

Relación entre la producción de hojarasca y las condiciones edáficas en bosques pluviales tropicales del Chocó Biogeográfico, Colombia

Relationship between litter production and soil conditions in tropical rainforests of biogeographic Chocó, Colombia

Harley Quinto-Mosquera^{1,2}, Fancy Mena-Domínguez¹, Hilda Valoyes-Hinestroza²

Resumen

La producción de hojarasca ($PPN_{hojarasca}$) es uno de los principales componentes de la productividad primaria neta (PPN) en ecosistemas boscosos. Dicha $PPN_{hojarasca}$ está determinada considerablemente por las condiciones edáficas en bosques lluviosos tropicales. Para evaluar esta hipótesis se establecieron cinco parcelas permanentes de una hectárea en dos bosques de Opogodó y Pacurita (Chocó), Colombia, donde se determinó la $PPN_{hojarasca}$ mediante 125 recolectores que se evaluaron mensualmente durante un año. Además, se midieron los parámetros básicos de fertilidad edáfica, y se relacionaron con la $PPN_{hojarasca}$. Se observó que ambos bosques presentaron suelos pobres en nutrientes, pero con mayor contenido de arena, N total y materia orgánica (MO) en Opogodó. La $PPN_{hojarasca}$ fue similar en ambos bosques ($7,82 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Opogodó, y $7,35 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en Pacurita). Asimismo, los componentes con mayor aporte fueron las hojas (>60%), tallos (19%) y miscelánea (14%). La $PPN_{hojarasca}$ total presentó correlación negativa débil con el porcentaje de limo edáfico. Mientras la producción de hojas se asoció positivamente con el contenido de arena, pH, MO y N total, la relación fue negativa con el aluminio (Al), la capacidad de intercambio catiónico efectiva (CICE) y limo. En general, las correlaciones entre la $PPN_{hojarasca}$ y los parámetros edáficos fueron débiles; al parecer, por la poca variación en la fertilidad y la baja disponibilidad de algunos nutrientes (Fósforo y Calcio) del suelo. Por lo tanto, se confirmó débilmente la hipótesis de la limitación por fertilidad del suelo de la PPN en los bosques del Chocó.

Palabras claves: Productividad primaria neta, Nitrógeno, Fósforo, Limitación de nutrientes

Abstract

Litter production ($NPP_{litterfall}$) is one of the main components of net primary productivity (NPP) in forest ecosystems. Such $NPP_{litterfall}$ is determined considerably by the soil conditions in tropical rainforests. To evaluate this hypothesis five 1-ha permanent plots were established in two forests of Chocó (Opogodó and Pacurita) where $NPP_{litterfall}$ was measured in 125 collectors, monthly-monitored for a year. In addition, basic soil-fertility parameters were measured and related to the $NPP_{litterfall}$. It was observed that both forests exhibited nutrient-poor soils, but with higher sand content, total N and organic matter (OM) in Opogodó. The $NPP_{litterfall}$ was similar in both forests ($7.82 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in Opogodó, and $7.35 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in Pacurita). Also, the litter-fall components with greatest contribution were leaves (> 60%), stems (19%) and miscellaneous (14%). Total $NPP_{litterfall}$ showed a weak negative correlation with the percentage of silt. Leaf litter production was positively associated with sand content, pH, O.M. and total nitrogen; whereas, it was negatively correlated with aluminum (Al), effective cation exchange capacity (ECEC) and silt. In general, correlations between $NPP_{litterfall}$ and soil parameters were weak, apparently due to the small variation in soil fertility and low availability of some nutrients (phosphorus and calcium). Therefore, these results partially confirmed the hypothesis of soil-fertility limitation upon NPP in the forests of Chocó.

Key words: Net Primary Productivity, Nitrogen, Phosphorus, Nutrient limitation

Recibido: noviembre 2015; aceptado: abril 2017.

¹. Doctorado en Ecología. Área Curricular en Bosques y Conservación Ambiental. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Medellín. Colombia.

². Programa de Biología. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Tecnológica del Chocó "Diego Luis Córdoba". Quibdó. Colombia.
Correo electrónico: ¹ <hqintom@gmail.com>

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales son los ecosistemas terrestres que poseen las mayores tasas de captura de carbono atmosférico del mundo (Field et al. 1998, Saugier et al. 2001, Pan et al. 2011). Se estima que estos bosques pueden alcanzar tasas de producción primaria neta (PPN) de hasta 17,8 Pg de carbono anual, que representan hasta el 36% de la PPN total registrada en ecosistemas terrestres del planeta (Field et al. 1998). Por esto, se les considera fundamentales en la mitigación del cambio climático global (IPCC 2007). Esta PPN está influenciada principalmente por factores ambientales tales como precipitación, radiación solar, temperatura y tipos de suelos, entre otros (Schuur 2003, Del Grosso et al. 2008, Zhao y Running 2010, Wu et al. 2011, Cleveland et al. 2011). Por lo tanto, entender cómo los factores ambientales afectan la PPN en bosques tropicales es fundamental de cara al cambio climático.

Uno de los principales componentes de la PPN en bosques tropicales es la caída de hojarasca ($PPN_{hojarasca}$) (Bray y Gorham 1964). Ésta representa entre el 10 y 30% de la PPN total del bosque (Chapin III et al. 2002). Por tal razón, la $PPN_{hojarasca}$ ha sido utilizada como una medida confiable de la PPN en ecosistemas boscosos tropicales en estado dinámico estable (Clark et al. 2001a, Malhi et al. 2011). La $PPN_{hojarasca}$ está compuesta por todo el material vegetal lábil (hojas, ramas, flores, frutos, semillas y miscelánea) que se produce y cae desde el dosel del bosque (Clark et al. 2001a) y, al igual que la PPN total, está regulada por factores biológicos y ambientales tales como especie vegetal, edad y densidad del bosque, topografía, estacionalidad, precipitación, contenido de humedad, disponibilidad de nutrientes y el tipo de suelo, entre otros (Bray y Gorham 1964, Vitousek 1984, Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990, Clark et al. 2001b, Schuur 2003, Chave et al. 2010). Siendo la vegetación y las condiciones edáficas, unos de los principales conductores ambientales de dicha producción (Vitousek 1984, Cleveland et al. 2011, Chave et al. 2010).

