. A., S. BROWN, D. W. KICKLIGHTER, J. D. CHAMBERS, J. R. THOMLINSON y J. NI. 2001a. Measuring Net Primary Production in Forest: Concepts and Field Methods. *Ecological Applications* 11 (2): 356 – 370.
- CLARK, D. A., S. BROWN, D. W. KICKLIGHTER, J. D. CHAMBERS, J. R. THOMLINSON, J. NI y E. HOLLAND. 2001b. Net primary production in tropical forest: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* 11 (2): 371 – 384
- CORDOBA, J. A. y D. GONZÁLES. 2005. Regeneración Natural en Claros de un Bosque Pluvial Tropical, en Pacurita, Chocó, Colombia. Tesis de Grado. Universidad Tecnológica del Chocó «Diego Luís Córdoba».
- DEL VALLE, J. I., F. H. MORENO y S. A. ORREGO. 2003. Los Bosques Tropicales y su contribución a la mitigación del cambio climático. Pg 3-43 En: ORREGO S. A., J. I. DEL VALLE., y F. H. MORENO (Eds.). Medición de la captura de carbono en ecosistemas forestales tropicales de Colombia. Contribuciones para la mitigación del cambio climático. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Colombia.
- ESLAVA, R. J. 1994. Climatología del Pacífico Colombiano. Academia de Ciencias Geográficas. Colección Eratostenes N° 1. Gente Nueva Santa Fe de Bogotá. Colombia.
- GARCÍA, F., RAMOS, Y. PALACIOS, J. ARROYO, J. E. MENA, A. y GONZÁLEZ, M. 2003. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- GRANADOS, J. y C. CORNER. 2004. Respuesta de las selvas tropicales al incremento de CO₂ en la atmósfera. *Revista Forestal Iberoamericana* Vol. 1 N° 1.
- HAMMER, Q. y D. HARPER. 2003. Programa estadístico Past. Versión 1.15. Tomado de <http://Folk.uio.no/okemmer/past>.
- HERNÁNDEZ, M. y MURCIA, M. 1995. Estimación de la productividad primaria de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* Schul & Cham en el páramo «El Granizo», Cundinamarca, Colombia. En: Mora-O, L. y STURN, H (eds.). Estudios Ecológicos del Páramo y del Bosque Altoandino Cordillera Oriental de Colombia. Tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras N° 6 Santa Fe de Bogotá. Colombia.
- HERNÁNDEZ, I. M.; SANTA REGINA, I. y GALLARDO, J. F. 1992. Dinámica de la Descomposición de la Hojarasca Forestal en Bosques de la Cuenca del Duero (Provincia de Zamora): Modelización de la Pérdida de Peso. En: *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 6: 339 – 355.
- HOLDRIDGE, L. P. 1996. Ecología Basada en las Zonas de Vida. Instituto Interamericano para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- JANDL, R. 2004. Secuestro de Carbono en Bosques - El Papel del Suelo. *Revista Forestal Iberoamericana* Vol. 1 N° 1 57 – 62. Centro de Investigación Forestal, 1131 Viena, Austria.
- KIMMINS, J. P. 1997. *Forest Ecology. A Foundation for Sustainable Management*. The University of British Columbia. Prentice Hall. New Jersey.
- LAVIGNE, M. B. 1997. Comparing Nocturnal Hedi Covariance Measurements to Estimates of Ecosystem Respiration Made by Scaling Chamber Measurements at Six Coniferous Boreal Sites. *Journal of Geophysical Research* 102: 28977 – 28985.
- LEIGH, E. G. 1986. Introducción: La Selección Natural y los Ciclos del Bosque. Pp 175 – 178. En: E. G. LEIGH, A. STANLEY & WINSOR, (eds.). *Ecología de un Bosque Tropical; Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa. República de Panamá.
- LEIGH, J. E. G. y WINDSOR, D. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de la isla de Barro Colorado. Pg.179-190. En: E. G. LEIGH, A. STANLEY & WINSOR, (eds.). *Ecología de un Bosque Tropical; Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute. Balboa. República de Panamá.
- LOUISIER, J. D. & D. PARKINSON. 1976. Litter Decomposition in a Cool Temperate Deciduous Forest. *Can. J. Bot.* 54: 419 – 436.
- MARGALEF, R. 1980. *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. España.

- MORENO, L. F. 1987. Producción de Material Vegetal (Mantillo) en un Bosque Pluvial Premontano Tropical (Guatapé, Antioquia), durante el periodo de Septiembre – Diciembre. Universidad de Antioquia. Departamento de Biología. Medellín. Inédito.
- MOSQUERA, H. R., N. PINO y R. G. GUTIERREZ. 2004. Fenología reproductiva de dos especies maderables *Huberodendron Patinoi* «CARRA» Y *Cariniana Pyriformis* M. «ABARCO» con riesgo de extinción y altos índices de explotación en el Chocó. Revista Institucional. Universidad Tecnológica Del Choco. 17 (68) pp: 120 – 129.
- MOSQUERA, Y. y C. SÁNCHEZ. 2005. Propuesta para la Venta de Servicios Ambientales con Participación Comunitaria en el Medio Atrato. Chocó – Colombia. Tesis de Grado. Ingeniería Ambiental. Universidad Tecnológica Del Choco D. L. C.
- PALACIOS LL., J. y Y. A. RAMOS. 1999. Estructura de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T) en Salero (Tadó – Chocó). Trabajo de grado. Universidad Tecnológica del Chocó «D.L.C.» Quibdó.
