



PRODUCCIÓN DE HOJARASCA DE UN BOSQUE DE NIEBLA EN LA RESERVA NATURAL LA PLANADA (NARIÑO, COLOMBIA)

L. Vargas-Parra, A. Varela

*Laboratorio de Ecología de Suelos y Hongos Tropicales,
Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología,
Pontificia Universidad Javeriana, Cra. 7 No. 43-82, Bogotá, Colombia
avarela@javeriana.edu.co*

RESUMEN

Se estimó la producción de hojarasca total, de fracciones y del menor nivel taxonómico posible de identificación de hojas en cuatro áreas de 1 ha, en el bosque de niebla de la Reserva Natural La Planada y, esta producción se relacionó con la precipitación, temperatura y humedad relativa ambiental. La producción de hojarasca se cuantificó mensualmente entre junio y noviembre de 2002, mediante la instalación de colectores distribuidos aleatoriamente en cada una de las áreas. El material colectado mensualmente se separó en hojas, ramas, partes reproductivas, epífitas y fragmentos no identificados, a cada una de las cuales se determinó su aporte en biomasa. La producción de hojarasca total estuvo dentro del rango de otros bosques montanos (7831 g/ha). Las hojas aportaron 74,4%, las ramas 10,8%, partes reproductivas 10,6%, epífitas 3,6% y fragmentos no identificados 0,6%. Las hojas se identificaron hasta el nivel de familia o género. El género que más aportó fue *Clusia* (40,5%). Se encontró que a mayor humedad relativa ambiental y temperatura, menor producción en los tres niveles de hojarasca. Una mayor precipitación se relacionó con una mayor producción de fracciones, familias y géneros de hojarasca. Se sugiere realizar trabajos a largo plazo corroborando la productividad estimada con las relaciones en precipitación y humedad.

Palabras clave: **bosque de niebla, clima, fracciones, producción de hojarasca, parcela permanente.**

ABSTRACT

Total production, fractions and the lesser taxonomical level of identifiable leaves of the litter fall were estimated in four plot of 1 ha, in the montane cloud forest in the Natural Reserve La Planada. Also, they were related to total rainfall, temperature and relative humidity. Litterfall production was estimated monthly from June to November of 2002 with collectors placed randomly at each plot. Collections of litterfall were done monthly. Litterfall samples were sorted into leaves, woody material, reproductive parts, epiphytes and unidentified material. Biomass of each fraction was estimated. Total production was in the range of values reported for other montane forests (7831 g/ha). Leaves contributed to 74.4%, woody material to 10.8%, reproductive parts to 10.6%, epiphytes to 3.6% and unidentified material, 0.6%. Taxonomic determination of leaves was done up to family or genera level. *Clusia* genus contributed with the highest proportion (40.5%). Results showed that when humidity and temperature increased, litter production at the three levels analyzed was reduced. Also a direct relation between precipitation, litter fractions and families and genera of leaves was observed. It is suggested to perform long-term studies in order to corroborate the present productivity estimated and the relation found between rainfall and humidity.

Key words: cloud forest, climate, fractions, litterfall production, permanent plot.

INTRODUCCIÓN

La productividad es la cantidad de material vegetal producido por unidad de tiempo (Stiling, 1996) y la tasa a la cual dicha materia orgánica se crea por fotosíntesis (Smith y Smith, 2001). Una de las formas más sencillas y económicas de medirla en los ecosistemas terrestres es la producción de hojarasca (Bray y Gorham, 1964; UNESCO, 1980). Además, la hojarasca es importante en el funcionamiento del ecosistema, ya que al acumularse en el suelo como un mantillo sirve de hábitat y alimento a muchos organismos y microorganismos que conforman una red trófica compleja (Campbell, 1987; Smith y Smith, 2001; Atlas y Bartha, 2002). También es clave como una vía de transferencia de nutrientes y energía entre las plantas y el suelo (Medwecka-Kornas, 1971; Williams-Linera y Tolome, 1996), aportando al desarrollo, estabilidad y fertilidad de este último (Bray y Gorham, 1964; Veneklaas, 1991).

Dado que la productividad es una propiedad de los ecosistemas es necesario considerar cómo la riqueza de especies puede afectarla y así lograr un mejor entendimiento de la relación entre la productividad primaria y la dinámica de poblaciones y comunidades (Waide *et al.*, 1999). Particularmente esto es importante en bosques de montaña ya que se sabe muy poco de su dinámica y funcionamiento. La productividad está influenciada principalmente por factores climáticos como precipitación, temperatura y humedad (León y Quiroga, 1982; Williams-Linera y Tolome, 1996; Waide *et al.*, 1998).

En este sentido, con el fin de contribuir a comprender la dinámica de este bosque de niebla complementando el trabajo que ya se viene realizando en la parcela permanente de La Planada se plantearon las preguntas: 1) ¿Cuál es la producción total de hojarasca, de fracciones y del menor nivel

taxonómico de identificación posible de hojas, en el bosque de niebla de la reserva natural La Planada? 2) ¿La producción a estos tres niveles está relacionada con la precipitación, la temperatura y la humedad relativa ambiental?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en la Reserva Natural La Planada ubicada en la vertiente pacífica de la cordillera Occidental, municipio de Ricaurte, departamento de Nariño, Colombia (figura 1). La reserva tiene aproximadamente 3200 ha, se encuentra entre los 1300 y 2100 m de altitud, presenta una precipitación promedio anual de 4900 mm y una temperatura entre los 12° y 25°C (Mendoza y Padilla, 2000). Las lluvias están distribuidas en dos épocas húmedas interrumpidas por una relativamente seca (febrero-marzo) y por una seca (junio-agosto); la mayoría del año la niebla hace presencia en la tarde (Restrepo y Gómez, 1998) y aporta más del 40% del agua total que consumen las plantas (Cabrera *et al.*, 1997). Este bosque se clasifica como bosque medio denso húmedo andino (Etter, 1998). La altura del dosel es baja, con un promedio de 22 m y un área basal de 33,4 m²/ha para plantas con diámetro a la altura del pecho mayor de 4 cm (Restrepo y Gómez, 1998). Los géneros representativos son *Ocotea*, *Cinchona* y *Ceroxylon* (Etter, 1998). En los relictos de bosque antiguo se presentan cinco estratos desde arbustos de sotobosque con 2 m de altura hasta árboles con 25 m y representantes para cada estrato como: Araceae, *Cyathea* sp., *Miconia* sp., *Alchornea* sp., *Gutteria* sp., respectivamente (Amaya-Márquez, 1999). Los rastrojos corresponden a bosques sucesionales originados a partir de potreros con edades entre 12 y 15 años con altura media de 10 m y géneros representativos como *Clusia*, *Vismia*, *Cecropia* (Amaya-Márquez, 1999). En la reserva existe una parcela permanente de 25 ha, ubicada entre 1800 y 2100 m,

donde se han venido realizando estudios sobre la dinámica y diversidad de especies y hace parte de una red de parcelas permanentes en los trópicos de América, Asia y África (Condit, 1998; CTFS, 2000).