Varios estudios han documentado que la $PPN_{hojarasca}$ tiende a ser mayor en bosques lluviosos tropicales de baja altitud que se encuentran sobre suelos moderadamente fértiles, en comparación con aquellos que se encuentran sobre suelos pobres en nutrientes (Vitousek y Sanford 1986, Chave et al. 2010). Igualmente, se ha planteado la hipótesis que en bosques tropicales de baja altitud la PPN está limitada por la disponibilidad de fósforo (P), más no la de nitrógeno (N) (Vitousek 1984, Tanner et al. 1998); en tal sentido, algunos estudios en bosques lluviosos tropicales del Amazonas

han reportado que la $PPN_{hojarasca}$ tiende a incrementar con la disponibilidad edáfica del P (Aragão et al. 2009). Sin embargo, a pesar que esta hipótesis se ha sometido a prueba en muchos bosques tropicales, los análisis han sido realizados solamente en zonas que cubren rangos de precipitación entre 2.000 y 4.000 mm anuales (Vitousek 1984, Paoli et al. 2005, Paoli y Curran 2007, Aragão et al. 2009). Por lo tanto, se ignora qué podría suceder con la limitación de la PPN en las zonas con muy alta pluviosidad (régimenes hiperpluviales: >5.000 mm anuales).

Debido a lo anterior, en el presente estudio nos planteamos el siguiente interrogante: ¿Cómo las condiciones edáficas (principalmente contenido de nutrientes) limitan la $PPN_{hojarasca}$ en bosques tropicales hiper-pluviales? Adicionalmente, se evaluó a escala local, la hipótesis que plantea que la variación de la fertilidad del suelo a nivel neotropical afecta la asignación relativa de carbono en los componentes de la $PPN_{hojarasca}$ (Chave et al. 2010). Específicamente, en esta hipótesis se consideró que en suelos deficientes en P los bosques invierten menos en la construcción de órganos reproductivos (flores, frutos y semillas) con respecto a la producción de órganos fotosintéticos (hojas) (Chave et al. 2010).

Para abordar lo anterior se cuantificó la $PPN_{hojarasca}$ en dos bosques tropicales del Chocó biogeográfico (departamento del Chocó, Colombia), en donde las lluvias superan en algunas localidades los 10.000 mm anuales (Poveda et al. 2004). En esta región se han realizado previamente mediciones de $PPN_{hojarasca}$ (Rodríguez 1989, Quinto-Mosquera et al. 2007), sin embargo, dichos estudios no evaluaron la limitación por nutrientes de la $PPN_{hojarasca}$. Por tal razón, el objetivo del presente trabajo fue cuantificar las tasas de $PPN_{hojarasca}$ total y por componentes (hojas, tallos, material reproductivo y miscelánea), y su relación con la variación local en las condiciones edáficas en dos bosques con suelos de texturas, nutrientes y topografía contrastantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó en bosques pluviales tropicales de las localidades de Pacurita (municipio de Quibdó) y Opogodó (municipio de Condoto), departamento del Chocó, Colombia. Estas dos localidades hacen parte de la subregión ecogeográfica Central Norte del Chocó biogeográfico, que comprende las cuencas altas de los ríos

Atrato y San Juan (Poveda et al. 2004). Las localidades se encuentran dentro de la unidad geomorfológica de Colinas sedimentarias del Terciario, que se caracterizan por presentar bajas altitudes, formadas por rocas sedimentarias, compuestas por arcillolitas arenosas, areniscas y calizas (West 1957; Martínez 1993). En Pacurita, la topografía es más quebrada y montañosa, con buen drenaje superficial y poca retención edáfica de agua. Asimismo, la vegetación arbórea presenta mayor biomasa aérea, densidad de individuos y área basal. Mientras que en Opogodó la topografía es más plana, con presencia de algunos charcos

y pequeñas quebradas, con suelos mal drenados y con menores valores de biomasa aérea arbórea, abundancia de individuos y área basal (tabla 1).

En la localidad de Opogodó el muestreo se realizó en tres parcelas permanentes de una hectárea, instaladas en un bosque primario ubicado a cuatro kilómetros de la margen derecha de la carretera entre Opogodó y Novita, en predios de la Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”. En la localidad de Pacurita el estudio se realizó en dos parcelas permanentes ubicadas a 6,5 km

Tabla 1. Características ambientales de los sitios de estudio. Información tomada de: West (1957), Malagon *et al.* (1995), Holdridge (1996), IGAC (2002), Poveda *et al.* (2004), Ruiz-IDEAM (2010), Gardi *et al.* (2014).

Sitios	Opogodó	Pacurita
Municipio	Condoto	Quibdó
Latitud	5° 04' 079" N	5° 41' 55,8" N
Longitud	76° 64' 74" W	76° 35' 59,4" W
Temperatura (°C)	26 - 30	26
Precipitación anual (mm)	8000	10000
Altitud (msnm)	70	106 - 130
Humedad relativa (%)	90	87
Tipo de suelos (USDA)	<i>Typic Tropudults</i> - Ultisol	<i>Typic Tropudults</i> - Ultisol
Tipo de suelos (FAO)	<i>Haplic Acrisols</i> - Acrisoles	<i>Haplic Acrisols</i> - Acrisoles
Topografía	Plano a ligeramente inclinado	Ligeramente inclinado a quebrado
Drenaje	Drenaje imperfecto a excesivo	Drenaje imperfecto a excesivo
Unidad geomorfológica	Piedemonte Coluvio Aluvial	Lomerío Estructural Erosional
Material parental	Roca sedimentaria del Terciario	Roca sedimentaria del Terciario
Zona de vida	Bosque pluvial tropical	Bosque pluvial tropical
Especies arbóreas dominantes	Wettinia quinaria, Mabea occidentalis, Calophyllum auratum Eschweilera sclerophylla Oenocarpus bataua	Calophyllum auratum Eschweilera sclerophylla Jessenia bataua Protium apiculatum Brosimum utile
Familias botánicas dominantes	<i>Arecaceae</i> , <i>Fabaceae</i> <i>Lecythidaceae</i> <i>Hypericaceae</i> , <i>Sapotaceae</i> <i>Euphorbiaceae</i>	<i>Arecaceae</i> , <i>Sapotaceae</i> <i>Lecythidaceae</i> <i>Clusiaceae</i> , <i>Moraceae</i> <i>Chrysobalanaceae</i>
Densidad (individuos ha ⁻¹)	625,6	658
Área Basal (m ² h ⁻¹)	19,12	23,15
Biomasa aérea (t ha ⁻¹)	156,85	217,85
Biomasa raíces gruesas (t ha ⁻¹)	31,37	43,57
Biomasa raíces finas (t h ⁻¹)	5,91	6,28

del municipio de Quibdó, en una zona de reserva forestal denominada Estación Biológica Pacurita, ubicada en la margen izquierda de la carretera entre Quibdó y Pacurita.

