

Descomposicion del Follaje en Diversos Ecosistemas Sucesionales Tropicales

Author(s): Liana I. Babbar and John J. Ewel

Reviewed work(s):

Source: *Biotropica*, Vol. 21, No. 1 (Mar., 1989), pp. 20-29

Published by: [The Association for Tropical Biology and Conservation](#)

Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/2388437>

Accessed: 30/10/2012 17:59

Your use of the JSTOR archive indicates your acceptance of the Terms & Conditions of Use, available at <http://www.jstor.org/page/info/about/policies/terms.jsp>

JSTOR is a not-for-profit service that helps scholars, researchers, and students discover, use, and build upon a wide range of content in a trusted digital archive. We use information technology and tools to increase productivity and facilitate new forms of scholarship. For more information about JSTOR, please contact support@jstor.org.



The Association for Tropical Biology and Conservation is collaborating with JSTOR to digitize, preserve and extend access to *Biotropica*.

Descomposición del Follaje en Diversos Ecosistemas Sucesionales Tropicales¹

Liana I. Babbar²

Departamento de Recursos Naturales Renovables, CATIE, Turrialba, Costa Rica

y

John J. Ewel³

Department of Botany, University of Florida, Gainesville, Florida 32611, U.S.A.

ABSTRACT

To evaluate the effect of foliage type on decomposition, we monitored the decay of a representative mix of autochthonous leaves in each of three vegetation types: 2-yr-old successional vegetation; an investigator-designed community that mimicked the physiognomy and species richness of the successional vegetation; and a young plantation of the tree, *Cordia alliodora*. To evaluate the effect of environmental differences among vegetation types on decomposition, we monitored the decay of a uniform substrate (leaves of *C. alliodora*) in those same three stands as well as in a vegetation-free plot. Foliage of the imitation of succession decayed most rapidly, losing half of its mass, N, P, K, Ca, Mg, and S in 1 to 3 weeks. Foliage of the successional vegetation decayed somewhat more slowly, losing half of its initial mass and initial contents of all elements except N and S in 2 to 6 weeks. Leaves of the tree grown in monoculture, *C. alliodora*, decomposed very slowly, losing only 22% of their mass, and less than 50% of all elements monitored except K and P, during the 15 weeks over which decomposition was measured. Mass loss and loss of N, Ca, and Mg (but not P, K, or S) were significantly faster in the bare plot than in vegetated plots, but differences in decay among foliage types were much greater than differences among ecosystems. Sustained nutrition of the successional mimic may depend heavily on rapid uptake of mineralized nutrients, whereas recalcitrant litter may slow recycling in plantations of *C. alliodora*.

RESUMEN

Para evaluar el efecto del tipo de follaje sobre la descomposición, se cuantificó la pérdida de peso y la liberación de macro-nutrientes de la hojarasca propia de tres ecosistemas: sucesión natural de 2 años de edad, un policultivo que imita la complejidad estructural de la sucesión y un monocultivo del árbol *Cordia alliodora*. Además, en dichos ecosistemas y en una parcela libre de vegetación, se colocaron bolsas con *C. alliodora* para evaluar la influencia del micro-ambiente sobre el proceso. El período de evaluación fue de 15 semanas. El follaje del policultivo se descompuso rápidamente: la vida media para el peso seco y los elementos N, P, K, Ca, Mg y S fue de 1 a 3 semanas. La sucesión tuvo un valor intermedio: de 2 a 6 semanas, excepto para el N y el S que se desprendieron más lentamente. En 15 semanas el follaje de *C. alliodora* en el monocultivo solo perdió 22 por ciento del peso seco; la vida media de los elementos también fue mayor de 15 semanas, excepto para el K y el P. La pérdida de materia y de Ca y Mg (pero no de P, K o S) fue significativamente más rápida en la parcela sin vegetación, pero la diferencia en descomposición entre tipos de follaje fue mayor que las diferencias entre ecosistemas. La productividad continua del policultivo dependerá más de su capacidad para absorber y retener los nutrientes que de la tasa de mineralización. Un follaje resistente a la descomposición, como la *C. alliodora* puede reducir la recirculación de nutrientes.

LA PRODUCTIVIDAD DE LOS AGROECOSISTEMAS en el trópico húmedo está condicionada por su capacidad para conservar, y/o recuperar, los nutrientes indispensables a las plantas luego de las pérdidas originadas al talar los ecosistemas naturales con fines agrícolas. Desarrollar sistemas agrícolas capaces de un rendimiento sostenido es una de las pocas opciones para sobreponerse a las restricciones ecológicas locales sobre la producción. Estos nuevos agroecosistemas pueden tener, como ventaja adicional, una menor dependencia de fertilizantes y plaguicidas (National Research Council 1982, Ewel 1986).

El presente trabajo forma parte de un proyecto de investigación básica que explora la posibilidad de utilizar la sucesión natural como modelo para diseñar nuevos agroecosistemas tropicales. Con el fin de comprender el funcionamiento de un monocultivo y un policultivo en relación con los ecosistemas naturales, en este proyecto se efectúan estudios comparativos sobre la estructura y dinámica de varios ecosistemas, entre ellos, la sucesión natural, un monocultivo y un policultivo que imita la complejidad estructural de la sucesión natural.

Cuando los nutrientes están siendo continuamente extraídos del suelo, por las plantas o por la lluvia, la velocidad con que se reponga esta pérdida es un factor clave en la regulación de la productividad. Los ecosistemas autosustentados dependen de su capacidad para recircular y acumular los elementos que contienen en el follaje. Para

¹ Recibido: 6 June 1987, revision accepted 20 January 1988.

² Dirección actual: School of Natural Resources, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109, U.S.A.

³ Dirigirse a J. J. Ewel para solicitar separatas.

cuantificar la disponibilidad de nutrimentos es necesario determinar la tasa de descomposición de los residuos vegetales que enriquecen continuamente el mantillo.

