

**Dinámica de la Caída de la Hojarasca Fina en una Fase Sucesional de Rastrojo de Bosque
Subandino: Zona de Amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, Norte de Santander-
Colombia.**

Alicia Flórez Gélvez

1.094.277.088

Trabajo de grado presentado para optar al título de bióloga

Departamento de Biología, Universidad de Pamplona

Miguel Antonio Murcia Rodríguez y Martha Patricia Ochoa Reyes

30 de junio de 2021

**DINÁMICA DE LA CAÍDA DE LA HOJARASCA FINA EN UNA FASE SUCESIONAL DE RASTROJO DE BOSQUE
SUBANDINO: ZONA DE AMORTIGUACIÓN DEL PARQUE NATURAL REGIONAL SISAVITA, NORTE DE
SANTANDER- COLOMBIA**

AUTOR

ALICIA FLÓREZ GÉLVEZ

Trabajo de grado presentado para optar al título de Bióloga

DIRECTOR

Dr. MIGUEL ANTONIO MURCIA RODRÍGUEZ

CODIRECTORA

MSc. MARTHA PATRICIA OCHOA REYES

UNIVERSIDAD DE PAMPLONA

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

PAMPLONA

2021

DEDICATORIA

*A mi madre Rita Herminia Gélvez Flórez,
por su apoyo incondicional, y su fortaleza
inquebrantable en la lucha de sacarnos adelante.*

*A mis hermanos Natalia, Rita H, Javier y Jacinto,
logramos que se hiciera realidad este sueño. Gracias.*

AGRADECIMIENTOS

A mi Director el Dr. Miguel Antonio Murcia y mi Codirectora la MSc. Martha Patricia Ochoa Reyes, por sus enseñanzas, sus orientaciones, su colaboración y asesoramiento, que me permitieron terminar de formarme como bióloga, culminando esta etapa de mi vida.

Al profesor Luis Roberto Sánchez Montaña por su colaboración en la identificación taxonómica y el asesoramiento brindado.

Al Herbario Regional Catatumbo Sarare (HECASA), así como al laboratorio de fisiología vegetal de la Universidad de Pamplona, por su apoyo logístico.

A la Universidad de Pamplona por darme la oportunidad formarme como bióloga

A mi familia, en especial a mi madre quien siempre ha creído en mis hermanos y mi persona; brindándonos todo su apoyo y dedicación, con la ilusión de que salgamos adelante.

A mis compañeros Darío Vides, Jainer Barrios, Guillermo Sánchez, María Cenit, Daniela Consuegra, Santiago Rivera, Jimmy Reyes, Diego Parada; y demás personas que me ayudaron con la mejor disposición, me han dado una nueva perspectiva y han hecho más llevadero este proceso.

Al señor Ciro Alfonso Parada Gélvez y su esposa la señora Ermelina Parada Parada por permitirme desarrollar el presente trabajo en su predio (finca: Vega de Rubio, Vereda: Morquecha Sur), por su hospitalidad, disposición y colaboración.

Contenido

Resumen	7
Introducción.....	8
Planteamiento del Problema	10
Justificación.....	12
Marco Referencial.....	14
Marco teórico.....	14
Marco Geográfico	16
Objetivos	18
Objetivo General.....	18
Objetivos Específicos	18
Materiales y Métodos.....	19
Tiempo y Duración de Muestreo	19
Etapa de Campo.....	19
Etapa de Laboratorio	20
Etiquetado, peso y almacenamiento de las muestras.....	20
Selección del material.....	21
Determinación taxonómica en la hojarasca foliar y peso seco por componentes.....	21
Registros de las variables meteorológicas.....	21
Tratamiento de los datos.....	21
Análisis Estadísticos	22
Resultados.....	23
Subconjuntos Homogéneos en la Producción de Hojarasca Fina.....	23
Clima	27
En el Periodo de 1981 a 2020	27
Relaciones entre los Componentes de la Hojarasca Fina con Algunas Variables Climáticas.....	30
Relación directa	30
Relación inversa	33
Contenido de Humedad Acumulada en la Hojarasca Fina.....	37
Comportamiento de la Producción de la Hojarasca Fina Acumulada	39
Tasa de la Producción Anual de la Hojarasca Fina Total Acumulada.....	40
Análisis de Componentes Principales (ACP) Aplicado a la Producción de Hojarasca	44
ACP en los componentes de la hojarasca fina	44

ACP en la Hojarasca Foliar	46
Producción Foliar Media Anual (ANOVA) y la Información Inercial (ACP) de los Géneros.....	47
Discusión	49
Conclusiones	54
Recomendaciones.....	55
Bibliografía	56
Anexos.....	65

Resumen

En una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, en la cuenca del río Zulia (municipio de Cucutilla-Norte de Santander, Colombia), se estudió la caída de hojarasca fina (CHF) durante diciembre de 2018 y noviembre de 2019. La CHF se recolectó utilizando 20 colectores de hojarasca distribuidos aleatoriamente en un transecto de 100 por 20 m y con un área de 0,2 m². El material se separó por componentes (hojas, ramitas, estructuras reproductivas, detritus, material indeterminado, epífitas y musgos). La hojarasca fina (HF), se pesó en fresco y seco: las hojas se determinaron hasta género. Para determinar y comparar el ordenamiento de los géneros más productores de hojarasca foliar, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y un análisis de componentes principales (ACP). La máxima CHF ($p < 0,05$), se produjo en agosto (18,750 g/col) y la mínima en octubre (8,930 g/col). La CHF acumulada en el tiempo exhibió una tendencia lineal $y = 0,543x - 2,406$ ($R^2 = 0.8102$), que mediante análisis de modelos lineales de efectos mixtos (fijos: días y aleatorios: colector), se logró estimar el intervalo de confianza de la producción media anual de la CHF en 195,804 g/col.año, con valores máximo y mínimo de 217,693 - 173,914 g/colector.año. Los componentes de la CHF de mayor aporte fueron las hojas (49,52%) y las ramas (19,85%), seguido del material indeterminado (13,68%), el detritus (12,24%), las estructuras reproductivas (4,65%) y las bromelias (0,05%). El género de mayor producción de hojarasca foliar fue *Heliocarpus* sp con $1,972 \pm 1,390$ g/colector.año y *Vismia* sp. el género con mayor información, con un coeficiente de correlación de 0,994 respecto a la primera componente principal.

Introducción

Colombia es el segundo país que mayor diversidad biológica exhibe, esta condición se expresa en la diversidad de especies (alfa), comunidades vegetales (beta) y ecosistemas (gama), resultado de la conjunción de factores físicos, climáticos y bióticos (Rangel, 2005; Morales & Armenteras, 2013). Igualmente, la existencia de las tres cordilleras, la complejidad geomorfológica y topográfica, ha posicionado al orobioma andino con una extraordinaria diversidad y endemismo, por lo que es catalogado como “punto caliente” para la conservación mundial; razón por la cual, es prioritaria la conservación de sus ecosistemas. Empero, actualmente sobreviven menos del 30% de los bosques andinos nativos, los cuales se encuentran confinados en lugares remotos y escarpados, o en áreas protegidas (Kattan, 2003); asimismo en los Andes colombianos se concentra el 85% de la actividad económica del país y registró una tasa de deforestación anual del 19% en 2019 (Rodríguez, Retana, & Armenteras, 2013; Minambiente & IDEAM, 2020).

En los Andes, también se establece el 77,4 % de la población del país (Rodríguez et al., 2013), por tal razón sus ecosistemas se encuentran sometidos a fuertes presiones antrópicas que cambian el uso del suelo, a consecuencia de la intensificación de actividades agropecuarias. Estas prácticas generan fragmentación en el ecosistema, alteraciones estructurales y funcionales de los mismos, pasando de capturar CO₂ a ser emisores. Además del deterioro fisicoquímico del suelo, las alteraciones hídricas y la desestabilización de las cuencas, las cuales tienen lugar eventualmente y que ponen en riesgo la biodiversidad y la seguridad alimentaria (Burgos, 2015).

Los bosques son ecosistemas dinámicos con múltiples interacciones, destacándose la relación funcional “comunidad vegetal-suelo”, la cual permite el retorno de nutrientes por medio de la caída de hojarasca (CH); esta interacción a su vez repercute en la biota edáfica, conllevando a alteraciones en los procesos de descomposición y mineralización de la materia orgánica (MO). De modo que la retroalimentación de los ciclos biogeoquímicos entre la comunidad vegetal y el suelo determinan el

establecimiento de nuevas formas de vida dominantes, por lo cual la vegetación actual eventualmente es sustituida (Aponte, 2011; Osman, 2013).

Van Langenhove, Verryckt, Bréchet, Courtois, Stahl, Bauters, Sardans, Boeckx, Fransen, Peñuelas & Janssens (2020), señalan que los bosques tropicales son el mayor sumidero de CO₂, puesto que almacenan aproximadamente el 55% del carbono forestal total. Por lo cual, su deterioro pone en riesgo la prestación de servicios ecosistémicos que contrarrestan el impacto de los gases de efecto invernadero (GEI) como el dióxido de carbono (CO₂), el metano (CH₄) y los óxidos de nitrógeno (NO_x), principales contribuyentes en el incremento del cambio climático (Kotowska, Leuschner, Triadiati, & Hertel, 2016; Balvanera, 2012). Por lo cual, con el presente trabajo se pretende realizar aportes al conocimiento que permitirán comprender el rol funcional de la caída de hojarasca en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino en la edafogénesis; para tal fin se busca modelar la producción de la caída de hojarasca fina anual una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, Norte de Santander-Colombia. De modo que la información obtenida pueda ser aplicada en planes y proyectos de restauración ecológica y conservación, en pro de la rehabilitación de las características del suelo.

Planteamiento del Problema

La actual preocupación de satisfacer la prevaleciente demanda alimentaria, ha llevado a la destrucción de vastas áreas de bosques tropicales para el establecimiento de cultivos y/o pasturas; desembocado en la fragmentación, la pérdida de la biodiversidad, alteraciones estructurales y funcionales de los ecosistemas e incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero (Herzog, Martínez, Jorgensen, & Tiessen, 2012). Disminuyendo la prestación de servicios ecosistémicos como el secuestro y almacenamiento del dióxido de carbono (CO₂), los ciclos biogeoquímicos, la productividad primaria neta (PPN), la regulación hídrica, el microclima y la formación del suelo; ya que estos se ven limitados por el estado de conservación del ecosistema (Balvanera, 2012; Kotowska et al., 2016).

En el municipio de Cucutilla se encuentra el Parque Natural Regional Sisavita, reconocido el 18 de junio de 2008, mediante el acuerdo número 008 como el primero para Norte de Santander; el parque posee una significativa riqueza y biodiversidad, además es una importante zona de recarga y regulación hídrica. Por lo cual es clave en el desarrollo regional, siendo aprovechado como fuente abastecedora de agua por la Central Termoelectrica Tasajero, el acueducto de Cúcuta, los cerca de 16 Has de cultivos de café, el distrito de riego del Zulia; sin mencionar que la cuenca del río Zulia presento un incremento en 2018 de aproximadamente el doble (919.08 has) al registrado en 2010, más aun teniendo en cuenta que en el 2011 presentaba una pérdida del 49% de su cobertura, con lo cual se incrementa la presión sobre estos ecosistemas e igualmente la demanda del recurso hídrico (CORPONOR, 2010; CORPONOR, 2018; DANE, 2019).

Por otro lado, el establecimiento de zonas de amortiguación (ZA) contribuye en la mitigación y prevención de impactos negativos derivados de actividades antrópicas sobre el PNR Sisavita. Esto supone la reducción o remplazo del desarrollo de ciertas actividades; lo que implica que las personas que habitan en estas ZA deben modificar la forma en que desarrollan sus actividades para poder subsistir en armonía con su territorio, permitiendo a su vez generar ingresos, a partir de la producción

de sus principales cultivos como el café, la caña panelera, el plátano y los cítricos frutales (CORPONOR, 2010; CORPONOR, 2014; CORPONOR, 2018). Sin embargo, en Cucutilla se presentan pendientes pronunciadas (25-50%) las cuales podrían facilitar la lixiviación de nutrientes durante periodos de intensa precipitación, pudiéndose lixiviar rápidamente de la hojarasca y el suelo como ocurre como el nitrógeno, dificultando el establecimiento de la vegetación, repercutiendo en el óptimo estado del suelo; en el municipio sus suelos son considerados clase VII con $\text{pH} < 7$; razón por la cual requieren un manejo especial de prácticas intensivas para su explotación (CORPONOR, 2010; CORPONOR, 2014; Suescún, Villegas, León, Flórez, García & Correa 2017).

Por lo anterior, existe conflicto con respecto al correcto uso del recurso suelo, razón por la cual, se hace necesario estimar, modelar y predecir la dinámica anual de la caída de hojarasca fina (CHF). Para dicho acercamiento, se plantea la siguiente hipótesis de trabajo (pregunta biológica): ¿La dinámica de la caída de hojarasca fina en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, exhibe un comportamiento similar al reportado por Galván (2013), en una comunidad de matorral de bosque subandino en la cuenca del río pamplonita, Colombia, a través de los diferentes meses del año?

Justificación

Benjamín & Masera (2001), argumentan que el suelo, la vegetación y el mantillo, son los principales almacenes de carbono en sistemas forestales, de los cuales los bosques tropicales almacenan cerca del 55% de la reserva forestal mundial (Van Langenhove et al, 2020). Las plantas tienen la capacidad de fijar el carbono al capturarlo como CO₂ atmosférico en la fotosíntesis y metabolizarlo en hidratos de carbono que pasaran a constituir la biomasa. Empero la acelerada deforestación, la quema de combustibles fósiles y la degradación de los suelos, conllevan a que los ecosistemas disminuyan su capacidad de almacenamiento de carbono (C), e incrementen la liberación de CO₂, por lo que paulatinamente el balance final de C en su ciclo es modificado, tendiendo a incrementar su concentración en la atmósfera como CO₂; que junto con el metano (CH₄) y dióxido de nitrógeno (NO₂), contribuyen en el incremento del cambio climático (Benjamín & Masera, 2001; Kotowska, et al. 2016; Balvanera, 2012; Carvajal, Mota, Alcaraz, Iglesias & Martínez, 2014)

Los bosques son ecosistemas dinámicos con múltiples interacciones, la dinámica de la materia orgánica y los nutrientes en estos ecosistemas depende en gran medida de la cantidad, la calidad y descomposición de la hojarasca (Quichimbo, Jiménez, Veintimilla, Potthast, Tischer, Gunter, Mosandl & Hamer, 2020). Esta última tiene lugar después de la abscisión en los distintos órganos vegetales, y una vez es colonizada por microorganismos descomponedores, de modo que una parte del carbono es transferido al suelo como humus, mientras que la otra parte retorna a la atmósfera en forma de CO₂ producto de la respiración; se estima que, del total de la biomasa producida por las plantas, entre el 45 al 50% del peso seco corresponde únicamente al carbono fijado. Por tanto, por medio de la caída de hojarasca se contribuye en la fertilidad, mejoramiento de las características fisicoquímicas del suelo y finalmente su formación del suelo; además de la continuidad de los ciclos biogeoquímicos (Carvajal, Mota, Alcaraz, Iglesias, & Martínez. (2014)

En este orden de ideas, por medio de la caída de hojarasca fina (CHF) se puede no solo estimar el total de biomasa producida por año (PPB), también podemos realizar estimaciones del C en los bosques, y por ende su contribución en la mitigación del CO₂. Puesto que actualmente existe una enorme preocupación por conocer la capacidad de almacenamiento y retorno hacia el suelo de C en los bosques. No obstante, son pocos los estudios realizados de la dinámica de la caída de hojarasca fina (CHF) en ecosistemas de bosque subandino, que permitan comprender su funcionamiento en relación a los aportes de materia orgánica (PPB) y carbono hacia el suelo. El único del que se tiene conocimiento en nuestro departamento, es el realizado por Galván (2013) en un matorral de bosque subandino. Por lo cual, con la presente investigación, se trata de comprender el rol funcional del BSA en la edafogénesis por medio del modelamiento de la dinámica anual de la CHF en una fase sucesional de rastrojo y su relación con las variables meteorológicas. Igualmente realizar aportes al conocimiento en el campo de la ecología terrestre, de modo que la información obtenida pueda ser aplicada en planes y proyectos de restauración ecológica y conservación.

Marco Referencial

Marco teórico

Pérez & Díaz (2010) definen la biomasa como el contenido de materia orgánica seca que se encuentra en cierto momento y que se distingue en biomasa aérea, biomasa subterránea, detritos gruesos, detritos finos y el suelo. Por el contrario, la hojarasca fina (HF) es el material vegetal proveniente únicamente del estrato aéreo de la vegetación, la cual cae al suelo; esta se compone de hojas, material de reproducción (flores y frutos), detritos y ramitas con un diámetro <2 cm (Vitousek, 1982; Reyes, Méndez, Nájera & Cerano, 2013; González, Ramírez, Cantú, Gómez, Cotera, Carrillo & Marroquín, 2013; Rowland, da Costa, Oliveira, Almeida, Ferreira, Malhi, Metcalfe, Mencuccini, Grace, J & Meir, 2018)

Al depositarse la hojarasca sobre el suelo, produce una capa conocida como mantillo, la cual lo protege de los cambios de temperatura y de humedad; de este modo, se propicia condiciones óptimas para el establecimiento de organismos edáficos, los cuales participan en diversos procesos, uno de ellos la descomposición de la materia orgánica (Bonilla, Roncallo, Jimeno, & García., 2009; Castellanos & León, 2011; León, González, & Gallardo, 2011).

Una vez la hojarasca se descompone, se produce la liberación de bioelementos, con lo que contribuye a la preservación de diversos procesos, en los que destaca el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos, la productividad primaria y la fertilidad del suelo. Sin embargo, la velocidad a la cual los nutrientes son liberados es crítica, debido a que una rápida liberación podría provocar su pérdida, ya sea por lixiviación edáfica o por volatilización. Por el contrario, si la descomposición es muy lenta, el capital de nutrientes disponible para las plantas puede ser insuficiente, con lo cual se limita su crecimiento y desarrollo (Huber, Schlatter, & Oyarzun, 1986; Castellanos & León 2011).

Vale la pena resaltar que la caída de hojarasca (CH) está determinada por factores como las condiciones ambientales, las cuales definen el tiempo de cesión de nutrientes, la latitud, la altitud, el tipo de suelo, la composición de las especies, la edad del bosque etc. A su vez, la liberación de los bioelementos está determinado por las propiedades inherentes de la hojarasca, como son las características morfológicas, fisiológicas y químicas; esta última hace referencia a si poseen compuestos lignificados resistentes a la descomposición (López, González, Ramírez, del Valle, Cantú, Pando & Gómez Meza, 2015 & Osman K, 2013).

Por otra parte, las proporciones de C presentes en el tejido foliar son determinantes en la liberación de otros bioelementos, como el Nitrógeno (N), el cual suele liberarse después de una pérdida de masa superior al 50% del C (Osman K, 2013). Por tal motivo, la CH puede afectar las vías sucesionales, de acuerdo a la disponibilidad de los bioelementos los cuales afectan grupos funcionales previos, y propician el establecimiento de nuevas formas de vida dominantes (Souza, Veloso, Espírito, Silva, Sánchez, Betania, Souza & Wilson, 2019). De esta forma la CH regula gran parte de los procesos funcionales de los ecosistemas forestales, como la sucesión, atenúa de la erosión, favorecer la infiltración y contribuye en la formación del suelo (León et al., 2011; Sloboda, Marques, Bianchin, Blum, Donha, Silveira & Capretz, 2017).

En consecuencia, la CH es el mayor proceso de transferencia de materia orgánica y nutrientes desde las partes aéreas de la planta hacia el suelo, con lo cual coloca de manifiesto la relación funcional “comunidad vegetal-suelo” (Bonilla et al., 2009; Reyes et al., 2013). Sin embargo, la CH solo permite el retorno de una parte de los nutrientes, dado que las plantas reubican parte de estos nutrientes móviles (aminoácidos, azúcares y minerales), desde los tejidos más antiguos hacia los más jóvenes, antes de que ocurra la abscisión foliar. Este proceso es conocido como translocación interna de nutrientes, y su objetivo es minimizar su pérdida, lo que, a su vez mejora la eficiencia en el uso de nutrientes (EUN) en la planta. De esta forma, se incrementa el tiempo de residencia de los nutrientes en los tejidos vegetales

para su uso posterior y se disminuye la necesidad de una nueva absorción, dado que gran parte de los nutrientes previos han sido reciclados (Mendoza, Turrión, Aceñolaza, Gallardo, & Pando, 2014; Osman K, 2013).