Establecimiento de parcelas

Las cinco parcelas permanentes se establecieron en el año 2013 y cada una consiste de un cuadrado de 100 x 100 m dividido en 25 subparcelas de 20 x 20 m (400 m²); a su vez las subparcelas se subdividieron en cuadrados de 10 x 10 m, en los cuales se tomaron las muestras de suelos.

Cuantificación de la producción de hojarasca

En el centro de cada una de las subparcelas (20 x 20 m) se instaló un recolector de hojarasca. En total se instalaron 125 colectores (75 en Opogodó y 50 en Pacurita). Construidos con tubos de PVC y anjeo, con un área de 1,0 x 0,5 m, y se instalaron a 1 m sobre el suelo. El material acumulado (hojarasca) en los colectores se colectó en bolsas plásticas para evitar pérdidas de material vegetal. La hojarasca se separó cuidadosamente en varios componentes (hojas, ramas con ≤ 2 cm de diámetro, material reproductivo (flores, frutos y semillas), y miscelánea) para estimar la contribución relativa de las distintas fracciones. Los muestreos se realizaron mensualmente durante 1,2 años en Pacurita y 1,1 años en Opogodó, luego se interpoló la PNN a un año. Asimismo, para determinar la contribución relativa de material reproductivo en función del material fotosintético (Pmr/Ph), se dividió la producción de material reproductivo (Pmr) sobre la producción de hojas (Ph) (Chave et al. 2010).

Toma de muestras de suelos

Para evaluar las propiedades de los suelos se emplearon muestras compuestas por subparcela 20 x 20 m, tomadas en las cuatro esquinas y en el centro de las mismas, colectadas en la capa de 0-20 cm de profundidad; para ello se retiró previamente el material orgánico no descompuesto de la superficie. De esta forma, en cada parcela se tomaron 25 muestras de suelos, para un total de 125 muestras en todo el estudio.

Análisis químicos de suelos

Los análisis de fertilidad de suelos fueron realizados en el Laboratorio de Biogeoquímica de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín, mediante las siguientes técnicas:

textura con el método de Bouyoucos, pH con Potenciómetro de suelos: agua 1:2, materia orgánica (MO) con el método de Walkley y Black y Volumetría, N total con el método de Micro-Kjeldahl, P con ácido L ascórbico y espectrofotómetro UV – VIS, y Ca, Mg, K con el método de acetato de amonio 1N, neutro y absorción atómica (Osorio 2014).

Análisis estadístico de los datos

Dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos evaluados con los estadísticos de Bartlett, Hartley y Kurtosis, la comparación de muestras de la $PPN_{hojarasca}$ y Pmr/Ph entre las localidades se evaluó mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (W) (Hoshmand 1998) usando el promedio por trampa. Asimismo, la relación entre los componentes de la $PPN_{hojarasca}$, la tasa de Pmr/Ph y las variables edáficas se evaluó mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (R_s), empleando los promedios de $PPN_{hojarasca}$ y Pmr/Ph de los 125 colectores y los datos de suelos de las 125 subparcelas de 20 x 20m. Adicionalmente, se empleó un análisis de componentes principales (ACP) para evaluar las relaciones lineales entre la $PPN_{hojarasca}$ y los diferentes componentes de la fertilidad edáfica. Los análisis se realizaron con los programas Statgraphics Centurion XV (Statistical Graphics Corp., 2002) y The R Project for Statistical Computing (www.r-project.org/).

RESULTADOS

Condiciones edáficas

Los suelos de las localidades de Opogodó y Pacurita se caracterizaron por ser extremadamente ácidos y con muy baja CICE. Asimismo, presentaron muy bajas concentraciones de P, Mg y Ca, mientras que los valores de K fueron intermedios. Las concentraciones edáficas de P y Ca fueron similares en las dos localidades; el resto de los parámetros presentaron diferencias significativas (tabla 2). Particularmente, en la localidad de Pacurita, los suelos presentaron extrema acidez, porcentajes altos de saturación de Al (saturación de Al = 57,21%) y mayor contenido de limo y arcilla. Mientras que en Opogodó, se presentaron suelos más arenosos con concentraciones más altas de MO y N (MO = 11,94%; N = 0,61%). En síntesis, basados en la menor acidez, las altas concentraciones de MO y N, y en los valores intermedios de K, se considera que los suelos de Opogodó fueron más fértiles (tabla 2).

Tabla 2. Parámetros de fertilidad edáfica en dos bosques pluviales tropicales del Chocó, Colombia. Los datos son los promedios \pm desviación estándar. En la prueba de *Mann-Whitney* los asteriscos indican diferencias significativas (*) $P < 0,05$; (**) $P < 0,01$; (***) $P < 0,0001$; ns $P > 0,05$.

Parámetros	Opogodó	Rango	Pacurita	Rango	Prueba de Mann-Whitney
pH	4.97	4.22 - 5.51	4.03	3.68 - 4.37	-1869,0***
Aluminio (cmol kg ⁻¹)	0,12 \pm 0,05	0,1 - 0,3	0,94 \pm 0,21	0,2 - 1,4	1790,0***
Saturación de Al (%)	12,65 \pm 5,25	3,78 - 31,57	57,21 \pm 9,61	15,6 - 71,06	1786,0***
Materia orgánica (%)	11,94 \pm 3,85	4,61 - 24,74	4,06 \pm 1,27	1,95 - 5,85	-1816,0***
Nitrógeno (%)	0,61 \pm 0,22	0,23 - 1,68	0,20 \pm 0,06	0,1 - 0,29	-1815,0***
Fósforo (ppm)	1,32 \pm 0,60	0,63 - 3,5	1,36 \pm 0,64	0,49 - 3,2	43,5 ns
Potasio (cmol kg ⁻¹)	0,23 \pm 0,08	0,06 - 0,48	0,17 \pm 0,09	0,03 - 0,47	-796,0***
Magnesio (cmol kg ⁻¹)	0,28 \pm 0,21	0,12 - 1,85	0,18 \pm 0,05	0,06 - 0,35	-964,0***
Calcio (cmol kg ⁻¹)	0,38 \pm 0,22	0,06 - 0,96	0,35 \pm 0,10	0,17 - 0,79	-89,0 ns
CICE (cmol kg ⁻¹)	1,03 \pm 0,38	0,56 - 2,64	1,64 \pm 0,26	0,77 - 2,19	1474,5***
Arcilla (%)	1,04 \pm 2,31	0,0 - 12,0	18,52 \pm 3,69	10,0 - 28,0	1772,5***
Limo (%)	13,23 \pm 4,97	4,0 - 28,0	28,12 \pm 6,21	8,0 - 40,0	1626,0***
Arena (%)	85,71 \pm 6,57	62,0 - 96,0	53,36 \pm 6,73	42,0 - 70,0	-1763,5***
Carbono (%)	6,93	2,65 - 14,35	2,35	1,13 - 3,39	-1816,0***
C/N	11,35	2,49 - 11,7	11,77	11,17 - 11,98	35,0 ns
N/P	0,46	0,10 - 2,0	0,15	0,03 - 0,59	-1541,0***
Número de muestras	75		50		