Los objetivos de este estudio fueron comparar la sucesión natural, un monocultivo y un policultivo complejo, con respecto a la velocidad de descomposición y pérdida de nutrimentos de la hojarasca propia de cada ecosistema. Asimismo, se comparó el efecto del microambiente sobre la descomposición al ubicar un mismo tipo de follaje en cuatro distintos ecosistemas: los tres mencionados más una parcela totalmente libre de vegetación. La compleja composición florística de la sucesión y el policultivo, la relativamente simple del monocultivo y una parcela sin vegetación representan un gradiente de condiciones físicas—temperatura y humedad, por ejemplo—y biológicas, como la presencia diferencial de heterótrofos adaptados a microhabitats y sustratos específicos.

El proceso de descomposición se debe fundamentalmente a los requerimientos nutritivos de diversos organismos heterótrofos, en su mayoría bacterias y hongos, que utilizan las sustancias contenidas en la materia orgánica como fuente de energía y elementos para la síntesis de su protoplasma. El excedente de los elementos no consumidos son liberados al medio y sirven como nutrimentos para otros organismos (Alexander 1977). Lógicamente, factores climáticos como temperatura y humedad y las propiedades físico-químicas del material en descomposición son los reguladores más importantes de la presencia y actividad de los organismos descomponedores. Una revisión de literatura por Anderson y Swift (1983) evalúa el papel de estos agentes de descomposición para muchos bosques tropicales.

MATERIALES Y METODOS

EL SITIO EXPERIMENTAL.—El proyecto se efectuó en Florencia Norte, CATIE, Turrialba, Costa Rica. El sitio se encuentra a 650 m.s.n.m., la precipitación media anual es de 2700 mm y la temperatura promedio 22,7°C. Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1979) se considera Bosque Tropical Premontano Muy Húmedo. El estudio se llevó a cabo durante los meses más secos del año, de enero a mayo, 1981. Durante este período el rango de precipitación mensual varió entre 117 mm (en marzo) y 234 mm (en mayo).

En enero de 1979 se talaron, y a finales de marzo se quemaron, seis bloques de 35 m × 35 m dentro un bosque secundario (Ewel *et al.* 1981) y se establecieron cuatro tratamientos. El diseño experimental consistió de seis bloques completos al azar, con una repetición por bloque; cada tratamiento ocupó un cuadrante de 16 m × 16 m dentro de cada bloque. Entre los bloques se dejaron 5 m cubiertos con la vegetación original. De los cuatro tratamientos, tres fueron utilizados en este estudio:

1. *Sucesión.* En esta parcela toda la vegetación fue producto de la sucesión natural sin ninguna intervención humana.
2. *Imitación.* Toda la vegetación fue plantada. Se trató de imitar la complejidad estructural observada en la parcela de la sucesión para determinar si es posible reproducir también sus características funcionales.
3. *Monocultivo.* En noviembre de 1980 se sembraron árboles de laurel (*Cordia alliodora*) con espaciamiento de 2 m × 2 m, que es lo que existió durante el desarrollo del presente estudio. Estas parcelas fueron deshierbadas periódicamente para mantenerlas libres de malezas. La siembra del laurel fue precedida por dos siembras de maíz (*Zea mays*) y luego una de yuca que fue cosechada inmediatamente antes de la siembra de *C. alliodora*.

Durante el período de estudio las parcelas de la sucesión y la imitación de la sucesión tenían 1,5 años de edad y la plantación de *C. alliodora* era menor de 1 año. Brown (1982) provee información más detallada sobre la composición florística y la estructura de la vegetación en estas parcelas. Además de estos tres tratamientos, en este estudio se utilizó una parcela de 12 m × 12 m totalmente libre de vegetación.

La tasa de descomposición de la materia orgánica y de liberación de nutrimentos se evaluó utilizando bolsas de descomposición. El tamaño de las bolsas fue de 20 cm × 38 cm. La parte superior estaba formada por una malla de hilos de plástico con aperturas de 3 mm y la parte inferior de cedazo plástico con hoyos de 1 mm². Ambos materiales fueron unidos entre sí por grampas de monel. Este diseño tuvo como propósito el minimizar las pérdidas del material orgánico que se fragmentara como producto de la descomposición, tratando de crear un microambiente interno no muy diferente del medio exterior en cuanto a temperatura y humedad, así como el permitir la entrada de algunos artrópodos relativamente grandes.

Para los tratamientos de sucesión, imitación y monocultivo se prepararon ocho bolsas por repetición conteniendo una mezcla de las especies más abundantes en cada tratamiento (Cuadro 1). Además de éstas, para los tratamientos de sucesión, imitación y sin vegetación se prepararon ocho bolsas por repetición conteniendo *C. alliodora*.

MEDICIÓN DE LA TASA DE DESCOMPOSICIÓN.—Periódicamente se efectuaron en las parcelas mediciones sobre productividad, estructura y arquitectura de la vegetación. Como parte de estas mediciones, en octubre de 1980 Brown (1982) determinó en cada tratamiento el índice de área foliar por un método de interceptación vertical (Warren-Wilson 1963). Con esto se estimó el área foliar de cada una de las especies en cada tratamiento. En el tratamiento

de sucesión se escogieron las cinco especies más abundantes y en el tratamiento de imitación, las tres especies más abundantes (Cuadro 1). En el monocultivo la *C. alliodora* representaba el 100% del área foliar.

Con una muestra de 50 hojas de cada especie se determinó el contenido de humedad y la relación entre el peso fresco y el peso seco. Para llenar las bolsas de descomposición se pesó la cantidad de hojas frescas requeridas para mantener, dentro de cada bolsa, las mismas proporciones de materia seca por especie que se encuentran en el dosel de las parcelas. Se procuró tener un peso seco inicial por bolsa de aproximadamente 30 g. Se trabajó solo con hojas maduras, excluyendo el material seco para tener una muestra lo más homogénea posible. Los zacates (*Panicum maximum* y *Cymbopogon citratus*) se cortaron en trozos de la misma longitud de las bolsas de descomposición y se revolviéron bien. Se determinó el peso seco y el contenido inicial de N, P, K, Ca, Mg y S de seis bolsas escogidas al azar para cada tipo de follaje. El contenido de una de las bolsas con follaje de la imitación fue descartada por considerársela contaminada.