- PALACIOS, J. C. GARCÍA, F. Y RAMOS, Y. A. 2003a. Características Generales del Corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó. En: GARCÍA, F. RAMOS, Y. PALACIOS, J. ARROYO, J. E. MENA, A. Y GONZÁLEZ, M. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- PALACIOS, J., Y. RAMOS. A. K. MOSQUERA, FL. CASTRO, F. GARCÍA, J. ARROYO y A. COGOLLO. 2003b. estructura de un bosque pluvial tropical (bp-T) en Salero, Unión Panamericana, Chocó. En: GARCÍA, F. RAMOS, Y. PALACIOS, J. ARROYO, J. E. MENA, A. y GONZÁLEZ, M. SALERO Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical (bp-T). Editorial Guadalupe Ltda. Bogota-Colombia.
- PRAUSE, J., ARCE DE CARAM, G. y P. N. ANGELONI. 2003. Variación Mensual en el Aporte de Cuatro Especies Forestales Nativas del Parque Chaqueño Humado (Argentina). Revista de Ciencias Forestales – Quebracho N° 10 diciembre 2003.
- POVEDA, M., C. A. ROJAS, A. RUDAS, y J.O. RANGEL. 2004. El Chocó Biogeográfico: Ambiente Físico. pp. 1- 21. En: J. O. RANGEL (Ed). Colombia. Diversidad Biótica IV El Chocó Biogeográfico/Costa Pacifica. Universidad Nacional De Colombia. Bogota D. C. 2004.
- RAMIREZ, A. y RENTERIA, N. 2000. Caracterización de la Folivoría en algunas Especies de Melastomataceae en un bosque pluvial tropical (bp-T), en el Corregimiento de Salero, Tadó –Chocó. Universidad Tecnológica del Chocó «Diego Luís Córdoba.» Tesis de grado. Quibdó.
- RENGIFO, M. O. y CORREDOR, C. P. 2001. Diseño de un modelo agro ecológico autosuficiente y sostenible en el corregimiento de Salero, Unión Panamericana, Chocó. Trabajo de grado. Universidad Tecnológica del Chocó. 75 p.
- RMIELP (Red Mexicana de Investigación Ecológica a Largo Plazo). 2005. Patrones y Control de la Productividad Primaria en los ecosistemas. Documento Fundacional (fragmento), Versión preliminar.
- RODERSTEIN, M. D. HERTEL & CH. LEUSCHNER. 2005. Above And Below Ground Litter Production In Three Tropical Forest In Souther Ecuador. Journal Of Tropical Ecology. 21. Pp: 483 – 492.
- RODRÍGUEZ, J. C. 1989. Consideraciones sobre la Biomasa, Composición Química y Dinámica del Bosque Pluvial Tropical de Colinas Bajas. Bajo Calima. Buenaventura, Colombia. Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. CONIF. Serie Documental N° 16 Bogota, D.E. – Colombia.
- RYAN, M. G. 1991. A Simple Meted for Estimating Gross Carbon Budgets for Vegetation in Forest Ecosystems. Tree Physiology 9: 255 – 266.
- RYAN, M. G., M. Hubbard, S. PONGRACIE, R. J. RAISON & R. E. MCMURTRIE. 1996. Foliage, Fine – root, Woody – tissue and Stand Respiration in *Pinus radiata* in Relation to Nitrogen Status. The Physiology 16: 333 – 343.
- SANCHES, M. B., PRIETO, D. F. PERAL., C. A. R. TAMBURI., R. CASERI y R. BERAZAIN. 2003. Producción De Hojarasca En Un Bosque Semideciduo Estacional En Sao Pedro. Potirendaba.

- Estado De Sao Paulo, Brasil. Revista Del Jardín Botánico Nacional. 24 (1-2): Pp. 173 – 176.
- SEGURA, M & M. KANNINEN. 2005. Allometric Models for Tree Volume and Total Aboveground Biomass in a Tropical Humid Forest in Costa Rica. *Biotropica* 37 (1): 2 – 8 2005.
- SCHUUR, E. A. G. 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84. Pg. 1165-1170.
- STATISTICAL GRAPHICS CORP. 2002. Statgraphics Plus Version 5.1. Tomado de [www. Statgraphics. Com](http://www.Statgraphics.Com).
- TAKEDA H. 1996. Templates For The Organization Of Soil Animal Communities In Tropical Forest. In: Turner Et Al (Eds.) *Biodiversity And The Dynamics Of Ecosystems*. DIWPA Series Vol 1: 217 – 226.
- THIEBAUT, B. & P. VERNET. 1981. Biologie De La Reproduction Sexuee. In: Teissier Du Cros (Eds.) *Le Hetre*, Inra, Paris, 1981. Pp: 118 – 135.
- TUN DZUL, F. DURAN, G. R. y J. GONZÁLEZ. 2005. Producción de Hojarasca y Estructura Vegetal en los Retenes de Campeche, México: Análisis espacio-temporal. XV Congreso Mexicano de Botánica. México.
- UNESCO – CIFCA. 1980. Ecosistemas de Bosques Tropicales. Informe sobre el Estado de los Conocimientos. Preparado por UNESCO/CIFCA/FAO: 771 pp.
- URIBE, T., Alicia. 1995. *Ecología Vegetal*. Departamento de Ciencias Naturales, Universidad de Antioquia - Medellín. 50 p.
- USMA, M. B. Gallego, y O. Delgadillo. 1996. Fenología de la Palma *Astrocarium Standleyanum* En El Bajo Rio San Juan (Chocó - Colombia). *Cespedesia*. 7(68) Pp: 120 – 129.
- WARING, R. H. & W. H. SCHESINGER. 1985. *Forest Ecosystems: Concepts and Management*. Academic Press New York, New York US.