Marco Geográfico

El PNR Sisavita se localiza en el municipio de Cucutilla, a una altitud entre los 1.845 a 4.232 msnm, comprende un área de 12.131 Has con una intervención menor a las 100 Has; además se caracteriza por presentar variedad de ecosistemas desde bosques andinos, bosque altoandino y páramo razón por la que es altamente biodiverso, concentrando cerca del 14% de la existente en toda la región andina del país. Gracias a su óptimo estado de conservación el parque es una importante zona de recarga y regulación hídrica (CORPONOR, 2014; COPONOR, 2018).

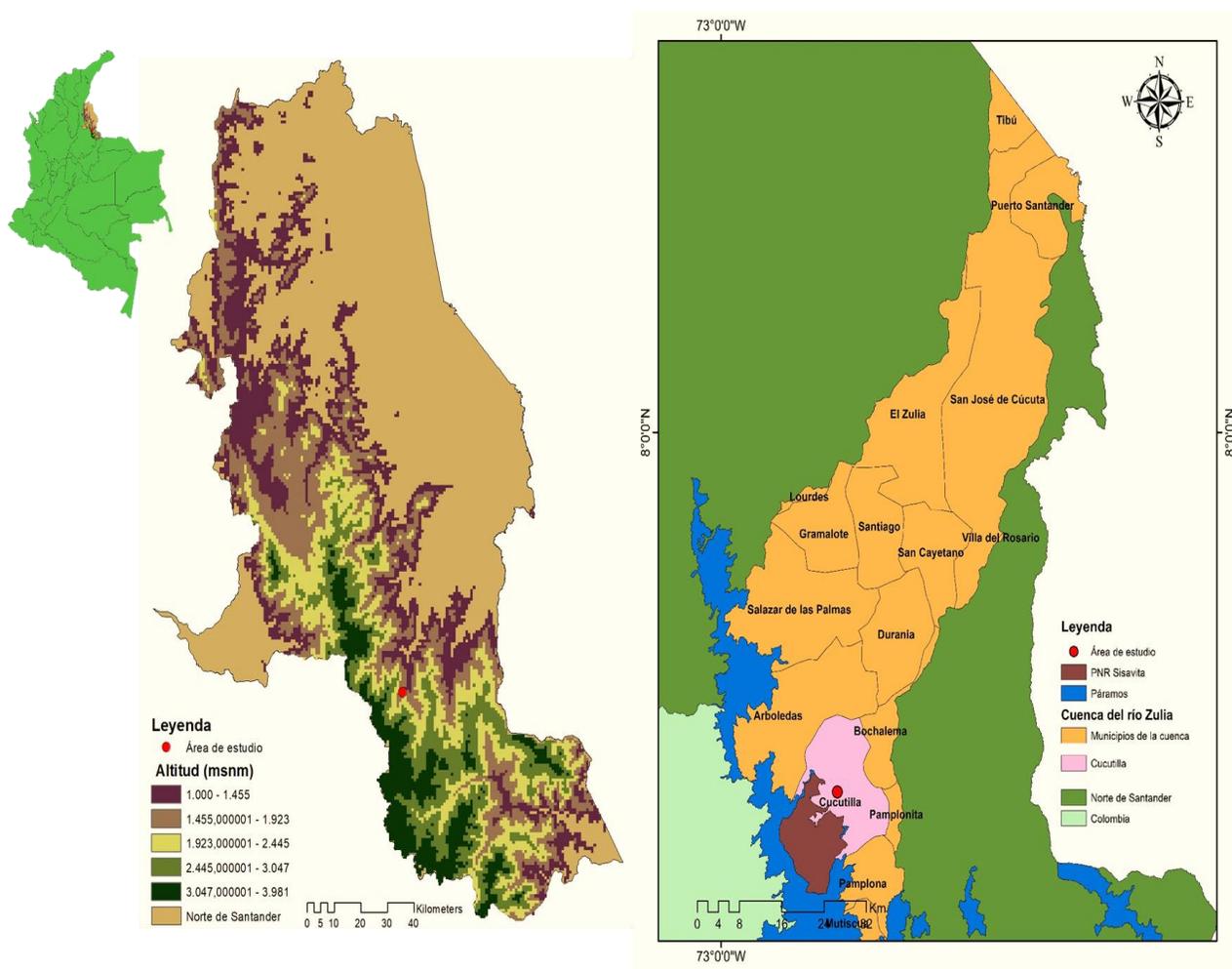
Las ZA del PNR Sisavita, se establecen en las veredas de Morquecha, Carrizal y Castillo, con una extensión aproximada de 6.733 ha con alrededor de 187 predios, donde se conserva gran parte de la formación vegetal de bosque subandino (BSA), la cual según Cuatrecasas, se caracteriza por presentar una distribución entre los 1.000 a 2.400 msnm, una temperatura media (T_m) entre los 16°C a 23°C y precipitaciones entre los 1.000 mm y 4.000 mm anuales. Por su parte Holdridge (1996), hace una distinción meticulosa al clasificar esta formación vegetal en bosque húmedo premontano (bh-PM) y bosque muy húmedo premontano (bmh- PM). Siendo el bh-PM el que se distribuye entre los 900 y 2.000 msnm, con una biotemperatura media aproximada entre 18°C y 24°C y una precipitación promedio de 1.000 mm a 2.000 mm. Para el caso del bmh- PM, este se caracteriza por presentar una distribución entre los 900 m y 2.000 m de altitud, con una biotemperatura media aproximada entre 18°C y 24°C, un promedio anual de lluvias de 2.000 mm a 4.000 mm

Por lo cual, el presente estudio se llevó a cabo en la ZA del PNR Sisavita, en un rastrojo de BSA con una edad aproximada de 24 años, el cual se ubica a una altitud de 1.630 msnm, cerca de la quebrada Chucurí en el predio Vega de Rubio, de la vereda Morquecha Sur, del municipio de Cucutilla,

Norte de Santander- Colombia ($7^{\circ}30'1.66''\text{N}$, $72^{\circ}48'9.67''\text{W}$). El lugar se caracteriza por ser escarpado y su territorio hace parte de la cuenca del río Zulia. Esta zona se encuentra dentro de la zona de vida de bosque húmedo premontano (Holdridge, 1996)

Figura 1

Área de estudio (ArcMap 10.3).



Objetivos

Objetivo General

- Modelar la producción de la caída de hojarasca fina anual en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, Norte de Santander-Colombia.

Objetivos Específicos

- Determinar el comportamiento de la caída de hojarasca fina en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, Norte de Santander-Colombia.
- Estimar el intervalo de confianza (95%) de la producción de la caída de hojarasca fina total acumulada en el tiempo mediante modelación lineal de efectos mixtos fijos (tiempo) y aleatorios (colectores) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, Norte de Santander-Colombia.
- Establecer el ordenamiento comparativo porcentual de los géneros más productores de hojarasca foliar (ANOVA) y de aporte de información (ACP).

Materiales y Métodos

Tiempo y Duración de Muestreo

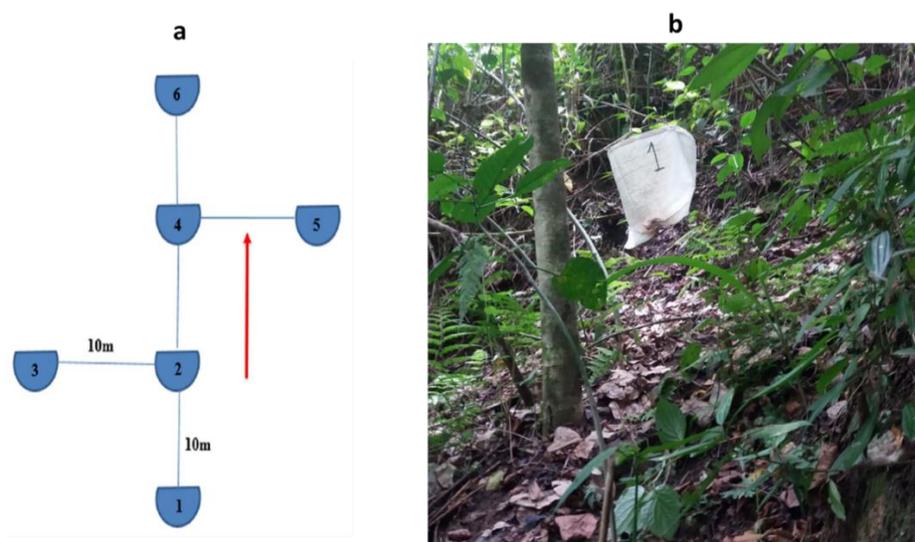
El presente estudio se llevó a cabo durante trece (13) periodos de cuatro semanas (4) cada uno: comprendidos entre el 15 de diciembre de 2018 y el 18 de noviembre de 2019. El 17 de noviembre se delimitó el área de estudio y se establecieron los colectores de hojarasca de forma aleatoria en un transecto de 20 x 100 m. Se realizó un total de 13 recolectas de la hojarasca fina, cada uno con un intervalo de 28 días. Adicionalmente, se realizaron 2 salidas de campo para la recolección e identificación del material vegetal in situ, las cuales comprendieron un total de 5 días.

Etapa de Campo.

En un transecto de 100m por 20m, se ubicaron aleatoriamente veinte (20) colectores, de manera ascendente y sistemática (en forma de Zigzag), conservándose a una distancia de 10m uno del otro; se instalaron a una altura de 60 cm del suelo (fig. 2). Estos fueron sujetados con nylon a los troncos o ramas de los árboles más próximos. Los colectores empleados, se elaboraron a partir de lona plástica, capaces de retener el material vegetal detrítico de 0,1 mm y permitir el escurrimiento del agua lluvia para evitar la descomposición del material in situ (Murcia, 2010). Las lonas se cocieron y se fijaron con un anillo de alambre dulce, las medidas para cada colector fueron las siguientes: 50 cm de profundidad, 50 cm de diámetro y 0,2 m² de área. El material vegetal se recogió cada 28 días en bolsas plásticas etiquetadas con la información correspondiente al colector y fecha de recolección; el muestreo se realizó durante un año (Murcia, 2010; Galván, 2013).

Figura 2

Distribución de los colectores de hojarasca (a), tomado de Díaz (2014). Ubicación del primer colector de hojarasca en zona de pendiente, quebrada Chucuri: en una fase sucesional de rastrojo de la franja de bosque subandino zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita (b).



Etapa de Laboratorio

Etiquetado, peso y almacenamiento de las muestras

Una vez colectada la hojarasca fina (HF), las muestras se trasladaron al laboratorio de fisiología vegetal (ER-209) de la universidad de Pamplona, donde se procedió a tomar el peso húmedo de la hojarasca en una balanza gramera (g). Posteriormente, las muestras se almacenaron en bolsas de papel etiquetadas con la información correspondiente a la fecha de colecta, número del colector y sitio de colecta, para ser secadas a una temperatura entre 60°-65°C, durante 24 horas. Una vez deshidratado el material, hasta peso constante, se procedió a tomar su peso seco en una balanza analítica Sartorius® 220 g, con precisión de 0,001g (Murcia, 2010; Galván 2013; Díaz, 2014).

Selección del material.

Una vez obtenido el peso seco de cada colector, se procedió a separar la hojarasca en sus respectivos componentes (hojas, ramas, estructuras reproductivas, epifitas y detritus), para ser almacenados en bolsas de papel, con la información correspondiente al tipo de componente, el número del colector y la fecha de colecta (Murcia, 2010; Galván 2013, y Díaz 2014)

Determinación taxonómica en la hojarasca foliar y peso seco por componentes.

Para la determinación taxonómica, la hojarasca foliar se separó por morfotipo, para su posterior identificación, la cual se realizó mediante la comparación del material colectado y material de referencia de Herbario Catatumbo Sarare (HECASA), el material bibliográfico y la orientación del Botánico y docente Luis Roberto Sánchez Montaña.

Registros de las variables meteorológicas

Los registros climáticos históricos del periodo 1981 a 2020 para el municipio de Cucutilla (Norte de Santander) se obtuvieron de la página [Nasa Prediction Of Worldwide Energy Resources](#).

Tratamiento de los datos

Una vez obtenido el peso seco en gramos de los componentes de la hojarasca fina (HF), por colector (g/col) y por tiempo de muestreo (28 días), se procedió a construir las respectivas matrices: una con los valores individuales de los veinte (20) colectores por periodo de muestreo (N=13) y la otra con los valores acumulados de la hojarasca fina, por colector, a través del tiempo (N=364 días). Con la primera matriz se estableció la fluctuación mensual de la hojarasca fina (g/col) a lo largo del periodo de estudio; mientras que, con la segunda matriz se determinó la tendencia y el intervalo de confianza (95%) de la producción anual de la Hojarasca fina total acumulada (g/col.año). Para expresar la producción

anual de la hojarasca fina en m^2 , basta con multiplicar el valor estimado por cinco (5), debido a que cada colector posee un área de colecta del $0,2 m^2$.

Análisis Estadísticos

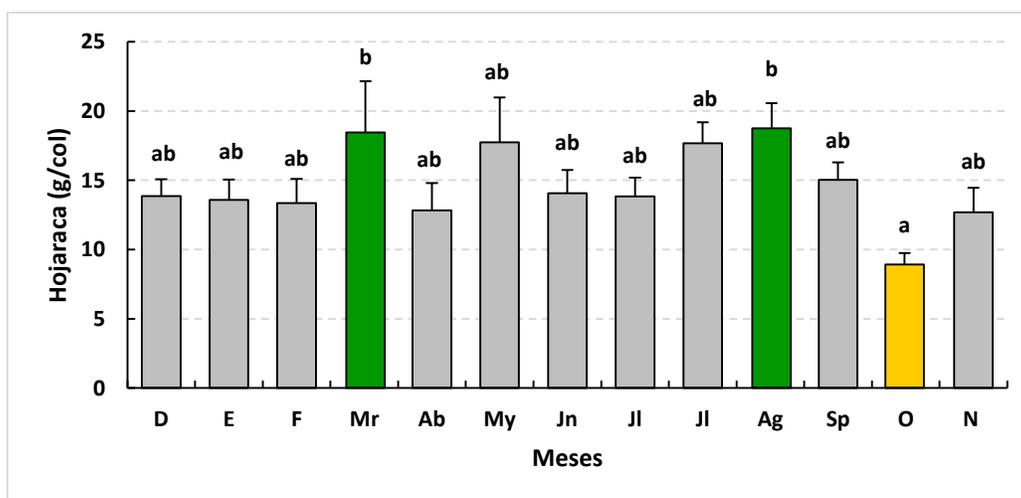
Para la realización de los objetivos específicos se elaboraron cuatro tipos diferentes de matrices: una con los registros de la caída de hojarasca fina (CHF) mensual (28 días) por colector (N=20) por un periodo de un año (N=260); otra con el fin de establecer si hubo diferencias significativas entre las medias de la CHF mensual a través de un análisis de varianza multivariado (MANOVA); la tercera, para realizar la modelación y la estimación de los intervalos de confianza (95%) de la producción media anual de la hojarasca fina total acumulada (PHFTA), la cual se determinó mediante un análisis de modelos lineales de efectos mixtos (Galecki & Burzykowski, 2013), donde el efecto fijo fue el tiempo acumulado en días (N=365), y el efecto aleatorio fueron ejercidos por los colectores de hojarasca (N=20). Este análisis se realizó mediante la aplicación del paquete lme4 v. 1.1-23, descrito por Bates, Maechler, Bolker, Walker, Christensen, Singmann, Dai, Scheipl, Grothendieck, Green & Fox (2020) en el repositorio CRAN de El Proyecto R para Computación Estadística (Pinheiro Bates, DebRoy, Sarkar & Core Team, 2021). Para validar los modelos, se aplicó el método de mínimos cuadrados, el cual permitió minimizar los residuos, es decir, las diferencias en la varianza de los valores observados (colectores) con respecto a la varianza de los valores estimados por la recta de regresión lineal (Zea et. al 2014); por último, se construyó una matriz con los valores de la caída de hojarasca foliar (CHF) por género-colector-mes, con el fin de establecer los géneros más productores de hojarasca foliar de la fase sucesional del bosque subandino, mediante el análisis de componentes principales (PAST, 2021)

Resultados

El comportamiento de la caída de hojarasca fina media mensual exhibió una fluctuación marcada (Fig. 3): los meses de mayor producción fueron agosto ($22,572 \pm 14,926$ g/col, con un error típico (ET) de $=1,827\%$) y marzo ($26,202 \pm 10,726$ g/col, con $ET=3,697$); mientras que, octubre ($10,644 \pm 7,215$ g/col, con $ET=0,819$) fue el mes de menor producción. Obteniéndose un promedio anual de caída de hojarasca fina (CHF) de $15,776 \pm 13,572$ g/col, con un error típico (ET) de $0,559$; para una producción de hojarasca fina acumulada de $979,020$ g/m².año.

Figura 3

Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina mensual (g/col) en una fase sucesional de rastrojo del bioma de bosque subandino, cuenca del río Zulia: diciembre 2018-noviembre de 2019, zona de amortiguación del PNR Sisavita. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas (Anova $p=0,022$, $n=20$).



Subconjuntos Homogéneos en la Producción de Hojarasca Fina

La producción de hojarasca mensual produjo la formación de dos subconjuntos homogéneos; octubre se ubicó en el primer subconjunto, el cual ostentó la mayor significancia estadística ($0,085$). Por

su parte agosto y marzo los meses de mayor producción, se ubicaron en el último subconjunto (0,608), resultado que se confirmó con lo mostrado en el ACP, en el cual algunos registros de marzo, sobresalen del elipsoide en el primer plano factorial (fig. 26). Mientras los meses restantes se distribuyeron en ambos subconjuntos, demostrando el comportamiento constante de la caída de hojarasca en estos meses (anexo1 y fig. 3).

En la producción de hojarasca por colectores, se produjo la formación de tres subconjuntos homogéneos (anexo 2 y fig. 4). Donde, el segundo subconjunto presentó una producción intermedia y la mayor significancia estadística (0,093), seguido del tercer subconjunto (0,084), en el cual se ubica el colector 4 con la mayor producción ($29,211 \pm 17,621$ g/col, con un $ET=2,659$); finalmente la menor significancia estadística se observó en el primer subconjunto (0,060), los menores aportes los realizan los colectores 19, 18, 7, 14 y 6 ($10,054 \pm 6,618$; $13,489 \pm 5,181$; $13,032 \pm 6,470$; $14,091 \pm 7,829$ y $14,409 \pm 8,559$ g/col, respectivamente, con $ET= 0,788$; $1,906$; $1,505$; $1,436$ y $1,342$), anexo 2 y fig. 4.

Con respecto a la producción de hojarasca por componentes se produjo la formación de cuatro subconjuntos bien diferenciados, en el cual la hojarasca foliar exhibió la mayor producción ($7,902 \pm 6,389$ g/col, con $ET= 0,384$), seguida de las ramas ($3,479 \pm 2,386$ g/col, con $ET= 0,277$), ubicándose en los subconjuntos cuatro y tres, que en conjunto con el subconjunto 2 presentan la mayor significancia estadística (1,000); esto coincide con lo arrojado por el ACP, en el cual las hojas presentan la mayor varianza en el primer plano factorial (fig. 25). Por el contrario, los menores aportes los realizan las bromelias ($0,019 \pm -0,004$ g/col) y estructuras reproductivas ($0,907 \pm 0,530$ g/col), las cuales se ubican en el primer subconjunto (0,121).

Los musgos, realizaron pocos aportes (figs. 5a y 5b). Se evidenció que tanto para la hojarasca foliar y las ramas el mes de octubre fue uno de los de menor producción ($5,391 \pm 3,008$ y $2,304 \pm 0,835$ g/col, con $ET= 0,569$ y $0,350$), asimismo, que poseen un único mes de mayor producción, marzo para la

hojarasca foliar ($17,884 \pm 5,015$, con $ET= 3,074$) y mayo para ramas ($11,931 \pm 1,047$ g/ col, con $ET= 2,599$), anexos 4 y 5; figs. 6a y 6b.

