

DINÁMICA DE HOJARASCA EN UN BOSQUE SECO DE LA CUENCA DEL RÍO GÜEY, ESTADO ARAGUA

Fabiola Borregales y Yajaira Guédez

Laboratorio de Ecología Agrícola. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.*fborregales@gmail.com

RESUMEN

La productividad primaria neta de los Bosques Secos Tropicales (BST) está ligada al ciclo de nutrientes mediado por la caída y descomposición de la hojarasca. Dada la criticidad de esta dinámica, el objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento de la caída y la descomposición de la hojarasca en dos parcelas de BST estacional ubicadas en la Cuenca del Río Güey, estado Aragua, y determinar la incidencia de la estacionalidad climática en ellos. Se registraron producciones anuales estimadas en 7,17 y 11,1 Mg ha⁻¹, estos valores están dentro del rango reportado para BST. El patrón temporal de la caída de hojarasca evidenció un control hídrico dominante, no obstante, el análisis estadístico (correlación de Spearman) no estableció una dependencia directa de la caída con la precipitación, sugiriendo que la defoliación es primariamente impulsada por umbrales de estrés hídrico específicos de las especies, aunque el viento y el efecto mecánico de las lluvias puedan actuar como factores moduladores. La descomposición de la hojarasca fue evaluada en cuatro especies, mostrando una cinética de pérdida de masa no lineal; este patrón indica una aceleración de la degradación a lo largo del tiempo, impulsada por los pulsos de precipitación y la lixiviación inicial de nutrientes. Las tasas anuales de descomposición variaron significativamente ($k = 0,61$ a $1,92$ año⁻¹), con la calidad química foliar, particularmente el alto contenido de N y K en especies como *Capparis indica*, como un fuerte predictor de la tasa. La influencia de las relaciones N:P elevadas en algunas fracciones sugiere una potencial limitación por fósforo, lo que podría afectar la eficiencia microbiana en etapas sucesivas. La variabilidad entre especies y parcelas enfatiza el rol clave de las microvariaciones ambientales y la calidad del sustrato en la dinámica de nutrientes del BST.

Palabras clave: bosque seco tropical, descomposición, estacionalidad climática, hojarasca.

Leaf litter dynamics in a dry forest in the Güey River Basin, Aragua State

ABSTRACT

The net primary productivity of Tropical Dry Forests (TDF) is inherently linked to the nutrient cycle mediated by litterfall and decomposition. Given the criticality of these dynamics, the objective of this study was to evaluate the behavior of litterfall and decomposition across two seasonal TDF plots in the Güey River Basin, Aragua state, and to determine the influence of climatic seasonality on these processes. Annual litterfall productions, estimated at 7,17 y 11,1 Mg ha⁻¹ fall within the established range for TDFs. The temporal pattern of litterfall exhibited a dominant hydric control; however, statistical analysis (Spearman's correlation) did not establish a direct dependence on precipitation, suggesting that defoliation is primarily driven by species-specific drought stress thresholds, with wind and the mechanical effect of rainfall acting as modulating factors. Litter decomposition, assessed across four species, displayed a non-linear mass loss kinetic. This pattern indicates an acceleration of degradation over time, fueled by precipitation pulses and the initial leaching of nutrients. Annual decomposition rates varied significantly ($k = 0,61$ a $1,92$ year⁻¹), with foliar chemical quality, specifically the high N and K content in species like *Capparis indica*, serving as a strong rate predictor. The influence of elevated N:P ratios in certain fractions suggests a potential phosphorus limitation, which could impair microbial efficiency in subsequent stages. The variability observed between species and plots underscores the crucial role of environmental microvariations and substrate quality in regulating nutrient dynamics within the TDF.

Keywords: Tropical dry forest, decomposition, climatic seasonality, litterfall.

INTRODUCCIÓN

La hojarasca en un ecosistema boscoso establece un vínculo directo con la productividad primaria neta (PPN), siendo su caída y el crecimiento de la biomasa aérea las formas más utilizadas para estimar la productividad de un ecosistema (Quinto *y col.*, 2007; Staelens *y col.*, 2011). Esta producción es un componente esencial de la ecología forestal que refleja la salud y el funcionamiento del sistema, aunque los componentes subterráneos son frecuentemente subestimados en la literatura (Jaramillo *y col.*, 2011).

En los Bosques Secos Tropicales (BST), la fenología está fuertemente marcada por la estacionalidad hídrica. A diferencia de los bosques siempreverdes, donde la caída es continua, en los BST la sequía induce una pérdida masiva de hojas que culmina en la acumulación de hojarasca en el suelo (Murphy y Lugo, 1986). Aunque la tendencia común es un pico de producción de hojarasca durante el periodo de estrés hídrico (Sanches *y col.*, 2003), también se ha reportado que la acción mecánica de las tormentas, la velocidad del viento y los pulsos de lluvia pueden generar aumentos considerables en la caída de hojas y ramas (Huber y Oyarzun, 1983). Otros factores como la edad del ecosistema, la densidad de especies y la altitud también modulan esta dinámica (Castellanos-Barliza *y col.*, 2018; Montañez *y col.*, 2023).