Cada repetición de la sucesión y la imitación tenían inicialmente ocho bolsas con la vegetación propia del tratamiento y ocho bolsas adicionales con *C. alliodora*. Esto último se hizo con el fin de mantener un mismo tipo de sustrato en todos los tratamientos que permitiera detectar la influencia micro-ambiental sobre el proceso de descomposición. Aunque existió una única parcela sin vegetación, se distribuyeron dentro de ésta seis hileras con ocho bolsas de *C. alliodora* cada una, simulando seis repeticiones.

De cada repetición se recogió una bolsa periódicamente para cada tipo de follaje. La primera recolección se efectuó una semana después de su ubicación en el campo y las siete siguientes con intervalos de dos semanas. Las bolsas recolectadas fueron secadas al horno a 70°C durante 48 horas para determinar su peso seco.

ANÁLISIS QUÍMICO.—En la primera recolección se analizó el contenido de cada bolsa por separado. En las recolecciones de las semanas 3, 7, 11 y 15 se unieron algunas repeticiones con base en su proximidad en el campo. Para todos los tratamientos se unió el contenido de las bolsas de dos pares de repeticiones y se analizaron individualmente las otras dos. El resultado del análisis químico de esta unión se multiplicó por el peso seco de cada bolsa individual. No se analizaron químicamente las recolecciones de las semanas 5, 9 y 13.

Para analizar el contenido de N, P, K, Ca, Mg y S, el material se fragmentó primero con un molino grueso y luego se molió con un tamiz #40. Se efectuaron dos extracciones para cada bolsa y cuando la diferencia en el resultado de ambas sustancias fue mayor de 10% el análisis se repitió. El análisis estadístico de los datos se efectuó con el promedio de ambas extracciones.

Para determinar el contenido de P, K, Ca, Mg y S en cada muestra se pesó 0,5 g de materia seca, se le añadió una solución nítrico-perclórica (5 a 1) y se dejó reposar 12 horas. El contenido de K, Ca y Mg se determinó por espectrofotometría de absorción atómica, el contenido de P se determinó por colorimetría (Jackson 1958) y el S por turbidimetría con BaCl₂ (Bardsley & Lancaster 1960). Para determinar el contenido de N total se pesó 0,1 g de materia seca y se le añadió 2,5 ml de mezcla digestora (H₂SO₄ + KSO₄ + CuCO₃ con selenito de sodio + óxido de mercurio), se calentó a punto de ebullición durante 1,5 horas y se destiló utilizando un micro-Kjeldahl modificado (Müller 1961).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.—Para cada tiempo de recolección se efectuó un análisis de varianza comparando el peso seco de las hojas de *C. alliodora* ubicadas en todos los tratamientos; lo mismo se hizo para comparar el contenido de cada uno de los elementos que contenían estas hojas. Para detectar las diferencias entre tratamientos se utilizó una prueba de Duncan.

En el caso de las bolsas que no fue posible recuperar se calcularon los valores faltantes por el método de parcelas perdidas (Steel & Torrie 1980). Sin embargo, por haber unido repeticiones a la hora de efectuar el análisis químico, en el caso de los nutrimentos no se calcularon las parcelas perdidas y cuando faltaron datos el análisis de varianza se hizo asumiendo un diseño completamente aleatorio.

RESULTADOS

El contenido inicial de N en los tres tipos de follaje fue similar y relativamente alto (Cuadro 2). La *C. alliodora* mostró las concentraciones más altas de Ca, Mg y S. El follaje de la imitación tuvo las concentraciones más bajas de estos tres elementos, pero las concentraciones más altas de N, P y K.

El follaje propio de la sucesión mostró una rápida pérdida de peso en las primeras tres semanas y luego un proceso más lento hasta alcanzar, en la semana 15 una pérdida promedio de 66% (Fig. 1). El follaje de la imitación mostró una pérdida inicial muy rápida donde perdió aproximadamente el 70% de su peso y no sufrió más pérdida en las 12 semanas subsiguientes. Cabe destacar que, aunque la forma de las dos curvas es diferente, la cambio total de peso al final del período de evaluación es muy semejante. La curva del follaje del monocultivo se distinguió de las otras por una pérdida mucho más lenta a través de todo el período, perdiendo solamente 24% del material inicial.

La descomposición del follaje de *C. alliodora* ubicado en los cuatro tratamientos mostró un comportamiento similar al descrito para el monocultivo. Solamente la pérdida en la parcela sin vegetación fue significativamente

CUADRO 1. *Abundancia relativa de las especies en las parcelas y en las bolsas de descomposición.*

	Area foliar		Peso seco por bolsa (g)	Humedad (%)
	En las parcelas (%)	Por bolsa (%)		
Sucesión				
<i>Panicum maximum</i>	24,7	41,4	12,4	24,8
<i>Bocconia frutescens</i>	15,7	26,4	7,8	13,0
<i>Clibadium surinamense</i>	7,8	13,1	4,3	25,3
<i>Trema micrantha</i>	6,0	10,1	5,5	55,0
<i>Paspalum spp.</i>	5,4	9,0	1,6	9,4
Total	59,6	100,0	31,6	
Imitación				
<i>Cymbopogon citratus</i>	31,4	51,9	18,9	25,2
<i>Crotalaria micans</i>	15,6	25,8	7,7	22,6
<i>Manihot esculenta</i>	13,5	22,3	3,5	25,0
Total	60,6	100,0	30,1	
Monocultivo				
<i>Cordia alliodora</i>	100,0	100,0	29,9	

más rápida en la semana 5 ($P < 0,05$) y en la semana 15 ($P < 0,01$; Cuadro 3) con respecto a los otros tratamientos. En la parcela sin vegetación fue notoria la influencia de las hormigas sobre el proceso de pérdida de peso. Del total inicial de 48 bolsas, 8 fueron parcialmente consumidas por hormigas, principalmente *Atta cephalotes*.

Al comparar el proceso de pérdida del N en la vegetación propia de cada tratamiento, se observó un comportamiento similar al de pérdida de peso (Fig. 1). La pérdida del N en la *C. alliodora* ubicada en la sucesión, la imitación y la parcela sin vegetación fue muy similar al proceso en el monocultivo. Solamente hubo dos tiempos de muestreo, incluyendo la última recolección en la semana 15 (Cuadro 3), que mostraron diferencias significativas entre tratamientos.