Figura 4

Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina por colector en g/col), en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, cuenca del río Zulia: diciembre 2018-noviembre de 2019, zona de amortiguación del PNR Sisavita. Barras con letras diferentes indican diferencias (Anova $p= 0,00002$, $n=13$)

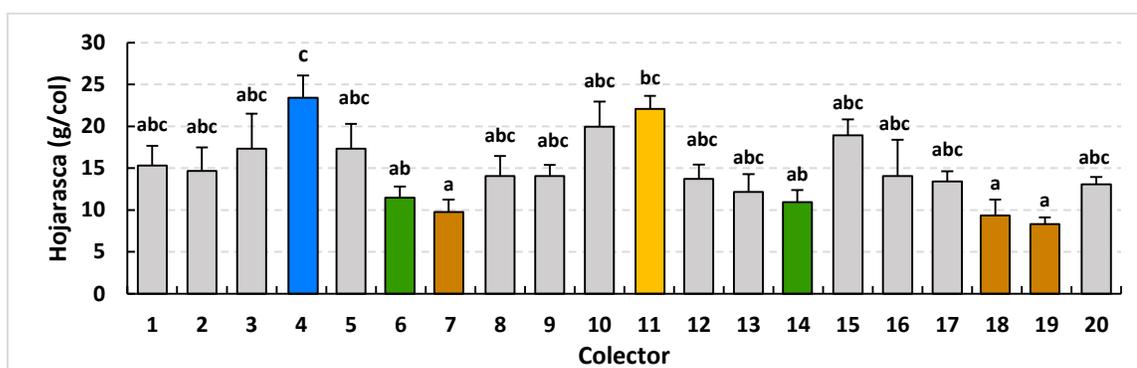


Figura 5

Aporte anual de los componentes en la caída de hojarasca fina (Anova $p= 3,36E-116$, $n= 260$), con barras de error (a). Aporte de musgos (b) en un rastrojo subandino.

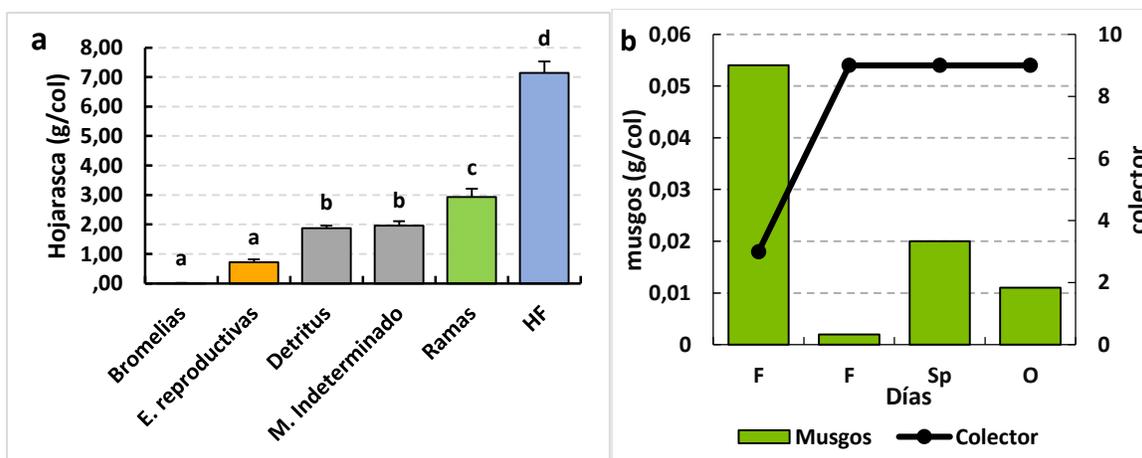
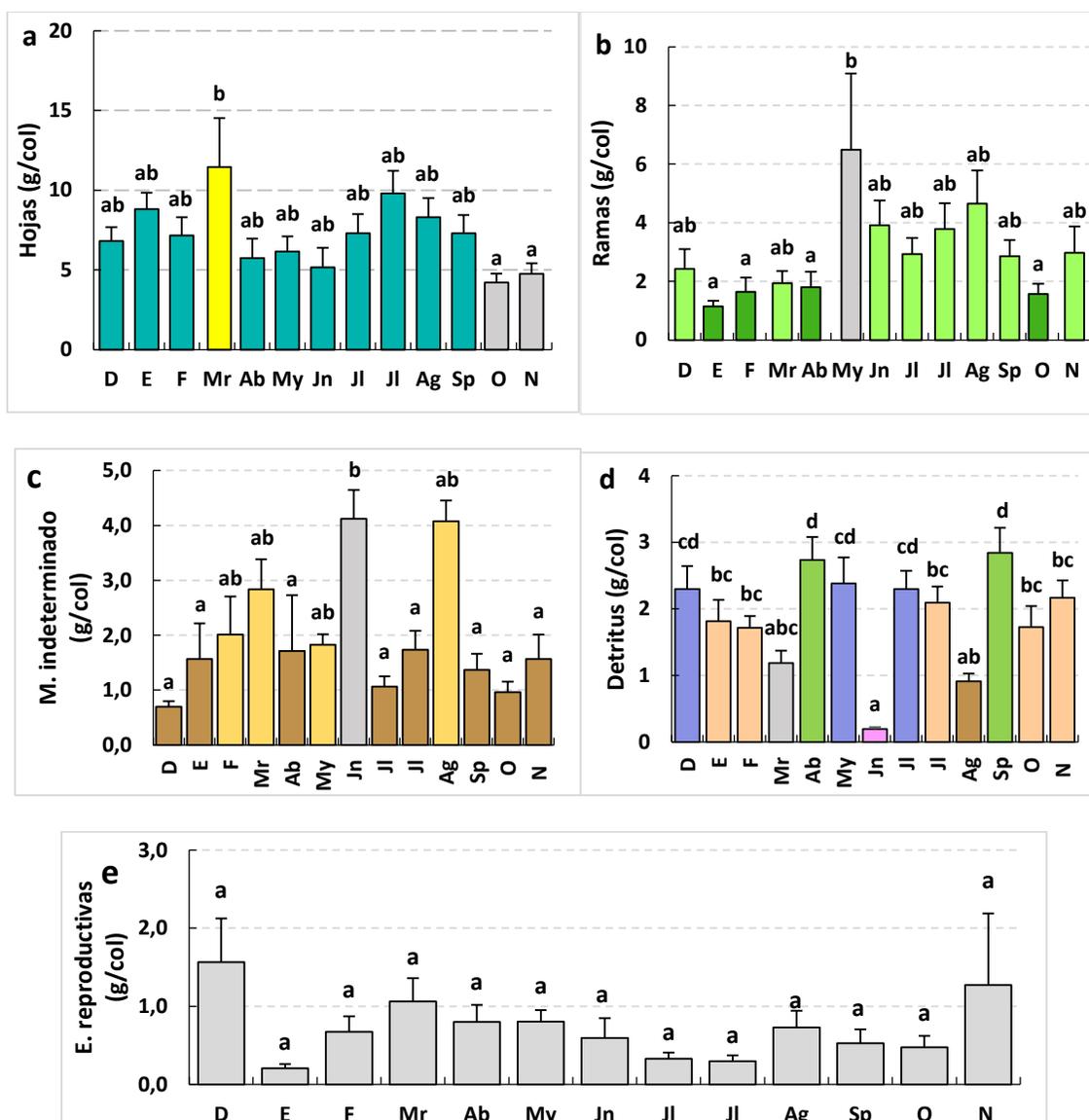


Figura 6

Aportes mensuales de los componentes de la CHF, en hojas (Anova $p=0,0068$, $n=20$) (a); ramas (Anova $p=0,0071$, $n=20$) (b); material indeterminado (Anova, $p=4,16E-17$, $n=20$) (c); detritus (Anova $p=3,45E-11$, $n=20$) (d) y estructuras reproductivas (Anova, $p=0,203$, $n=20$) (e). Barras con letras diferentes indican diferencias



En la hojarasca foliar, el aporte por géneros presentó la formación de siete subconjuntos homogéneos. *Heliocarpus*, el género que mayor productividad ostentó ($1,972 \pm 1,390$ g/col, con $ET=$

0,147), se ubicó en el último subconjunto con la mayor significancia estadística (1,000). A este le siguen *Stigmaphyllon*, *Gouania*, *Mucuna*, *Inga* y *Brugmansia* ($0,959 \pm 0,598$; $0,836 \pm 0,513$; $0,679 \pm 0,371$; $0,658 \pm 0,341$ y $0,631 \pm 0,294$, con $ET = 0,091$; $0,081$; $0,078$; $0,080$ y $0,085$, respectivamente), las cuales se ubican en el subconjunto seis (0,194). En contraste, *Phenax*, *Rubus*, *Senna* y *Alchornea* ($0,023 \pm 0,006$; $0,057 \pm 0,018$; $0,052 \pm 0,026$ y $0,069 \pm 0,023$ g/col, con $ET = 0,004$; $0,009$; $0,006$ y $0,011$) realizan el menor aporte, y se ubican en el primer subconjunto con una significancia estadística del 0,065 (anexo 7, Fig. 20.)

Clima

En el Periodo de 1981 a 2020

Las variables climáticas precipitación, temperatura, punto de rocío, humedad relativa (HR), incidente de insolación y la velocidad del viento; presentaron un comportamiento de tipo bimodal, tanto en el periodo de 1981 a 2020 y en el periodo de estudio (diciembre de 2018 y noviembre de 2019).

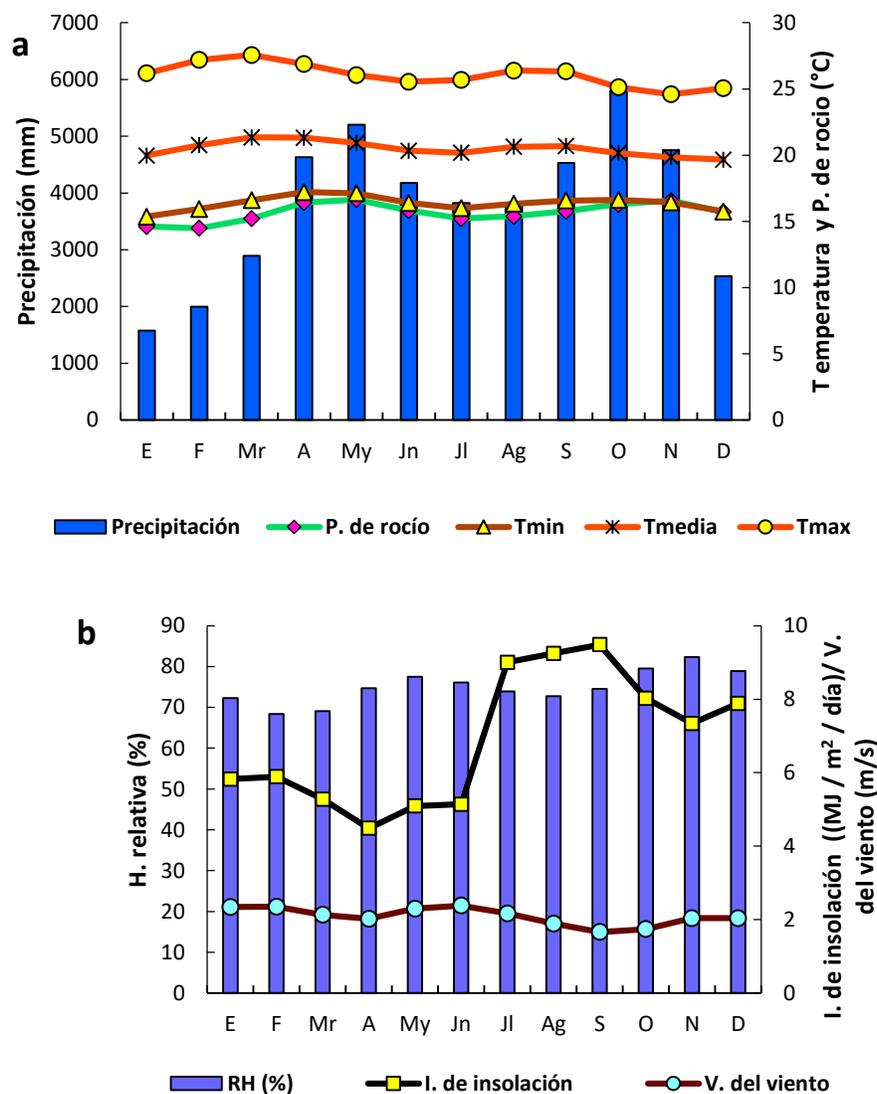
Las precipitaciones máximas se presentan en los meses de octubre y mayo (5801,78 y 5203,02mm). Por otra parte, las menores precipitaciones tienen lugar en los meses de enero y agosto (1573,46 y 3788,71), presentando un régimen bimodal 4 (Bm 4), el cual es característico de la Cuenca del Catatumbo (fig. 7a). Con respecto a la temperatura los valores máximos ($T_{\text{máx}}$) tienen lugar en marzo y agosto (27,57 y 26,39°C); mientras que los valores mínimos ($T_{\text{mín}}$) se presentan en enero y julio (19,97 y 20,18 °C); un comportamiento similar ocurre con el punto de rocío, con los valores máximos en mayo y octubre (16,65 y 16,30°C); y mínimos enero y agosto (14,62 y 15,39°C), ver figura 7a. Por su parte la HR presenta los valores máximos en mayo y noviembre (76,60 y 80,975%), mientras que los valores mínimos, se presentan en febrero y agosto (63,41 y 69,464%), ver figura 7b.

Para la velocidad del viento los valores máximos se presentan en marzo y julio (2,356 y 2,380 m/s); y los mínimos en mayo y octubre (2,028 y 1,661 m/s), ver figura 7b. en lo que respecta al incidente

de insolación, sus valores máximos ocurren en septiembre y diciembre (9,484 y 7,888 MJ / m² / día), y los mínimos en abril y noviembre (4,486 y 7,340 MJ / m² / día), ver figura 7b.

Figura 7

Clima multianual en Cucutilla-Norte de Santander, durante el periodo de 1981 a 2020



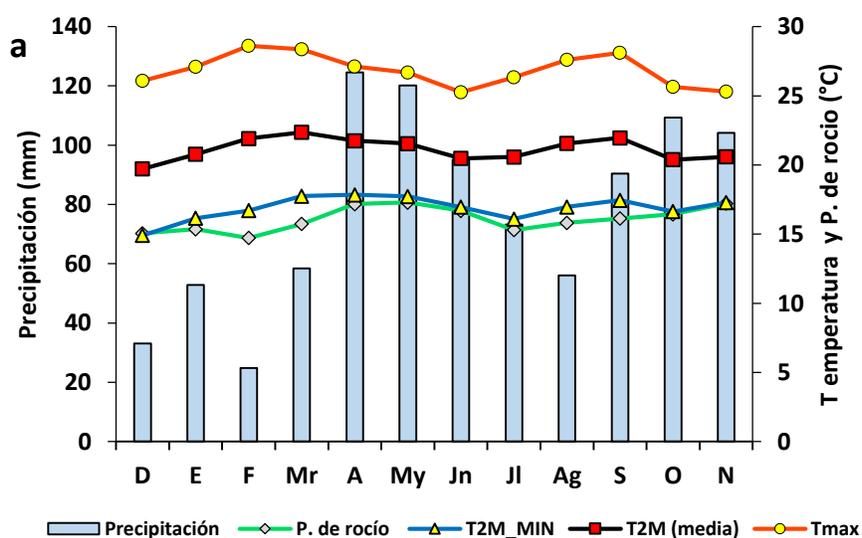
Para el periodo de estudio, los valores máximos de precipitación se presentaron en abril y octubre (124,55 y 109,27 mm); y las mínimas tuvieron lugar en febrero y agosto (24,82 y 56,09 mm). En

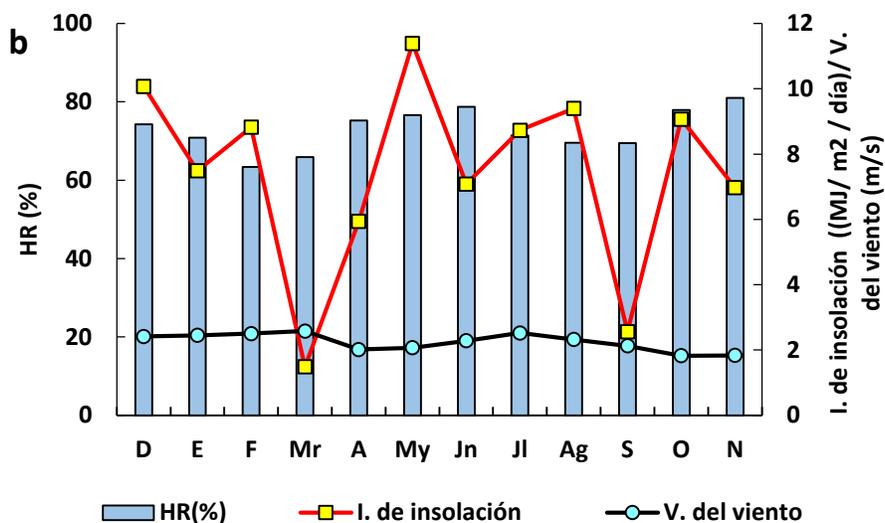
lo que respecta a la temperatura, los valores máximos ($T_{\text{máx}}$) se presentaron en febrero y septiembre (28,60 y 28,10°C); mientras que los mínimos ocurren en julio y diciembre (16,09 y 14,90°C). para el punto de rocío sus valores máximos los ostentan mayo y noviembre (17,288 y 17,220°C), y valores mínimos febrero y julio (14,721 y 15,301°C), ver figura 8a. En lo que respecta a la HR los valores máximos tienen lugar en junio y noviembre (78,746 y 80,975%); presentándose los valores mínimos en febrero y septiembre (63,419 y 69,464%), ver figura 8b.

El incidente de insolación con valores máximos en los meses de diciembre y mayo (10,073 y 11,389 MJ / m ² / día, respectivamente); y mínimos en marzo y septiembre (1,482 y 2,560 MJ / m ² / día). Por su parte, la velocidad del viento sus valores máximos se presentaron en marzo y julio (2,582 y 2,522m/s, respectivamente); y los mínimos en abril y octubre (2,016 y 1,827m/s), ver figura 8b.

Figura 8

Clima anual en Cucutilla-Norte de Santander, durante el periodo de estudio (diciembre del 2018- noviembre de 2019)





Relaciones entre los Componentes de la Hojarasca Fina con Algunas Variables Climáticas

Relación directa

El modelo multiplicativo fue el que mejor se ajustó para explicar la relación entre la CHF y la velocidad del viento, logrando explicar el 32,5% ($R^2 = 0,325$) de la variación de la CHF, donde por cada metro que recorra el viento producirá un incremento en la caída de hojarasca del 0,7824 g/col/ (fig. 9a). Para el caso de la hojarasca foliar (HF), en el modelo multiplicativo logra ser más explicativo, donde la velocidad del viento consigue explicar el 75,34% ($r^2 = 0,7824$) de la variación de la hojarasca foliar, con una razón de cambio del 1,699 g*col/m/s (fig. 10a).

El punto de rocío consiguió explicar el 34,54% ($R^2 = 0,3454$) de la variabilidad de la caída de ramas ($R = 0,3454$), por medio de un modelo exponencial, en el cual por cada grado centígrado ($^{\circ}\text{C}$) que incremente la temperatura, se producirá una caída de ramas del 0,3346g/col (fig. 11a).

