

**PRODUCCIÓN DE HOJARASCA EN TRES
ESTADIOS SUCESIONALES
EN UN BOSQUE DE MONTAÑA, CHOCONTA, CUNDINAMARCA**

Tesis para optar el título de Biólogo por

Mauricio Julián Quintero Peñuela

Director: Jaime Vicente Estévez Barón, MSc

Codirector: Carlos Arturo Mejía, MSc

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES,
Departamento de Ciencias Biológicas**
Bogotá D.C., Mayo 2003.

Producción de Hojarasca en Tres Estadios Sucesionales de un Bosque de Montaña en el Municipio de Chocontá, Cundinamarca.

Tabla de Contenido

I.	Introducción.....	6
II.	Objetivo General.....	8
III.	Objetivos Específicos.....	8
IV.	Marco Teórico.....	9
	4.1. Bosque de Montaña.....	9
	4.2. Bosque Secundario.....	10
	4.3. Variables Ambientales.....	10
	4.3.1. Temperatura	
	4.3.2 Viento	
	4.3.3. Evapotranspiración	
	4.4. Sucesión Ecológica.....	12
	4.4.1. Teoría de la Sucesión	
	4.4.2 Tipos de Sucesión	
	4.4.2.1 Sucesión Degradativa.	
	4.4.2.2 Sucesión Alogénica	
	4.4.2.3 Sucesión Autogénica.	
	4.4.3. El Concepto de Clímax	
	4.4.4. Modelos de Sucesión Vegetal	
	4.5. Producción de hojarasca	17

V.	Materiales y Métodos.....	19
	5.1. Área de Estudio	
	5.2 Clima y vegetación	
	5.3 Metodología de campo	
	5.4 Análisis estadístico	
VI.	Resultados.....	27
	6.1 clima	
	6.2 Producción de hojarasca	
	6.3 Análisis estadístico	
VII.	Discusión de Resultados.....	36
	7.1 Producción de Hojarasca	
VIII.	Conclusiones y Recomendaciones.....	38
IX.	Bibliografía.....	39
X.	Anexos	

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1. Valores de la radiación solar, medios anuales (Cal/cm²) de los últimos 30 años (1966-2001) de la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.....21
- Figura 2. Valores de temperatura media anual (C °)de los últimos 30 años (1966-2000) de la zona de estudio. Estación la Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la corporación autónoma regional de Cundinamarca.....22
- Figura 3. Valores de velocidad del viento, (m/s) de los últimos 10 años (1991-2001) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.....22
- Figura 4. Valores de la precipitación, total anual de los últimos 45 años (1955-2002) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.....23
- Figura 5. Valores de la Humedad relativa media anual tomado en %,de los últimos 30 años (1966-2000) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.....23
- Figura 6. Valores de evaporación, total anual (mm) de los últimos 30 años (1966-1999) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.....24
- Figura 7. Descripción de la parcela y la trampa donde se recolectaron cada una de las muestras.....26
- Figura 8. Aporte porcentual de cada categoría a la biomasa total de la hojarasca producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99).29
- Figura 9. Producción total de hojarasca en cada uno de los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. El bosque 1 corresponde al estadio sucesional temprano, el bosque 2 corresponde al estadio sucesional intermedio y el bosque 3 corresponde al estadio sucesional maduro entresacado. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.....29.
- Figura 10. Producción total de la categoría “ hojas” en cada uno los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar..... 30

Figura 11. Producción total de la categoría “tallos” durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.....30

Figura 12. Producción total de la categoría flores producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.....31

Figura 13. Producción total de la categoría frutos durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.....31

Figura 14. Producción total de la categoría bromelias producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.....32

Tabla 1. Análisis de varianza de dos factores para la producción de hojarasca mensual, y sus diferentes categorías, en los tres estadios sucesionales evaluados. Las probabilidades resaltadas en negrilla corresponden a diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$).
.....34

Tabla 2. Coeficientes de correlación entre la producción de hojarasca total y categorías con climatológicos como temperatura, precipitación, Evapotranspiración, evaporación y velocidad del viento. $R^2 > 0.75$35

Producción de Hojarasca En Tres Estadios Sucesionales de un Bosque de Montaña en el Municipio de Chocontá, Cundinamarca.