Producción de hojarasca ($PPN_{hojarasca}$)

En la localidad de Opogodó la $PPN_{hojarasca}$ total fue de 7,82 t ha⁻¹ año⁻¹, distribuida en 63% en hojas, 19% en tallos, 4% material reproductivo, y 13% miscelánea (tabla 3). Mientras que, en la localidad de Pacurita se registró una producción total de hojarasca de 7,35 t ha⁻¹ año⁻¹, distribuidas en 62% en hojas, 18% en tallos, 5% en material reproductivo, y 13% en miscelánea. Por su parte, la relación Pmr/Ph fue similar en ambas localidades. En general, la $PPN_{hojarasca}$ total no presentó diferencias significativas entre localidades ($W = -193,0$; $p = 0,331$) (tabla 3).

La $PPN_{hojarasca}$ presentó fluctuaciones marcadas a través del tiempo en Opogodó (figura 1) y Pacurita (figura 2). Particularmente en Opogodó, la producción de hojas

presentó sus mayores valores en los meses de diciembre, enero, marzo, abril y septiembre. La producción de tallos presentó sus picos en marzo, junio y septiembre. Mientras que, la producción de miscelánea y de material reproductivo fue mayor en marzo (figura 1). En Pacurita, la producción de hojas presentó sus picos en agosto, diciembre y mayo. La mayor producción de tallos se presentó en agosto. Finalmente, el material reproductivo y la miscelánea presentaron poca variación en su producción (figura 2).

Relación entre la producción de hojarasca y la fertilidad edáfica

La correlación mostró que la $PPN_{hojarasca}$ total se relacionó negativamente con el limo ($r = -0,22$; $p < 0,05$);

Tabla 3. Producción de hojarasca en dos bosques pluviales tropicales de las localidades de Opogodó y Pacurita en el Chocó biogeográfico, Colombia. Donde Pmr/Ph es la relación producción de material reproductivo/producción de hojas,

Opogodó	Hojas	Tallos	Material Reproductivo	Miscelánea	Total	Relación Pmr/Ph
Producción de hojarasca (t ha ⁻¹ año ⁻¹)	4,98	1,48	0,30	1,07	7,82	0,06
Porcentaje (%)	63,59	18,98	3,81	13,62	100,00	--
Desviación estándar	0,99	1,00	0,21	0,64	2,05	0,04
Kurtosis	1,41	8,38	0,50	3,30	2,76	1,35
Pacurita						
Producción de hojarasca (t ha ⁻¹ año ⁻¹)	4,58	1,35	0,41	1,01	7,35	0,09
Porcentaje (%)	62,33	18,42	5,59	13,67	100,00	--
Desviación estándar	1,26	0,74	0,42	0,29	1,70	0,10
Kurtosis	27,52	23,14	7,73	0,33	15,91	9,15

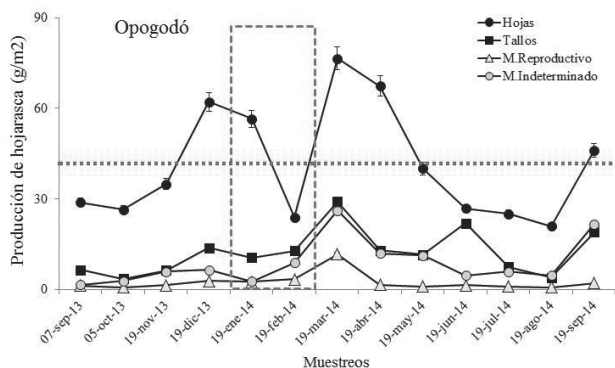


Figura 1. Producción de hojarasca en el bosque pluvial tropical de Opogodó, municipio de Condoto, en el Chocó biogeográfico, Colombia. En la Figura la línea roja representa el promedio mensual de producción de hojas. La línea azul corresponde a los meses de menor precipitación según datos de Poveda *et al.* (2004) y Ruiz-IDEAM (2010).

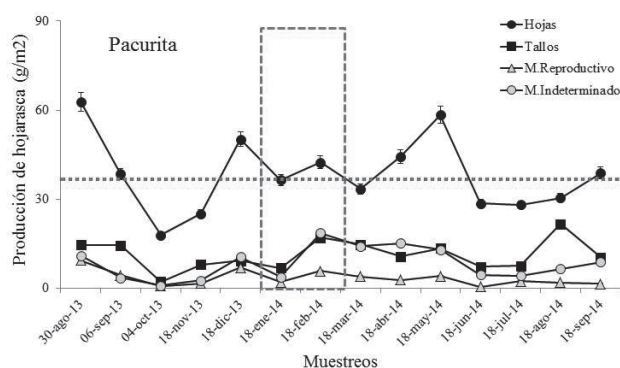


Figura 2. Producción de hojarasca en el bosque pluvial tropical de Pacurita, en el municipio de Quibdó, en el Chocó biogeográfico, Colombia. En la Figura la línea roja representa el promedio mensual de producción de hojas. La línea azul corresponde a los meses de menor precipitación según datos de Poveda *et al.* (2004) y Ruiz-IDEAM (2010).

pero no presentó correlación con las demás variables edáficas (tabla 4). Asimismo, se evidenció que algunas correlaciones entre las variables edáficas y los componentes de la PPN_{hojarasca} fueron significativas, pero con valores muy bajos de asociación (tabla 4). La producción de hojas presentó asociación positiva con el pH, MO, N total y la arena; mientras que la relación fue negativa con el Al,

CICE y limo. La producción de tallos presentó correlación negativa con el P ($r=-0,22$; $p<0,05$). La producción del material reproductivo se relacionó positivamente con el Ca y CICE. La cantidad de miscelánea se asoció negativamente con el Mg ($r=-0,18$; $p<0,05$). Finalmente, la relación Pmr/Ph se asoció positivamente con Al, Ca, CICE y arcilla, mientras que con el N total la relación fue negativa (tabla 4).