La tasa de liberación del P varió en los diferentes ecosistemas (Fig. 1). En el monocultivo, la tasa de pérdida inicial fue casi el doble que la pérdida de peso seco y la pérdida total de aproximadamente 52%. En la imitación

la pérdida inicial fue igual a la del peso y la pérdida total fue de 86%. En la sucesión la pérdida inicial fue ligeramente menor que la de peso seco, con una pérdida final de 74%. La pérdida del P en la *C. alliodora* bajo todos los tratamientos siguió un mismo patrón, perdiéndose aproximadamente el 60% de la cantidad inicial a través de las 15 semanas (Cuadro 3). El análisis estadístico no mostró diferencias significativas entre los tratamientos en ningún punto de muestreo.

La pérdida de K no guarda ninguna relación con la pérdida de peso seco e, independientemente de las concentraciones iniciales del elemento, en todos los tratamientos se perdió más del 80% de la cantidad inicial en solo tres semanas (Fig. 1). Al final del período de evaluación quedó menos del 10% inicial. En todos los tratamientos la pérdida de K de la *C. alliodora* fue similar a la descrita para el monocultivo (Cuadro 3).

En contraste con la rápida pérdida de K, el desprendimiento del Ca, el Mg, y el S fue mucho más lenta. El del Ca fue casi lineal y las pérdidas absolutas del elemento en los tres tipos de vegetación (100 a 200 mg/30 g de follaje) fueron menores que las pérdidas porcentuales relativas (20 a 60%). Las diferencias reflejan las diferentes concentraciones iniciales del Ca en los tres tipos de follaje. Durante las primeras 11 semanas no existieron diferencias en el patrón de liberación del Ca en la *C. alliodora* ubicada en todos los tratamientos. Sin embargo, después de 15 semanas la pérdida del Ca fue significativamente mayor en la parcela sin vegetación que en las otras (Cuadro 3). Se expresa la cantidad mg/30 g para mostrar pérdida absoluta en vez de concentración; ésta última depende de la pérdida de elementos más abundantes como carbono y oxígeno.

El follaje de la vegetación sucesional perdió más Mg que los otros; solamente quedó 35% de la cantidad inicial después de 15 semanas de evaluación. Durante el mismo período, el follaje de la imitación perdió 40% y en el follaje de *C. alliodora*, que tenía una concentración inicial muy elevada, no se registraron pérdidas. El desprendimiento del Mg del follaje de *C. alliodora* ubicado en los cuatro tratamientos siguió el mismo patrón que el Ca (Cuadro 3).

CUADRO 2. *Concentración inicial (%) de nutrimentos en cada tipo de follaje. Los valores son promedios (y errores estándares) de cinco (imitación) o seis (sucesión y monocultivo) muestras.*

Origen del follaje	N	P	K	Ca	Mg	S
Sucesión	2,70 (0,45)	0,23 (0,004)	2,32 (0,46)	1,47 (0,46)	0,48 (0,416)	0,23 (0,008)
Imitación	3,01 (0,08)	0,28 (0,009)	2,58 (0,11)	0,69 (0,02)	0,28 (0,009)	0,17 (0,004)
<i>Cordia alliodora</i>	2,97 (0,06)	0,24 (0,008)	1,64 (0,11)	2,57 (0,24)	0,74 (0,032)	0,36 (0,033)