Figura 9

Relación entre la hojarasca fina con la velocidad máxima del viento (a). Variación de la caída de hojarasca fina y de la velocidad máxima del viento (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019

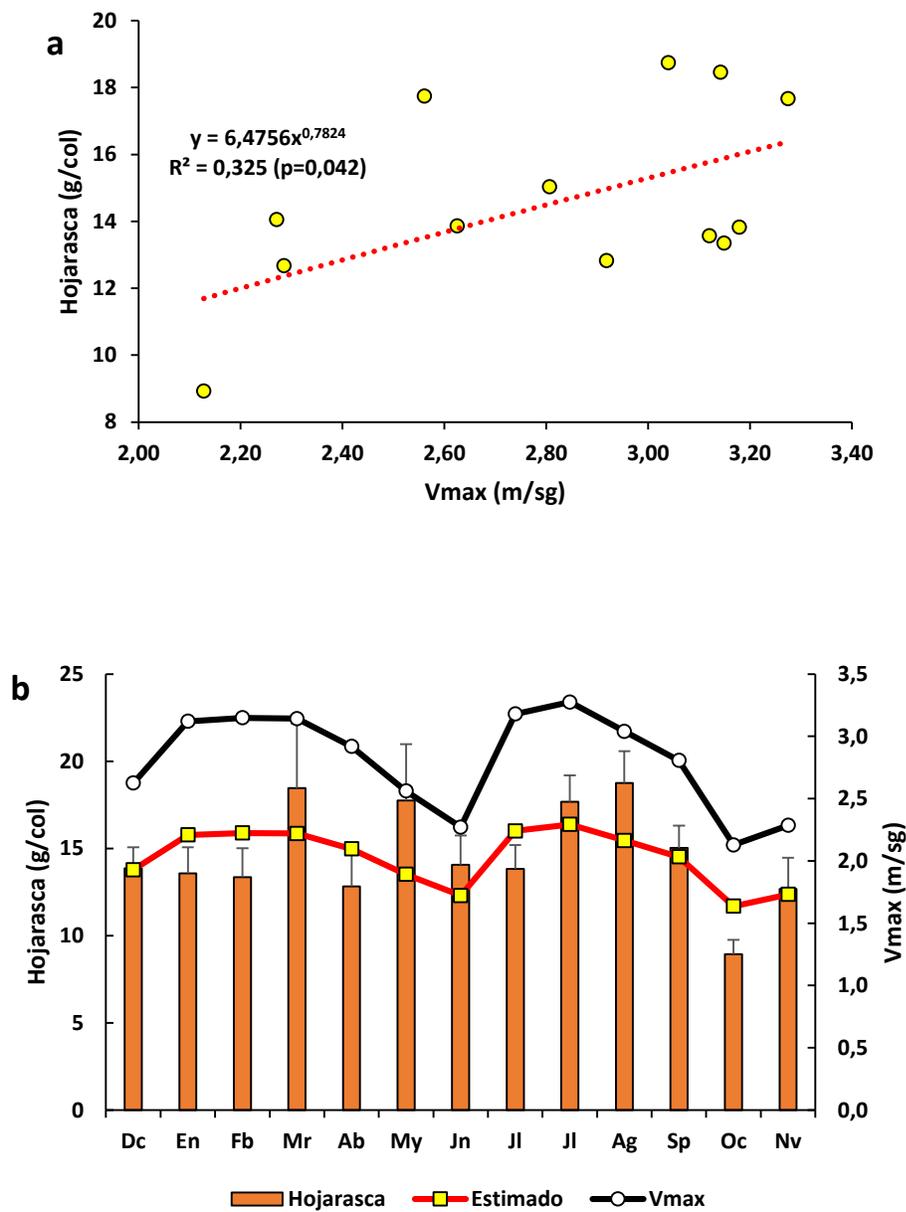


Figura 10

Relación entre la hojarasca foliar con la velocidad máxima del viento (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y de la velocidad máxima del viento (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

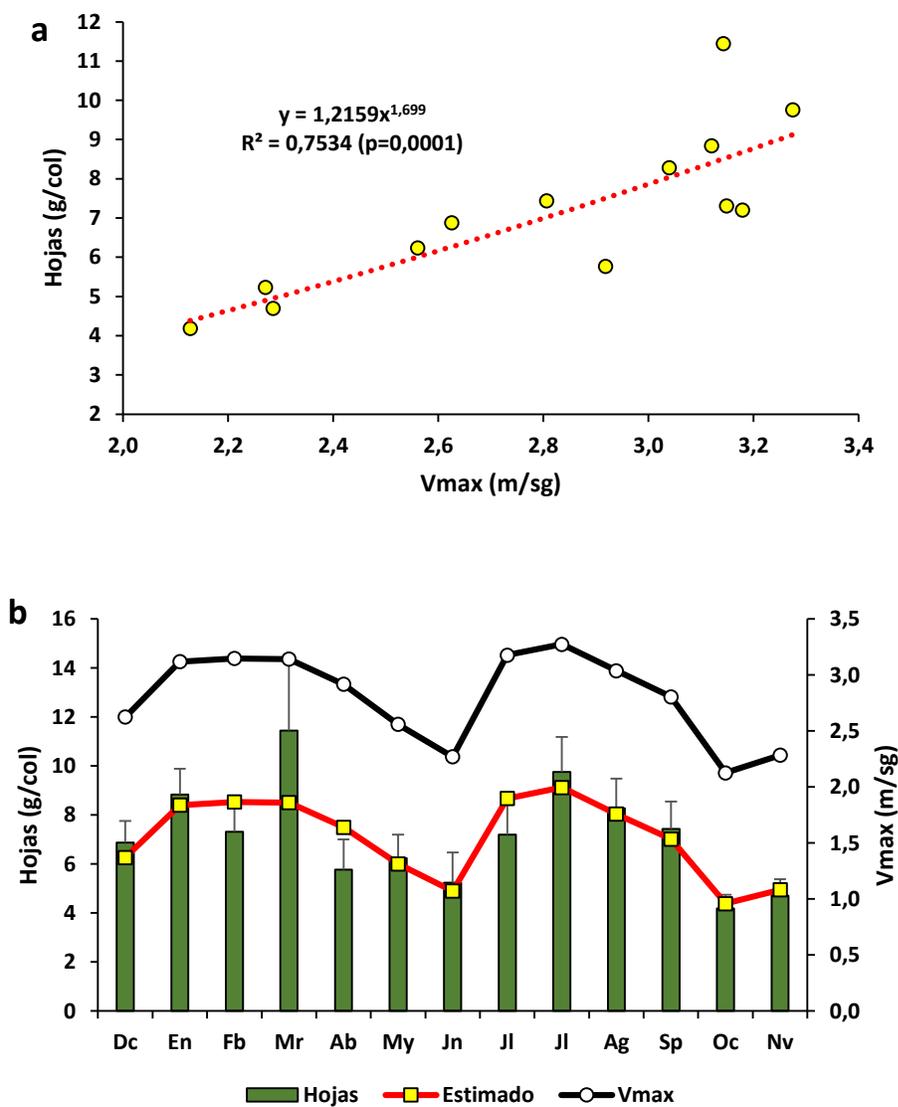
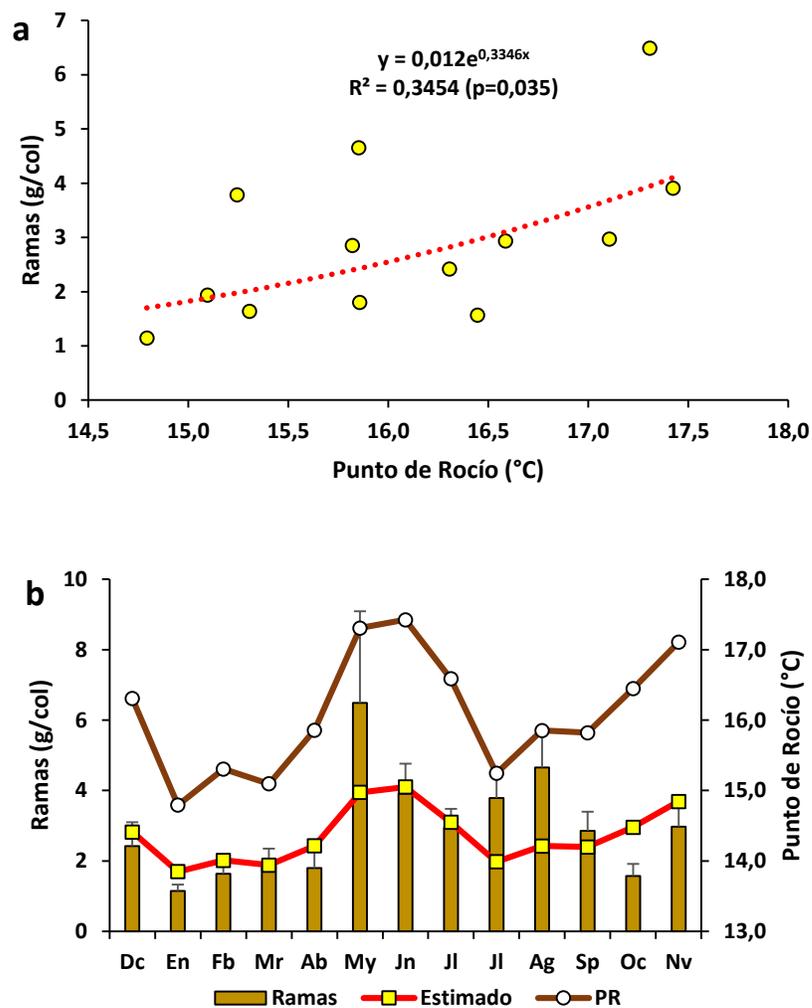


Figura 11

Relación entre las ramas con el punto de rocío (a). Variación de la caída de ramas y del punto de rocío (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.



Relación inversa

La CHF se relacionó inversamente con las variables: precipitación, humedad relativa y punto de rocío. El modelo que mejor se ajustó para explicar la relación entre la CHF y la precipitación, fue el modelo exponencial, sin embargo, no es significativo ($p= 0,066$ y $R^2= 0,2754$) para lograr explicar la CHF ($R^2= 0,2754$), ver figura 12a. En lo que respecta a la hojarasca foliar, la precipitación consiguió explicar el 67,69% ($R^2=0,6768$) de la variabilidad de la hojarasca foliar de modo que la hojarasca foliar decrece

0,006 g/col/mm por cada unidad de aumento de la precipitación (fig. 13a). por lo cual se obtuvieron importantes aportes de hojarasca fina, en meses con poca precipitación (marzo y agosto); contrario a lo que ocurre con octubre, el cual es el mes más lluvioso y en el cual ostento la menor caída de hojarasca fina (fig. 13b).

Figura 12

Relación entre la hojarasca fina con la precipitación (a). Variación de la caída de hojarasca y de la precipitación (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

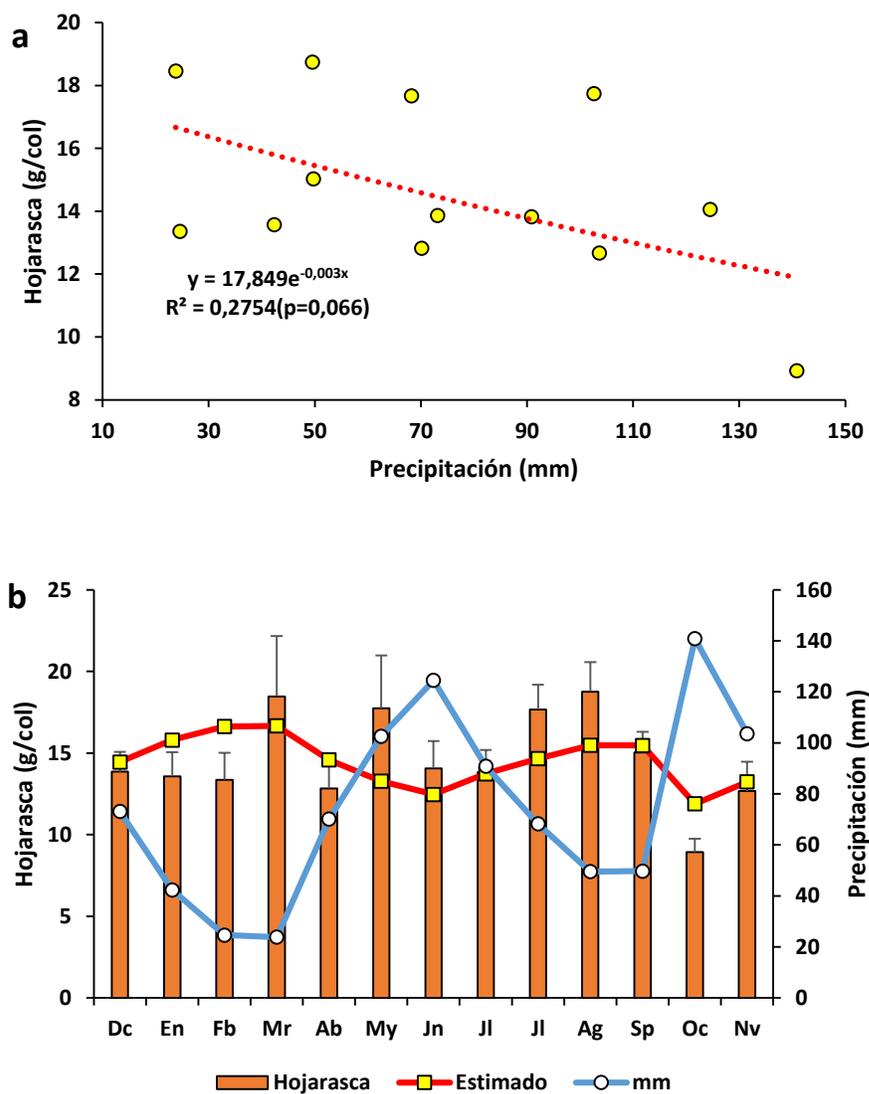
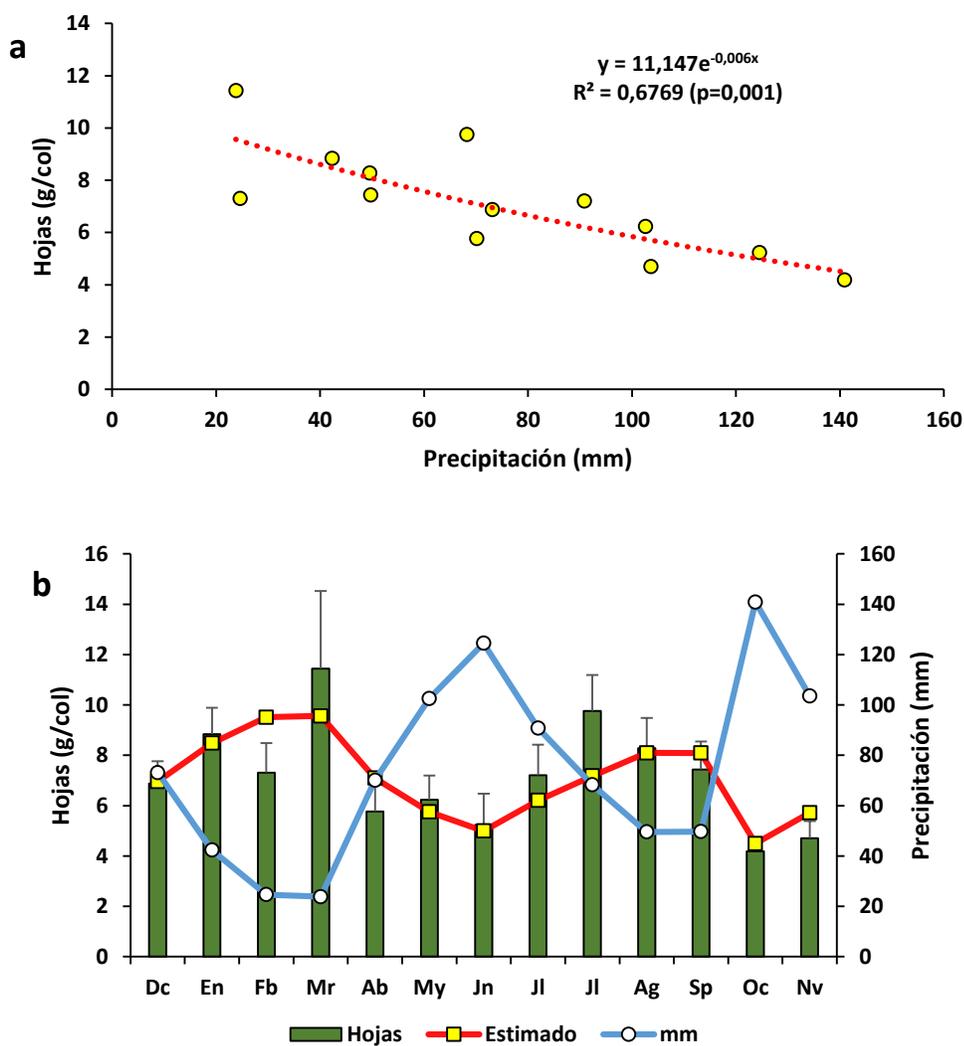


Figura 13

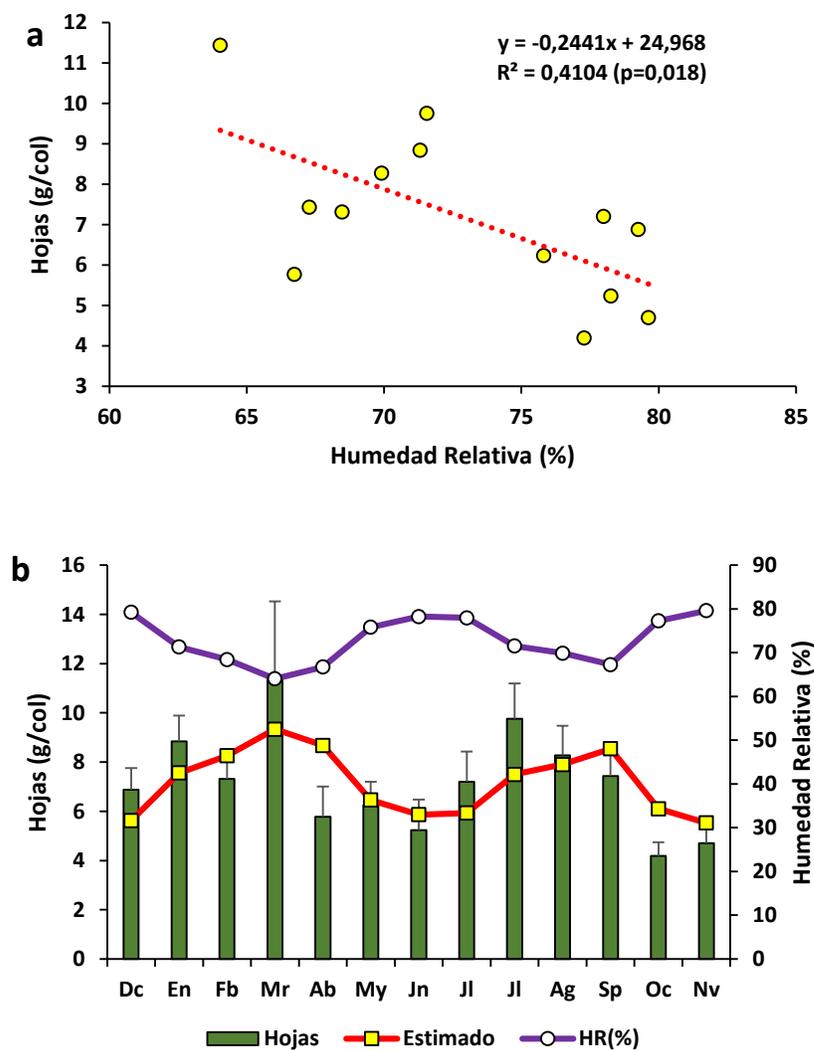
Relación entre la hojarasca foliar con la precipitación (a). Variación de la caída de hojarasca fina y de la precipitación (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.



Por otra parte, el modelo de regresión lineal simple fue el que mejor se ajustó para lograr explicar la relación entre la hojarasca foliar y la humedad relativa. la humedad relativa consigue explicar el 41,04% ($R^2 = 0,4104$) de la variabilidad de HF, en el cual por cada unidad que incremente la HR, la hojarasca foliar decrecerá $0,2441\text{g/col}/\%$ (fig.14a).