Tabla 4. Coeficiente de correlación por rangos de Spearman entre los valores de producción de hojarasca y parámetros edáficos en bosques pluviales tropicales de las localidades de Pacurita y Opogodó en el Chocó, Colombia. N = 125. Los asteriscos indican correlaciones significativas (*) P < 0.05; (**) P < 0.01; (***) P < 0.0001; ns P > 0.05.

Parámetros edáficos	Hojas	Tallos	Reproductivo	Indeterminado	Total	Relación Pmr/Ph
pH	0,22*	0,09ns	-0,05ns	0,02ns	0,15ns	-0,09ns
Aluminio	-0,28**	-0,02ns	0,12ns	0,15ns	-0,11ns	0,19*
Materia orgánica	0,23**	0,03ns	-0,12ns	-0,14ns	0,09ns	-0,16ns
Nitrógeno	0,25**	0,06ns	-0,13ns	-0,11ns	0,11ns	-0,17*
Fósforo	-0,04ns	-0,22*	-0,14ns	-0,02ns	-0,11ns	-0,14ns
Potasio	0,03ns	-0,03ns	0,12ns	-0,02ns	0,01ns	0,07ns
Calcio	-0,05ns	0,13ns	0,23**	0,09ns	0,09ns	0,22*
Magnesio	0,15ns	-0,08ns	-0,08ns	-0,18*	0,02ns	-0,11ns
CICE	-0,22*	0,04ns	0,21*	0,13ns	-0,01ns	0,25**
Arena	0,26**	0,07ns	-0,11ns	-0,02ns	0,17ns	-0,14ns
Limo	-0,30**	-0,09ns	0,09ns	-0,01ns	-0,22*	0,13ns
Arcilla	-0,16ns	-0,01ns	0,16ns	0,15ns	-0,02ns	0,19*

En el ACP se conformaron cinco componentes principales significativos que explicaron el 78% de las variaciones lineales de los datos edáficos y de $PPN_{hojarasca}$. El primer componente principal explicó el 36% de variación de los datos (eigenvalue = 6,61); en este componente se evidenció un gradiente de condiciones edáficas formadas por las diferencias en pH, Al, N, MO, arena, limo y arcilla de los suelos de las localidades de Opogodó y Pacurita (figura 3). El segundo componente explicó el 14% de la variación de los datos (eigenvalue = 2,65); en este componente se denotó un segundo gradiente generado por la $PPN_{hojarasca}$ total y por componentes. En general, el ACP mostró que la relación entre la $PPN_{hojarasca}$ y las condiciones edáficas es débil a escala local (figura 3).

DISCUSIÓN

Producción de hojarasca en bosques pluviales tropicales. La $PPN_{hojarasca}$ registrada en los bosques de Opogodó ($7,82 t ha^{-1} año^{-1}$) y Pacurita ($7,35 t ha^{-1} año^{-1}$) (tabla 3), fue similar a la evaluada en Salero (con $7,2 t ha^{-1} año^{-1}$) (Quinto-Mosquera et al. 2007) en un bosque pluvial tropical de baja fertilidad en el Chocó biogeográfico (tabla 5). Sin embargo, fue levemente menor que la registrada en los

bosques pluviales tropicales del Bajo Calima ($8,1 t ha^{-1} año^{-1}$), Chocó biogeográfico (Rodríguez 1989). Ambos bosques pobres en nutrientes también, particularmente los suelos del Bajo Calima presentan una disponibilidad edáfica de P muy baja, con valores de entre 2,35 y 3,0 ppm

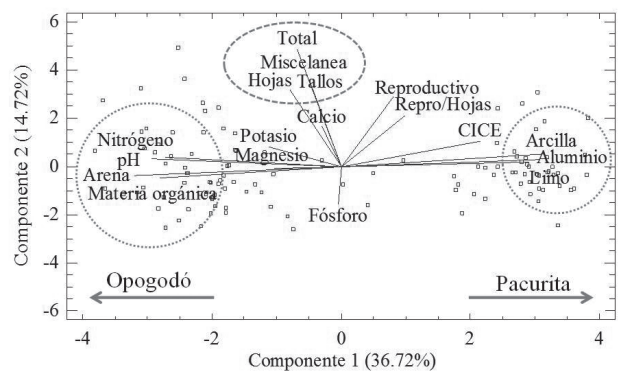


Figura 3. Análisis de componentes principales de las variables de producción de hojarasca y condiciones edáficas en bosques pluviales tropicales de las localidades de Opogodó y Pacurita, en el Chocó biogeográfico, Colombia.

Tabla 5. Tasas de producción de hojarasca en bosques húmedos y pluviales tropicales maduros con distintos tipos de suelos. Modificado de Vitousek y Sanford (1986), Rodríguez (1989), Quinto *et al.*, (2007) y Chave *et al.*, (2010)

Categorías de Suelos	Sitios	Producción Hojarasca Total	Rango de Producción Total	Hojas	Material Reproductivo	Relación Pmr/Ph	Referencia
Suelos fértiles jóvenes o húmedos (Cambisol. Fluvisol/ Gleyson. Gleysol. Histosol y Leptosol).	11	8,18	4,17 - 11,21	5,61	1,01	0,19	Chave <i>et al.</i> (2010)
Suelos infértiles antiguos (Ferralsol)	26	7,15	0,62 - 10,74	5,40	0,59	0,17	Chave <i>et al.</i> (2010)
Suelos infértiles muy permeables (Arenosol y Podzol)	6	5,27	2,43 - 7,44	3,95	1,33	0,08	Chave <i>et al.</i> (2010)
Suelos ácidos relativamente fértiles (Plinthosol. Acrisol y Alisol)	24	9,54	6,8 - 12,47	6,52	0,96	0,11	Chave <i>et al.</i> (2010)
Suelos moderadamente fértiles	10	10,50	8,1 - 12,4	-	-	-	Vitousek y Sanford (1986)
Suelos infértiles (Oxisoles/ Ultisoles)	11	8,80	5,8 - 12,0	-	-	-	Vitousek y Sanford (1986)
Suelos Spodosols/Psamments	2	7,40	5,6 - 9,2	-	-	-	Vitousek y Sanford (1986)
Suelos ácidos infértiles de Salero, Chocó biogeográfico (Acrisol/Ultisol)	1	7,2	6,28 - 8,0	4,34	0,34	0,079	Quinto <i>et al.</i> (2007)
Suelos infértiles de Bajo Calima, Chocó biogeográfico (Inseptisol)	1	8,1	-	6,70	0,09	0,013	Rodríguez (1989)
Suelos ácidos moderadamente fértiles de Opogodó, Chocó (Acrisol/Ultisol)	1	7,82	5,40 - 15,56	4,98	0,3	0,06	Presente estudio
Suelos ácidos infértiles de Pacurita. Chocó (Acrisol/ Ultisol)	1	7,35	4,81 - 16,33	4,58	0,41	0,09	Presente estudio

en los primeros 20 cm de suelos (Rodríguez 1989); similar a Opogodó y Pacurita donde se registraron valores muy bajos de P edáfico (1,32 y 1,36 ppm, respectivamente) (tabla 2).