I- Introducción

La producción de hojarasca es un proceso altamente estacional, aunque algunos factores biológicos como la edad de la comunidad, estadio sucesional en que se encuentre, la composición florística y las características fenológicas, entre otros, también pueden tener efectos importantes (Estévez & Viña 1999). La producción de hojarasca está estrechamente relacionada con las épocas climáticas, presentando valores altos en época seca (Tanner 1980), o por el contrario, un máximo de producción en la época de lluvias (Estévez & Viña 1999).

El proceso de producción de hojarasca está en cierto grado influenciado por la altura a la que se encuentra el bosque (Salazar 1989). En zonas altas, la producción de hojarasca es menor y a medida que el estadio sucesional avanza, la producción de hojarasca se hace mayor (Salazar 1989).

Con el presente trabajo se quiere dar una visión amplia sobre el proceso de producción de hojarasca en tres estadios sucesionales como parte esencial dentro de un modelo natural del reciclaje de materiales en la dinámica de los bosques estudiados. Finalmente el aporte de información fundamental del presente trabajo puede dar pie al establecimiento de posibles políticas de conservación y protección de bosques, referentes a ecosistemas específicos.

Debido que en la zona altoandina no hay suficientes estudios de producción de hojarasca para determinar a nivel de estadios sucesionales, nació la idea de realizar un proyecto que nos permitiera establecer:

1. Diferencias en la producción de hojarasca entre tres estadios sucesionales (temprano, intermedio y avanzado) y entre los meses estudiados (enero a octubre del año 99).
2. Diferencias en la producción mensual de cada una de las categorías, en las cuales fue clasificada la hojarasca (hojas, tallos, flores, frutos, bromelias, musgo-liquen y otros), siete categorías en total.

Adicionalmente se quiere observar si existe una estrecha relación entre la producción de hojarasca y ciertos factores climáticos como son: Temperatura, radiación solar, precipitación, evaporación, evapotranspiración y velocidad del viento, la cual puede determinar al proceso de producción de hojarasca como un evento influenciado principalmente por el clima.

II. Objetivo General

Observar si existe relación, entre la producción de hojarasca con ciertas variables ambientales (Temperatura, Radiación solar, Precipitación, Evaporación, Evapotranspiración, y Velocidad del viento), en los diferentes estadios sucesionales y entre épocas climáticas distintas dando información sobre la dinámica de las comunidades altoandinas.

III. Objetivos Específicos

- Cuantificar la producción de hojarasca en un periodo de 10 meses en cada estadio sucesional (temprano, intermedio y avanzado).
- Determinar la tasa de producción de hojarasca mensual total y por categorías.
- Establecer si existe relación estrecha entre los parámetros climáticos y la producción de hojarasca.
- Determinar si existen diferencias significativas en la producción de hojarasca entre 3 estadios sucesionales y entre los meses evaluados.

IV-Marco Teórico

4.1. Bosque de Montaña

En la región tropical la altitud modifica profundamente las condiciones climatológicas. Lo que distingue a las zonas montañosas, es precisamente el descenso respecto a la temperatura del ambiente que prevalece en las zonas bajas ecuatoriales o tropicales. En la zona andina, la disminución de la temperatura y de las lluvias con la altitud, determina un clima subtropical mas o menos acentuado, con dos variedades presentes. La primera, una estación seca con amplias oscilaciones térmicas mientras que la segunda presenta dos máximos de lluvia y sin estación seca propiamente dicha (Vásquez, V 1968).

Según Molano (1992) citado en Cavelier & Santos (1999) los bosques montanos tropicales en la zona andina han sufrido una presión de deforestación mayor que los bosques húmedos de tierras bajas a causa de los patrones de colonización. En Colombia, el proceso de deforestación ha reducido las áreas de bosque montano entre un 73% y un 90 % (Cavelier & Etter 1995). Como parte de este proceso, la mayoría de los bosques maduros montanos en Colombia, en particular los bosques alto andinos (ca. 2500- 3200 m.s.n.m.), fueron utilizados a partir de la década de los años 50 para la producción de carbón vegetal y posteriormente para la adecuación de pastizales para la ganadería de altura y para plantaciones de cultivo. Este proceso ocurrió de manera paralela en los bosques de piedemonte andino (300-800 m.s.n.m.) y en los bosques montanos bajos (ca. 1200- ca. 2500 m.s.n.m) donde el principal uso de la tierra después de la deforestación fue agrícola mas no ganadero (Cavelier & Santos 1999).