Producción de hojarasca. Se delimitaron cuatro áreas de una hectárea ubicadas *ad libitum* alrededor de la parcela permanente, ya que ésta se considera un lugar representativo del bosque y para evitar dañar las plántulas dentro de la parcela a las que se les realizan censos periódicos. Dos de ellas se ubicaron en la parte nororiental a 21 m de la parcela permanente, y separadas 21 m entre sí, que se denominaron área 1 (A1) y área 2 (A2); las otras dos al sur oriente de la permanente a 41,5 m, llamadas área 3 (A3) y área 4 (A4) separadas 21 m entre sí (figura 1).

En cada área delimitada se colocaron al azar, a aproximadamente 70 cm sobre el suelo, 25 colectores de hojarasca con una distancia mínima de 15 m entre cada uno y por lo menos a 5 m del borde del área; cada colector tenía un área de colección de 1 m². La colección de hojarasca se realizó cada 30 días durante seis meses (junio-noviem-

bre de 2002). La hojarasca colectada se separó en cinco fracciones de acuerdo entre otros a Veneklaas (1991), Cruz (2001) y Rodríguez (2002): hojas, ramas (menores de 2 cm de diámetro y fragmentos de corteza pequeños), partes reproductivas (inflorescencias, flores y frutos), epífitas (briófitas y líquenes) y fragmentos no identificados (materia orgánica no reconocible, generalmente menor de 2 mm). Cada fracción de la hojarasca se llevó a secado a 60-80°C durante 48 horas para obtener el aporte de biomasa en peso seco de cada fracción.

La identificación de las hojas se realizó con ayuda de personas conocedoras de flora de la reserva, una guía ilustrada de familias y géneros de plantas con flores de La Planada (Mendoza y Padilla, 2000) y otras guías botánicas (Gentry, 1993; Mahecha, 1997). Además se compilaron hojas del muestreo para la elaboración de una colección de referencia que sirvió para identificarlas. También se consultó el Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana y se emplearon dos guías digitales de hojas, una de La Planada (IAvH, 2002) y otra de bosques de niebla de la Sabana de Bogotá (Cruz

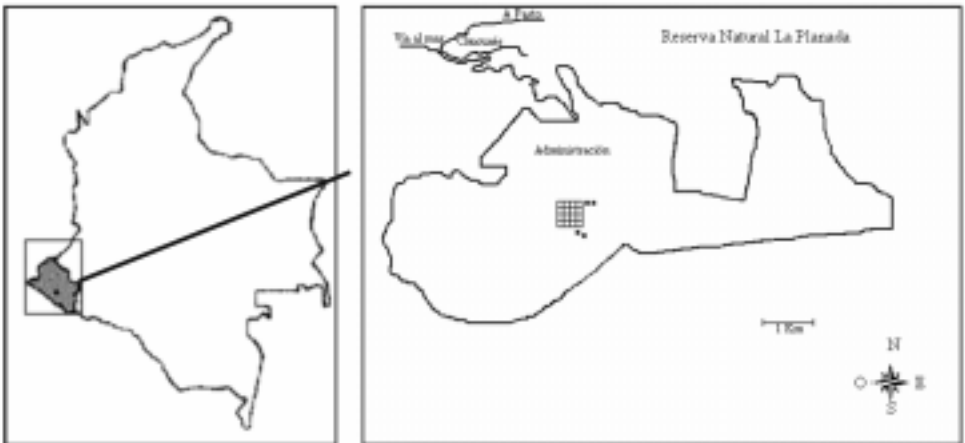


Figura 1. Mapa de la ubicación de la reserva natural La Planada en Colombia y Nariño y esquema de la ubicación de las áreas de estudio alrededor de la parcela permanente del IAvH en la reserva.

et al., 2002). Las hojas ya separadas en los menores niveles taxonómicos de identificación posible se pesaron, al igual que cada fracción, determinando el peso en gramos con una balanza electrónica de 0,01 g de precisión.

Relación entre variables. Los datos de las variables climáticas fueron los obtenidos de los registrados en la estación climática de la Reserva Natural La Planada durante los seis meses de muestreo.

Análisis estadísticos. La autocorrelación temporal entre los datos se determinó mediante una función de autocorrelación parcial con el programa Statistica (StatSoft, 2000). Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para saber si había diferencias en la producción total y fracciones de hojarasca durante los seis meses en cada área, con el programa Statistica (StatSoft, 2000). Además se realizó una comparación múltiple entre tratamientos para determinar los meses diferentes en producción total y de fracciones (Castilla y Cravioto, 1991; Siegel y Castellan, 2001). También se empleó la prueba chi-cuadrado (χ^2) para comparar las proporciones de las fracciones de hojarasca en conjunto en cada área y de las familias y géneros de hojas en las áreas (Zar, 1996; Siegel y Castellan,

2001). Se llevó a cabo un análisis de correlación de Spearman para determinar el grado de asociación entre la producción de hojarasca en los diferentes niveles estudiados y la precipitación, la temperatura máxima y mínima (Castilla y Cravioto, 1991; Zar, 1996). Para ello, se utilizó el programa Statistica (StatSoft, 2000). Para determinar la relación entre la producción de hojarasca en cada uno de los niveles y las variables climáticas se utilizaron regresiones múltiples (Mendenhall y Sincich, 1996; Tabachnick y Fidell, 1996; Zar, 1996; Dytham, 2003). Para todas las pruebas se usó un nivel de significancia de 95%.