Una vez en el suelo, la hojarasca ejerce un rol fundamental al determinar el microclima edáfico, reducir la evaporación, minimizar la erosión y controlar la escorrentía superficial (Kumar y Tewari, 2013). El destino final de esta materia orgánica es su descomposición, un proceso que devuelve carbono orgánico y nutrientes vitales (principalmente nitrógeno y fósforo) al sistema suelo-planta (Olson, 1963). Este ciclaje es esencial y está regulado por una compleja interacción de factores: las características del suelo, temperatura, humedad, y la composición química intrínseca de la hojarasca (Coûteaux *y col.*, 1995). En los BST, donde las condiciones climáticas son altamente cambiantes durante el ciclo anual, la cinética de descomposición no es constante; tiende a ser más lenta a medida que se degradan los componentes más lábiles, un patrón que puede exhibir altos y bajos sincrónicos con los pulsos de lluvia (Álvarez-Sánchez y Naranjo, 2003). Dado que la función y la supervivencia de los BST dependen de la eficiencia con la que se recuperan los nutrientes de la biomasa caída, y considerando la variabilidad fenológica y la dinámica compleja de la descomposición, se vuelve crucial cuantificar ambos procesos de manera integrada. El objetivo principal de este trabajo es, evaluar el comportamiento de la caída y la descomposición de la hojarasca en dos parcelas de bosque seco tropical y determinar la incidencia de la estacionalidad climática en la dinámica de estos procesos vitales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se focalizó en dos relictos de Bosque Seco Tropical (BST) ubicados en la vertiente sur de la Cordillera de la Costa, en terrenos de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, campus Maracay, municipio Mario Briceño Iragorry del estado Aragua. Ubicadas dentro de la cuenca del Río Güey (1.922 ha), donde el 33% está representado por una zona de valle que cubre 638 ha y el 67% por la zona montañosa.

La altitud de la cuenca está entre 440-580 m s. n. m. y la vegetación ha sido descrita como selva decidua montano baja (Ponce y Trujillo, 1985; Riera, 1991). Los criterios para la selección de las áreas están basados en que éstas corresponden a relictos de bosques estacionales bien conservados dentro de la cuenca que no han sido estudiados. El clima es bimodal, con un período de lluvia (mayo-octubre) y uno seco (noviembre-abril), con una precipitación media anual de 950 mm y una temperatura promedio de 24.6°C (Figura 1). Los suelos en las laderas tienen pendientes del 18 al 70%, de textura franca y pH alcalino (7 a 8 aproximadamente), con profundidades variables (20 a 70 cm) y un contenido de materia orgánica que varía entre 4 a 6% (Marín y Riera, 1992; Silva, 2014).

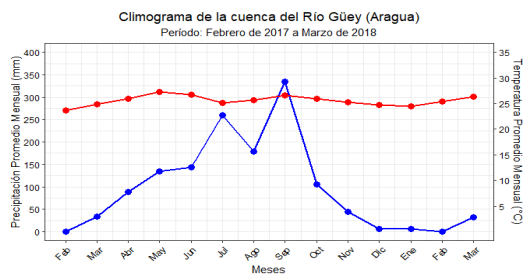


Figura 1. Climograma de la cuenca del Río Güey.

Área de muestreo. Se seleccionaron dos áreas en la zona premontana ubicada en el Instituto de Producción Animal. La primera ubicada en la Sección de Ovinos (10°16'52"N 67°35'51"W); la zona tiene un dosel cerrado, con poca presencia de claros boscosos, encontrándose diferentes especies arbóreas como *Bursera simaruba*, *Gyrocarpus americanus*, *Guapira pacurero*, *Capparis indica*, *Capparidastrum tenuisiliquum*. La segunda área es un camino abierto entre la vegetación de 1,2 Km, conocido como sendero Giovanni Capobianco (10°16'19"N 67°36'10"W), donde se pueden distinguir unidades de vegetación de bosque deciduo y herbazales, dominado por especies deciduas, como *Croton niveus*, *C. fragilis*, *Albizia niopoides*, *Calliandra* sp. *B. simaruba*, *Lasiacis* sp. (Riera, 1991; Silva, 2014).

Cuantificación de hojarasca. Para estimar la caída de hojarasca se instalaron 10 cestas permanentes, elaboradas con malla plástica con poros de 3 mm y con dimensiones de 100x50x5 cm, por área, siguiendo lo indicado por Quinto *y col.* (2007) y Soler *y col.* (2008;), distribuidas aleatoriamente a nivel del suelo. La hojarasca se recolectó mensualmente durante 14 meses (febrero de 2017 a marzo de 2018) para cubrir la estacionalidad hídrica. La hojarasca fue llevada al Laboratorio de Ecología Agrícola, del Instituto de Botánica Agrícola de la UCV, secado en una estufa a 70°C por 72 horas hasta conseguir un peso constante; el material colectado fue clasificado en hojas, flores, frutos y misceláneos, esto de acuerdo con el método utilizado por Kumar y Tewari (2013). Finalmente, la relación entre la producción de hojarasca y las precipitaciones fue determinada mediante la correlación de rangos de Spearman.

Contenido de nutrientes y descomposición de la hojarasca. Se colectaron muestras de hojarasca recién caída, fueron secadas en estufa, molidas y posteriormente procesadas en el Laboratorio General de Suelos, del Instituto de Edafología de FAGRO - UCV para evaluar las concentraciones de N, P, K y Ca. Las especies usadas para esto fueron *Cynophalla flexuosa*, *Croton niveus*, *Capparis indica*, *Gyrocarpus americanus* y *Aspidosperma cuspa*, además de una muestra compuesta de hojarasca.

Para estimar las tasas de descomposición, se empleó la técnica de bolsas de descomposición; estas se construyeron con dimensiones de 20x20 cm, con malla plástica de 2 mm de poro, para evitar pérdidas de material por la fragmentación y también la exclusión de algunos descomponedores importantes (Riera, 1991; Castellanos-Barliza y León, 2011, Montañez *y col.*, 2023). La estimación de las tasas de descomposición se realizó con una muestra de hojarasca compuesta, a la cual se ha nombrado como hojarasca general y otras monoespecíficas, seleccionando las especies por su representatividad fenológica: en el sendero G. Capobianco se utilizaron las especies *Aspidosperma cuspa* (siempreverde) y *Croton niveus* (decidua); en la Sección de Ovinos, se emplearon *Capparis indica* (siempreverde) y *Gyrocarpus americanus* (decidua). Para la preparación de las bolsas de descomposición, las muestras de hojarasca se secaron en estufa a 70°C durante 72 horas. Posteriormente, se pesaron 10 gr de material seco con una balanza analítica Kern EW 320-ENM para llenar cada unidad.