4.2. Bosque Secundario

La vegetación de un área que ha sido parcial o completamente removida, pero con un suelo bien desarrollado, con remanentes de semillas y esporas, la secuencia de especies que se desarrollan a partir del evento de perturbación, se conoce como sucesión secundaria. La pérdida local de especies arbóreas como resultado de enfermedades, vientos o fuego, puede originar sucesiones secundarias dentro de un mosaico (Begón *et al.* , 1996).

Dichas sucesiones se pueden originar a partir de plantaciones abandonadas, desarrolladas por dispersión de semillas provenientes de fragmentos de bosques circundantes.

4.3. Variables Ambientales

4.3.1. Temperatura

La temperatura en la superficie del suelo del bosque depende de la tasa de absorción de energía solar y de la tasa a la cual esta es disipada una vez que es absorbida, la cual es dependiente principalmente por la cantidad de vegetación y la cantidad de hojarasca acumulada en el suelo.

Dentro del bosque, los árboles sin follaje (como es el caso de árboles deciduos en la época de defoliación), tienden a reducir el movimiento del aire y permiten la entrada de radiación solar. Bajo estas condiciones, la temperatura media del aire puede ser mayor dentro del bosque que fuera de este (Spurr & Barnes 1973).

Cuando los árboles del bosque están frondosos, los extremos en las variaciones de temperatura dentro del bosque son menores que fuera, y la disminución de radiación dentro del bosque puede resultar un promedio anual menor en la temperatura del aire.

A nivel del bosque, las variaciones en la temperatura son menores cerca al dosel, que al suelo. (Spurr 1957).

4.3.2 Viento

El viento como factor ambiental tiene efectos en: (1)La regulación en gran medida de la evapotranspiración en las superficies foliares, ejerciendo así una mayor influencia en el régimen de agua líquida como requerimiento de la planta y al mismo tiempo mantiene frescas las hojas. (2)Circulación de pequeñas cantidades de dióxido de carbono en el aire hacia las superficies de las hojas, haciendo posible una mayor o menor fotosíntesis, incluso circulan sales y contaminantes atmosféricos que podrían afectar bosques o cultivos agrícolas. (3)Un efecto biológico menor del viento es el incremento y reducción circunstancial de iluminación dentro del bosque, resultado de la agitación y torsión del follaje. (4)El viento es la mayor causa de efectos dañinos a las plántulas y los tallos, influyendo también en la escisión de los peciolos de las hojas, generando caída de hojarasca por efectos mecánicos. (5) Finalmente, el viento es esencial para la diseminación de polen y para la dispersión de semillas de varias especies forestales.

Adicionalmente a esto, la velocidad del viento se ve disminuida en el bosque debido a la fricción con las diferentes superficies, dicha velocidad se ve afectada por el tipo de bosque (Reifsnyder, 1955 en Spurr & Barnes 1973).

4.3.3. Evapotranspiración

La evapotranspiración es la combinación de evaporación desde la superficie del suelo y la transpiración de la vegetación. Los mismos factores que dominan la evaporación desde una superficie de agua abierta también dominan la evapotranspiración, los cuales son: el suministro de energía y el transporte de vapor. Además, el suministro de humedad a la superficie de evaporación es un tercer factor que se debe tener en cuenta. A medida que el suelo se seca, la tasa de evapotranspiración cae por debajo del nivel que generalmente mantiene en un suelo bien humedecido. (Chow & Maidment, 1989).

Es difícil separar de la evapotranspiración la transpiración (agua que se evapora del interior de las plantas), se considera por lo tanto el efecto en conjunto *et.* 2/3 del agua precipitada en los continentes es evapotranspirada, 97% desde la superficie terrestre y 3% desde las superficies de agua (Chow & Maidment 1989).