RESULTADOS

Clima. Durante el período de estudio se encontró que en junio, septiembre y noviembre la precipitación fue superior a 150 mm mensuales y, en julio y agosto ésta fue inferior a 90 mm/mes (figura 2a). El mes de mayor precipitación fue noviembre. Aunque junio hace parte de la época seca del año (Cabrera et al., 1997), éste fue uno de los meses donde hubo mayor precipitación (195,6 mm), sugiriendo un cambio en las condiciones climáticas. La temperatura media mensual fue 16,2°C con el valor más alto en julio (17,0°C) y el más bajo en sep-

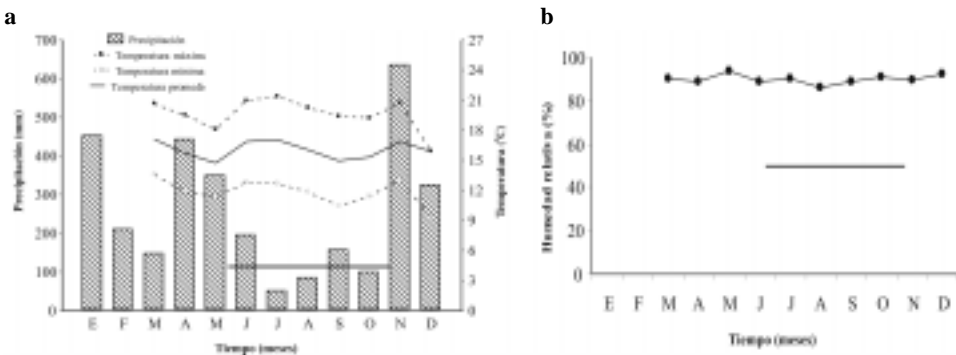


Figura 2. Precipitación total, temperatura máxima, mínima y promedio (a) y humedad relativa ambiental promedio mensual (b) registradas por la estación climática de la reserva natural La Planada durante los seis meses del estudio en el año 2002. La línea horizontal indica el período durante el cual se realizó el trabajo.

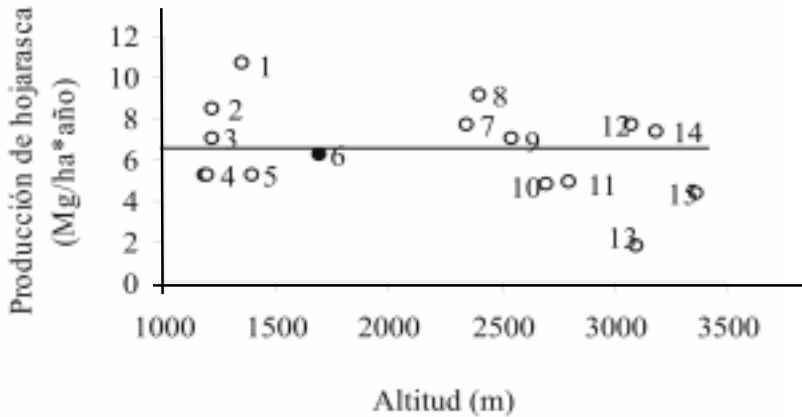


Figura 3. Variación de la producción de hojarasca con respecto a la altitud en bosques tropicales montañosos en diferentes partes del mundo (a). El punto negro (6) presenta el promedio de la producción en el presente estudio. 1. Monedero y González (1995), 2. Williams-Linera y Tolome (1996), 3. Vitousek, *et al.* (1995), 4. Vitousek, *et al.* (1995), 5. Vitousek, *et al.* (1995), 6. Presente estudio; 7. Ramírez y Ataroff (2001), 8. León y Quiroga (1982), 9. Veneklaas (1991), 10. León y Quiroga (1982), 11. Rodríguez (2002), 12. Arenas (1995), 13. Rodríguez y Rosas (1993), 14. Arenas (1995), 15. Veneklaas (1991). La línea horizontal indica el promedio de todos estos trabajos.

tiembre (14,9°C) (figura 2a). La humedad relativa media osciló entre 85,9 y 91,2% para agosto y octubre, respectivamente, con un máximo de 100% y un mínimo de 45% en el mes de agosto. Los meses con humedad relativa más alta fueron octubre y julio (figura 2b).

Producción total de hojarasca. Después de seis meses la producción total fue en promedio $1308,22 \pm 258,65$ g, siendo la producción para las diferentes áreas: 9151,64 g (A1), seguida por 7880,99 g (A4), 7736,62 g (A3) y 6554,75 g (A2). Estos valores fueron extrapolados para un año obteniéndose productividades de 7,32, 5,24, 6,19 y 6,31 Mg/ha · año para A1, A2, A3 y A4, respectivamente. Estos valores están dentro del rango de producción total de hojarasca para otros estudios realizados en ecosistemas de alta montaña en el país y la producción prome-

dio en este estudio, 6,27 Mg/ha · año, está dentro del rango de la de otros bosques montañosos tropicales (figura 3). Hay que considerar que para esta extrapolación se está suponiendo un comportamiento similar de los factores climáticos, al período en el que se colectó el material. Temporalmente, la producción de hojarasca fue similar y se encontraron variaciones solamente en el área 3 (A3), donde la menor producción se presentó en julio (figura 4).