En cada parcela se colocaron un total de 126 bolsas de descomposición (42 de hojarasca general y 42 por cada una de las dos especies) de forma aleatoria, asegurando la cobertura del área. El muestreo se realizó mensualmente de forma al azar a lo largo de 14 meses (febrero de 2017 a marzo de 2018), con tres repeticiones por unidad en cada ocasión. El material recolectado fue secado en estufa a 70°C hasta obtener peso constante. El Peso Remanente (PR) fue calculado como el porcentaje del peso final (XT) con respecto al peso inicial (X0): $PR = (XT/X0) = 100$.

La tasa de descomposición (k) se estimó usando el modelo exponencial simple de Olson (1963), empleando la fórmula: $X_t = X_0 \cdot e^{-k \cdot t}$, donde X_t representa el porcentaje de masa remanente en el tiempo t , X_0 es la masa inicial (100%), y k es la constante de la tasa de descomposición anual. Posteriormente, se aplicó el modelo de Weibull (1951) para incorporar la complejidad inherente de los procesos de degradación biótica y abiótica, los cuales rara vez siguen una tasa estrictamente constante. La formulación utilizada fue: $X_t = e^{-(t/a)^b}$.

En esta expresión, a representa la escala o vida media característica de la hojarasca, y b es el parámetro de forma. Valores de $b > 1$ indican una descomposición acelerada con el tiempo (fase de fácil lavado seguida de degradación microbiana), mientras que $b = 1$ reduce la función a la cinética de Olson. Para ello, se ajustaron las curvas de pérdida de masa mediante regresión no lineal. Finalmente, se aplicó un ANOVA para comparar las tasas entre sitios y especies. Los datos fueron procesados usando el software R Studio. Los datos climáticos fueron obtenidos de la Unidad de Servicios Climáticos de FAGRO- UCV.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el sendero Giovanni Capobianco la hojarasca total neta recolectada fue 3,58 kg en 5 m², lo cual permitió estimar en 7,17 Mg ha⁻¹ la caída de hojarasca en ese bosque. La contribución fraccionada de esto fue 2428,588 g de hojas (70,03%), 31,842 g de flores (0,91%), 164,34 g en frutos (4,73%) y 843,815 g en misceláneos (24,33%) (Figura 2).

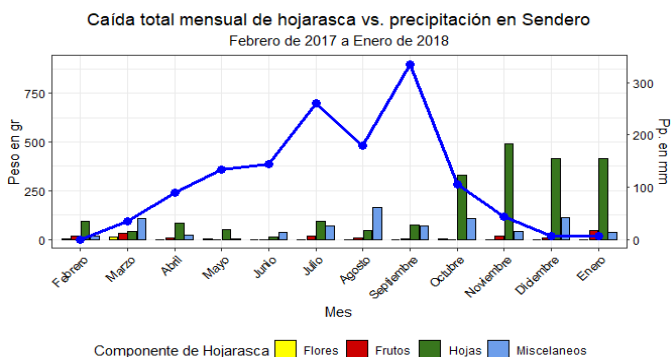


Figura 2. Caída total mensual de la hojarasca en el sendero Giovanni Capobianco.

En la parcela de la Sección de Ovinos los resultados fueron superiores; la totalidad de hojarasca caída fue de 5,55 kg/5 m²; la extrapolación es de 11,1 Mg ha⁻¹. De este material las hojas

representaron el componente principal con 4454,252 g (80,2%), seguida de las flores con 55,575 g (1%), mientras que los frutos y misceláneos fueron 115,569 (1%), y 933,954 g (16,8%) respectivamente (Figura 3).

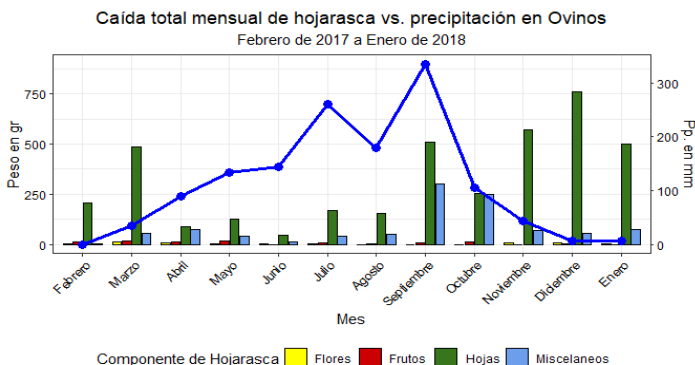


Figura 3. Caída total mensual de la hojarasca en la Sección Ovinos.

Al hacer las proyecciones de estimación de caída de follaje, las áreas evaluadas en ambos sitios son diferentes. El bosque ubicado en el sendero Giovanni Capobianco las especies dominantes son árboles micrófilos, con una distribución homogénea, más o menos continua. En Ovinos, las especies dominantes eran árboles mesófilos con escasa presencia de micrófilos, con una distribución discontinua ya que hay individuos muy grandes que cubren gran parte del terreno, y también algunos claros en donde se originan los procesos de sucesión ecológica.

La cantidad de hojarasca caída en ambos sitios es similar a lo obtenido en un bosque seco tropical en el estado Guárico con 6,10 Mg ha⁻¹, (Soler *y col.*, 2008), en bosques secos ubicados en Agustín Codazzi, donde se recolectaron 5,37 Mg ha⁻¹ de hojarasca (Bonilla *y col.*, 2008), en Tolima con un promedio entre 4.45 a 8.46 Mg ha⁻¹ (Montañez *y col.*, 2023), ambos en Colombia; y en un bosque semideciduo en Mato Grosso, Brasil, con un promedio de entre 8 a 10,50 Mg ha⁻¹ (Sanches *y col.*, 2008).

Según Bray y Gorham (1964) la producción promedio anual en las zonas árticas es de 1 t ha⁻¹, en las templadas es de 3,5 t ha⁻¹, mientras que en los ecosistemas ecuatoriales es de 11 t ha⁻¹. Por otra parte, Takeda (1996 en Sanches *y col.*, 2003) propone para bosques tropicales un rango de 5 y 15 t ha⁻¹, lo que ubica a las dos zonas estudiadas dentro de ese promedio.