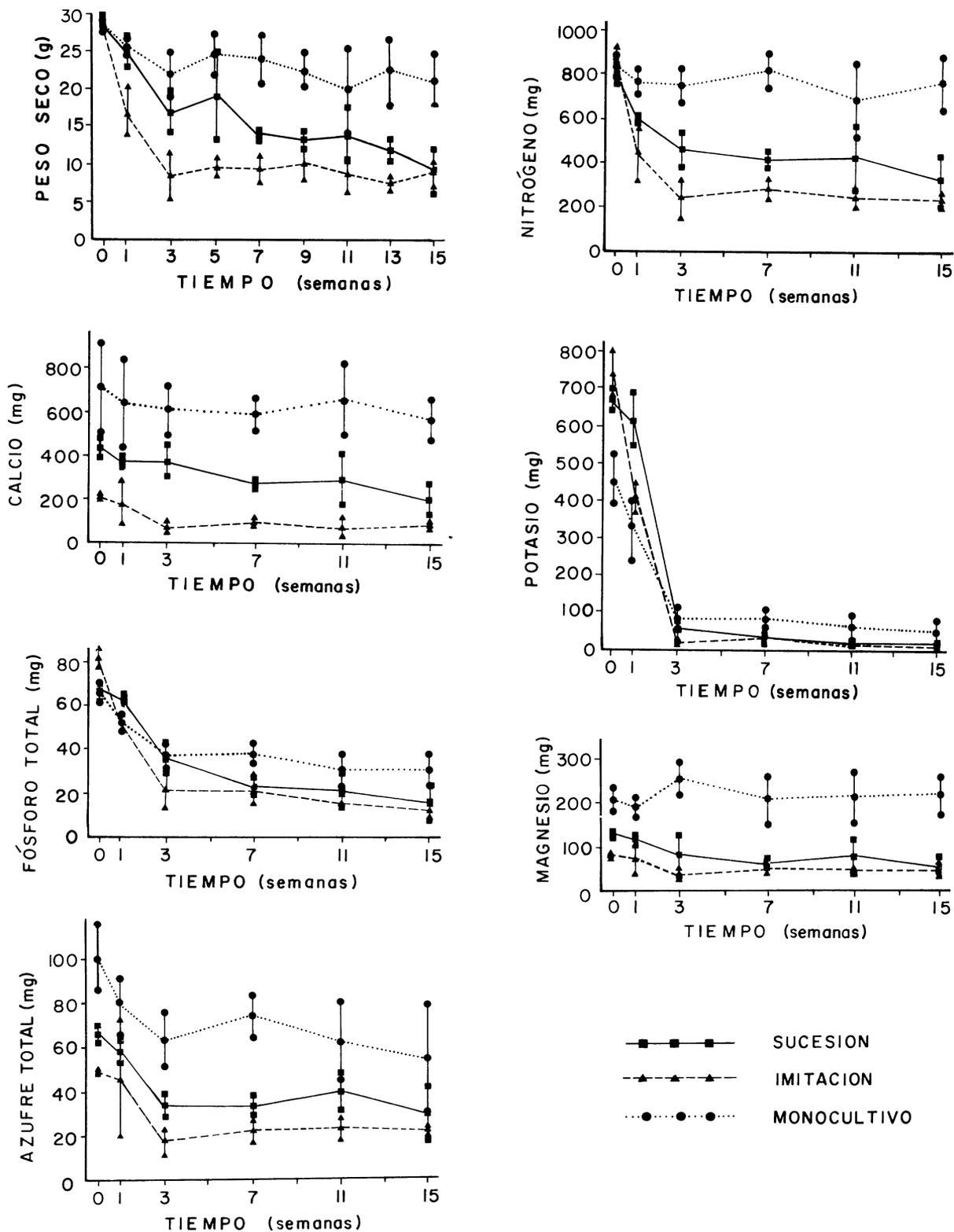


FIGURA 1. Tasa de pérdida de peso y mineralización del N, P, K, Ca, Mg y S del follaje propio de cada ecosistema.

CUADRO 3. Cantidad absoluta de peso y nutrientes del follaje de *Cordia alliodora* a las 15 semanas de descomposición. Los valores en cada fila acompañados por la misma letra no son diferentes ($P < 0,05$). Entre paréntesis se da el porcentaje remanente.

Componente	Ecosistema			
	Sucesión	Imitación	Mono-cultivo	Sin vegetación
peso (g)	18,4 ^a (61,3)	18,9 ^a (63,0)	21,2 ^a (70,2)	13,5 ^b (45,0)
N (g)	0,71 ^a (79,7)	0,67 ^a (75,2)	0,79 ^a (88,7)	0,47 ^b (52,7)
P (mg)	27,6 ^a (38,3)	26,5 ^a (36,8)	27,6 ^a (38,3)	23,0 ^a (31,9)
K (mg)	25,8 ^a (5,2)	22,7 ^a (4,6)	38,2 ^a (7,8)	21,6 ^a (4,4)
Ca (g)	0,47 ^a (61,0)	0,62 ^a (80,4)	0,59 ^a (76,5)	0,32 ^b (41,5)
Mg (g)	0,17 ^a (76,6)	0,19 ^a (85,6)	0,22 ^a (99,1)	0,12 ^b (54,0)
S (mg)	57,0 ^a (52,8)	64,3 ^a (59,5)	57,2 ^a (53,0)	40,5 ^a (37,5)

La mayor parte del S desprendido del follaje propio de cada tratamiento se perdió en las primeras tres semanas de evaluación. Al final de las 15 semanas de evaluación quedaba aproximadamente el 50% de la cantidad inicial. Al comparar la tasa de pérdida del S entre las hojas de *C. alliodora* ubicadas en todos los tratamientos no se detectó ninguna diferencia estadísticamente significativa (Cuadro 3).

DISCUSION

PÉRDIDA DE PESO.—Es posible distinguir dos fases en el patrón de descomposición: una rápida pérdida inicial que dura tres semanas y un período de pérdida más lento hasta la semana 15 (Fig. 1). Varios autores han encontrado curvas de descomposición con una fase de pérdida inicial rápida, de 3 a 5 semanas de duración, seguida por un período de pérdida más lenta (Madge 1965, Gosz *et al.* 1973, Akhtar *et al.* 1976, Ewel 1976, Garay *et al.* 1986). El porcentaje de pérdida inicial varía dependiendo de la especie evaluada (Singh 1969, Wiegert & Murphy 1970, este estudio). Esta pérdida exponencial inicial es sobre todo producto de la lixiviación de las sustancias más solubles (Bocock *et al.* 1960). En este momento se inicia también el desarrollo de las poblaciones microbianas que empiezan a consumir las sustancias más fáciles de degradar (Ruinen 1961). El haber utilizado para este estudio hojas frescas de edad relativamente heterogénea, puede haber aumentado significativamente los porcentajes de pérdida inicial

para todos los tipos de follaje. Las hojas frescas, o tiernas, son en general más lábiles y fácilmente lixiviables que las hojas viejas o secas (Bernhard-Reversat 1972, Swift *et al.* 1981). Su proporción C/N es menor ya que no han tenido tiempo de translocar nutrientes previo a su desprendimiento de las plantas y éste puede ser un factor importante que acelere la pérdida de elementos (Gosz *et al.* 1973, Alexander 1977).

A partir de la tercera semana, probablemente las sustancias más fáciles de degradar se agotaron y el sustrato estaba compuesto por altas proporciones de materiales de más difícil degradación como hemicelulosas y ligninas (Alexander 1977). Otro factor es la biomasa de los organismos descomponedores, la cual puede representar una considerable proporción del peso seco que encubra el verdadero patrón de pérdida de peso. Swift (1973), por ejemplo, determinó que 58% del peso seco remanente luego de unos meses de descomposición provenía de los hongos. En este estudio, muchas de las bolsas mostraron una visible red de hifas a partir de la semana 7.

El no haber detectado mucha diferencia en la descomposición bajo las cuatro condiciones micro-ambientales (Cuadro 3), pero siendo notoria la diferencia entre los follajes propios de cada tratamiento (Fig. 1), sugiere que esta diferencia se debe fundamentalmente a las propiedades físico-químicas de las hojas que se descomponen. Algunos autores encontraron que la concentración inicial de N es un factor importante que influencia la tasa de descomposición del sustrato (Witkamp 1966, Tanner 1981). Sin embargo, en el presente caso la concentración inicial de N en los tres tipos de follaje fue muy similar (Cuadro 2). Esto puede explicarse con base en los resultados obtenidos por otros autores (Meentemeyer 1978, Melillo *et al.* 1982, Schlesinger 1985) quienes concluyeron que el contenido inicial de lignina, o la proporción lignina : N, pueden ser importantes reguladores de la descomposición. No obstante, Anderson *et al.* (1983), Schaeffer *et al.* (1985) y Spain y Le Feuvre (1987) no encontraron una relación simple entre el contenido inicial de elementos, o lignina, y dicho proceso.