La $PPN_{hojarasca}$ registrada en el presente estudio se encuentran dentro del rango de entre 5,8–12,0 t ha⁻¹ año⁻¹ reportado para bosques lluviosos tropicales con suelos de baja fertilidad (Oxisoles y Ultisoles) (Vitousek y Sanford

1986). Igualmente, los valores de Opogodó y Pacurita se encuentran dentro del rango de entre 5,2–12,5 t ha⁻¹ año⁻¹, registrado por Chave *et al.* (2010) para bosques tropicales maduros de Suramérica, pero con valores levemente inferiores al promedio de 8,6 t ha⁻¹ año⁻¹ (tabla 5).

La $PPN_{hojarasca}$ registrada en bosques pluviales del Chocó biogeográfico con suelos infértiles (Rodríguez 1989,

Quinto-Mosquera et al. 2007) fue menor que la reportada en otros bosques tropicales con mayor fertilidad (tabla 5). Con valores promedio de $PPN_{hojarasca}$ de $7,4 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en suelos infértiles, y de $9,4 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en suelos fértiles ($T=-2,83$; $p = 0,019$; $n=11$) (tabla 5). Esto corroboró la hipótesis de la limitación de la PPN por la disponibilidad de nutrientes del suelo en bosques lluviosos tropicales de baja altitud (Vitousek 1984, Vitousek y Sanford 1986, Aragão et al. 2009, Chave et al. 2010).

Asimismo, al comparar la $PPN_{hojarasca}$ de distintas regiones del Chocó Biogeográfico (promedio de $7,61 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Rodríguez 1989, Quinto-Mosquera et al. 2007), con la de otros bosques lluviosos tropicales con similar tipo de suelos (Acrisoles/Ultisoles), pero con menor precipitación ($<5.000 \text{ mm anuales}$) (promedio de $PPN_{hojarasca}$ de $8,12 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), se observó que aunque la $PPN_{hojarasca}$ de los bosques del Chocó es levemente menor (tabla 5), tales diferencias no fueron estadísticamente significativas ($T=0,563$; $p=0,587$; $n=11$). Por lo tanto, estos resultados no corroboran la hipótesis de Schuur (2003) quien afirmó que las lluvias excesivas reducen la PPN. Al parecer, a pesar de que la alta pluviosidad que ocasiona las pérdidas de nutrientes por lixiviación (Austin y Vitousek 1998), condiciones de estrés por anoxia y reducción en las tasas de descomposición de MO, mineralización y nitrificación de N (Alvarez-Clare y Mack 2011, Posada y Schuur 2011); afecta poco la $PPN_{hojarasca}$ total en estos bosques. Seguramente, los componentes más lábiles de la hojarasca, como las hojas, son más susceptibles a cambios en los niveles de precipitación en los trópicos.

¿Qué tanto las condiciones edáficas limitan la producción de hojarasca en bosques tropicales hiperpluviales? En el presente estudio la $PPN_{hojarasca}$ (total y por componentes) presentó correlaciones significativas con las condiciones edáficas (tabla 4). Aunque estas relaciones fueron débiles, evidencian la influencia de la fertilidad del suelo sobre la PPN del ecosistema. Particularmente, la producción de hojas se asoció positivamente con el contenido de arena, pH, MO y N total; y con el Al, CICE y limo la relación fue negativa. Esto es evidencia de una posible relación entre la PPN del bosque y algunas condiciones edáficas (pH, MO, N total, CICE, Al y textura). En síntesis, se confirmó débilmente la hipótesis de la limitación de la PPN por la fertilidad del suelo en los bosques lluviosos tropicales de baja altitud del Chocó biogeográfico.

En los bosques del Chocó existió una relación significativa entre los componentes de la $PPN_{hojarasca}$ (hojas y material reproductivo) con la MO, N total, CICE y Ca del suelo,

pero no con la disponibilidad edáfica de P (tabla 4). Estas observaciones contradicen en estos bosques (escala local), lo planteado en la hipótesis de la limitación de la PPN generada por el P en bosques tropicales de baja altitud (escala global) (Vitousek 1984, Silver 1994, Paoli et al. 2005, Paoli y Curran 2007, Aragão et al. 2009). Probablemente, lo que se está evidenciando en los bosques de Opogodó y Pacurita es una limitación de la PPN generada por múltiples macro y micro nutrientes y otras propiedades del suelo; esto es similar a lo reportado por Mirmanto et al. (1999) y Kaspari et al. (2008) quienes observaron incrementos en $PPN_{hojarasca}$ con la adición de N y P al suelo.

El hecho que la mayoría de las correlaciones entre la $PPN_{hojarasca}$ y las condiciones edáficas fueran débiles (figura 1), probablemente se debe a las siguientes razones. Primero, la variación de los parámetros de fertilidad de los suelos fue estrecha, especialmente el P disponible (Rango = $0,49-3,5 \text{ ppm}$) (tabla 2), pues se evaluó en una escala local y los suelos de las parcelas fueron poco fértiles, por lo que pudo no haberse formado un verdadero gradiente de fertilidad. Si bien varios estudios han reportado variación en la $PPN_{hojarasca}$ con la disponibilidad de nutrientes (Vitousek 1984, Aragão et al. 2009), ello es detectable solamente cuando existe un verdadero gradiente de fertilidad generado con la comparación de bosques tropicales con diferente concentración de nutrientes (Silver 1994), como lo reportaron Aragão et al. (2009), quienes para evaluar la relación entre la PPN y el suelo en la Amazonia utilizaron un rango de disponibilidad edáfica de P de entre $7,3-80,0 \text{ ppm}$. Asimismo, el gradiente de fertilidad se puede inducir experimentalmente mediante la aplicación de nutrientes y fertilizantes al suelo (Mirmanto et al. 1999; Kaspari et al. 2008; Sayer et al. 2012), lo cual no se hizo en el presente estudio. Segundo, la magnitud y patrones espaciales de $PPN_{hojarasca}$ en ecosistemas boscosos están determinados por factores biológicos tales como especie arbórea, tasas de crecimiento, edad, área basal, densidad y particulares del dosel (Bray y Gorham 1964). También están determinados por la influencia de factores ambientales tales como temperatura, disponibilidad de agua y nutrientes que limitan la PPN (Vitousek 1984, Silver 1994, Joergensen et al. 1995). Dado que, en este estudio los factores ambientales (precipitación y algunos parámetros edáficos) fueron similares (tabla 1 y 2), futuros estudios podrían explorar si la mayor parte de la variación en la $PPN_{hojarasca}$ posiblemente es explicada por factores biológicos como la densidad arbórea, diversidad de especies, características del dosel y patrones fenológicos, entre otros (Bray y Gorham 1964, Williams-Linera y Meave 2002, Prause et al. 2003). Por otra parte, la alta