Sin embargo, González y Parra (1981) señalan que las altas estimaciones dadas por Bray y Gorham (1964) para los ecosistemas ubicados en la línea ecuatorial se deben principalmente a que los

promedios de productividad se construyeron basándose en valores obtenidos para los bosques lluviosos, los cuales típicamente se categorizan entre esos niveles de productividad. Tomando en cuenta esto, y haciendo comparaciones con bosques húmedos, Murphy y Lugo (1986) estimaron que la producción de hojarasca fina anual en algunos bosques secos estaría entre 3 y 10 t ha⁻¹, valores que se ajustan más a la realidad de los bosques secos estacionales estudiados.

En ambos sitios evaluados, la tendencia de caída foliar se mantuvo más o menos constante desde noviembre hasta marzo. Durante los 14 meses de evaluación, la mayor caída de hojas ocurrió entre noviembre y diciembre tanto en el sendero G. Capobianco (655,647 g/5 m²), como en la Sección Ovinos (828 g/5 m²), respectivamente; lo cual se corresponde directamente con la caída drástica de la pluviosidad. Se pudo observar que a partir del mes de septiembre hubo mayor cantidad de material vegetal en el suelo, generando una capa de aproximadamente 2,5 a 4 cm.

Los meses con menor cantidad de hojarasca recolectada en las cestas fueron abril, mayo y junio, siendo en este último mes el de menor aporte. Aunque en junio las precipitaciones eran relativamente elevadas, la poca cantidad de hojarasca recolectada puede deberse a que en este mes muchas especies estaban en plena renovación foliar, según observaciones fenológicas realizadas en el sitio.

Por otro lado, en el análisis de la correlación de Spearman se encontró que ninguna de las fracciones de hojarasca (hojas, flores, frutos, misceláneos) presentó una correlación estadísticamente significativa con la cantidad de precipitación, en ninguno de los periodos (lluvia o sequía) o sectores analizados; por lo que la caída de hojarasca estadísticamente no obedece a las precipitaciones, sino a umbrales de estrés específicos de cada especie (Tabla 1). Sin embargo, esto podría obedecer al corto período de evaluación.

Tabla 1. Correlación existente entre la caída de fracciones de hojarasca y las precipitaciones durante las temporadas de lluvia y sequía.

Fracciones	Sección de Ovinos		Sendero G. Capobianco	
	Lluvia	Sequía	Lluvia	Sequía
Hojas	0,37 (0,41)	0,06 (0,89)	-0,09 (0,85)	-0,14 (0,73)
Flores	-0,38 (0,46)	0,54 (0,17)	-0,52 (0,29)	-0,37 (0,37)
Frutos	-0,43 (0,34)	-0,25 (0,54)	0,72 (0,10)	-0,32 (0,43)
Misceláneos	0,14 (0,75)	0,64 (0,09)	0,09 (0,85)	0,14 (0,73)

Correlación de variables a través de Spearman (p < 0,05). *media correlación, **alta correlación, ns: no significativo.

En el tipo de bosque estudiado, como en casi todos los bosques tropicales, la producción de hojarasca es continua a lo largo del año; sin embargo, en general, se considera que la mayor caída de hojarasca se genera durante el inicio de la sequía y la menor en la temporada lluviosa (Bray y

Gorham, 1964; Maass *y col.*, 2002). Se ha afirmado que la producción de hojarasca está influenciada por factores como la disponibilidad de agua y nutrientes, o la temperatura (Jorgensen *y col.*, 1975).

Los resultados presentados anteriormente coinciden con lo obtenido en un bosque de Charallave por González y Parra (1981), quienes indicaron que un patrón de caída de hojas está relacionado directamente con el estrés hídrico que caracteriza a la estación seca; no obstante, se han reportado aumentos en la cantidad de hojarasca durante las lluvias, tal es el caso de un bosque decíduo de Brasil, en donde Sanches *y col.* (2003) observaron un aumento en la producción de hojarasca simultáneamente con la precipitación, cuyos valores máximos se presentaron entre diciembre y abril (en esta zona de la región de San Pedro el registro pluvial fue el más elevado entre esos meses); según los autores esto puede explicarse por el efecto mecánico de las lluvias, además de los fuertes vientos los cuales aparentemente son particulares en la región. Se ha señalado que ambos factores abióticos tienen una relación directa con el aumento de la caída de hojarasca en bosques tropicales, especialmente después de una tormenta (Bray y Gorham, 1964; Sánchez y Álvarez-Sánchez, 1995; citado en Sanches *y col.*, 2003; Wafar *y col.*, 1997).

Contenido de nutrientes. Las fracciones de hojarasca mono-específicas y mixtas difirieron en sus propiedades químicas iniciales. La especie con mayor cantidad de los nutrientes evaluados fue *Capparis indica* (Tabla 2). La hojarasca de *Aspidosmera cuspa* tuvo alto contenido de N, mientras que los mayores porcentajes de K y Ca fueron encontrados en *Gyrocarpus americanus*. Con respecto al P, el mayor porcentaje de este elemento se encontró en las especies decíduas de ambos sitios, *C. niveus* y *G. americanus*. La muestra compuesta de la hojarasca general del sendero, tuvo mayor contenido de nutrientes, siendo el K, el de mayor aporte, en contraparte a la mayor cantidad de N hallada en la hojarasca general de Ovinos. Aunque en este trabajo no fueron evaluados el carbono y el nitrógeno orgánicos totales, los cuales son parámetros importantes para la estimación del proceso de descomposición, se puede inferir que la estimación del contenido de otros nutrientes presente en las diferentes fracciones jugó un papel fundamental en el entendimiento de la relación con la descomposición y los modelos aplicables para fracción de hojarasca.

Tabla 2. Contenido de nutrientes y tasas de descomposición registradas en las fracciones de hojarasca.