4.4. Sucesión Ecológica

La sucesión se refiere al reemplazamiento de la biota por una de diferente naturaleza en un área determinada donde plantas tanto animales están incluidos (Spurr & Barnes 1973).

La sucesión ecológica es una característica intrínseca de la comunidad en el tiempo. Como un patrón continuo no asociado a épocas del año de colonización y extinción de poblaciones de especies. La secuencia temporal de aparición y desaparición de especies requiere que las condiciones, recursos e influencias de los competidores sean cambiantes

(Begón et al., 1996). Las especies varían en el espacio, pero sus patrones de abundancia también cambian con el tiempo. En cada caso las especies se encuentran o aparecen donde y cuando: (1) Son capaces de establecerse en una locación, (2) cuando existen las condiciones apropiadas y los recursos que necesitan se encuentran ahí, (3) que los predadores, competidores y parásitos estén excluidos. (Begon *et al.*, 1996).

4.4.1. Teoría de la Sucesión

La tendencia natural del desarrollo de los ecosistemas reconocible desde el punto de vista antropomórfico como un “plan de la naturaleza” ha llamado la atención del hombre por lo menos desde el origen de la agricultura. El continuo surgimiento de malezas y rastrojos después de perturbaciones introducidas, sigue siempre un patrón temporal reconocible, en el que las especies de las formas vegetales se suceden de acuerdo con una tendencia que de cierta forma podría predecirse (Salamanca & Camargo 1992).

Darwin anota ya en su “Origen de las Especies” (1859) la secuencia invariable en la transformación espontánea de paisajes alterados y abandonados por el hombre (Salamanca & Camargo 1992).

Una teoría general de la sucesión vegetal, y realmente la fundación de la Ecología vegetal como estudio de la dinámica de las comunidades vegetales, fue iniciada por Henry C. Cowles (1899) y continuado por Frederic E. Clements, quién elaboró una estructura filosófica de la sucesión vegetal (1916-1949) el cual intentó formalizar todas las

eventualidades de la dinámica de las comunidades vegetales. Un detallado análisis de sucesión vegetal ha sido entregado por Daubenmire (1968) (Jensen & Salisbury 1990).

El término sucesión es utilizado por primera vez por Clements (1916), para describir el proceso por el cual una parcela de superficie terrestre es colonizada por diversas especies vegetales que se van reemplazando en una serie temporal. Estas series en las que unas poblaciones van siendo reemplazadas por otras, son abstracciones de la sucesión real y constituyen las llamadas “seres ecológicas”. (Cambios graduales a través del tiempo). (Salamanca & Camargo, 1992).

Estas seres son ante todo una forma de describir la sucesión y con este propósito se dividen en etapas (v.gr. etapa de prado, de matorral, etc.) y estas etapas en fases (v. Gr. Prados ralos, pastos altos, etc.) (Margalef 1986 en Salamanca & Camargo, 1992).

La sucesión se basa en la observación de una dinámica que involucra todos los estratos y compartimentos del ecosistema. En concierto con la sucesión vegetal, se suceden las comunidades de herbívoros, carnívoros, parásitos y descomponedores, etc., y se transforma el medio físico. Por tanto, cuando se habla de sucesión se hace referencia a la transformación total y paulatina de la biota de un ecosistema hacia estados cada vez más complejos y estables (Odum 1983 en Salamanca & Camargo 1992).

De acuerdo a este modelo, se han establecido tipos de sucesiones donde el proceso de regeneración de bosque a partir de parcelas o terrenos abandonados por el hombre, o en lugares donde se ha presentado un grado de perturbación son continuos. En este proceso no existe una tendencia específica en los replazamientos .

Basados en esto podemos definir tipos de sucesiones primarias y secundarias.

En el tipo de sucesión primaria o pliceral, las condiciones adversas del terreno hacen que estas especies prefieran colonizar rápido pero no perdurar, por lo tanto no invierten demasiado en estructuras perdurables y poseen periodos cortos de vida alcanzando una reproducción acelerada y excesiva. Las adaptaciones que presentan dichas especies son generalistas ya que los rangos de variación en los factores ambientales que éstas especies toleran son bastante amplios (euritípicas) (Camargo & Salamanca 1992).