Producción de fracciones de la hojarasca. En promedio para las cuatro áreas, la producción de la fracción hojas correspondió al 74,4% del total de la hojarasca, 10,8% de ramas, 10,6% a partes reproductivas, 3,6% a las epífitas y 0,6% al material no identificado. Variaciones entre meses fueron encontradas para hojas en A3, para ramas en A1, A2 y A4, para partes

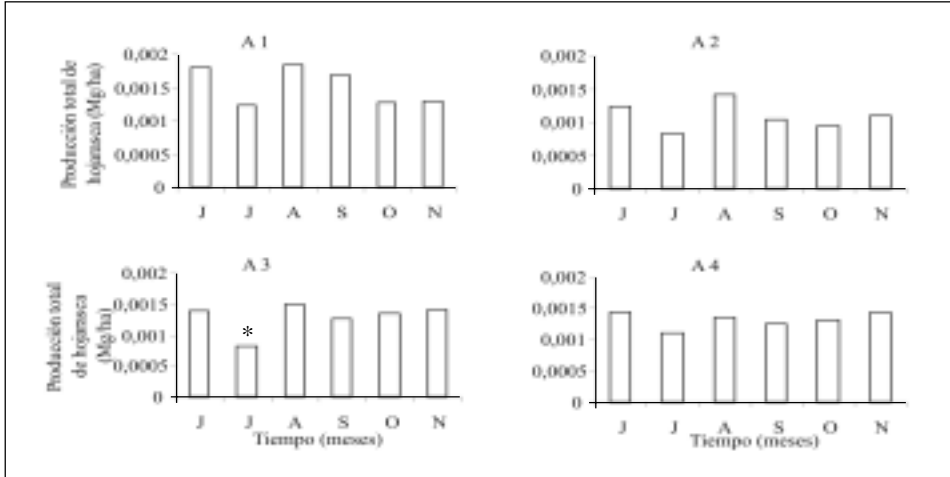


Figura 4. Producción mensual de hojarasca durante junio-noviembre del año 2002 en cada una de las áreas (b). A1 y A2=áreas nororientales, A3 y A4=áreas surorientales.
* diferencias significativas.

reproductivas en las cuatro áreas, para epífitas en ninguna de ellas y para material no identificado en A1, A3 y A4.

Producción de familias y géneros de las hojas de la hojarasca. Se identificaron un total de 69 familias y géneros de hojas, de los cuales 17 fueron comunes a las cuatro áreas. Las que no se pudieron identificar hasta uno de estos niveles se dejaron como morfoespecies, lo que correspondió al 68%. La imposibilidad de identificarlas se debió a que no se pudo contar con material de referencia o, en menor medida a que el tamaño de las hojas era muy pequeño (0,46%).

Dentro de las morfoespecies, familias y géneros de hojas que aportaron mayor cantidad de biomasa se escogieron las que contribuyeron con más del 1,5% respecto a la biomasa total aportada por las hojas en los seis meses de estudio. Con base en esto las 4 familias y los 13 géneros comunes a las cuatro áreas fueron: Araceae, Marcgraviaceae, Melastomataceae, Moraceae, *Cavendishia*, *Clusia*, *Cyathea*, *Faramea*,

Ficus, *Inga*, *Macleania*, *Miconia*, *Myrcia*, *Otoba*, *Prestoea*, *Psammisia*, *Vismia*. Las cantidades aportadas por cada uno se presentan en el anexo 1. El índice de similitud de Sørensen cuantitativo mostró que las áreas con mayor similitud en términos de la biomasa de morfoespecies, familias y géneros de hojas fueron A3 y A4 (figura 5).

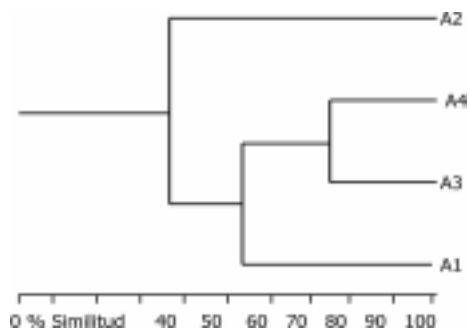


Figura 5. Dendrograma de agrupamiento de las áreas con respecto a morfoespecies, familias y géneros de hojas, con base en el índice de similitud de Sørensen cuantitativo. A1 y A2=áreas nororientales, A3 y A4=áreas surorientales.

Relación entre variables. De las variables climáticas solamente se encontró un efecto de la humedad relativa ambiental de manera negativa y parcial sobre la producción de hojarasca ($R=-0,5$, $n=24$, $P<0,05$). El efecto de la temperatura máxima, mínima y de la precipitación se encontró únicamente en el nivel de producción de géneros y familias de hojas de la hojarasca.

DISCUSIÓN

La producción total de hojarasca en el sitio de estudio, extrapolada a un año, estuvo dentro de los valores registrados para otros bosques montanos tropicales, que están entre 1,79 y 10,7 Mg/ha · año (León y Quiroga, 1982; Veneklaas, 1991; Monedero y González, 1995; Rodríguez, 2002), lo que se aprecia en la figura 3. Sin embargo, hay que tener precaución al realizar comparaciones en este tipo de estudios por las variaciones en las técnicas empleadas (Proctor, 1983; Veneklaas, 1991). Las hojas aportaron aproximadamente 74% del total de la hojarasca siendo un valor intermedio entre bosques montanos colombianos: 74,4% Rodríguez y Rosas, (1993), 55% (Arenas, 1995), 86% (Cruz, 2001) y 78% (Rodríguez, 2002) y un valor más alto comparado con otros bosques de centro y Sudamérica 70% en México (Williams-Linera y Tolome, 1996) y 72% en Venezuela (Monedero y González, 1995). Adicionalmente el valor reportado en este estudio concuerda con el de una regresión en la que se predice que el 70% de la producción total de hojarasca en los bosques del mundo serán hojas (Meentemeyer *et al.*, 1982), como se ha encontrado en otros trabajos en bosque andino (León y Quiroga, 1982), en bosque caducifolio (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990), tropical lluvioso montano (Veneklaas, 1991), caducifolio y perennifolio (Sundarapandian y Swamy, 1999) y bosque de niebla (Ramírez y Ataroff, 2001). Esto indica que independientemente del tipo de bosque la mayor contribución a la hojarasca total es la de las hojas.