Fracción de Hojarasca	Contenido de nutrientes %					n Final (días)	β Final	Tasa de Descomposición (k ⁻¹ /año ⁻¹)	Tiempo de Residencia (T50 días)	Tiempo de Residencia (T99 días)	SEC	Modelo
	Ca	N	P	K	N:P							
General Ovinos	1,17	1,85	0,25	1,65	7,4	300,0	1,00	1,22	207,94	1381,55 (3,78 años)	0,1949	Olson (β-1)
<i>G. americanus</i>	2,62	1,54	0,37	1,43	4,16	215,0	1,31	1,70	162,53	689,82 (1,89 años)	0,1080	Weibull (β-1)
<i>C. indica</i>	1,31	3,67	0,24	2,66	15,29	190,0	1,59	1,92	150,88	496,47 (1,36 años)	0,1720	Weibull (β-1)
General sendero	1,17	1,59	0,5	2,32	3,18	600,0	1,00	0,61	415,89	2763,10 (7,57 años)	0,0260	Olson (β-1)
<i>A. cuspa</i>	0,69	2,17	0,18	1,17	12,05	468,0	1,33	0,78	355,28	1475,46 (4,04 años)	0,0667	Weibull (β)
<i>C. niveus</i>	1,26	1,33	0,25	1,76	5,32	500,0	1,00	0,73	346,57	2302,59 (6,31 años)	0,1358	Olson (β-1)

Nota: La tasa anual k se calcula como (1/a) × 365 días/año.

Descomposición y pérdida de peso de la hojarasca. La pérdida de masa de la hojarasca en ambos sitios de estudio estuvo determinada por la estacionalidad hídrica, patrón característico de los bosques secos tropicales. La dinámica general mostró una disminución gradual del peso remanente a lo largo del tiempo, con una clara aceleración sincrónica a los pulsos de precipitación.

Descomposición en la Sección de Ovinos. La descomposición inicial en la Sección de Ovinos fue lenta en la muestra compuesta, registrando un promedio de 1.70% de pérdida de peso mensual hasta junio, lo que coincide con el inicio del aumento de las precipitaciones (Figura 4, Tabla 2). No obstante, las especies exhibieron una lixiviación temprana, ya que la pérdida de peso a los 30 días fue significativamente mayor en *G. americanus* (~4%) y *C. indica* (~5%). El proceso de degradación se aceleró notablemente tras el aumento de la humedad (Figura 4), resultando en un peso remanente inferior al 60% a los 210 días para todas las muestras, bajo la influencia de las elevadas precipitaciones estacionales (~250 mm).

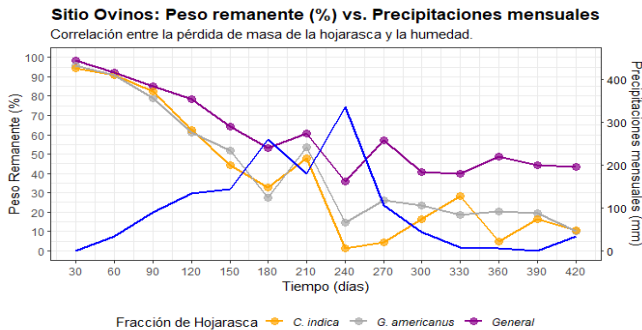


Figura 4. Peso remanente mensual de la hojarasca en la Sección Ovinos.

Descomposición en el sendero Giovanni Capobianco. El sendero Giovanni Capobianco (Figura 5) mostró una tendencia general de pérdida de masa similar a la de Ovinos. La pérdida promedio de la hojarasca general fue del ~2%, con variaciones en las especies individuales. La pérdida de masa a los 30 días fue porcentualmente menor en este sitio, especialmente en *Croton niveus* (0.2%) y *Aspidosperma cuspa* (2.5%), siendo inferiores a los valores de Ovinos. Esta disparidad en la fase de lixiviación inicial se puede atribuir a las microvariaciones en las condiciones abióticas del ecosistema, las cuales inciden directamente en la disponibilidad de humedad y la actividad biológica temprana. A los 210 días, el peso remanente era inferior al 45% en la muestra compuesta y en *C. niveus*, mientras que *A. cuspa* conservaba el 62% de su peso original (Figura 5, Tabla 2).

Contrario a lo esperado de que la especie decidua (*G. americanus*), que generalmente posee hojarasca más lábil, tuviera una mayor descomposición que la siempreverde (*C. indica*), acá se observó lo opuesto en Ovinos, aunque con diferencias menores, *C. indica* descompuso el 61% de su material, mientras que *G. americanus* descompuso el 57.7%. Al desestimar la influencia de las condiciones morfoanatómicas foliares y las variaciones ambientales, la diferencia resultante permite inferir que *C. indica* posee una mayor apetencia para los organismos desfragmentadores de la zona debido a su alta calidad química inicial (mayor contenido de N y K); lo cual ha sido considerado por otros autores en sus evaluaciones (Staelens *y col.*, 2011; Leal *y col.*, 2023; Montañez *y col.*, 2023; Kaźmierczak *y col.*, 2024).

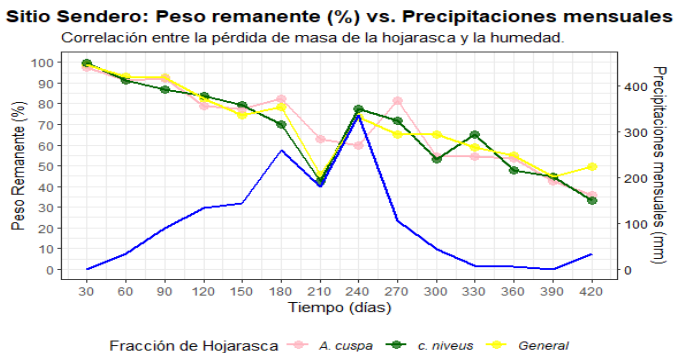


Figura 5. Peso remanente mensual de la hojarasca en el sendero G. Capobianco.