La vegetación en general consigue modificar aún mas el ambiente, pueden establecerse nuevas especies con una inversión aun mayor en la optimización del uso de los recursos, permitiendo una alta especialización ecológica, posible en ambientes físicos estables, gracias a la cual son altamente competitivos en su nicho, llegando a excluir a sus antecesoras (Pianka 1982 & Odum 1983, en Salamanca & Camargo 1992).

4.4.2 Tipos de Sucesión

Existen diferentes tipos de sucesión reportados en la literatura entre los que se encuentran:

Sucesión degradativa, Sucesión alogénica y sucesión autogénica.

4.4.2.1 Sucesión Degradativa

Sucesión que ocurre cuando un recurso degradable es utilizado sucesivamente por un número de especies. Estos reemplazamientos ocurren en escalas cortas de tiempo (Doube , 1987).Cualquier tipo de materia orgánica muerta aprovechable, es explotada por diferentes especies que la invaden y luego desaparecen; Con la degradación de la materia orgánica se utilizan unos recursos, y otros se hacen disponibles para especies invasoras posteriores. Este tipo de sucesión se conoce también como sucesión heterotrófica (Begon *et al.*,1996).

4.4.2.2 Sucesión Alogénica

En este caso, el nuevo hábitat no desaparece ni es degradado, pero es ocupado completamente por especies vegetales invasoras u organismos sésiles. Los reemplazamientos en esta sucesión ocurren como resultado de fuerzas fisicoquímicas externas y es conocida como sucesión secundaria. También referida como sucesión autotrófica (Begon *et al.*, 1996).

4.4.2.3 Sucesión Autogénica.

Sucesión que ocurre en áreas nuevamente expuestas y en ausencia de cambios graduales en factores abióticos. Estas toman cientos de años de su desarrollo en curso. Esta sucesión se presenta en casos donde la cobertura en vegetación ha sido completamente o parcialmente removida. Esta sucesión también se define como sucesión primaria (Begon *et al.*, 1996).

La distinción entre sucesión primaria y secundaria es mas o menos arbitraria que lo real, esto es mas bien una situación de conveniencia en la organización del material dentro de cambios dinámicos en la composición y estructura del bosque.

4.4.3. El Concepto de Clímax

Una comunidad vegetal puede ser considerada como el producto de interacciones del clima, de la biota asociada, del suelo , del sitio topográfico sobre un periodo de tiempo(Major, 1951 en Spurr & Barnes, 1963). Asumiendo la premisa en que un sitio cambia solo a través de interacciones entre la comunidad vegetal y su medio ambiente y no a través de cualquier factor externo, como fuego, viento, factor antrópico, o cambios en el clima regional.

El sitio permanece constante excepto, por cambios traidos por la sucesión vegetal en si, el último estado sucesional es llamado clímax (Spurr & Barnes, 1963).

4.5. Producción de hojarasca.

Todo material vegetal que es desprendido, que se acumula en el suelo del bosque se conoce como hojarasca, dicha producción es un indicador de procesos como la producción primaria neta, al afectar tanto el ambiente físico, como la estructura y la dinámica de las comunidades biológicas, especialmente las vegetales (Estévez & Viña , 1999).

Según varios estudios realizados, la producción de hojarasca permanece constante a lo largo del año para regiones tropicales, debido a que las condiciones climáticas no son tan cambiantes, presentando así mayores registros de producción para estas zonas, que para zonas templadas (Bray & Gorham, 1964, citado por León & Quiroga 1982).

La dependencia de la producción de hojarasca con respecto a la temperatura del aire es clara por debajo de un umbral de aproximadamente 15 grados C° de temperatura media anual. Por debajo de este punto las temperaturas resultan sub óptimas para la fotosíntesis en la mayoría de las especies (Sarmiento 1984 en Salazar 1989).