La productividad de los bosques es menor cuando la precipitación es escasa, la radiación solar y temperatura del aire son bajas, hay frecuente presencia de nubes y de otras masas de vapor atmosféricas (Sarmiento, 1984; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Roderick, *et al.*, 2001). Otros factores que pueden inhibir la productividad son los edáficos, como suelos saturados que impiden la respiración de las raíces, los bioquímicos como mayor inversión de carbono para el crecimiento del sistema radicular que en la parte aérea (Bruijnzeel y Veneklaas, 1998) y factores biológicos como índice del área foliar (IAF) bajo, debido a la disponibilidad de luz también baja, y a la estructura (hojas gruesas, pequeñas y duras) y a una mayor longevidad de las hojas (Hamilton, 1995; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998; Purves, *et al.*, 1998; Vitousek, 1998). De hecho, la mayor o menor producción de hojarasca en un bosque puede ser explicada por la interacción de todos los factores anteriormente mencionados. Esta interacción puede llegar a ser muy compleja y específica para cada bosque; sin embargo, a una escala local los factores climáticos no explican las grandes diferencias encontradas en la productividad (Lambers *et al.*, 1998). A pesar de que las áreas donde se realizó el estudio están bastante cercanas entre sí y no se esperaba hallar diferencias marcadas, se encontró la mayor producción de hojarasca en A1 y la menor en A2, probablemente por la mayor caída de la fracción hojas que se produjo en A1 y la menor en A2, ya que las hojas aportan la mayor cantidad al total de la hojarasca. Estos resultados podrían deberse a que las áreas 1 y 2 tienen poca similitud en composición de morfoespecies, familias y géneros, (35,9%) como se discutirá más adelante y las que no comparten (no comunes), pueden ser otra causa más de las diferencias encontradas de producción total.

Al nivel espacial se encontraron diferencias en la producción de hojarasca entre áreas. Esto puede deberse parcialmente a las variaciones encontradas entre áreas para el menor nivel taxonómico de identificación posible de hojas (Arenas, 1995; Cruz, 2001; Rodríguez, 2002). Por otra parte, las diferencias mensuales encontradas para cada uno de los niveles de producción de hojarasca podrían ser explicadas por varios factores aislados, que pueden estar interactuando.

Las diferencias temporales pueden asumirse como reflejo de variaciones climáticas ya que la producción de hojarasca está influenciada por factores como precipitación, temperatura y humedad relativa ambiental, entre otros. Diferencias significativas de producción total y de hojas de la hojarasca se encontraron en A3 posiblemente por la posición y topografía de esta área, ya que los vientos le llegarían más directamente por la existencia de un camino al sur de la misma (observación personal) y si la topografía es diferente, la composición vegetal también puede modificarse (Mendoza, 1999). Adicionalmente, es posible que la composición de la vegetación no difiera lo suficiente entre áreas pero sí la densidad de individuos por género. La fenología vegetativa y reproductiva de cada género también es importante porque la producción de hojarasca podría ser más alta en un período determinado y muy baja en otro, debido a que la producción de hojarasca está en función directa de la fenología (Álvarez y Guevara, 1985).

El porcentaje de la producción de ramas respecto al total durante los seis meses de muestreo (10,8%) estuvo dentro del rango encontrado en otros estudios en bosques de niebla colombianos: Veneklaas (1991) 15,07% y 17,63% a 2550 m y 3370 m de altitud respectivamente, Estévez y Viña (1999) 14,4% entre 2700 y 3100 m, Cruz (2001) 10,6% y Rodríguez (2002) 13%, los dos estudios entre 2750 y 2850 m de eleva-

ción. Sin embargo, Arenas (1995) encontró valores mucho más altos 25,6% y 27,6% entre 3125-3250 y 3050-3100 m para bosque nativo y de eucaliptos, respectivamente. Para ramas se encontraron diferencias temporales en tres áreas, donde la mayor producción se presentó en junio (A1, A4) y agosto (A1, A2, A4), encontrándose en la época seca (baja precipitación y alta temperatura) para ese año (2002). Esto coincide con lo reportado por (Morellato, 1992) quien también encontró un pico en la producción de ramas al final de la época seca. La menor producción de ramas se presentó en octubre cuando la temperatura y precipitación fueron bajas. Sin embargo, estos resultados fueron contrarios a lo encontrado por Hirabuki (1985), aunque en un bosque templado, quien reportó una tendencia de aumento en la caída de ramas durante períodos con baja temperatura.

En este estudio la producción de partes reproductivas en términos de porcentaje fue igual que la de ramas, resultado contrastante con el de otros trabajos donde siempre la proporción de ramas ha sido mayor con respecto a las partes reproductivas (Veneklaas, 1991; Arenas, 1995; Sundarapandian y Swamy, 1999; Cruz, 2001; Rodríguez, 2002). Probablemente porque en La Planada el tamaño y peso de los frutos es mayor comparado al de estos otros bosques. Se sugiere para comprobar esto, un estudio del tamaño y peso de frutos de géneros y especies del lugar de estudio. Para partes reproductivas se encontraron diferencias temporales en las cuatro áreas y pudieron deberse precisamente a la fenología de las especies. En los bosques andinos, dependiendo de la especie, la producción de flores y frutos se da en períodos distintos y no de manera sincrónica en los individuos de la misma especie (Correa, 1999). La mayor producción de partes reproductivas en A1 y A2 fue en agosto y en A3 y A4 en noviembre, lo que sugiere que muchas morfoespecies, familias y géneros son similares entre estos dos grupos de áreas,

como en efecto se encontró para A3 y A4 al hacer el análisis de similitud (figura 5). La producción de partes reproductivas en términos de porcentaje fue igual que la de ramas, lo que contrasta con otros trabajos de bosques andinos donde siempre la proporción de ramas ha sido mayor (Veneklaas, 1991; Arenas, 1995; Cruz, 2001; Rodríguez, 2002) o de otros bosques tropicales de baja altitud (Sundarapandian y Swamy, 1999). Probablemente esto se debe a que en La Planada el tamaño y peso de los frutos es mayor comparado al de estos otros bosques. Además los monos que están en La Planada (*Alouatta* spp., *Cebus* spp.) podrían visitar y forrajear áreas que poseen la producción más alta de frutos, según señala Stevenson (2004) que ocurre con otras especies (*Lagothrix lagothrichia*). Cuando los monos visitan estos lugares para alimentarse pueden propiciar la caída de frutos con sus movimientos, votar las semillas después de comer o en sus deposiciones, lo que puede verse reflejado en una mayor producción de partes reproductivas.