Adicionalmente, la hojarasca compuesta general mostró el menor porcentaje de descomposición en ambos sitios (remanente del 61% en Ovinos y 70% en el sendero) en comparación con las especies puras. Este resultado es consistente con un efecto de dilución, donde la mezcla de material altamente lábil con hojarasca más recalcitrante de otras especies reduce la tasa de descomposición neta del conjunto.

Las diferencias generales entre parcelas, que incluyen mayor pendiente en el sendero G. Capobianco, predominancia de especies deciduas y microfilas, suelos más calcáreos, dosel más bajo y abierto; así como la variabilidad entre especies y la fotodegradación, enfatizan el rol de las microvariaciones ambientales, sobre la dinámica de la hojarasca del suelo (Morffi-Mestre *y col.*, 2023; Muñoz *y col.*, 2023; Abril *y col.*, 2024). Es importante destacar que los bosques secos tropicales los factores abióticos (climáticos y edáficos) pueden actuar como controles de primer orden, modulando directamente la actividad biológica (microfauna y microflora) que ejecuta la descomposición, por consiguiente, cualquier cambio en la estacionalidad hídrica o la química del suelo tendrá un impacto inmediato sobre la biota y, por ende, sobre la tasa de liberación

de nutrientes. Respecto a lo anterior, se ha mencionado que el efecto de la fauna del suelo en las tasas de descomposición en los bosques húmedos tropicales, es más fuerte que en los bosques secos tropicales, estando modulados por el clima (Yang *y col.*, 2022).

Tasa de descomposición de la hojarasca. La dinámica de descomposición de la hojarasca, fue ajustada al modelo exponencial negativo de Olson ($\beta = 1$) y el modelo Weibull ($\beta > 1$). Los resultados muestran que especies como *G. americanus*, *C. indica* y *A. cuspa* se ajustan mejor al modelo Weibull, con valores de β superiores a 1 (1.31–1.59), lo que indica una aceleración en la tasa de descomposición conforme avanza el tiempo (Tabla 2). La tasa de descomposición anual varió entre 0.61 y 1,92 año⁻¹, con tiempos de residencia (T_{90}) entre 150 y 415 días (Tabla 2), lo que refleja diferencias funcionales entre especies. La especie *Capparis indica* presentó la mayor tasa de descomposición ($k = 1.92$ año⁻¹), asociada a un contenido de N: 3.67%; K: 2.66% y P: 0,24 y una relación N:P de 15.29, lo que sugiere una alta calidad foliar pero también una posible limitación por fósforo. No se esperaba que esta especie siempreverde tuviera la tasa de descomposición más alta; no obstante, Yang *y col.* (2022) explican que las altas concentraciones iniciales de P en la hojarasca pueden aumentar las tasas de degradación de la lignina y promover las actividades relacionadas de las enzimas que degradan la lignina. Las relaciones N:P altas (>20) o inclusive superiores a 10 pueden restringir la eficiencia microbiana en ecosistemas tropicales (Aerts y Chapin, 1984, Güsewell, 2004).

En contraste, la hojarasca general del sendero mostró la menor tasa de descomposición ($k = 0.61$ año⁻¹) y el mayor tiempo de residencia de $T_{90} = 2763$ días (Tabla 2), a pesar de tener un contenido relativamente alto de K (2.32%) y P (0.5%), lo que sugiere que las especies y los materiales que componen esa fracción de hojarasca, son más recalcitrantes estructuralmente, lo que puede estar limitando la descomposición, como también lo reportan Castellanos-Barliza y León (2011), para algunas especies del bosque seco colombiano. Montañez *y col.* (2023) registraron un amplio rango de tasas de descomposición que oscilaron entre $k = 0,45$ y $2,5$ año⁻¹ en varias especies de un bosque seco colombiano en diferentes estadios sucesionales.

Morffi-Mestre *y col.* (2023), reportaron especies con altas tasas de descomposición como *C. gaumeri* ($k = 2.50$ año⁻¹), *N. emarginata* ($k = 1.16$ año⁻¹), *B. simaruba* ($k = 0.973$ año⁻¹), mientras que la más baja fue en *G. floribundum* ($k = 0.694$ año⁻¹), en un bosque seco de Yucatán en México; por su parte, Castellanos-Barliza *y col.* (2018) encontraron ratios de descomposición de $k = 3,5$ y $4,6$ año⁻¹ en un bosque seco secundario urbano en Santa Marta, Colombia, los cuales son muy superiores a los registrados en este trabajo. Aerts y Chapin (1984) han señalado que algunas especies pueden tener altos niveles de N y P, y aun así tener bajas tasas de descomposición, siendo influenciadas por el fuerte control climático de la

zona; de igual forma, Yang *y col.* (2022), encontraron que las tasas de descomposición de la hojarasca para algunas especies de clima monzónico, fueron controladas principalmente por la calidad de la hojarasca, luego por la fauna del suelo y el sitio de descomposición de la hojarasca.

Se infiere que la concentración inicial de K >2.0% en *Capparis indica* y la hojarasca general del sendero podría potenciar la pérdida de masa inicial por lixiviación, un mecanismo clave que impulsa la cinética acelerada ($\beta > 1$), lo cual ha sido observado en bosques secos tropicales, donde la calidad de la hojarasca es un fuerte predictor de las tasas de descomposición (Yang *y col.*, 2022). Sin embargo, el contenido de P <0.25% como en *A. cuspa* y *C. indica*, podrían experimentar inmovilización temporal, afectando la eficiencia del proceso. Aunque no hay un umbral crítico establecido, se ha estimado que proporciones elevadas de N:P, pueden afectar negativamente la descomposición, especialmente en las etapas tempranas de la misma debido a la limitación del P, propiciando cambios en la composición de la comunidad microbiana que probablemente influyen en la eficiencia del proceso (Vitousek, 1984; Güsewell y Gessner, 2009), en los bosques secos tropicales, esto también estaría condicionado por la edad del bosque (Montañez *y col.* 2023).