La baja tasa de descomposición de las hojas de *C. alliodora* sugiere un material más lignificado que los otros follajes, con una proporción menor de sustancias lixiviables. La alta concentración de Ca y Mg puede indicar una acumulación de estos elementos en forma de pectatos y oxalatos como cementadores de las paredes celulares, lo que le confiere a las hojas cierta rigidez. Otra característica importante puede ser la tendencia de estas hojas a enrollarse cuando secan, disminuyendo así la superficie de contacto con el suelo. Anderson *et al.* (1983) también encontraron algunas especies tropicales resistentes a la descomposición, con concentraciones altas de lignina.

El follaje propio de la imitación fue el más fácil de degradar. Tenía las hojas más suaves, probablemente me-

nos lignificadas, y la rápida tasa de pérdida inicial sugiere una mayor proporción de sustancias solubles en agua.

El follaje propio de la sucesión, compuesto por una mezcla heterogénea de especies, presenta una descomposición intermedia. La relación entre los peciolos relativamente grandes y la lámina foliar en *Bocconia frutescens* y *P. maximum*, señala un aumento en la proporción de material lignificado con respecto al follaje de la imitación. Por otra parte, el contenido de sílice propio de los pastos (*P. maximum* y *Paspalum* spp.) podría inhibir la descomposición.

Por su resistencia a la descomposición, la especie escogida para evaluar la influencia del micro-ambiente—*C. alliodora*—no fue la más adecuada para detectar posibles diferencias. Bocock y Gilbert (1957) encontraron que varias especies respondían a las diferencias ambientales excepto por una especie de *Quercus*. Por otra parte, el resultado obtenido en la semana 15 sugiere que, evaluando por un período más largo quizás podría detectarse la influencia del micro-ambiente sobre la pérdida de peso.

La pérdida de peso (y de N y K) observada en la parcela sin vegetación en las últimas semanas puede deberse a una combinación de factores. Períodos sucesivos de humedecimiento y sequía pueden fragmentar el material, lo que favorece el lavado de sustancias por la lluvia y también la pérdida de partículas a través del cedazo. Yakovchenko (1985) encontró que al secar periódicamente el sustrato la descomposición se intensifica. En los otros tratamientos, por no estar expuestos a condiciones tan extremas, la influencia de este proceso es menor. Anderson *et al.* (1983), y Moore (1986) advierten que esta intensificación del proceso es posible siempre que la desecación y temperaturas no sean extremas. Debe considerarse también que este tratamiento sufrió el mayor ataque de las hormigas *A. cephalotes* y dos de las bolsas en la recolección final se hallaban parcialmente consumidas.

En lugares donde existe una marcada estación seca, diversos autores (Madge 1965, Hopkins 1966, Swift *et al.* 1981, Bhatt *et al.* 1985) encontraron una mayor tasa de descomposición durante la estación lluviosa, sugiriendo una relación entre descomposición y precipitación. Este estudio se realizó en los meses más secos del año y es posible que ésto haya retardado el proceso.

LIBERACIÓN DE NUTRIMENTOS.—Una medida útil para comparar la descomposición es la vida media del sustrato. La vida media del peso seco y de los elementos N, P, K, Ca, Mg y S en el tratamiento imitación fue de 1 a 3 semanas. En la sucesión fue de 2 a 6 semanas, excepto para el N y el S que se retuvieron por más tiempo. En el monocultivo fue mayor de 15 semanas, excepto para el K y el P. Los resultados de la sucesión caen dentro del rango de valores hallado por otros autores que trabajaron en condiciones tropicales utilizando una mezcla heterogénea de especies

nativas (Bernhard-Reversat 1972, Ewel 1976, Swift *et al.* 1981).

Un patrón de pérdida del N semejante al de pérdida de peso, tal como se observó en la sucesión y la imitación, ha sido hallado en algunos estudios (Akhtar *et al.* 1976, Ewel 1976, Swift *et al.* 1981). Aparentemente el N es poco lixiviable, es un constituyente de proteínas y ácidos nucleicos y es retenido en el protoplasma de los organismos descomponedores. El aumento de N observado en el monocultivo se encontró en otros estudios sobre descomposición (Nye 1961, Bocock 1964, Singh 1969, Gosz *et al.* 1973, Guster & Vilsmeier 1985). El incremento se atribuye a la inmovilización del elemento en el protoplasma microbiano y proviene de fuentes externas al propio sustrato, por ejemplo del suelo (Nye 1961), de la lixiviación de iones del dosel (Bocock 1964), de las hifas de hongos (Dowding 1976), o de la fijación de N atmosférico (Sharp & Millbank 1973).

La diferencia en la tasa de desprendimiento del P en los distintos ecosistemas se debe a que este elemento se acumula en sustancias con resistencia variable a la descomposición como ácidos nucleicos, enzimas, fitinas y compuestos energéticos (Devlin 1975). La tasa de pérdida inicial diferente sugiere la presencia de compuestos fosfatados muy solubles en el monocultivo, moderadamente solubles en la imitación y poco solubles en la sucesión. Esto es sugerido por la discrepancia en los resultados obtenidos por otros autores sobre la movilidad del P. Según Ewel (1976) y Swift *et al.* (1981) el patrón de pérdida es muy similar al del peso seco, o bien aumenta (Anderson *et al.* 1983). Sin embargo, Akhtar *et al.* (1976) y Bernhard-Reversat (1972) hallaron que el P muestra una movilidad muy alta.

La alta movilidad del K es un fenómeno observado en otros trabajos realizados en diferentes condiciones de clima y sustrato. Al igual que en el presente caso, luego de una rápida pérdida inicial la curva se estabiliza cerca de valores muy bajos (Bernhard-Reversat 1972, Brown 1974, Ewel 1976, Swift *et al.* 1981, Anderson *et al.* 1983, Schlesinger 1985). El K se lixivia rápidamente y la pequeña cantidad que permanece en la hojarasca es lo retenido por los heterótrofos (Gosz *et al.* 1973). Las hojas de *C. alliodora* perdieron K con más lentitud que los otros follajes. Quizás el material se halló más conglomerado dentro de las bolsas, limitando su accesibilidad al agua y consecuentemente reduciendo la lixiviación.