La producción de la fracción epífitas fue similar (3,6%) a la de otros trabajos realizados en bosque andino como el de Veneklaas (1991) 3,1% a 2550 m de altitud. En otros casos la producción de epífitas de este estudio fue mayor comparada a la del trabajo de Arenas (1995) 2,6% y 0,4%, entre 3125-3250 y 3050- 3100 m para bosque nativo y de eucaliptos, respectivamente. También fue mayor que la producción encontrada en el trabajo de Cruz (2001) que fue de 0,5% y en el de Rodríguez (2002), de 2%. Cabe aclarar que los dos estudios se realizaron a latitudes mayores, entre 2700 y 2900 m de elevación. Sin embargo, Veneklaas (1991) encontró en el bosque a 3370 m de altitud un valor por encima al resultado del presente trabajo (5,3%). Esto pudo deberse a que incluyeron en esta fracción epífitas vasculares (principalmente bromelias, orquídeas y helechos), briófitas (musgos y hepáticas) y líquenes, mientras que en este estudio las epífitas

vasculares se clasificaron en la fracción hojas, excepto las bromelias. En todo caso, al restar la producción de las epífitas vasculares en el trabajo de Veneklaas (1991), el porcentaje de epífitas sería similar al encontrado en La Planada (4,3%). La producción de epífitas fue mayor en A1 y menor en A2 al igual que lo encontrado para la hojarasca total, hojas y ramas. Es probable que esto se deba a que estas plantas (hepáticas y musgos) se encontraron principalmente sobre las hojas y las ramas, por lo que la cantidad de esta fracción dependería del tamaño y frecuencia de la caída de éstas últimas. Sin embargo, no se encontró relación alguna entre la producción de hojas y la de epífitas.

Con respecto al material no identificado el 0,6% del total de la hojarasca correspondió a material no identificado, valor dentro de los rangos normalmente encontrados para esta fracción. Sin embargo, Veneklaas (1991) encontró valores altos de 3,1% y 5,3% a 2550 y 3370 m de elevación y Arenas (1995) también registró valores de 5,2% y 4% a 3125-3250 y 3050- 3100 m para bosque nativo y de eucaliptos, respectivamente, mientras que Cruz (2001) reportó para esta fracción 0,1% y Rodríguez (2002) 1%, al igual que en este estudio, los dos trabajos entre 2750 y 2850 m de elevación. Se encontró la mayor producción en A3 y la menor en A2; sin embargo, estas diferencias no son biológicamente relevantes debido a que esta fracción es muy pequeña y presenta una mezcla de fragmentos de las fracciones de la hojarasca, fragmentos de cuerpos y heces de artrópodos.

La variación en la producción entre áreas al nivel de morfoespecies, familias y géneros de las hojas podría ser por la existencia de un número diferencial de individuos de cada especie en las áreas, ya que donde se encuentren más individuos de un género habría una mayor producción de hojas de éste. Esto implicaría la estimación de la densidad de individuos de cada género.

Además, la variabilidad en el tamaño y masa foliar de los individuos de un género específico en un área, con respecto a las otras, también podría determinar que hubiera una mayor producción de hojas de la hojarasca de ciertos géneros en algunas áreas. Esto fue sugerido por Estévez y Viña (1999) al mencionar que un mayor índice de área foliar conduciría a una mayor producción de hojarasca.

La familia que aportó más biomasa a la fracción de hojas en todas las áreas fue Melastomataceae, que presenta muchas especies de hábito arbóreo. Esto puede deberse a que muchas veces las hojas de árboles y arbustos de esta familia presentan mayor tamaño y masa foliar con respecto a las de hábito herbáceo o trepador (Cruz, 2001). La familia que menos aportó fue Marcgraviaceae, que aunque posee géneros con hábitos arbóreos, probablemente los presentes en el lugar de estudio son de tipo herbáceo, ya que las hojas colectadas eran pequeñas y no muy gruesas. Es decir, el hábito de la planta puede influir en la mayor o menor producción de hojarasca.

De acuerdo a Williams-Linera (1997, 1999) en bosque mesófilo de México, *Hedyosmum* y *Piper* aparentemente producen hojas continuamente. En el presente estudio estos dos géneros se encontraron en cinco de los seis meses, corroborando una producción continua. Esto sugiere que la producción de hojas por algunos géneros es inherente a sus características fisiológicas independientemente de su localización geográfica.

Con respecto a las variables climáticas, sólo se encontraron relaciones significativas entre la producción de hojarasca y la humedad relativa ambiental, que para este tipo de bosques es alta y relativamente constante, por la presencia permanente de niebla, sobre todo en horas de la tarde (Restrepo y Gómez, 1998). La humedad relativa am-

biental alta y relativamente constante se reflejó en la ausencia de una estacionalidad pronunciada en la producción de hojarasca, concordando con lo encontrado por Veneklaas, (1991); Rodríguez y Rosas, (1993); Estévez y Viña, (1999) en bosques montanos. Además, coincide con lo sugerido por Veneklaas, (1991) y Estévez y Viña, (1999), en que los valores bajos de precipitación probablemente no inducen un estrés hídrico que incida sobre la producción de hojarasca precisamente por la presencia constante de la niebla y por lo tanto, la producción de hojarasca puede depender más de efectos mecánicos del viento, que de efectos fisiológicos. Específicamente en La Planada se encontró que la humedad relativa ambiental afectó negativamente la producción de hojarasca y provocó una disminución en la producción específicamente de plantas de la familia Moraceae y del género *Prestoea*, en las cuatro áreas en conjunto.

CONCLUSIONES

En conclusión, en este bosque nublado la producción de hojarasca total, de las fracciones que la conforman y de las familias y géneros de hojas estuvo dentro del rango reportado para otros trabajos en Colombia y el mundo. La producción al nivel de fracciones permite detectar diferencias a nivel espacial (entre áreas), donde A2 fue el área con una composición de hojarasca menos parecida a las demás. Al nivel temporal también se encontraron diferencias en la producción, sugiriendo patrones diferenciales de producción de las distintas fracciones. En este tipo de bosque la humedad relativa ambiental fue la que determinó en mayor medida la producción de hojarasca en los diferentes niveles estudiados. Se sugiere realizar estudios a largo plazo para corroborar las estimaciones de producción de hojarasca realizadas en seis meses y las relaciones encontradas con la humedad relativa.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Investigaciones en Recursos Biológicos Alexander von Humboldt por el apoyo financiero y particularmente a la bióloga Martha Isabel Vallejo, coordinadora del proyecto de la parcela permanente, por las gestiones respectivas de estos recursos. A todos los miembros de la Reserva Natural La Planada en especial a Libardo Ortiz, Gilbert Oliva y Julio Manuel Cuastumal por su colaboración en campo y en la identificación de las hojas de la hojarasca. A los profesores Jairo Pérez-Torres y Camilo Peraza por sus sugerencias, al topógrafo Gabriel Castelblanco y a los profesores Mauricio Díazgranados y Miguel León por facilitar la consulta del material del Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana.