Los análisis de varianza para las fracciones de hojarasca evaluadas en la Sección Ovinos y del sendero G. Capobianco, revelaron que la tasa de descomposición de la hojarasca no fue estadísticamente significativamente afectada por el factor periodo (sequía vs. lluvioso), ni por el factor Repetición (ns, $\alpha = 0.05$) (Tabla 3). En *Aspidosperma cuspa*, aunque el factor periodo, no alcanzó la significancia estadística, tiene la mayor proporción de la varianza explicable por los tratamientos, lo que sugiere que estadísticamente la descomposición de esta especie es la más dependiente de la humedad estacional o que su composición química es particularmente sensible a la lixiviación inicial por las lluvias.

Tabla 3. ANOVA de las fracciones de hojarasca de la Sección Ovinos y del sendero G. Capobianco y el periodo (sequía vs. lluvioso).

Factor de Variación	Fracciones de hojarasca de Ovinos				Fracciones de hojarasca del sendero G. Capobianco			
	gl	General	<i>G. americanus</i>	<i>C. indica</i>	gl	General	<i>A. cuspa</i>	<i>C. niveus</i>
Sumas de Cuadrados								
Modelo (Periodo + Rep)	3	1,38	5,59	12,73	3	0,58	8,16	3,11
Periodo	1	1,14	3,14	11,85	1	3,7 e-03	7,60	3,7 e-03
Replica (Rep)	2	0,25	2,45	0,85	2	0,57	0,56	0,59
Error	38	188,63	380,14	470,57	38	138,69	158,97	173,14
Cuadrado Medio								
Modelo	3	0,46 ns	1,86 ns	4,24 ns	3	0,19 (ns)	2,72 (ns)	1,24 ns
Periodo	1	1,14 ns	3,14 ns	11,88 ns	1	3,7 e-03 (ns)	7,60 (ns)	3,11 ns
Replica (Rep)	2	0,12 ns	1,22 ns	0,42 ns	2	0,29 (ns)	0,28 (ns)	0,30 ns
Error	38	4,96 ns	10 ns	12,38 ns	38	3,65	4,18	4,56 ns

Se conoce que en el trópico el promedio de vida de la hojarasca es de algunas semanas, ya que la actividad microbiológica depende del clima, tipo de minerales del suelo, así como de las características físicas y

químicas de la hojarasca (Díaz, 2009); sin embargo, algunos autores (González y Seastedt, 2000) señalan que en ecosistemas tropicales los factores climáticos no son tan determinantes como factiblemente lo sea la biota del suelo. La descomposición en moléculas más sencillas es uno de los servicios ecosistémicos más importantes realizados por organismos que viven en la hojarasca y otras zonas de los ecosistemas (Díaz, 2009).

CONCLUSIONES

Este estudio ratifica la alta productividad del Bosque Seco Tropical (BST), con tasas de caída de hojarasca que oscilan entre 7,17 y 11,1 Mg ha⁻¹. Se ratifican los patrones de caída foliar para bosques estacionales secos, en donde la mayor caída se genera durante la estación seca; confirmando que la ausencia de agua es el factor determinante en la caída de follaje, tomándose también en cuenta el viento y las lluvias como participantes de los eventos de defoliación y caída de hojarasca. Durante la recolección de la hojarasca se encontraron hojas y flores de especies que no estaban registradas dentro de las parcelas, pero que pudieran estar en laderas cercanas, lo que nos permitió reconocer la dispersión foliar y floral de los individuos como una forma de dinámica y aporte de elementos a la hojarasca del bosque. La cantidad inicial de nutrientes en la hojarasca analizada jugó un papel fundamental en la descomposición, aunque no fue el propósito de este trabajo, se puede inferir que el ratio N:P interfiere en la dinámica de la descomposición de las fracciones evaluadas y probablemente de los organismos presentes en este proceso.

La descomposición de la hojarasca siguió un patrón diferente al tradicionalmente propuesto por diferentes autores, con tasas de descomposición inicialmente lentas, que luego se aceleraron. Esta cinética de pérdida de masa se ajusta al Modelo de Weibull ($\beta > 1$), indicando que ecológicamente la degradación podría estar impulsada principalmente por las precipitaciones, la alta lixiviación de nutrientes y la calidad química inicial del sustrato, así como a las características micro climáticas del sitio. De igual forma, se muestra que el modelo de descomposición de Olson, no es aplicable para todas las dinámicas de descomposición ecosistémicas y que estas, aunque compartan hábitat, varían de forma inespecífica.

LITERATURA CITADA

- Abril, M., Muñoz, I., y Menéndez, M. 2023. Descomposición de la hojarasca en ríos intermitentes: una visión general. *Ecosistemas*. 33(1):2684-2684.
- Aerts, R. y F.S. Chapin III. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30: 1-67.
- Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García. 2003. *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Editorial UNAM. Distrito Federal, México. 302 p.
- Bonilla, R., B. Roncallo, J. Jimeno y T. García. 2008. Producción y descomposición de la hojarasca en bosques nativos y de *Leucaena* sp., en Codazzi, Cesar. *Cienc. Tecnol. Agropecuaria*. 9(2):5-11.