La poca pérdida inicial de Ca en la sucesión y el monocultivo se debe principalmente a que este elemento es poco lixiviable. Es un componente estructural de la lámina media y es retenido hasta que se inicia la desintegración de las paredes celulares (Attiwill 1968). Akhtar *et al.* (1976) hallaron que por ser un elemento estable, la tasa de pérdida del Ca sigue un patrón similar al de pérdida de peso, tal como sucede en la sucesión y la

imitación. La tendencia del follaje del monocultivo a retener el Ca, y parte de la alta varianza de los datos, pueden explicarse por la invasión diferencial de hifas de hongos a las bolsas de descomposición. Todd *et al.* (1973) y Dowling (1976) encontraron que las hifas pueden acumular concentraciones de Ca hasta 20 veces mayores que el medio circundante.

La variación observada entre tratamientos sobre la tasa de liberación del Mg concuerda con lo observado por otros autores. Gosz *et al.* (1973) y Anderson *et al.* (1983) encontraron que el elemento es fácilmente lixiviable y al cabo de pocas semanas la curva de pérdida se estabiliza cerca de un valor bajo semeando lo que ocurre con el K. Por el contrario Attiwill (1968) y Bernhard-Reversat (1972) encontraron que el Mg es muy estable y su tasa de pérdida semejante a la del peso seco, tal como ocurre con el Ca. Swift *et al.* (1981) encontraron que el Mg se lixivia en proporciones moderadas. Esto refleja las diferencias en composición química del sustrato. En algunas especies el Mg puede ser un componente estructural importante y acumularse en las paredes celulares como pectato de Mg, desempeñando una función similar a la del Ca y perdiéndose lentamente, tal como ocurrió en el monocultivo; en otras especies se encuentra fundamentalmente en la molécula de clorofila de donde se desprende con relativa facilidad (Devlin 1975), tal como ocurrió en la imitación.

La rápida pérdida inicial de S evidencia que el elemento es bastante lixiviable. Esta pérdida es favorecida también por ser el S un componente de algunos tejidos proteicos y vitaminas fáciles de degradar (Alexander 1977). La baja concentración inicial de S en la imitación podría convertirlo en un factor limitante del proceso. Su retención a partir de la tercera semana sugiere que este remanente es, fundamentalmente, lo retenido en el protoplasma de los descomponedores (Gosz *et al.* 1973).

IMPLICACIONES DE LA DESCOMPOSICIÓN PARA LOS ECOSISTEMAS.—El éxito de un ecosistema natural depende en gran medida de su capacidad para re-circular y acumular los nutrientes que limitan su productividad. La tasa de descomposición de los residuos vegetales es un factor importante que regula la recirculación de nutrientes. Sin embargo, entre los agroecosistemas la variación es muy grande. La tasa de descomposición puede ser una medida útil de comparación de éstos entre sí y con respecto a los sistemas naturales. La comparación puede ayudar a determinar cuáles son los factores más importantes que intervienen en la recirculación de nutrientes y, por consiguiente, como hacer más eficientes estos sistemas.

La rápida liberación de elementos en la imitación sugiere que el éxito del ecosistema dependerá más de su capacidad para retener los elementos liberados que de su

tasa de descomposición. Una estructura foliar compleja disminuye el riesgo de pérdida de elementos de un sistema, al proteger el suelo del impacto directo de la lluvia y aumentar las posibilidades de almacenar los elementos. A la hora de diseñar un agroecosistema estructuralmente complejo que imite mejor a la vegetación natural, uno de los factores importantes de considerar es el establecimiento de follajes menos lábiles que disminuyan parcialmente la tasa de liberación de nutrientes del mantillo ayudando a reducir el riesgo de pérdida.

En la sucesión, la tasa inicial de descomposición del follaje propio fue menor que en la imitación. Sin embargo, la diferencia al final de la decimoquinta semana fue relativamente pequeña, excepto para los elementos N y S. La descomposición inicial un poco más lenta puede resultar beneficiosa al reducir el riesgo de pérdida de los elementos. Por otra parte, la vegetación en la sucesión tiene una tasa de renovación más rápida y una mayor mortalidad de plantas en pie (Brown 1982). Esto crea vías alternas para la recirculación de nutrientes.

Al momento de este estudio, el monocultivo era una plantación de *C. alliodora* joven. Presumiblemente, el rápido desarrollo del sistema radicular y el aumento en el área foliar reducirán el riesgo de pérdida de elementos en la plantación. En este sentido, la lenta descomposición del follaje puede representar una ventaja adicional durante el período de establecimiento sobre un suelo limpio y relativamente desprotegido.