LITERATURA CITADA

- ÁLVAREZ, J. & GUEVARA, S. 1985. Caída de hojarasca en la selva. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*, México. II. Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (eds.). Primera edición. México, D.F., México. Editorial Alhambra Mexicana, SA. de CV. 171-189.
- AMAYA-MÁRQUEZ, M. 1999. Densidad de *Columnnea* (Gesneriaceae) en relación con la edad de un bosque de neblina (La Planada: Nariño, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, vol. XXIII. Suplemento especial, 123-131.
- ARENAS, H. 1995. Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia. En: *Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino de la cordillera Oriental de Colombia*. Mora-Osejo, L. y Sturm, H. (eds.), tomo II. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 6, Bogotá, Colombia. 457-484.
- ATLAS, R. & BARTHA, R. 2002. *Ecología microbiana y microbiología ambiental*. Cuarta edición. Pearson Educación, S.A. Madrid, España, 677 pp.
- BRAY, J. & GORHAM, E. 1964. Litter production in forest of the world. In: *Advances in ecological research*. The Nature Conservancy Merlewood Research Station. Cragg, J. (ed.). First edition. Academic Press. Grangeover-sands, Lancashire, England, vol. 7, 101-157.
- BRUIJNZEEL, L. & VENEKLAAS, E. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79 (1): 3-9.
- CAMPBELL, R. 1987. *Ecología microbiana*. Primera edición. México, D.F., México, Editorial Limusa. 268 págs.
- CABRERA, M.; AMOROCHO, D.; MORENO, P.; JARAMILLO, M. & CADAVID, J. 1997. Reserva natural "La Planada". Fundación FES. Compañía de Financiamiento Comercial. Primera edición. Bogotá, Colombia, Cargraphics. 134 pp.
- CASTILLA, L. & CRAVIOTO, J. 1991. *Estadística simplificada para la investigación en ciencias de la salud*. México D.F., México, Editorial Trillas. 438 pp.
- CONDIT, R. 1998. *Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. Springer-Verlag and R.G. Landes Company. First edition. Germany, 211 pp.
- CORREA, A. 1999. *Tendencias de floración y fructificación de plantas en bosques alto-andinos continuos y fragmenta-*

- dos del borde occidental de la Sabana de Bogotá*. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia, 91 pp.
- CRUZ, G. 2001. *Comparación de la caída de hojarasca entre fragmentos y áreas de bosque continuo altoandino en la región suroccidental de la Sabana de Bogotá*. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia, 98 pp.
- CRUZ, G.; RODRÍGUEZ, I. & VARELA, A. 2002. *Protocolo para la identificación de hojas de la hojarasca de bosque andino*. Bogotá, Colombia. Guía Digital. 112 pp.
- DYTHAM, C. 2003. *Choosing and using statistics: a biologist's guide*. Blackwell Publishing. Second edition. Melbourne, Australia. 248 pp.
- ESTÉVEZ, J. & VIÑA, A. 1999. *Producción y descomposición de la hojarasca en tres estadios sucesionales de un bosque de montaña en el municipio de Chocontá, Cundinamarca, Colombia*. Informe final presentado al Fondo FEN. Bogotá, Colombia. 56 pp.
- ETTER, A. 1998. Mapa general de ecosistemas de Colombia. (1:1.500.000). En: *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997*. Chaves, M.E., Arango, N. (eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA y Ministerio de Medio Ambiente. 3 vols., Bogotá, Colombia.
- GENTRY, A. 1993. *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa*. Conservation International. Washington, DC., USA. 895 pp.
- HAMILTON, L. 1995. *Mountain cloud forest conservation and research: a synopsis*. Mountain Research and Development 15 (3): 259-266.
- HIRABUKI, Y. 1985. *Litterfall and its fluctuations in a fir (Abies firma) forest over three years*. Saito Ho-on Kai Museum Research Bulletin, No. 53. 1-11.
- IAvH. 2002. *Hojas de La Planada*. Bogotá, Colombia, Guía Digital. 175 pp.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. & PONS, T. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. New York, USA, 540 pp.
- LEÓN, M. & QUIROGA, R. 1982. Producción de materia orgánica caída en dos bosques circundantes a la Sabana de Bogotá. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia, 128 pp.
- MAHECHA, G. 1997. Fundamentos y metodología para la identificación de plantas. Proyecto Biopacífico-Ministerio del Medio Ambiente. PNUD-GEF. Santa Fe de Bogotá, DC., Colombia. 282 pp.
- MARTÍNEZ-YRÍZAR, A. & SARUKHÁN, J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444.
- MEDWECKA-KORNAS, A. 1971. Plant litter. In: *Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow*. Phillipson, J. (ed.). First Published. Blackwell Scientific Publications Oxford and Edinburgh. Great Britain. 24-33.