Figura 14

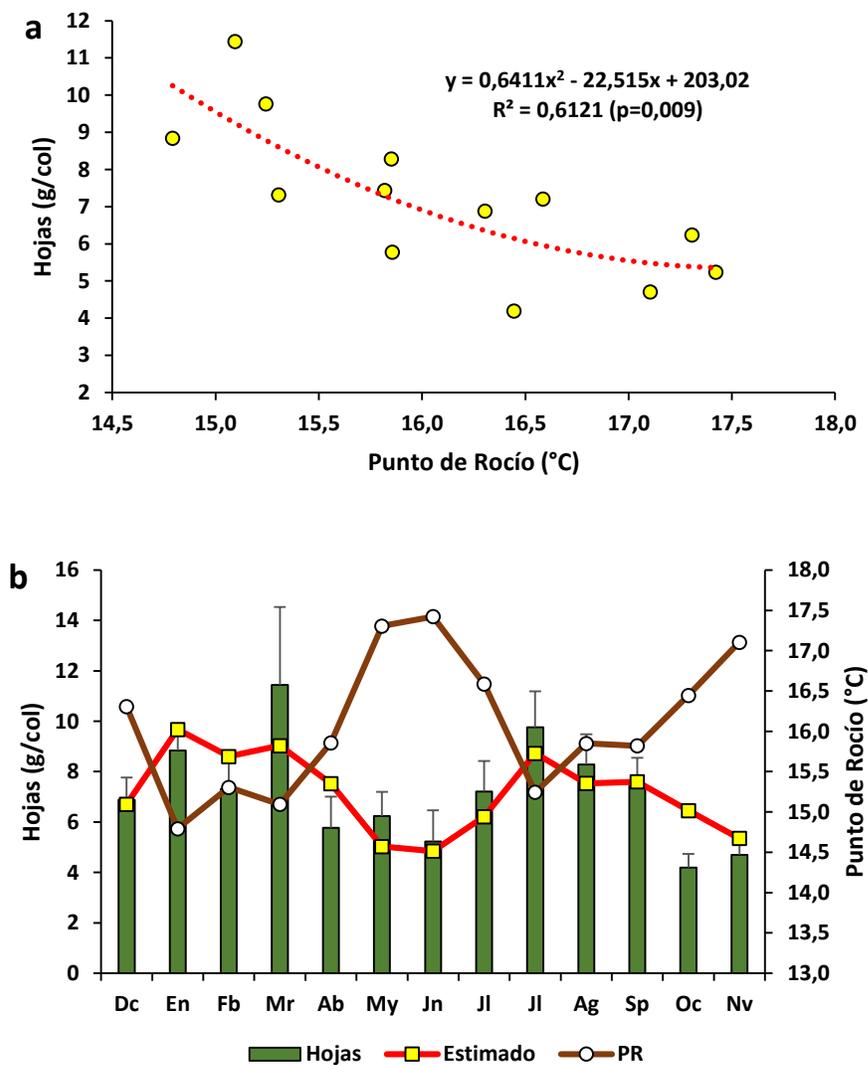
Relación entre la hojarasca foliar con la humedad relativa (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y de la humedad relativa (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.



En lo que respecta a la relación entre el punto de rocío y la hojarasca foliar, el modelo cuadrático es el que mejor se ajustó, el punto de rocío logró explicar el 61,21% ($R^2=0,6121$) de variabilidad de la hojarasca foliar. En la cual por cada grado ($^{\circ}\text{C}$) que incremente la temperatura, la hojarasca foliar decrecerá 22,515g/col (fig. 15a).

Figura 15

Relación entre la hojarasca foliar con el punto de rocío (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y del punto de rocío (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.



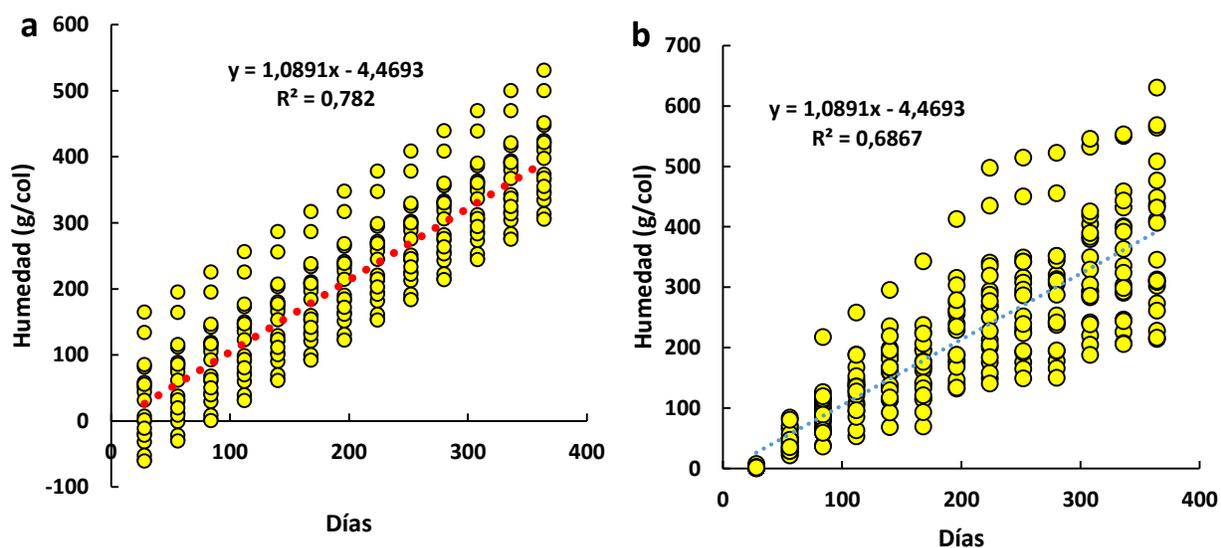
Contenido de Humedad Acumulada en la Hojarasca Fina

El modelo lineal mixto fue el que mejor se ajustó al contenido de humedad acumulada (CHA) en la hojarasca fina respecto al tiempo; en este último consiguió una mayor explicación en comparación

con el modelo lineal simple ($R^2 = 0.782$ y $R^2 = 0.6867$), ver figuras 16a y 16b; obteniéndose un CHA anual de 1.965,26 g/m² (modelo mixto), el cual es más del doble de la producción de la hojarasca acumulada (979,020 g/m². Año), ver figuras 16a y 19. Tanto en el modelo mixto como lineal simple, el CHA incrementa 1,0891g/col/día. En contraposición, el modelo de regresión lineal mixto elimina la heterocedasticidad y la autocorrelación, con lo cual los valores observados se distribuyen simétricamente respecto a la pendiente (figs. 16a y 19).

Figura 16

Modelado del contenido de humedad acumulada (CHA) en la caída de hojarasca fina, mediada por regresión lineal de efectos mixtos "interceptos aleatorios" (a). Mediada por modelo de regresión lineal simple (b). En una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita. Diciembre de 2018 a noviembre de 2019.



Comportamiento de la Producción de la Hojarasca Fina Acumulada

La producción de hojarasca fina acumulada (PHFA) por colector a través del tiempo, exhibió una tendencia lineal, los valores observados, en la mayoría de los casos se agruparon sobre la pendiente (Fig. 17), la mayor dispersión la presentaron los colectores 4, 11, 10, 15, 5 y 3; que además contienen los mayores aportes de hojarasca (fig.18a); por el contrario, los colectores 19, 18, 14, 7, y 6 presentan la menor dispersión y contienen los menores aportes de hojarasca (fig.18a). en lo que respecta a la PHFA a través del tiempo, se observaron valores atípicos normales en agosto y septiembre (días 280 y 308), ver figuras 17 y 18b.

Figura 17

Tendencia observada de la hojarasca fina acumulada por colector en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita

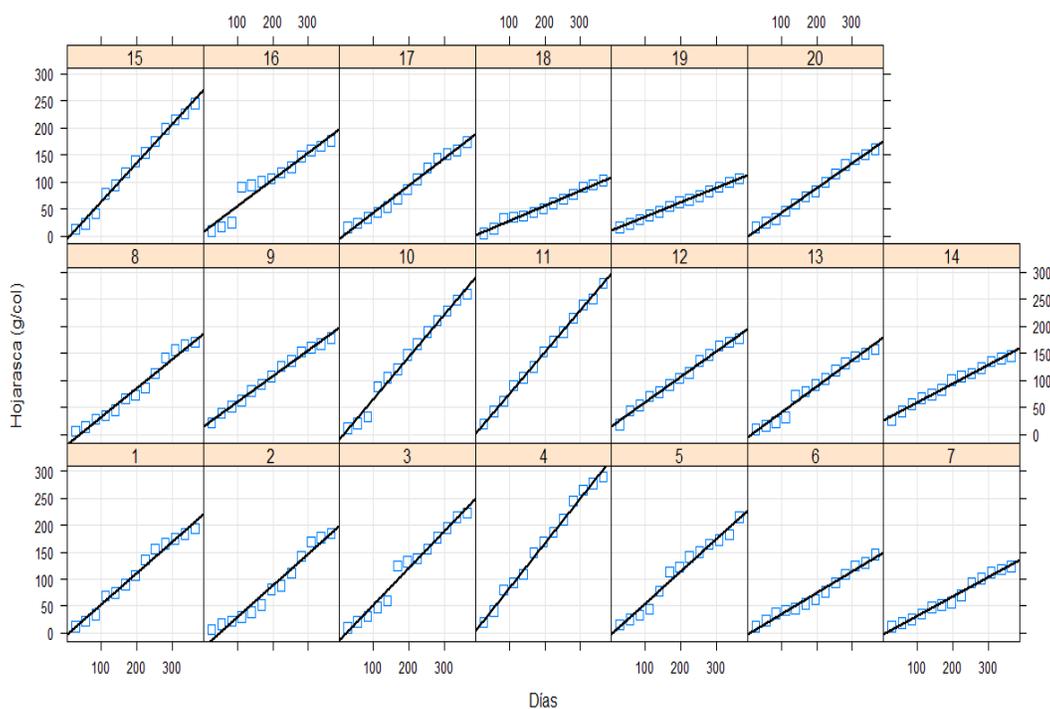
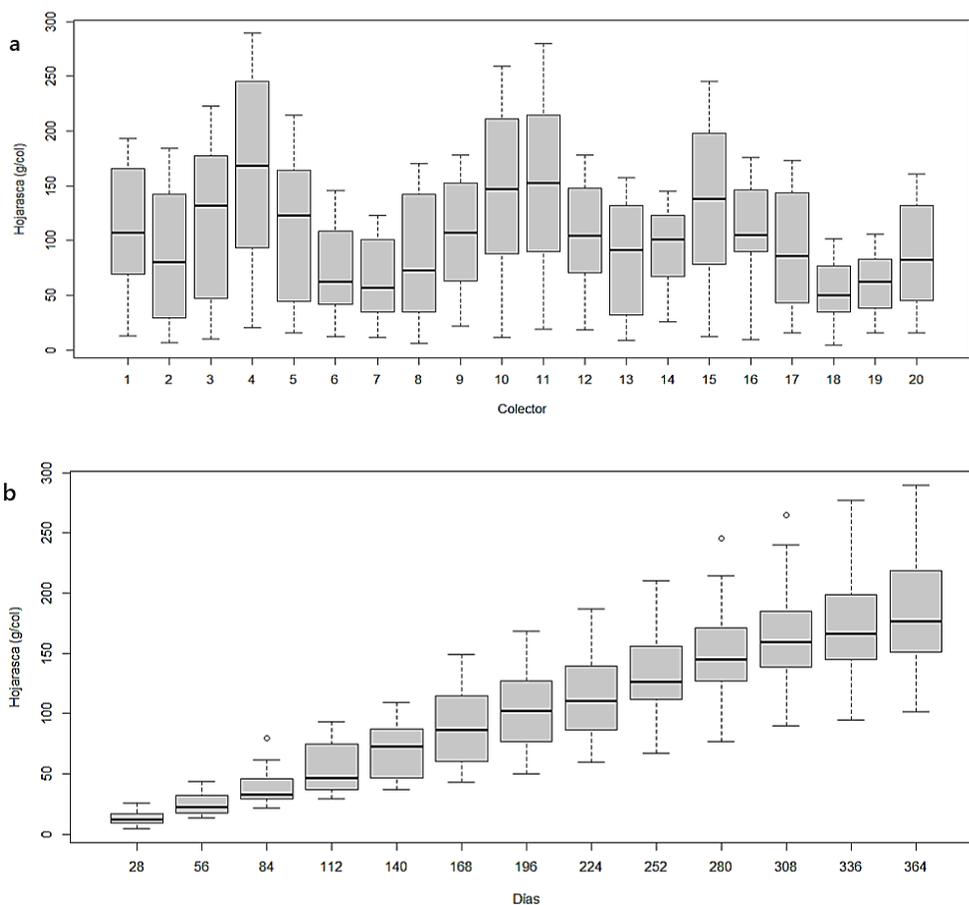


Figura 18

Distribución de la caída anual de la hojarasca acumulada por colector (a). Tendencia observada de la hojarasca anual acumulada una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita (b). Valores atípicos (°).



Tasa de la Producción Anual de la Hojarasca Fina Total Acumulada

El modelo lineal mixto fue el que mejor se ajustó a la producción de la hojarasca fina total acumulada (PHFTA), con una tasa de cambio media diaria del 0.543 g/col/día (fig. 19). Donde el tiempo consiguió explicar satisfactoriamente el 81,02 % ($R^2 = 0.8102$) de toda la PHTA durante el año de muestreo, obteniéndose una PHTA de 195,804 g/col.año (979,020 g/m².año). Estimándose un

contenido de carbono de 489,51 g.C/m².año, teniendo en cuenta que el carbono constituye el 50% de la biomasa Carvajal, Mota, Alcaraz, Iglesias, & Martínez (2014)

Figura 19

Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión de efectos mixtos (fijos y aleatorios).

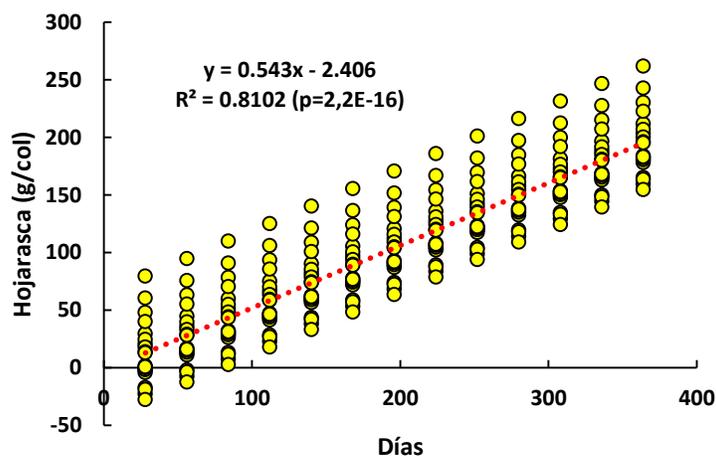
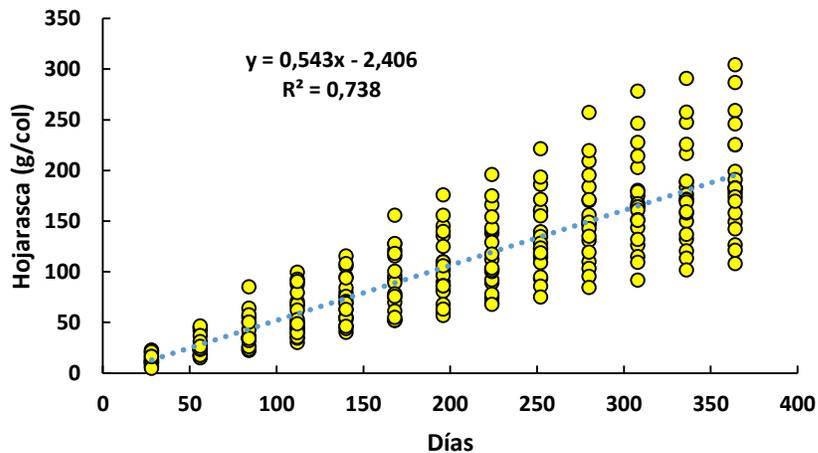


Figura 20

Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión lineal clásico



Aunque en los modelos lineal simple y multiplicativo, el tiempo consiguió explicar el 73,8 y 85% de la PHTA; con una tasa de cambio media diaria de 0,543 y 1,0598 g/m/día (figs. 20 y 21), y una PHTA de 978,945 y 942,770 g/m².año; ambos modelos presentan heterocedasticidad (fig. 22) y autocorrelación. Las cuales están ausentes en el modelo de regresión lineal mixto (fig. 19), gracias a la aplicación de interceptos aleatorios (anexo 8), que permiten ampliar de forma uniforme las varianzas en los colectores a lo largo del tiempo (figs. 23, 24a y 24b), aspecto que se hace evidente al considerar que los estimativos inferior y superior (Y_{inf} y Y_{sup}) del modelo mixto presentan dispersiones similares respecto a la pendiente, en contraste con los estimativos inferior y superior en los modelos lineal simple y multiplicativo (anexo 9).

Figura 21

Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión de tipo multiplicativo (heterocedástico).

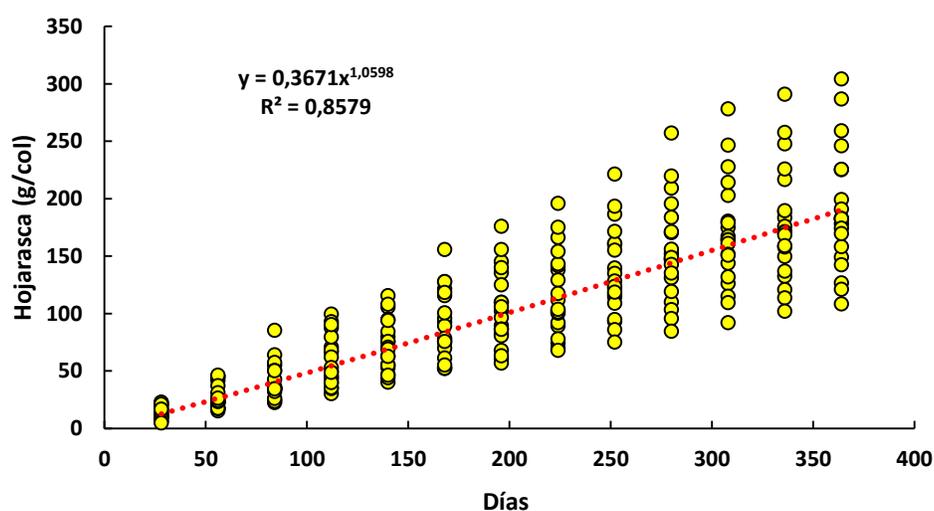
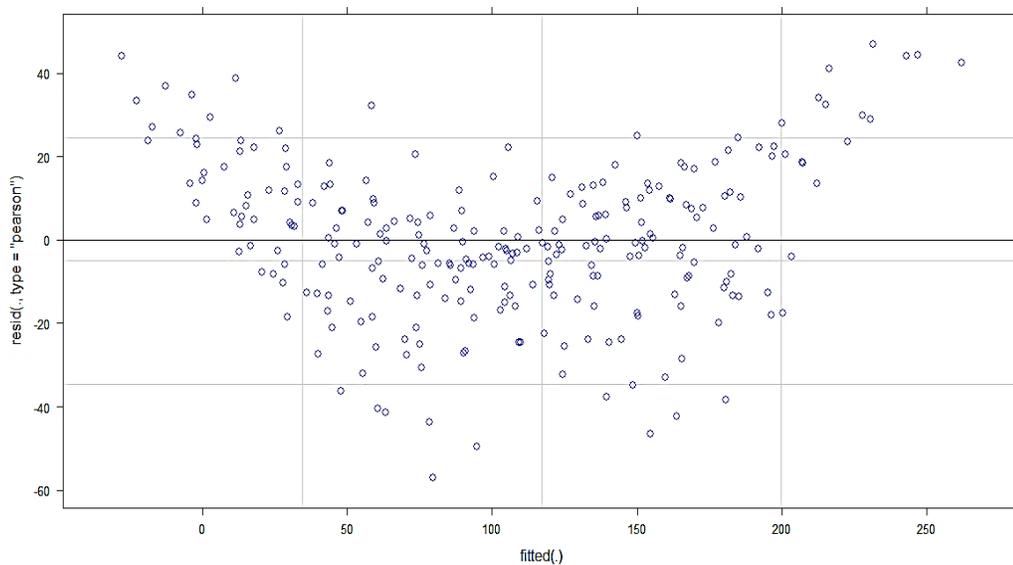


Figura 22*Residuos modelo lineal simple***Figura 23**

Tendencia esperada de la hojarasca acumulada por colector, mediada por modelación de efectos mixtos, en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita

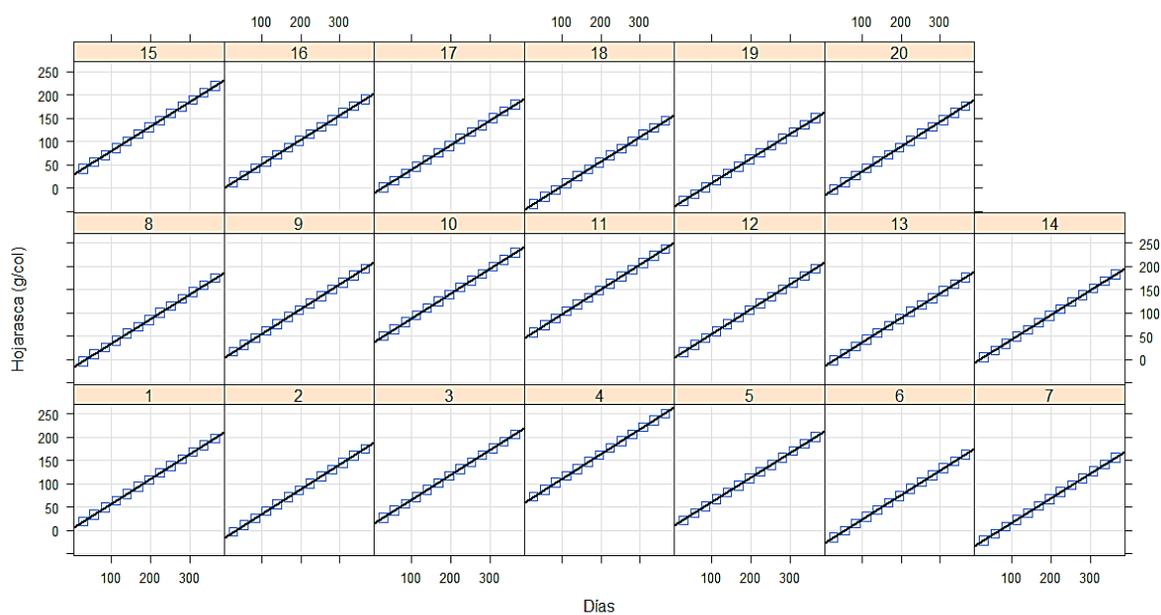
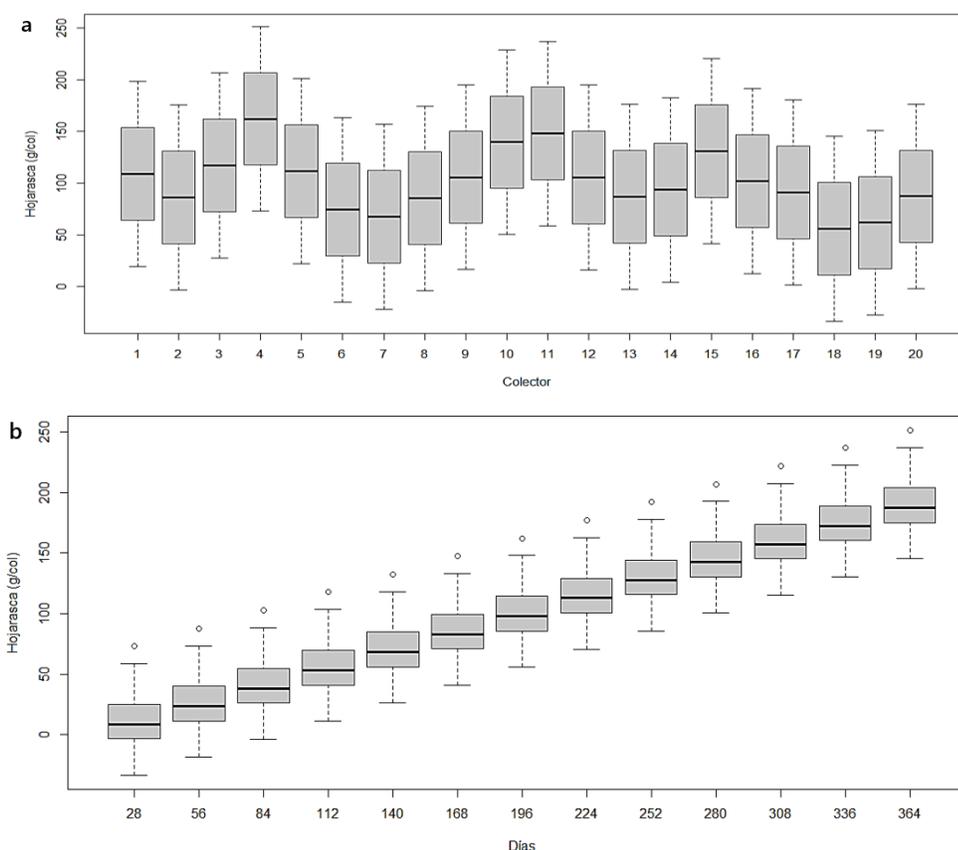


Figura 24

Distribución de la caída anual de la hojarasca acumulada por colector (a). Tendencia estimada de la hojarasca anual acumulada por mes (b). Mediada por modelación de efectos mixtos, en un rastrojo de bosque subandino, PNR Sisavita. Valores atípicos normales ().*



Análisis de Componentes Principales (ACP) Aplicado a la Producción de Hojarasca

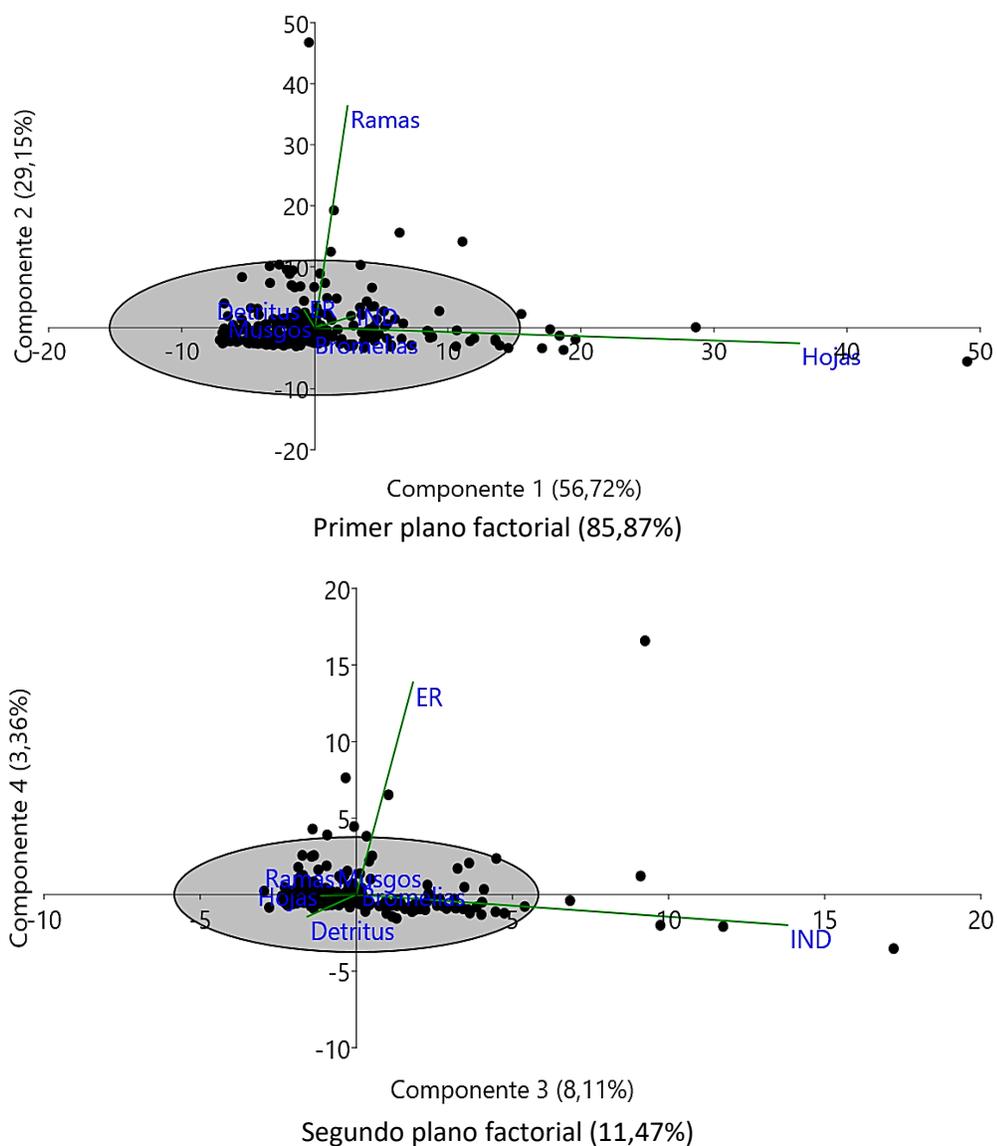
ACP en los componentes de la hojarasca fina

De un total de 6 componentes en la producción de la hojarasca fina, las hojas junto con las ramas, exhibieron la máxima varianza (56,72 y 29,15% respectivamente); conformando la primera (CP1) y segunda componente (CP2) del primer plano factorial. Logrando explicar el 85,87% de la varianza en la producción de HF. Por otra parte, el material indeterminado (CP3) junto con las estructuras

reproductivas (CP4), con varianzas de 8,11 y 3,36% respectivamente (segundo plano factorial) consiguen explicar el 11,47% de la varianza (fig. 25).

Figura 25

ACP de los componentes de la caída de hojarasca fina en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita.

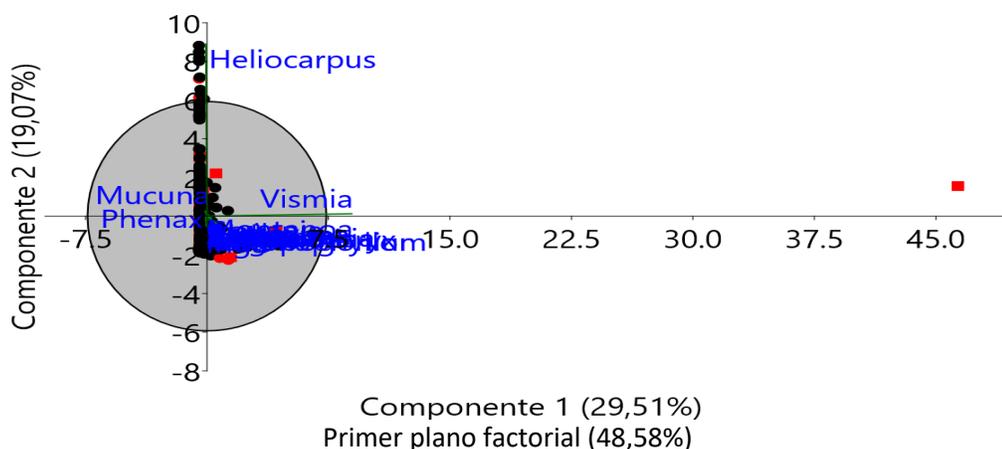


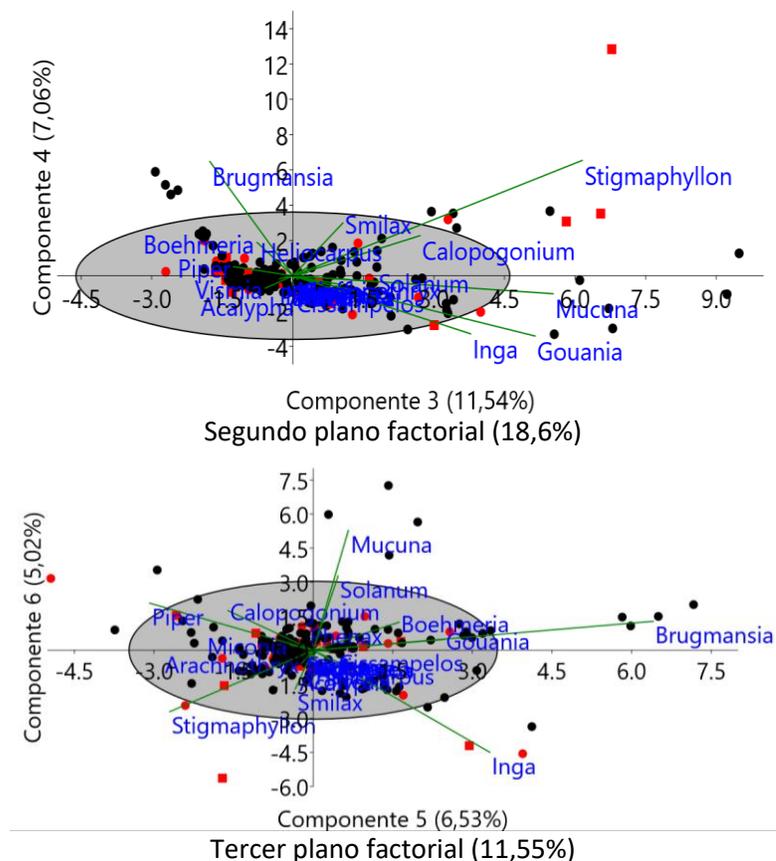
ACP en la Hojarasca Foliar

Se obtuvo un total de 17 familias con 23 géneros en la hojarasca foliar (HF), de las cuales 6 géneros (componentes) son los que poseen la mayor varianza. En el cual, *Vismia* obtuvo el máximo valor de correlación con la primera componente principal CP1, con 0,99443; mientras que, *Heliocarpus* se correlacionó con la segunda componente principal CP2, con 0,99105. Estas componentes recogen las máximas varianzas (29,51% y 19,07%), conformando el primer plano factorial, el cual reúne cerca del 48,6% de la varianza en la HF. Seguidamente, *Stigmaphyllon* y *Brugmansia* se asociaron con CP3 y CP4, cuyas varianzas (11,54% y 7,06%), conformaron el segundo plano factorial (18,6%). Finalmente, el tercer plano factorial (11,55%) lo conformaron *Inga* y *Mucuna* (CP5 y CP6), con una varianza del 6,53 y 5,02%. Estas seis componentes consiguen explicar el 78,73% de la varianza en la caída de la hojarasca foliar (Fig. 26).

Figura 26.

Ordenamiento de los géneros más productores de la caída de hojarasca foliar en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del PNR Sisavita. Los rectángulos y asteriscos rojos representan los meses de mayor producción foliar: marzo y agosto de 2019 (PAST, 2021) y los círculos representan los colectores.



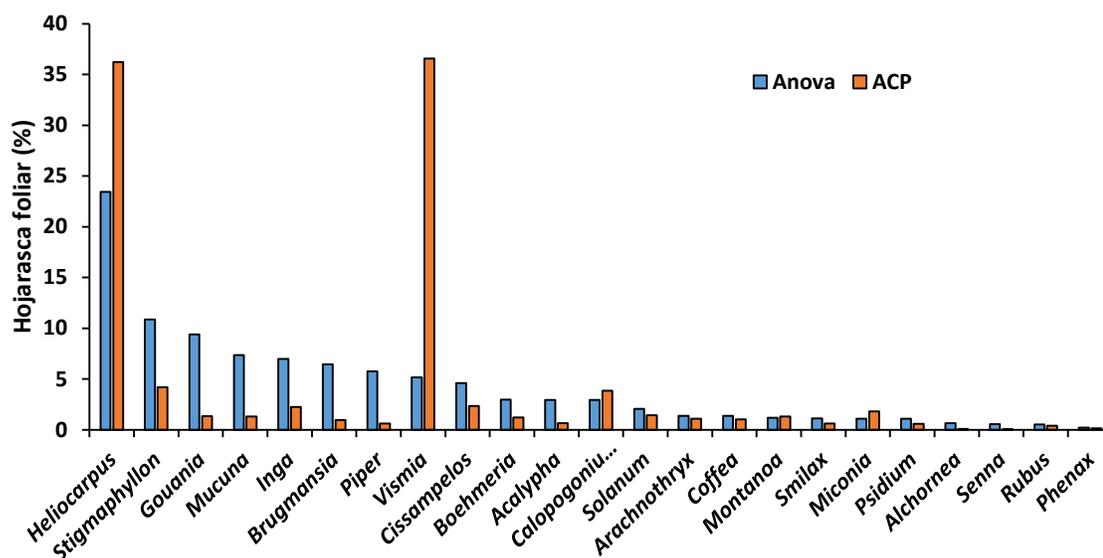


Producción Foliar Media Anual (ANOVA) y la Información Inercial (ACP) de los Géneros

De un total de 23 géneros, los 9 primeros en el ANOVA, son los que mayor aporte realizan en la producción media anual de la hojarasca foliar (PHF), en la cual, *Heliocarpus* con 1,68143 g/col.año, *Stigmaphyllon* con 0,77935 g/col.año y *Gouania* con 0,67489 g/col.año, contribuyeron con el 23,424%; 10,857%; y 9,402%, de la producción media anual de la HF, y representan el 43,683% del total de la producción media anual (fig. 27). Por su parte, *Mucuna*, *Inga*, *Brugmansia*, *Piper*, *Vismia* y *Cissampelos*, (7,346; 6,970; 6,448; 5,745; 5,170 y 4,60%, respectivamente) contribuyeron con el 36,286% del total de la producción de la HF. En cuanto a los 14 géneros restantes, estas contribuyen con aportes que oscilan entre el 2,98% y 0,21%. Por otra parte, el ACP permitió conocer los géneros que mayor variabilidad exhiben a lo largo del tiempo de muestreo, de las cuales *Vismia* y *Heliocarpus* consiguen explicar el 36,569 y el 36,21% de la variabilidad de La hojarasca foliar.

Figura 27

Ordenamiento porcentual comparativo de los géneros más productores de hojarasca foliar media anual (g/col) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita.



Discusión

Con base en la productividad primaria bruta (PPB) estimada mediante el modelo de regresión lineal mixto, se determinó que la producción de la hojarasca fina total acumulada, en la fase sucesional de rastrojo del bosque subandino es superior a las obtenidas por Arenas (1995); Monedero & González (1995); Vargas & Varela (2007); Murcia (2010); Caldato, Floss & Serafini (2010); Caicedo & Martínez (2012); Galván (2013), tabla 1. Confirmando lo expuesto por Kimmins (1997) citado por Gallardo, Covelo, Morillas & Delgado (2009); Arenas 1988 citado por Murcia 2010, quienes señalan que a mayor altitud decrece la producción de hojarasca, por lo que en zonas húmedas y cálidas con suelos fértiles presentaran mayor producción en comparación con zonas secas y frías (baja disponibilidad de nutrientes); asimismo está determinada por el estadio sucesional. Teniendo en cuenta los rangos registrados en la producción de hojarasca fina para otros bosques montanos tropicales (ente 179 y 1.000 g/m²*año), el presente estudio se encuentra dentro de lo establecido (Monedero & González, 1995; Vargas & Varela, 2007), y se ajusta a lo obtenido por Monedero & González (1995) y Galván (2013).

Tabla 1

Productividad primaria bruta (g/m².año) inferior (a), media (b) y superior (c) en el orobioma altoandino (Arenas, 1988; Hernández & Murcia 1992; Murcia 2010; Caicedo & Martínez, 2012) subandino en la cordillera oriental de Colombia (Galván, 2013), Cordillera occidental de Colombia (Vargas & Varela, 2007), Cordillera de la costa de Venezuela (Monedero & González 1995) y Selva umbrófila en Caçador, Brasil (Caldato, Floss & Serafini, 2010).