La mayoría de los árboles de *C. alliodora* pierden parte de su follaje durante la época más seca del año, generando un mantillo. La descomposición lenta del follaje puede ser ventajosa al disminuir el riesgo de pérdida que, caso contrario, se podría originar del flujo rápido y abundante de elementos producto de su rápida descomposición. Sin embargo, la tendencia de las hojas de *C. alliodora* en descomposición a retener N, Ca y Mg puede convertir al mantillo en un compartimento que acumula temporalmente gran cantidad de estos elementos. Por tratarse de una plantación que requiere cantidades crecientes de nutrientes, este factor podría limitar el crecimiento de los árboles. En el caso de una asociación agroforestal, debe pensarse en fuentes alternas de nutrientes para los cultivos, como por ejemplo, el asocio simultáneo con otros árboles con follaje de rápida descomposición.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la National Science Foundation (DEB 80-11136 y BSR 85-06373) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) de Costa Rica. Agradecemos a G. Budowski, D. Hazlett, J. Heuveldop, A. Lugo y J. Palmer sus valiosos comentarios sobre el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AKHTAR, M. A., G. L. ROLFE, Y L. E. ARNOLD. 1976. Litter decomposition in oak-hickory forests in Southern Illinois. Forestry Research Report no. 76-6. Agric. Exp. Sta., Univ. Illinois, Urbana, Illinois.
- ALEXANDER, M. 1977. Introduction to soil microbiology. 2nd edition, Wiley, New York.
- ANDERSON, J. M., J. PROCTOR, Y. H. W. VALLACK. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *J. Ecol.* 71: 503-527.
- , Y. M. J. SWIFT. 1983. Decomposition in tropical forests. In S. L. Sutton, T. C. Whitmore, y A. C. Chadwick (Eds.). *Tropical rain forest: ecology and management*, pp. 287-309. Blackwell, Oxford.
- ATTIWILL, P. M. 1968. The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* 49: 142-145.
- BARDSLEY, C. E., Y J. D. LANCASTER. 1960. Determination of reserve sulfur and soluble sulfates in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 24: 265-268.
- BERNHARD-REVERSAT, F. 1972. Décomposition de la litiere de feuilles en forêt ombrophile de Basse Cote-d'Ivoire. *Oecol. Plant.* 97: 279-300.
- BHATT, S. C., G. V. SARAT BABU, Y S. C. PANDEYA. 1985. Leaf-litter decomposition in arid to semi-arid climatic conditions. *Proc. Indian Acad. Plant Sci.* 95: 409-416.
- BOCOCK, K. L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, N, C, and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. *J. Ecol.* 52: 273-284.
- , Y O.J.W. GILBERT. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Pl. Soil* 9: 179-185.
- , L. WAID, Y F. H. BORMANN. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. I. Losses in dry weight on oak and ash leaf litter. *J. Soil Sci.* 11: 1-9.
- BROWN, A. H. F. 1974. Nutrient cycles in oakwood ecosystems in N.W. England. In M. G. Marris y F. H. Perring (Eds.). *The British oak*, pp. 141-161, Bot. Soc. British Isles, London.
- BROWN, B. J. 1982. Productivity and herbivory in high and low diversity tropical successional ecosystems in Costa Rica. Ph.D. Thesis, Univ. Florida, Department of Botany, Gainesville, Florida.
- DEVLIN, R. M. 1975. *Plant physiology*, 3rd edition. Reinhold, New York.
- DOWDING, P. 1976. Allocation of resources: nutrient uptake and utilization by decomposer organisms. In J. M. Anderson y A. MacFadyem (Eds.). *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition process*, pp. 169-183. Blackwell, Oxford.
- EWEL, J. 1976. Leaf fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in Eastern Guatemala. *J. Ecol.* 64: 295-307.
- . 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 245-271.
- , C. BERISH, B. BROWN, N. PRICE, Y J. RAICH. 1981. Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62: 816-829.
- GARAY, I., S. NAZOA, Y L. ABBADIE. 1986. Studies on the litter of an elm-oak mixed forest: I. Organic matter decomposition and nutrient dynamics. (En Francés con resumen en Inglés.) *Acta Oecol., Oecol. Gen.* 7: 151-170.
- GOSZ, J. R., G. E. LIKENS, Y F. H. BORMANN. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecol. Monogr.* 43: 173-191.
- GUSTER, R., Y K. VILSMEIER. 1985. Turnover of nitrogen of different plant material in the soil in pot and field trials. *Pflanzenernaehr Bodenkd.* 148(6): 594-606.
- HOLDRIDGE, L. R. 1979. *Ecología basada en zonas de vida*. Serie Libros y Materiales Educativos no. 34, IICA, San José, Costa Rica.
- HOPKINS, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.* 54: 687-703.
- JACKSON, M. L. 1958. *Soil chemical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- MADGE, D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia* 5: 273-288.
- MEENTEMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- MELILLO, J. M., J. D. ABER, Y J. F. MURATORE. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- MOORE, A. M. 1986. Temperature and moisture dependence of decomposition rates of hardwood and coniferous leaf litter. *Soil Biol. Biochem.* 18: 427-436.
- MÜLLER, L. 1961. Un aparato micro Kjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materias vegetales. *Turrialba* 11: 17-25.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL, U.S. 1982. *Committee on Selected Biological Problems in the Humid Tropics*. Ecological aspects of development in the humid tropics. National Academy Press, Washington, D.C.
- NYE, P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Pl. Soil* 13: 333-346.
- RUINEN, J. 1961. The phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu. *Pl. Soil* 15: 81-109.
- SCHAEFER, D., Y. STEINBERGER, Y W. G. WHITFORD. 1985. The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65: 382-386.
- SCHLESINGER, W. H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecol.* 66: 1353-1359.
- SHARP, R. F., Y L. MILLBANK. 1973. Nitrogen fixation in deteriorating wood. *Experientia* 29: 895-896.
- SINGH, K. P. 1969. Studies in decomposition of leaf litter of important trees in a tropical deciduous forest at Varanasi. *Trop. Ecol.* 10: 292-331.
- SPAIN, A. V., Y R. P. LE FEUVRE. 1987. Breakdown of four forest litters of contrasting quality in a tropical Australian rainforest. *J. Applied Ecol.* 24: 279-288.

- STEEL, R. G. D., y J. H. TORRIE. 1980. Principles and procedures of statistics; a biometrical approach, 2nd edition. McGraw-Hill, New York.
- SWIFT, M. J. 1973. The estimation of mycelial biomass by determination of the hexosamine content of wood tissue decayed by fungi. *Soil Biol. Biochem.* 5: 321-332.
- , A. RUSSELL-SMITH, y T. J. PERFECT. 1981. Decomposition and mineral-nutrient dynamics of plant litter in a regeneration bush-fallow in subhumid tropical Nigeria. *J. Ecol.* 69: 981-995.
- TANNER, E. V. J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forests. *J. Ecol.* 69: 263-275.
- TODD, R. L., K. CROMACK, y J. C. STORMER. 1973. Chemical exploration of the microhabitat by electron probe microanalysis of decomposer organisms. *Nature* 243: 544-546.
- WARREN-WILSON, J. 1963. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.* 11: 95-105.
- WIEGERT, R. G., y P. MURPHY. 1970. Effect of season, species, and location on the disappearance rate of leaf litter in Puerto Rican rain forest. *In* H. T. Odum y R. F. Pigeon (Eds.). *A tropical rain forest*, pp. H-101 to H-104. U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee.
- WITKAMP, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. *Ecology* 47: 194-201.
- YAKOVCHENKO, V. P. 1985. Effect of periodical drying on plant residual decomposition. *Vestu Mosk Univ. Ser. XVII. Pochvoved* 0(4): 24-28.