diversidad de especies arbóreas de la región (≈ 150 ssp. por ha) (Quinto-Mosquera y Moreno-Hurtado 2014) puede ser también un factor fundamental porque posibilita la existencia de múltiples estrategias de captura de nutrientes (Williams-Linera y Meave 2002, Alvarez-Clare y Mack 2011) que dificultan observar relaciones significativas entre $PPN_{hojarasca}$ y condiciones edáficas. Otra hipótesis que puede estar explicando los resultados es la hipoxia de los suelos causados por el anegamiento, lo cual ha sido propuesto en Kozłowski (1984, 1997) y Kozłowski y Pallardy (1997). Esto podría aplicar a Opogodó donde se observaron algunos charcos y quebradas cerca de las parcelas, además la topografía es más plana (tabla 1); por lo cual, al presentarse lluvias intensas se generan encharcamientos, pantanos y condiciones de anoxia. Esta situación estaría afectando la $PPN_{hojarasca}$; puesto que, según Kozłowski (1984) bajo condiciones temporales de encharcamientos rápidamente la disponibilidad de O_2 del suelo se reduce, y se altera el metabolismo de las plantas; con lo cual, se cierran los estomas, se reduce la fotosíntesis, la translocación de carbohidratos y la absorción de nutrientes del suelo (Kozłowski 1984, 1997). Asimismo, se inhiben la formación y expansión de hojas, se reduce la elongación de entrenudos, se genera clorosis que induce senescencia y abscisión foliar prematuras (Kozłowski y Pallardy 1997). Específicamente, la abscisión foliar prematura posiblemente explica porque la $PPN_{hojarasca}$ fue levemente mayor en los bosques de Opogodó.

¿La fertilidad edáfica afecta la asignación relativa de carbono en los distintos componentes de la producción de hojarasca? En general, la relación Pmr/Ph presentó correlaciones débiles con el Al, Ca, CICE, N total y arcilla (tabla 4). Dichas relaciones fueron débiles debido posiblemente a que no hubo diferenciación significativa en la disponibilidad de P edáfico entre los sitios muestreados; situación que imposibilitó corroborar localmente la hipótesis que plantea que en suelos deficientes en P se invierte menos en la construcción de órganos reproductivos en relación con la producción de hojas (Chave et al. 2010).

Al comparar los valores de producción de órganos reproductivos en distintos bosques tropicales, se denotó un incremento en la generación de estructuras reproductivas con la fertilidad (tabla 5). Asimismo, la producción de estructuras reproductivas y la relación Pmr/Ph fueron menores en los bosques pluviales tropicales de baja fertilidad, en comparación con la registrada en bosques tropicales de mayor fertilidad, como lo reportaron Chave et al. (2010) (tabla 5); lo cual corrobora, a escala regional (Suramérica), la hipótesis del cambio en la asignación

de carbono en la producción de los componentes de la hojarasca (fotosintético vs. reproductivos) con el incremento en fertilidad edáfica, contrario a lo observado a escala local en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto fue financiado por el Convenio 0010-2013 firmado entre la Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”, la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y el Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación – COLCIENCIAS, en el marco del proyecto titulado: “Evaluación del efecto de la fertilización del suelo sobre la PPN de bosques pluviales tropicales del departamento del Chocó (CÓDIGO: 1128-569-35113)”. Agradecemos la hospitalidad de los habitantes de las localidades de Opogodó y Pacurita.

REFERENCIAS

- Alvarez-Clare S, Mack MC. 2011. Influence of precipitation on soil foliar nutrients across nine Costa Rican forests. *Biotropica*, 43 (4): 433-441.
- Aragão LE, Malhi Y, Metcalfe DB, Silva-Espejo JE, Jiménez E, Navarrete D, Almeida S, Costa ACL, Salinas N, Phillips OL, erson LO, Alvarez E, Baker TR, Goncalvez PH, Huamán-Ovalle J, Mamani-Solórzano M, Meir P, Monteagudo A, Patiño S, Peñuela MC, Prieto A, Quesada CA, Rozas-Dávila A, Rudas A, Silva Jr JA, Vásquez R. 2009. Above-below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6 (12): 2759-2778.
- Austin AT, Vitousek PM. 1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawaii. *Oecologia*, 113 (1): 519-529.
- Bray JR, Gorham E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, 2:101-157.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York (U.S.A): Springer-Verlag New York, Inc. p. 436.
- Chave J, Navarrete D, Almeida S, Álvarez E, Aragão LEOC, Bonal D, Châtelet P, Silva-Espejo JE, Goret JY, von Hildebr P, Jiménez E, Patiño S, Peñuela MC, Phillips OL, Stevenson P, Malhi Y. 2010. Regional seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7 (1): 43-55.
- Clark DA, Brown S, Kicklighter DW, Chambers JD, Thomlinson JR, Ni J, Holland EA. 2001a. Net primary production in forest: An evaluation synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11 (2): 371-384.
- Clark DA, Brown S, Kicklighter DW, Chambers JD, Thomlinson JR, Ni J. 2001b. Measuring net primary production in forest: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11 (2): 356-370.