COMUNIDAD		REFERENCIA	AÑOS	PPB (g/m ² .año)				
				a	b	c		
Plantación de <i>Pinus pátula</i>		Hernández & Murcia (1995)	13	504	552	601		
Matorral (subandino)	Santa Lucia Bajo, Municipio de Pamplonita (1.343msnm)	Galván (2013)	30		869,301			
Bosque Maduro (Selva nublada)	Loma de Hierro (Serranía del interior de la cordillera de la Costa, Venezuela) (1.355msnm)	Monedero & González (1995)		530		1.070		
Matorral	El Volcán	Murcia (2010)	20	454,119	505,488	557,223		
Rastrojo			25	483,3	527,085	572,085		
Bosque			Secundario	40	624,36	719,532	814,705	
			Maduro	50	805,021	863,368	921,714	
				Montedentro	60	662,424	744,669	832,626
				El Granizo	69	719,162	765,423	811,683
Plantación de <i>Eucalyptus globulus</i>		Arenas (1988)	69	708,494	761,222	814,316		
Subandino	Rastrojo	Finca: Vega de Rubio. Vda. Morquecha sur, municipio de Cucutilla (1.630msnm)	En este estudio	24	869,57	979,02	1.088,47	
bosque de niebla	A1	Reserva Natural La Planada del municipio Ricaurte-Nariño (1.300-2.100)	Vargas & Varela (2007)			732		
	A2					524		
	A3					619		
	A4					631		
Selva umbrófila mixta	Sitio 1	Reserva Forestal de Caçador en Santa Catarina, Brasil (1.100)	Caldato, Floss & Serafini (2010)			766,1		
	Sitio 2					862,4		

En lo que respecta a la mayor producción de hojarasca por componentes, esta siguió el orden: hojas>ramas>material indeterminado>detritus>estructuras reproductivas > bromelias > musgos; con aportes del 49,52%; el 19,85%; 13,68%; 12,24% y 4,65% y 0,06. resultados que coinciden más con lo encontrado por Galván (2013), quien encontró aportes de 56,87%; 22,31%; 10,8% y 7,32% correspondientes a hojas, ramas, detritus y estructuras reproductivas. sin embargo, coincide y contrasta en parte a lo hallado por Monedero & González (1995) quien obtuvo una producción del 18% para las ramas y 72% para las hojas; así como lo hallado por Arenas 1995 citado por Vargas & Varela (2007), en el cual las hojas presentaron un aporte del 55% y las ramas el 25,6% y 27,6% para bosque nativo y de eucaliptos, los cuales se ubican entre los 3.125-3.250 y 3.050-3.100 m respectivamente.

La producción de ramas se relacionó directamente con el punto de rocío, con su mayor aporte en mayo quien presenta el segundo valor más alto de temperatura (17,31°C), coincidiendo con lo hallado por Morellato, 1992; Vargas & Varela, 2007; quienes encontraron un mayor aporte de ramas durante la época seca. Y contrasta con lo hallado por (Monedero & González, 1995), quienes encontraron mayor producción de ramas durante las épocas de máxima precipitación y una máxima producción de hojas en la época seca. Por el contrario, la caída de hojarasca fina y la caída de hojarasca foliar, se relacionaron directamente con la velocidad del viento; la hojarasca foliar, sin embargo, se relacionó inversamente con el punto del rocío. Lo cual coincide y contrasta a su vez por lo hallado por Murcia (2010) en un matorral de bosque altoandino, quien encontró que a mayor recorrido del viento y temperatura se producirá mayor caída de hojarasca fina y caída de hojarasca foliar. Con lo cual la caída de hojarasca fina para el presente estudio, se debe exclusivamente al efecto mecánico (meteorológico) de la acción del viento.

Los altos aportes realizados por el material indeterminado y el detritus (13,68 y 12,24 %), podrían deberse al alto contenido de humedad acumulada en la hojarasca, consecuencia de los factores climáticos precipitación y humedad relativa; razón por la cual, el material vegetal y más específicamente

las hojas al encontrarse hídricamente saturadas, propiciaría que organismos detritívoros (epigeos) asociados a la hojarasca trituraran y consumieran más fácilmente parte de la hojarasca de los colectores, de acuerdo a sus hábitos alimenticios. Ya que durante todo el año muestreado se observó una considerable presencia de organismos de la meso y macrofauna pertenecientes a: Blattodea, gryllidae, Formicidae, Oniscidea, Lumbricidae, Coleoptera, diplura y Myriapoda (Socarrás, 2013; Cabrera, Socarrás, Gutiérrez, Tcherva, Martínez & Lozada, 2017).

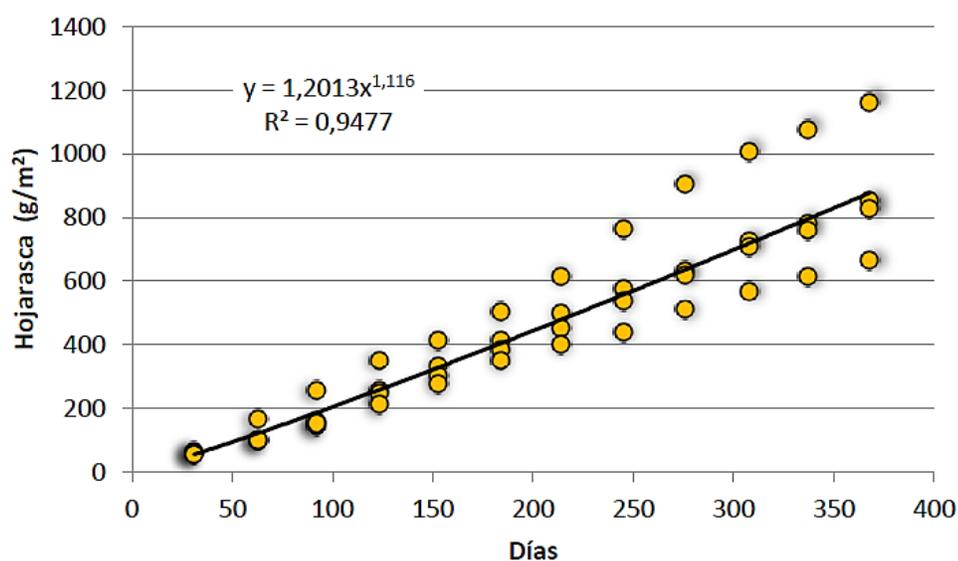
Adicionalmente, durante casi todo el periodo de muestreo, se evidencio la presencia de un marsupial perteneciente a Didelphidae (posiblemente del género *Marmosops*) en los colectores, donde construyeron nidos; por lo que es probable que transportara hojarasca del suelo. Puesto que Delgado, Alzate, Aristizábal, & Sánchez (2014), registraron que *Didelphis marsupialis* y *Metachirus nudicaudatus*, pueden transportar hojarasca con su cola prensil, además documentaron por primera vez que *D. marsupiali*, también utiliza el marsupio para transportar hojarasca; sin mencionar que algunas especies de marsupiales también transportan hojarasca en su boca. Sin embargo, los estudios para marsupiales americanos son escasos, especialmente en sudamerica.

También se evidenciaron organismos saprobios (hongos) en la hojarasca durante algunos días de muestreo, lo que en conjunto con la temperatura máxima (25,26°C-28,60°C) y media (19,71°C-22,36°C) para el periodo de estudio, considerando que los rangos de temperaturas óptimos para la mineralización de la materia orgánica ocurren a partir de los 10°C, alcanzado su máximo entre los 30° y 40°C, siendo 25°C la temperatura decisiva en la producción y degradación de restos vegetales (Stevenson, citado por Fassbender, 1982, citado por Arguello, H, 1991). Ramos & Zúñiga (2008) encontraron para los máximos valores evaluados de temperatura y humedad (27°C y 18%) se produjo una mayor actividad microbiana del suelo (CO₂). Aunado a la composición de la hojarasca podría generar una rápida descomposición del tejido foliar (Arguello, H, 1991)

La PHFTA en un rastrojo de bosque subandino fue superior en relación con el estadio de matorral de bosque subandino; estos presentaron razones de cambio de cambio del 0,543g/col/día (2,715 g/m²) y 1,116 g/m²/día, con una producción del 979,020 y 869,301 g/m².año, respectivamente (figs. 19 y 28). Igualmente, la producción tanto espacial como temporal exhibió un comportamiento oscilatorio (variabilidad) en el rastrojo del de bosque subandino, lo cual se evidencia en el aumento en la dispersión de los valores observados (figs. 19, 21 y 28). Otra diferencia, se evidencia en el número de géneros obtenidos en el rastrojo subandino (17 familias con 23 géneros), en comparación con el matorral de bosque subandino (44 familias con 69 géneros).

Figura 28

Tendencia de la producción de hojarasca acumulada en una fase sucesional de matorral subandino, en la cuenca del río Pamplonita, Colombia. Tomado de Galván (2013).



Conclusiones

La producción anual de la hojarasca fina, en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino en la zona de amortiguación del PNR Sisavita, es oscilatoria tanto temporal como espacialmente; con lo cual, el modelo mixto consigue una mejor predicción de su productividad primaria ($1088,465 \pm 869,57 \text{ g/m}^2\cdot\text{año}$), en comparación con los modelos lineal simple ($1096,025 \pm 905,945 \text{ g/m}^2\cdot\text{año}$) y multiplicativo ($1707,420 \pm 532,295 \text{ g/m}^2\cdot\text{año}$).

El ordenamiento porcentual del nivel de producción de los géneros (ANOVA) difiere en la clasificación dada por el aporte porcentual inercial (ACP) de los géneros más productores de hojarasca.

La hojarasca foliar realiza el mayor aporte en la producción anual de hojarasca fina en el rastrojo subandino, con un estimado de $484,843 \text{ g/m}^2\cdot\text{año}$, provenientes de 17 familias con 23 géneros encontrados en los 20 colectores; siendo *Tiliaceae* y *Malpigiaceae* las familias de mayor contribución con sus únicos géneros *Heliocarpus* y *Stigmaphyllon*, a estos le siguen *Gouania*, *Mucuna*, *Inga*, *Brugmansia*, *Piper*, *Vismia* y *Cissampelos*, los cuales son los más sobresalientes en la producción de hojarasca fina en el año de muestreo.

La producción anual de la hojarasca fina en una fase sucesional de rastrojo subandino presentó una producción 1,13 veces mayor al matorral subandino, con variabilidad temporal, con menor riqueza de familias y géneros. Además, está determinada por efectos mecánicos de la acción del viento y es hasta el momento el mayor registro en producción primaria para este orobioma en Norte de Santander.

Recomendaciones

En próximos estudios en el presente rastrojo subandino, se empleen colectores de Dacron, evitando la compactación del material foliar por la humedad.

Se realicen estudios en el rastrojo de bosque subandino en la hojarasca foliar del contenido de nutrientes de CNS en las especies más productoras, para ser implementadas en la restauración de estos orobiomas.

Estudiar otras fases sucesionales del orobioma subandino que permitan dilucidar más claramente las relaciones entre la caída de hojarasca y los factores meteorológicos, así como su producción en cada fase sucesional; lo que permitiría establecer un modelo que describa el comportamiento de la caída de hojarasca en este orobioma.

Realizar investigaciones acerca de la tasa de descomposición de la hojarasca fina en este rastrojo subandino.

Conservar este rastrojo subandino debido a que se encuentra en un proceso de regeneración natural un tanto dificultoso, contiguo a una zona con pendiente pronunciada, la vegetación se establece sobre un suelo un tanto rocoso e inestable, adicionalmente el desbordamiento de la quebrada, junto con el viento produce la remoción de una parte de la vegetación.

Bibliografía

- Aponte, C. (2011). Interacciones planta-suelo en un bosque mediterráneo. *Ecosistemas* 20(2-3):95-100.
- Arenas, H. (1995). Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo altoandino y un bosque de *Eucalyptus* 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.
- Arenas, H. (1988). Producción y descomposición de hojarasca en un bosque nativo y un bosque de *Eucalyptus* en la región de Monserrate, Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Tesis Biología. Bogotá. 96 pp.
- Arguello, H. (1991). La descomposición de la materia orgánica y su relación con algunos factores climáticos y microclimáticos. Santa fe de Bogotá, *Agronomía colombiana, volumen 8*, Número 2: p 384 -388.
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21(1-2):136-147.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendieck, G., Green, P & Fox, J. (2020). lme4: Linear mixed-effects models using “eigen” and S4 (1.1-23) [Computer software]. 125 pp.

- Benjamín, J. A., & Masera, O. (2001). Captura de carbono ante el cambio climático. *Madera y bosques*, 7(1), 3-12.
- Bonilla, R., Roncallo, B., Jimeno, J., & García, T. (2009). Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena sp.*, en Codazzi, Cesar. *Ciencia & Tecnología Agropecuaria*, 9(2), 5-11.
- Burgos Nañez, A. (2015). Fenología del roble blanco (*Quercus Humboldtii*) en bosques naturales del macizo colombiano, municipio de Pitalito.
- Cabrera G, Socarrás A, Gutiérrez E, Tcherva T, Martínez C, & Lozada A. (2017). Fauna del suelo. En: Mancina C y Cruz D (eds). *Diversidad biológica de Cuba: métodos de inventario, monitoreo y colecciones biológicas*. La Habana: Editorial AMA. 254-283p.
- Caicedo, E., & Martínez, O. K. (2012). Producción de hojarasca fina en una comunidad sucesional de bosque maduro tardío en la cuenca alta del río Pamplonita, Colombia. Universidad de Pamplona. Tesis Biología. Pamplona. 38 pp.
- Caldato, S. L., Floss, P. A., & Serafini, E. C. (2010). Producción y descomposición de hojarasca en la selva ombrófila mixta en el sur de Brasil. *Bosque (Valdivia)*, 31(1), 3-8.
- Carvajal, M., Mota, c., Alcaraz, C., Iglesias, M., & Martínez, M. C. (2014). Investigación sobre la absorción de CO2 por los cultivos más representativos. *Accessed Nov*. Tomado de:
http://cambioclimaticomurcia.carm.es/pdfs/lessco2/ponencia_cisc_espanol.pdf

Castellanos, J., & León, J. D. (2011). Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) establecidas en suelos degradados de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 113-128.

CORPONOR. (2010). Plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Zulia. 1-590.
Recuperado de <https://bit.ly/3f8UjfA>

CORPONOR. (2014). Propuesta de declaratoria de Parque Natural Regional Sisavita-Ampliación, Municipio de Cucutilla, Norte de Santander. Recuperado de <https://bit.ly/3txDjoG>

CORPONOR. (2018). Desarrollo integral sostenible de familias productoras en la zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, pertenecientes a las veredas Carrizal, Cucutilla y Morquecha de Cucutilla, Norte de Santander. Tomado de:
https://santurban.minambiente.gov.co/images/Pdf_santurban/Propuestas/Cucutilla/23---Propuesta_Cucutilla_21.pdf

Cuatrecasas A, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 1958, 10 (40): 221-264.
<http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.570>

DANE (2019). Censo nacional de población y vivienda 2018, Norte de Santander. Tomado de:
<https://sitios.dane.gov.co/cnpv/#!/>

- Delgado, C. A., Alzate, A. A., Aristizábal, S., & Sánchez, J. D. (2014). Uso de la cola y el marsupio en *Didelphis marsupialis* y *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia: Didelphidae) para transportar material de anidación. *Mastozoología neotropical*, 21(1), 129-134.
- Díaz, Y., (2014). Aceleración de la caída de hojarasca en un bosque maduro en la cuenca alta del río Pamplonita, Colombia. Tesis de pregrado). Universidad de Pamplona. Colombia. Tesis Biología. Pamplona. 160 pp.
- Gałecki A., Burzykowski T. (2013). Linear Mixed-Effects Model. In: Linear Mixed-Effects Models Using R. Springer Texts in Statistics. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-3900-4_13
- Kimmins, J.P. (1997). *Forest ecology. A foundation for sustainable management*. Prentice-Hall, Nueva Jersey. USA.
- Fassbender, H.W, (1982). Química de suelos; con énfasis en suelos de América Latina. 1ed. 3 reimpresión. San José de Costa Rica, IICA. 422p.
- Gallardo, A., Covelo, F., Morillas, L., & Delgado, M. (2009). Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta. *Revista Ecosistemas*, 18(2).
- Galván, C. (2013). Dinámica de la caída de hojarasca fina en un matorral Subandino, en la cuenca del río Pamplonita, Colombia. Universidad de Pamplona, Colombia. Tesis de Biología. Pamplona. 60 pp.

- Hernández, M. & M.A. Murcia. (1995). Estimación de la productividad primaria de *Espeletia grandiflora* H & B y *Pinus patula* Schl & Cham en el páramo “El Granizo” Cundinamarca, Colombia. En: Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera oriental de Colombia. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras 6: 503-520.
- Herzog, S, K., Martinez, R., Jorgensen, P. M., & Tiessen, H. (2012). *Cambio climático y biodiversidad en los Andes tropicales*. S. K. La rosa (Ed.) <https://bit.ly/3bcPVvd>
- Holdridge L (1996). Ecología basada en zonas de vida. 4ª reimpression, San José, Costa Rica, Instituto Interamericano de Cooperación para la agricultura, 1996, c1978. Colección Libros y Materiales Educativos/IICA; no. 83. 216 pp.
- Huber, A., Schlatter, J., & Oyarzun, C. (1986). Aporte en elementos nutritivos por la hojarasca de un bosque adulto de *Pinus radiata*. *Bosque*, 7(2),59-64. Obtenido de ISSN 0717-9200.
- Kattan, G. (2003). Bosques andinos y subandinos del departamento del Valle del Cauca. *Santiago de Cali: Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca-CVC*.
- Kotowska, M. M., Leuschner, C., Triadiati, T., & Hertel, D. (2016). Conversion of tropical lowland forest reduces nutrient return through litterfall, and alters nutrient use efficiency and seasonality of net primary production. *Oecologia*, 180(2), 601–618.

- León, J. D., González, M. I., & Gallardo, J. F. (2011). Ciclos biogeoquímicos en bosques naturales y plantaciones de coníferas en ecosistemas de alta montaña de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1883-1894.
- López, J. M., González, H., Ramírez, R. G., del Valle, J. I., Cantú, I., Pando, M., ... & Gómez Meza, M. V. (2015). Producción de hojarasca y depósito potencial de nutrientes de las hojas en el Matorral Espinoso Tamaulipeco. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 6(30), 74-89.
- Mendoza, C. A., Turrión, M. B., Aceñolaza, P. G, Gallardo, J. F, & Pando, V. (2014). Retranslocación de nutrientes en especies dominantes de bosques del Espinal Mesopotámico (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, 35(2), 185–193. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002014000200006>
- Minambiente & IDEAM. (2020). Resultados de monitoreo deforestación 2019. Tomado de: [http://www.andi.com.co/Uploads/PRESENTACION%20DEFORRESTACION%202019%20\(julio%20\)compressed.pdf](http://www.andi.com.co/Uploads/PRESENTACION%20DEFORRESTACION%202019%20(julio%20)compressed.pdf)
- 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.
- Morales, M., & Armenteras, D. (2013). Estado de conservación de los bosques de niebla de los Andes colombianos, un análisis multiescalar. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 17(1), 64-72.

Morellato, L. (1992). Nutrient cycling in two south-east Brazilian forests. I. litterfall and litter standing crop. *Journal of Tropical Ecology* 8 (2), 205-215. doi:10.1017/S0266467400006362

Murcia, M.A. (2010). Productividad Primaria neta del bosque altoandino en la cuenca del rio Pamplonita (Norte de Santander - Colombia) sucesión regenerativa del bosque altoandino. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Bogotá D.C. 185 p. Colombia.

Osman, K.T. (2013). Nutrient dynamics in forest soil. In *Forest soils* (pp. 97-121). Springer, Cham https://doi.org/10.1007/978-3-319-02541-4_6

Pérez, M., & Díaz, J. (2010). Estimación del carbono contenido en la biomasa forestal aérea de dos bosques andinos en los departamentos de Santander y Cundinamarca. (Tesis de pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá D.C, Colombia.

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2021) nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–152. 338 pp. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>

Quichimbo, P., Jiménez, L., Veintimilla, D. *et al* (2020). Nutrient dynamics in an Andean forest region: a case study of exotic and native species plantations in southern Ecuador. *New Forests* **51**, 313–334. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09734-9>

Ramos, E., & Zúñiga, D. 2008. Efecto de la humedad, temperatura y pH del suelo en la actividad microbiana a nivel de laboratorio. *Ecología aplicada*, 7(1-2), 123-130.

Rangel, J. O. (2005). La biodiversidad de Colombia. *Palimpsestvs*, (5). Tomado de: <https://bit.ly/3vTUX7D>

Reyes, S. A., Méndez, J., Nájera, J. A., & Cerano, J. (2013). Producción de hojarasca en un rodal de *Pinus cembroides* Zucc. en Arteaga, Coahuila, México y su relación con las variables climáticas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 19(1), 147–155.

<https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.01.006>

Rodríguez, N., Armenteras, D. & Retana, J. (2013). Effectiveness of protected areas in the Colombian Andes: deforestation, fire and land-use changes. *Reg Environ Change* 13, 423–435.

<https://doi.org/10.1007/s10113-012-0356-8>. <https://doi.org/10.1007/s10113-012-0356-8>

Rowland, L., da Costa, A. C., Oliveira, A.A., Almeida, S.S., Ferreira, L. V., Malhi, Y., Metcalfe, D. B., Mencuccini, M., Grace, J & Meir, P. (2018). Shock and stabilisation following long-term drought in tropical forest from 15 years of litterfall dynamics. *Journal of Ecology*, 106(4), 1673–1682.