- MEENTEMEYER, V.; BOX, E. & THOMPSON, R. 1982. *World Patterns and amounts of terrestrial plant litter production*. BioScience 32 (2): 125-128.
- MENDENHALL, W. & SINCICH, T. 1996. *A second course in statistics: regression analysis*. Fifth edition. Prentice Hall. New Jersey, USA. 899 pp.
- MENDOZA, J. 1999. *Análisis multitemporal (1940-1996) del cambio de cobertura vegetal en dos áreas del borde suroccidental de la Sabana de Bogotá, Cundinamarca Colombia*. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 124 pp.
- MENDOZA-CIFUENTES, H. & RAMÍREZ-PADILLA, B. 2000. *Plantas con flores de La Planada: Guía ilustrada de familias y géneros*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Fundación para la Educación Superior Social, Fondo Mundial para la Naturaleza. Primera edición. Santa Fe de Bogotá, Colombia, 244 pp.
- MONEDERO, C. & GONZÁLEZ, V. 1995. *Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la Cordillera de la Costa, Venezuela*, Ecotrópicos 8 (1-2): 1-14.
- MORELLATO, L. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I. litterfall and litter standing crop. *Journal of Tropical Ecology* 8: 205-215.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litterfall. I. Problems of data comparison. In: *Tropical rain forest: ecology and management*. Sutton, S., Whitmore, T. & Chadwick, A. (eds.). First edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 267-273.
- PURVES, W.; ORIAN, G.; HELLER, H. & SADAVA, D. 1998. *Life: the science of biology*. Fifth edition. Sinauer Associates, Inc. WH. Freeman and Company. Massachusetts, USA. 1243 pp.
- RAMÍREZ, M. & ATAROFF, M. 2001. Producción de hojarasca en una selva nublada andina: estacionalidad, descomposición y nitrógeno. En: *IV Simposio Internacional de Desarrollo Sustentable en Los Andes*. La estrategia andina para el siglo XXI. Programa-Resúmenes. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas ICAE. Talleres gráficos del CIDIAT. Mérida, Venezuela, 158-159.
- RESTREPO, C. & GÓMEZ, N. 1998. Responses of understory birds to anthropogenic edges in a neotropical montane forest. *Ecological Applications* 8 (1): 170-183.
- RODERICK, M.; FARQUAR, G.; BERRY, S. & NOBLE, I. 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129: 21-30.
- RODRÍGUEZ, I. 2002. *Comparación de la producción de hojarasca entre áreas continuas y fragmentos de bosque andino y su relación con la escorrentía foliar, el porcentaje de cobertura vegetal y el índice de área foliar*. Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia. 117 pp.
- RODRÍGUEZ, E. & ROSAS, M. 1993. Caída de hojarasca en el bosque altoandino de Carpanta. En: *"Carpanta" selva nublada y páramo: ecología y conservación de un ecosistema altoandino*. Andrade G. (ed.). Primera edición, Fundación Natura, Bogotá, Colombia, 81-95.

- SARMIENTO, G. 1984. *Los ecosistemas y la ecósfera*. Primera edición, Barcelona, España, Editorial Blume. 85-95.
- SCHUUR, E.A.G. 2003. Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology* 84 (5): 1165-1170.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, J. 2001. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Cuarta edición, México, D.F., México, Editorial Trillas. 437 pp.
- SMITH, R. & SMITH, T. 2001. *Ecología*. Cuarta edición. Madrid, España. Pearson Educación, S.A. 642 pp.
- StatSoft, Inc. 2000. STATISTICA for Windows[Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, phone: (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, info@statsoft.com, WEB: http://www.statsoft.com.
- STEVENSON, P.R. 2004. *Seed shadows generated by woolly monkeys (Lagothrix lagothricha) within their home range*. Field studies of fauna on flora La Macarena, Colombia. No. 14: 29-36.
- STILING, P. 1996. *Ecology: theories and application*. Second edition. Prentice Hall. New Jersey, USA. 539 pp.
- SUNDARAPANDIAN, S. & SWAMY, P. 1999. *Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India*. Forest Ecology and Management 123: 231-244.
- TABACHNICK, B. & FIDELL, L. 1996. *Using multivariate statistics*. Third edition. Harper Collins College Publishers. New York, USA. 880 pp.
- UNESCO/PNUMA/FAO. 1980. Producción primaria bruta y neta, parámetros de crecimiento. En: *Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO-CIFCA. Madrid, España, 265-282.
- VENEKLAAS, E. 1991. Litterfall and nutrients fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 319-336.
- VITOUSEK, P. 1998. The structure and functioning of montane tropical forests: control by climate, soils and disturbance. Special Feature. *Ecology* 79 (1): 1-2.
- WAIDE, R.; WILLIG, M.; STEINER, C.; MITTELBACH, G.; GOUGH, L.; DODSON, S.; JUDAY, G. & PARMENTER, R. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257-300.
- WAIDE, R.; ZIMMERMAN, J. & SCATENA F. 1998. Controls of primary productivity: lessons from the Luquillo Mountains in Puerto Rico. *Ecology* 79 (1): 31-37.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1997. Phenology of deciduous and broadleaved-evergreen tree species in a Mexican tropical lower montane forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 115-127.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1999. *Leaf dynamics in a tropical cloud forest: phenology, herbivory, and life span*. Selbyana 20 (1): 98-105.
- WILLIAMS-LINERA, G. & TOLOME, J. 1996. Litterfall, temperature and tropical dominant trees, and climate in a mexican lower montane forest. *Biotropica* 28 (4b): 649-656.

ZAR, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice Hall. New Jersey, USA. 662 pp.

Recursos electrónicos CTFS. Center for Tropical Forest Science. (on line) 2000. <http://www.ctfs.si.edu> (consulta: 8 jul. 2003).

Anexo 1

Aporte promedio de biomasa de las cuatro familias y 13 géneros de hojas de la hojarasca comunes a las áreas. El porcentaje se obtuvo respecto al peso total de hojas de las cuatro áreas

Familia o género	Peso promedio (g)	(%)
Araceae	56,66	1,67
Marcgraviaceae	34,22	1,01
Melastomataceae	235,15	6,95
Moraceae	120,28	3,55
<i>Cavendishia</i>	85,82	2,53
<i>Clusia</i>	618,12	18,26
<i>Cyathea</i>	147,94	4,37
<i>Faramea</i>	219,62	6,49
<i>Ficus</i>	198,58	5,87
<i>Inga</i>	597,84	17,66
<i>Macleania</i>	64,47	1,90
<i>Miconia</i>	232,73	6,88
<i>Myrcia</i>	150,91	4,50
<i>Otoba</i>	213,68	6,31
<i>Prestoea</i>	149,38	4,41
<i>Psammisia</i>	81,05	2,40
<i>Vismia</i>	178,19	5,27

Recibido: 6.11.2006

Aceptado: 7.05.2007