- Cleveland CC, Townsend AR, Taylor P, Alvarez-Clare S, Bustamante M, Chuyong G, Dobrowski SZ, Grierson P, Harms KE, Houlton BZ, Marklein A, Parton W, Porder S, Reed SC, Sierra CA, Silver WL, Tanner EVJ, Wieder WR. 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients climate in tropical rain forest: a Pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 2011(14): 939–947.
- Del Grosso S, Parton W, Stohlgren T, Zheng DL, Bachelet D, Prince S, Hibbard K, Olson R. 2008. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology*, 89 (8): 2117-2126.
- Field CB, Behrenfeld MJ, Rerson JT, Falkowski P. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281 (5374): 237-240.
- Gardi C, Angelini M, Barceló S, Comerma J, Cruz Gaistardo C, Encina Rojas A, Jones A, Krasilnikov P, Mendonça Santos Brefin ML, Montanarella L, Muñiz Ugarte O, Schad P, Vara Rodríguez MI, Vargas R. 2014. Atlas de suelos de América Latina y el Caribe. Luxembourg: Comisión Europea - Oficina de Publicaciones de la Unión Europea. p.176.
- Holdridge LP. 1996. *Ecología basada en las zonas de vida*. 5ª. ed. San José (Costa Rica): Instituto Interamericano para la Agricultura. p. 216.
- Hoshmand AR. 1998. *Statistical methods for environmental and agricultural sciences*. 2ª ed. New York (U.S.A): CRC Press LLC. p. 439.
- IGAC. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 2002. Mapa de suelos de Colombia. Descargado de: <http://mapascolombia.igac.gov.co/wps/portal/mapasdecolombia/>
- IPCC. Intergovernmental Panel Change Climate. 2007. Summary for policymakers. A report of working group i of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Descargado de: <http://www.ipcc.ch/>
- Joergensen RG, Kubler H, Meyer B, Wolters V. 1995. Microbial biomass in soils of beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Biology and Fertility of Soils*, 19 (2): 215-219.
- Kaspari M, Garcia MN, Harms KE, Santana M, Wright SJ, Yavitt JB. 2008. Multiple nutrients limit litterfall decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters*, 11(1): 35-43.
- Kozłowski T. 1984. Plant responses to flooding of soil. *BioScience*, 34 (3): 162-167.
- Kozłowski T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1 (7): 1-29.
- Kozłowski T, Pallardy SG. 1997. Growth control in woody plants. San Diego (U.S.A): Academic Press. p. 631.
- Malagon D, Pulido C, Llinas RD, Chamorro C, Fernández J. 1995. Suelos de Colombia. Origen, evolución, clasificación, distribución y uso. Bogotá (Colombia): Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Subdirección de Agrología. p.632.
- Malhi Y, Doughty C, Galbraith D. 2011. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366 (1582): 3225-3245.
- Martínez JO. 1993. Geomorfología. En: Leyva P. Editor. Colombia Pacífico, Tomo I. Fondo para la Protección del Medio Ambiente “José Celestino Mutis” FEN Colombia.
- Martínez-Yrizar A, Sarukhán J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 6 (4): 433-444.
- Mirmanto E, Proctor J, Green J, Nagy L, Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354 (1391):1825-1829.
- Osorio NW. 2014. Manejo de nutrientes en suelos del Trópico. 2ª ed. Medellín (Colombia): Editorial L. Vieco S.A.S. p. 416.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. 2011. A large persistent carbon sink in the world’s forests. *Science*, 333 (6045): 988-993.
- Paoli GD, Curran LM, Zak DR. 2005. Phosphorus efficiency of aboveground productivity in Bornean rain forest: evidence against the unimodal efficiency hypothesis. *Ecology*, 86 (6): 1548-1561.
- Paoli GD, Curran LM. 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of southwestern Borneo. *Ecosystems*, 10 (3): 503-518.
- Posada JM, Schuur EAG. 2011. Relationships among precipitation regime, nutrient availability, and carbon turnover in tropical rain forests. *Oecologia*, 165 (3): 783-795.
- Poveda IC, Rojas C, Rudas A, Rangel O. 2004. El Chocó biogeográfico: Ambiente Físico. En: Rangel O. Editor. Colombia Diversidad Biótica IV. El Chocó biogeográfico/ Costa Pacífica. Bogotá (Colombia): Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. p. 1024.
- Prause J, Arce de Caram G, Angeloni PN. 2003. Variación mensual en el aporte de hojas de cuatro especies forestales nativas del Parque Chaqueño Húmedo (Argentina). *Revista de Ciencias Forestales – Quebracho*, 10: 39-45.
- Quinto-Mosquera H, Ramos-Palacios YA, Bonilla DA. 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 (1): 28-41.
- Quinto-Mosquera H, Moreno-Hurtado FH. 2014. Diversidad florística arbórea y su relación con el suelo en un bosque pluvial tropical del Chocó Biogeográfico. *Revista Árvore, Viçosa*, 38 (6): 1123-1132.
- R Development Core Team. 2012. R: A language environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0. Descargado de <http://www.r-project.org/>
- Rodríguez JC. 1989. Consideraciones sobre la biomasa, composición química y dinámica del bosque pluvial tropical de colinas bajas. Bajo Calima. Buenaventura, Colombia. Bogotá (Colombia): Corporación Nacional de Investigación y Fomento Forestal. CONIF. Serie Documental N° 16. p. 36.
- Ruiz–Murcia J. 2010. Cambio climático en temperatura, precipitación y humedad relativa para Colombia uso modelos meteorológicos de alta resolución (Panorama 2011-2100). Bogotá. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. Subdirección de Meteorología. Nota Técnica IDEAM–METEO/005-2010. p. 91.

- Saugier B, Roy J, Mooney HA. 2001. Estimations of global terrestrial productivity: Converging toward a single number? In: Roy J, Saugier B, Mooney HA. Editors. *Terrestrial Global Productivity*. San Diego (CA): Academic Press. p. 543-557.
- Sayer EJ, Wright SJ, Tanner EVJ, Yavitt JB, Harms KE, Powers JS, Kaspari M, Garcia MN, Turner BL. 2012. Variable responses of lowland tropical forest nutrient status to fertilization and litter manipulation. *Ecosystems*, 15 (3): 387-400.
- Schuur EAG. 2003. Net primary productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84 (5): 1165-1170.
- Silver W. 1994. Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia*, 98 (3): 336-343.
- Statistical Graphics Corp. 2002. *Statgraphics Plus Centurium Version 5.1*. Descargado de www.statgraphics.com
- Tanner E, Vitousek PM, Cuevas E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79 (1): 10-22.
- Vitousek PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65 (1): 285-298.
- Vitousek PM, Sanford RL. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 137-167.
- West R. 1957. *Las tierras bajas del Pacífico colombiano*. Instituto Colombiano de Antropología. Bogotá (Colombia): Imprenta Nacional de Colombia. p.300.
- Williams-Linera G, Meave J. 2002. Patrones Fenológicos. En: Guariguata M, Kattan G. Editores. 2002. *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Cartago (Costa Rica): Libro Universitario Regional. p. 692.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Peñuelas J, Hungate BA. 2011. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 17: 927-942.
- Zhao M, Running SW. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000–2009. *Science*, 329: 940-943.