<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12931>.

Sloboda, B., Marques, R., Bianchin, J., Blum, H., Donha, C., Silveira, F., & Capretz, R. (2017). Litterfall and nutrient dynamics in a mature Atlantic Rainforest in Brazil. *Floresta e ambiente*, 24, e20160339.

Epub May <https://doi.org/10.1590/2179-8087.033916>

Socarrás, A. 2013. Mesofauna edáfica: indicador biológico de la calidad del suelo. *Pastos y Forrajes*, 36(1), 5-13.

Souza, S.R., Veloso, M.D., Espírito, M.M., Silva, J. O., Sánchez, A., Betania, A., Souza, G., & Wilson, G., (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *For. Ecosyst.* 6, 35. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0194-y>

Suescún, D., Villegas, J.C., León, J.D. *et al.* (2017). Vegetation cover and rainfall seasonality impact nutrient loss via runoff and erosion in the Colombian Andes. *Reg Environ Change* **17(3)**, 827–839 <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1071-7>

Van Langenhove, L., VerryckT, L.T., Bréchet, L. *et al.* (2020). Atmospheric deposition of elements and its relevance for nutrient budgets of tropical forests. *Biogeochemistry* 149(2), 175–193. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00673-8>

Vargas, L., & Varela, A. (2007). Producción de hojarasca de un bosque de niebla en la reserva natural la planada (Nariño, Colombia). *Universitas Scientiarum*, 12(1), 35-49). <https://www.redalyc.org/pdf/499/49912103.pdf>

Vitousek, P. M. (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119: 553-572. <https://doi.org/10.1086/283931>

Zea, J.F., Murcia, M. A., & Poveda, F. E. 2014. Modelos mixtos aplicados a la productividad de hojarasca. *Comunicaciones en Estadística*, 7(2)

Anexos

Anexo 1. Caída de hojarasca fina (CHF) mensual (g/col, N=20) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Mes	Error típico	CHF (g/col)	Mes	Error típico	CHF (g/col)
Diciembre	1,212	16,399 ± 11,326 ^{ab}	Julio (01)	1,358	16,672 ± 10,987 ^{ab}
Enero	1,488	16,687 ± 10,456 ^{ab}	Julio (02)	1,517	20,844 ± 14,495 ^{ab}
Febrero	1,742	17,002 ± 9,7089 ^{ab}	Agosto	1,827	22,572 ± 14,926 ^b
Marzo	3,697	26,202 ± 10,726 ^b	Septiembre	1,271	17,691 ± 12,371 ^{ab}
Abril	1,966	16,941 ± 8,712 ^{ab}	Octubre	0,819	10,644 ± 7,215 ^a
Mayo	3,241	24,525 ± 10,958 ^{ab}	Noviembre	1,782	16,406 ± 8,945 ^{ab}
Junio	1,684	17,583 ± 10,534 ^{ab}			

Anexo 2. Caída de hojarasca fina por colector (g/col, N=13) durante el periodo de muestreo en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Colector	Error típico	CHF	Colector	Error típico	CHF
1	2,338	20,425 ± 10,236 ^{abc}	11	1,573	25,507 ± 18,651 ^{bc}
2	2,789	20,767 ± 8,612 ^{abc}	12	1,731	17,483 ± 9,941 ^{abc}
3	4,170	26,426 ± 8,253 ^{abc}	13	2,120	16,796 ± 7,556 ^{abc}
4	2,660	29,211 ± 17,621 ^c	14	1,437	14,091 ± 7,829 ^{ab}
5	2,948	23,773 ± 10,926 ^{abc}	15	1,919	23,114 ± 14,751 ^{abc}
6	1,342	14,409 ± 8,559 ^{ab}	16	4,358	23,550 ± 4,558 ^{abc}
7	1,506	13,032 ± 6,470 ^a	17	1,236	16,102 ± 10,714 ^{abc}
8	2,409	19,303 ± 8,807 ^{abc}	18	1,907	13,489 ± 5,181 ^a
9	1,320	16,943 ± 11,190 ^{abc}	19	0,789	10,0548 ± 6,618 ^a
10	3,021	26,527 ± 13,362 ^{abc}	20	0,903	15,032 ± 11,096 ^{abc}

Anexo 3. Caída de hojarasca fina (CHF) por componentes (g/col, N=260) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Componente	Error típico	CHF (g/col)	Componente	Error típico	CHF (g/col)
Ramas	0,277	3,479 ± 2,386 ^c	Bromelias	0,006	0,019 ± -0,004 ^a
Hojas	0,384	7,902 ± 6,389 ^d	E. Reproductivas	0,096	0,907 ± 0,530 ^a
Detritus	0,088	2,046 ± 1,700 ^b	M. Indeterminado	0,149	2,257 ± 1,671 ^b

Anexo 4. Producción de hojarasca fina mensual por componentes (g/col, N=20) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Mes	Hojas (g/col)	Ramas (g/col)	M. indeterminado (g/col)	Detritus (g/col)	E. reproductivas (g/col)
Dic	8,638 ± 4,961 ^{ab}	3,852 ± 0,987 ^{ab}	0,914 ± 0,475 ^a	3,017 ± 1,582 ^{cd}	2,729 ± 0,404 ^a
Ene	10,961 ± 6,638 ^{ab}	1,536 ± 0,758 ^a	2,922 ± 0,206 ^a	2,484 ± 1,143 ^{bc}	0,323 ± 0,086 ^a
Feb	9,566 ± 4,733 ^{ab}	2,667 ± 0,613 ^a	3,459 ± 0,562 ^{ab}	2,092 ± 1,336 ^{bc}	1,088 ± 0,261 ^a
Mar	17,884 ± 5,015 ^b	2,801 ± 1,074 ^{ab}	3,984 ± 1,688 ^{ab}	1,578 ± 0,792 ^{abc}	1,685 ± 0,440 ^a
Abr	8,308 ± 3,191 ^{ab}	2,911 ± 0,696 ^a	3,836 ± -0,406 ^a	3,449 ± 2,021 ^d	1,261 ± 0,338 ^a
May	8,125 ± 4,174 ^{ab}	11,931 ± 1,047 ^b	2,223 ± 1,432 ^{ab}	3,199 ± 1,563 ^{cd}	1,114 ± 0,496 ^a
Jun	7,728 ± 2,571 ^{ab}	5,689 ± 2,136 ^{ab}	5,226 ± 3,014 ^b	0,258 ± 0,131 ^a	1,126 ± 0,067 ^a
Jul-1	9,818 ± 4,781 ^{ab}	4,073 ± 1,796 ^{ab}	1,461 ± 0,661 ^a	2,872 ± 1,720 ^{cd}	0,491 ± 0,167 ^a
Jul-2	12,773 ± 6,826 ^{ab}	5,630 ± 1,938 ^{ab}	2,453 ± 1,014 ^a	2,602 ± 1,584 ^{bc}	0,454 ± 0,140 ^a
Ago	10,818 ± 5,781 ^{ab}	7,012 ± 2,300 ^{ab}	4,868 ± 3,284 ^{ab}	1,155 ± 0,665 ^{ab}	1,179 ± 0,280 ^a
Sep	9,667 ± 4,932 ^{ab}	4,000 ± 1,711 ^{ab}	1,985 ± 0,749 ^a	3,624 ± 2,063 ^d	0,903 ± 0,150 ^a
Oct	5,391 ± 3,008 ^a	2,304 ± 0,835 ^a	1,359 ± 0,570 ^a	2,390 ± 1,062 ^{bc}	0,779 ± 0,175 ^a
Nov	6,132 ± 3,367 ^a	4,848 ± 1,095 ^{ab}	2,496 ± 0,634 ^a	2,716 ± 1,614 ^{bc}	0,779 ± -0,641 ^a

Anexo 5. Error típico mensual por componentes en la producción de hojarasca fina mensual (g/col, N=20)

en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Mes	Hojas	Ramas	M. indeterminado	Detritus	E. reproductivas
Dic	0,878396	0,684300	0,104860	0,342748	0,555383
Ene	1,032626	0,186073	0,648925	0,320182	0,056619
Feb	1,154568	0,490746	0,691978	0,180730	0,197764
Mar	3,074064	0,412652	0,548510	0,187638	0,297226
Abr	1,222325	0,528980	1,013594	0,341192	0,220444
May	0,943886	2,599925	0,189073	0,390907	0,147585
Jun	1,231762	0,848758	0,528466	0,030238	0,253024
Jul(01)	1,203285	0,544058	0,191163	0,275040	0,077457
Jul (02)	1,420897	0,882049	0,343833	0,243145	0,074988
Ago	1,203285	1,125657	0,378334	0,116943	0,214629
Sep	1,131138	0,546809	0,295203	0,372793	0,179946
Oct	0,569395	0,350940	0,188353	0,317133	0,144328
Nov	0,660442	0,896663	0,444797	0,263025	0,914346

Anexo 6. Aporte anual de los componentes en la producción de hojarasca fina en una fase sucesional de

rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Componente	Aporte anual (%)	PHF (g/m2.año)	Componente	Aporte anual (%)	PHF (g/m2.año)
Hojas	49,52	484,843	Detritus	12,24	119,864
Ramas	19,85	194,383	E. reproductivas	4,65	45,555
M. indeterminado	13,68	133,933	Bromelias	0,06	0,442

Anexo 7. Caída de hojarasca foliar por géneros (N= 260) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Género	Error típico	CHF	Género	Error típico	CHF
<i>Acalypha</i>	0,0414	0,291 ± 0,129 ^{abcd}	<i>Montanoa</i>	0,0315	0,147 ± 0,023 ^{ab}
<i>Alchornea</i>	0,0118	0,069 ± 0,023 ^a	<i>Mucuna</i>	0,0780	0,679 ± 0,371 ^{def}
<i>Arachnothryx</i>	0,0202	0,137 ± 0,058 ^{ab}	<i>Phenax</i>	0,0045	0,023 ± 0,006 ^a
<i>Boehmeria</i>	0,0508	0,314 ± 0,114 ^{abcd}	<i>Piper</i>	0,0746	0,559 ± 0,265 ^{bcde}
<i>Brugmansia</i>	0,0855	0,631 ± 0,294 ^{cdef}	<i>Psidium</i>	0,0279	0,132 ± 0,022 ^{ab}
<i>Calopogonium</i>	0,0662	0,340 ± 0,079 ^{abcd}	<i>Rubus</i>	0,0098	0,057 ± 0,018 ^a
<i>Cissampelos</i>	0,0402	0,409 ± 0,251 ^{abcde}	<i>Senna</i>	0,0066	0,0525 ± 0,026 ^a
<i>Coffea</i>	0,0230	0,143 ± 0,052 ^{ab}	<i>Smilax</i>	0,0438	0,166 ± -0,006 ^{ab}
<i>Gouania</i>	0,0819	0,836 ± 0,513 ^{ef}	<i>Solanum</i>	0,0495	0,245 ± 0,050 ^{abc}
<i>Heliocarpus</i>	0,1479	1,972 ± 1,390 ^g	<i>Stigmaphyllon</i>	0,0916	0,959 ± 0,598 ^f
<i>Inga</i>	0,0806	0,658 ± 0,341 ^{cdef}	<i>Vismia</i>	0,1846	0,734 ± 0,007 ^{abcde}
<i>Miconia</i>	0,0474	0,171 ± -0,014 ^{ab}			

Anexo 8. Estimación de los interceptos aleatorios mediante el modelo de regresión lineal mixto.

Colector	Intercepto	Días	Colector	Intercepto	Días
1	5.592.282	0.5430399	11	45.347.202	0.5430399
2	-17.172.275	0.5430399	12	1.342.732	0.5430399
3	14.349.964	0.5430399	13	19.396.781	0.5430399
4	64.308.902	0.5430399	14	-16.851.131	0.5430399
5	9.304.775	0.5430399	15	24.922.429	0.5430399
6	-32.340.862	0.5430399	16	-2.379.199	0.5430399
7	-37.830.654	0.5430399	17	-15.175.203	0.5430399
8	-13.634.187	0.5430399	18	-33.971.200	0.5430399
9	2.677.815	0.5430399	19	-42.848.994	0.5430399
10	32.821.545	0.5430399	20	-14.502.273	0.5430399

Anexo 9. Estimativos del intervalo de confianza (95%) de la producción media anual de la caída de hojarasca fina total acumulada (g/col.año) de los modelos de regresión empleados en la esta investigación.

Estimativo	Modelo de regresión lineal clásico	Modelo de regresión de tipo multiplicativo	Modelo de regresión de efectos mixtos (fijos y aleatorios)
Yinferior	$Y_{inf}=0,503(365) - 2,406$ $Y_{inf}=181,189$ g/col.año (905,945 g/m ² .año)	$\ln Y_{inf}= \ln(365)*1,006909-1,272892$ $\ln Y_{inf}=4,66776e^{(4,66776)}$ $Y_{inf}=106,459$ g/col.año (532,295 g/m ² .año)	$Y_{inf}=0,5207451(365) - 16,1579582$ $Y_{inf}=173,914$ g/col.año (869,57 g/m ² .año)
Ymedia	$Y_{media}=0,543(365) - 2,406$ $Y=195,789$ g/col.año (978,945g/m ² .año)	$Y_{media}=0,3671(365)^{1,0598}$ $Y_{media}=179,588$ g/col.año En R: $\ln Y_{media}= \ln(365)*1,05979-1,00212$ $\ln Y_{media}=5,23938141 e^{(5,23938141)}$ $Y_{media}=188,554$ g/col.año (942,770 g/m ² .año)	$Y_{media}=0,54304(365) - 2,40603$ $Y=195,804$ g/col.año (979,020 g/m ² .año)
Ysuperior	$Y_{sup}=0,583(365) + 6,41$ $Y_{sup}=219,205$ g/col.año (1096,025 g/m ² .año)	$\ln Y_{sup}= \ln(365)*1,112678-0,73135$ $\ln Y_{sup}=5,8333$ $e^{(5,8333)}$ $Y_{sup}=341,484$ g/col.año (1707,42g/m ² .año)	$Y_{sup}=0,5653347(365) + 11,3459007$ $Y_{sup}=217,693$ g/col.año (1088,465 g/m ² .año)

Lista de figuras

Figura 1. Área de estudio (ArcMap 10.3)

Figura 2. Distribución de los colectores de hojarasca (a), tomado de Díaz (2014). Ubicación del primer colector de hojarasca en zona de pendiente, quebrada Chucuri: en una fase sucesional de rastrojo de la franja de bosque subandino zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita (b).

Figura 3. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina mensual (g/col) en una fase sucesional de rastrojo del bioma de bosque subandino, cuenca del río Zulia: diciembre 2018-noviembre de 2019, zona de amortiguación del PNR Sisavita. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas (Anova $p= 0,022$, $n=20$).

Figura 4. Comportamiento diferencial de la caída de hojarasca fina por colector en g/col, en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, cuenca del río Zulia: diciembre 2018-noviembre de 2019, zona de amortiguación del PNR Sisavita. Barras con letras diferentes indican diferencias (Anova $p= 0,00002$, $n=13$)

Figura 5. Aporte anual de los componentes en la caída de hojarasca fina (Anova $p= 3,36E-116$, $n= 260$), con barras de error (a). Aporte de musgos (b) en un rastrojo subandino.

Figura 6. Aportes mensuales de los componentes de la CHF, en hojas (Anova $p= 0,0068$, $n=20$) (a); ramas (Anova $p= 0,0071$, $n=20$) (b); material indeterminado (Anova, $p= 4,16E-17$, $n=20$) (c); detritus (Anova $p= 3,45E-11$, $n= 20$) (d) y estructuras reproductivas (Anova, $p= 0,203$, $n=20$) (e). Barras con letras diferentes indican diferencias.

Figura 7. Clima multianual en Cucutilla-Norte de Santander, durante el periodo de 1981 a 2020

Figura 8. Clima anual en Cucutilla-Norte de Santander, durante el periodo de estudio (diciembre del 2018- noviembre de 2019).

Figura 9. Relación entre la hojarasca fina con la velocidad máxima del viento (a). Variación de la caída de hojarasca fina y de la velocidad máxima del viento (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 10. Relación entre la hojarasca foliar con la velocidad máxima del viento (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y de la velocidad máxima del viento (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019

Figura 11. Relación entre las ramas con el punto de rocío (a). Variación de la caída de ramas y del punto de rocío (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 12. Relación entre la hojarasca fina con la precipitación (a). Variación de la caída de hojarasca y de la precipitación (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 13. Relación entre la hojarasca foliar con la precipitación (a). Variación de la caída de hojarasca fina y de la precipitación (b) en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 14. Relación entre la hojarasca foliar con la humedad relativa (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y de la humedad relativa (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 15. Relación entre la hojarasca foliar con el punto de rocío (a). Variación de la caída de hojarasca foliar y del punto de rocío (b), en el periodo de estudio: diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 16. Modelado del contenido de humedad acumulada (CHA) en la caída de hojarasca fina acumulada, mediada por regresión lineal de efectos mixtos “interceptos aleatorios” (a). Mediada por modelo de regresión lineal simple (b). En una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita. Diciembre de 2018 a noviembre de 2019.

Figura 17. Tendencia observada de la hojarasca fina acumulada por colector en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita del PNR Sisavita.

Figura 18. Distribución de la caída anual de la hojarasca acumulada por colector (a). Tendencia observada de la hojarasca anual acumulada una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita del PNR Sisavita (b). Valores atípicos normales (°).

Figura 19. Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión de efectos mixtos (fijos y aleatorios).

Figura 20. Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión lineal clásico.

Figura 21. Tendencia de la producción de hojarasca fina total acumulada, modelo de regresión de tipo multiplicativo (heterocedástico).

Figura 22. Residuos modelo lineal simple

Figura 23. Tendencia esperada de la hojarasca acumulada por colector, mediada por modelación de efectos mixtos, en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino; zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Figura 24. Distribución de la caída anual de la hojarasca acumulada por colector (a). Tendencia estimada de la hojarasca anual acumulada por mes (b). Mediada por modelación de efectos mixtos, en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, PNR Sisavita. Valores atípicos (°).

Figura 25. ACP de los componentes de la caída de hojarasca fina en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita.

Figura 26. Ordenamiento de los géneros más productores de la hojarasca foliar en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita. Los rectángulos y asteriscos rojos representan los meses de mayor producción foliar: marzo y agosto de 2019 (PAST, 2021) y los círculos representan los colectores.

Figura 27. Ordenamiento porcentual comparativo de los géneros más productores de hojarasca foliar media anual (g/col) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino, zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita.

Figura 28. Tendencia de la producción de hojarasca acumulada en una fase sucesional de matorral subandino, en la cuenca del río Pamplonita, Colombia. Tomado de Galván (2013).

Lista de tablas

Tabla 1. Productividad primaria bruta (g/m².año) inferior (a), media (b) y superior (c) en el orobioma altoandino (Arenas, 1988; Hernández & Murcia 1992; Murcia 2010; Caicedo & Martínez, 2012) subandino en la cordillera oriental de Colombia (Galván, 2013), Cordillera occidental de Colombia (Vargas & Varela, 2007), Cordillera de la costa de Venezuela (Monedero & González 1995) y Selva umbrófila en Caçador, Brasil (Caldato, Floss & Serafini, 2010).

Anexos

Anexo 1. Caída de hojarasca fina (CHF) mensual (g/col, N=20) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita

Anexo 2. Caída de hojarasca fina por colector (g/col, N=13) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 3. Caída de hojarasca fina (CHF) por componentes (g/col, N=260) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 4. Producción de hojarasca fina mensual por componentes (g/col, N=20) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 5. Error típico mensual por componentes en la producción de hojarasca fina mensual (g/col, N=20) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 6. Aporte anual de los componentes en la producción de hojarasca en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 7. Caída de hojarasca foliar por géneros (N= 260) en una fase sucesional de rastrojo de bosque subandino: zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Anexo 8. Estimación de los interceptos aleatorios mediante el modelo de regresión lineal mixto.

Anexo 9. Estimativos del intervalo de confianza (95%) de la producción media anual de la caída de hojarasca fina total acumulada (g/col.año) de los modelos de regresión empleados en la esta investigación