- Bray, J. R. y E. Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.* 2:101-157.
- Castellanos-Barliza, J. y J.D. León. 2011. Descomposición de hojarasca y liberación de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) establecidas en suelos degradados de Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 59(1):113-128.
- Castellanos-Barliza, J., J. León-Peláez, R. Armenta-Martínez, W. Barranco-Pérez y W. Caicedo-Ruiz. 2018. Contributions of organic matter and nutrients via leaf litter in an urban tropical dry forest fragment. *Rev. Biol. Trop.* 66(2), 571-585.
- Coûteaux, M., P. Bottner y B. Berg. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trees* 10 (2):63-66.
- Díaz, M. 2009. Producción-descomposición de hojarasca y macroinvertebrados fragmentadores en cuatro agroecosistemas de la cuenca del Río La Vieja. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Ambientales, Universidad Tecnológica de Pereira. Pereira, Colombia. 113 p.
- González, N. y N. Parra. 1981. Contribución al estudio del funcionamiento y descripción del bosque deciduo tropical de la región de Cúa – Edo. Miranda. Trabajo de grado. Universidad Central de Venezuela. Facultad de ciencias, Caracas, Venezuela. 143 p.
- González, G. y T. R Seastedt. 2000. Comparison of the abundance and composition of litter fauna in tropical and subalpine forests. *Pedobiologia.* 44:545-555.
- Güsewell, S. 2004. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytol.* 164(2):243-266.
- Güsewell, S. y M.O Gessner. 2009. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct. Ecol.* 23(1):211-219.
- Huber, A. y C. Oyarzún. 1983. Producción de hojarasca y sus relaciones con factores meteorológicos en un bosque de *Pinus radiata* D. Don. *Bosque.* 5:1-11.
- Jaramillo, V., A. Martínez-Yrizar y R. Sanford. 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests. Ecology and Conservation.* (R. Dirzo, S.H. Young, G. Ceballos y H. Mooney, Eds.), Island Press. Washington, USA. pp 109-128.
- Jorgensen, J., C. G. Wells y L. J. Metz. 1975. The Nutrient Cycle: Key to Continuous Forest Production. *J. For.* 73(7):400-403.
- Kaźmierczak, M., E. Błońska y J. Lasota. 2024. Effect of litter decomposition and nutrient release from shrub litter on enzymatic activity and C/N/P stoichiometry of soils in a temperate pine forest. *Acta Oecologica*, 124, 104020.
- Kumar, S. y L. M. Tewari. 2013. Pattern of litter fall and litter decomposition in a *Quercus leucotrichophora*, *A. camus* forest in Kumaun Himalaya. *Int. J. Biodivers. Conserv.* 6(1):108-114.
- Leal, F., F. Aburto, N. Aguilera, C. Echeverría, y P. Gatica-Saavedra. 2023. Forest degradation modifies litter production, quality, and decomposition dynamics in Southern temperate forests. *Front. Soil Sci.* 3, 1111694.
- Maass, J.M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela* (F. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño, Eds.), UNAM. México. pp: 525-542.
- Marín, D. y V. Riera. 1992. Algunas características climáticas, edáficas y florísticas de la selva decidua del Jardín Botánico Universitario de Maracay (JABUM); Venezuela. *Ernstia.* 2(3-4):95-103.
- Montañez, A., A. Avella, y R. López-Camacho. 2023. Litterfall and nutrient transfer dynamics in a successional gradient of tropical dry forest in Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 71(1): e52278.
- Morffi-Mestre, H., G. Ángeles-Pérez, J.S. Powers, J.L. Andrade, R.E. Feldman, F. May-Pat, F. Chi-May y J.M. Dupuy-Rada. 2023. Leaf litter decomposition rates:

- influence of successional age, topography and microenvironment on six dominant tree species in a tropical dry forest. *Front. For. Glob. Change*. 6, 1082233.
- Muñoz, R., F. Enriquez, M., Bongers, R.D. López-Mendoza, C. Miguel-Talonia, y J.A. Meave. 2023. Lithological substrates influence tropical dry forest structure, diversity, and composition, but not its dynamics. *Front. For. Glob. Change*. 6, 1082207.
- Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Olson, J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44(2):322-331.
- Ponce, M. y B. Trujillo. 1985. Composición florística y vegetacional de la selva decidua montano-baja del Jardín Botánico Universitario, Maracay, Venezuela. *Ernstia* 35:30-44.
- Quinto, H., Y.A. Ramos Palacios y D. Abadía Bonilla. 2007. Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de la productividad primaria neta en un bosque pluvial tropical en Salero, Chocó, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*. 26:28-41.
- Riera, V. 1991. Fenología de las especies más importantes y dinámica del comportamiento de la hojarasca, en la selva decidua del Jardín Botánico Universitario de Maracay. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela. 69 p.
- Sanches, M., D. Prieto, F. Peral, C. Tamburi, R. Caseri y R. Berazain. 2003. Producción de hojarasca en un bosque semideciduo estacional en Sao Pedro, Potirendaba, estado de Sao Paulo, Brasil. *Revista Jard. Bot. Nac.* 24 (1-2):173-176.
- Sanches, L., C. Abido Valentini, O. Borges Pinto Junior, J. de Souza Nogueira, G.L. Vourlitis, M. Sacardi Biudes, C. Da Silva, P. Bambi, y F. de Almeida Lobo. 2008. Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semideciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. *J. Geophys. Res-Bioge.* 113, G04007 doi:10.1029/2007JG000593: 1-9.
- Silva, O. 2014. El sendero de interpretación ambiental Giovanni Capobianco: el camino del bosque deciduo. Guía de estudio. Cátedra Conservación de Suelos y Aguas. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay.
- Soler, P., J.L. Berroterán, J.L. Gil y R. Acosta. 2008. Producción de hojarasca de la vegetación nativa en los Llanos altos centrales de Venezuela. *Zootec. Tropic.* 26(3):265-268.
- Staelens, J., N. Ameloot, L. Almonacid, E. Padilla, P. Boeckx, D. Huygens, K. Verheyen, C. Oyarzún, y R. Godoy. 2011. Litterfall, litter decomposition and nitrogen mineralization in old-growth evergreen and secundar y deciduous nothofagus forests in south-central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 84(1):125-141.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*. 65(1):285-298.
- Wafar, S., A. G. Untawale y M. Wafar. 1997. Litter fall and energy flux in a mangrove ecosystem. *Est. Coast. Shelf Sci.* 44(1):111-124.
- Yang, K., J. Zhu, W. Zhang, Q. Zhang, D. Lu, Y. Zhang, X. Zheng, X. Shuang, y G. Wang. 2022. Litter decomposition and nutrient release from monospecific and mixed litters: Comparisons of litter quality, fauna and decomposition site effects. *Journal of Ecology*, 110(7), 1673-1686.