La medición de la producción de hojarasca es un estimativo de la producción primaria de los bosques (Salazar 1989). La producción primaria de los bosques de manglar se relaciona con la estructura fisiográfica del bosque así como con el régimen hídrico al que esté sujeto, la influencia de la marea, los vientos y en general las características climáticas y edáficas (Barreiro Ma T. 1999). La tasa de renovación de follaje al parecer se relaciona de manera inversa con el grado de desarrollo del bosque de manglar (Barreiro Ma T. 1999).

Existe una relación estrecha marcada entre el clima y la producción de hojarasca (marcado patrón estacional) con valores altos en época seca (Tanner 1980) o en la época de lluvias (v.gr. Steinhardt 1979; Weaver 1986 citado por Estévez, J.V. & Viña 1999). El factor que tiene mayor incidencia sobre la producción de hojarasca es la precipitación y la Evapotranspiración (Mentmeyer *et al.*, 1982. Bray & Gorham 1964; Swift & Anderson 1992 citados por Estévez & Viña 1999).

La acumulación de dicho material genera una capa de material vegetal que influye los diferentes ecosistemas terrestres trayendo consigo ventajas y desventajas para el sistema en general o para algunos de sus componentes. Por ejemplo dicha capa de material vegetal puede en cierta forma disminuir las condiciones abruptas del clima sobre el suelo, evitando que este sufra consecuencias como posible degradación, lixiviación de nutrientes o lavado de nutrientes por las lluvias disminuyendo la escorrentía y almacenando o reteniendo agua para aprovechamiento de las plantas. Aunque en algunos estudios de ciertos ecosistemas la biomasa de raíces y la acumulación de hojarasca en especial si limitan el establecimiento de plántulas de especies nativas (Cavelier & Tobler 1998). La falta de una capa profunda de hojarasca y humus sobre el suelo mineral puede ser un factor que contribuye de manera importante en el deterioro de estas capas superficiales del perfil del suelo y lo hacen muy susceptible a la erosión. (Salazar H. A. 1989).

V-Materiales y Métodos

5.1. Área de Estudio

El proyecto se realizó en la hacienda “El Santuario”, localizada en el municipio de Chocontá, en el departamento de Cundinamarca (Colombia), en las inmediaciones de la represa del “Sisga” (5° 01’ N, 73° 42’ W). Esta hacienda cuenta con aproximadamente 800

ha de bosque nativo alto andino, ubicadas entre los 2700 y 3100 m de altura sobre el nivel del mar. (Estevez, J.V. & Viña A. 1999).

Hace aproximadamente 40 años, la hacienda estaba dedicada a la ganadería, al cultivo de trigo y a la extracción selectiva de maderas finas, especialmente encenillo (*Weinmannia* spp.). Sin embargo, algunas zonas cubiertas por pastizales fueron abandonadas, lo que permitió la regeneración natural del bosque nativo. Actualmente la mayor parte de hacienda se encuentra cubierta por pastos mejorados para ganadería (principal actividad económica de la hacienda) y algunas áreas destinadas para el cultivo de papa. Adicionalmente, en la hacienda se encuentran aproximadamente 800 ha de bosque nativo en diferentes estadios de sucesión secundaria. Los estadios sucesionales tempranos son producto de la regeneración natural del bosque y los más avanzados son bosques de mayor edad que se encuentran entresacados en su mayoría. En el área también se pueden observar algunas áreas cubiertas con bosques monoespecíficos de Pino Pátula . (Estevez, J.V. & Viña, A. 1999).

Para los propósitos del presente estudio, se seleccionaron 3 estadios sucesionales:

un bosque en un estadio sucesional temprano, de aproximadamente 30 años de edad, localizado a 2810 m, un bosque en un estadio sucesional intermedio, de aproximadamente 40 años de edad, localizado a 2885 m , y un bosque maduro entresacado, localizado a 3000 m. (Estévez, J.V. & Viña A. 1999).

5.2.Clima y Vegetación

La radiación solar en la zona de estudio durante los últimos treinta años presentan un promedio de 343.5 cal/cm² presentando una disminución por debajo del promedio entre 1997 y el año 2000. Los máximos y mínimos anuales son 459.7 y 230.8 cal/cm².

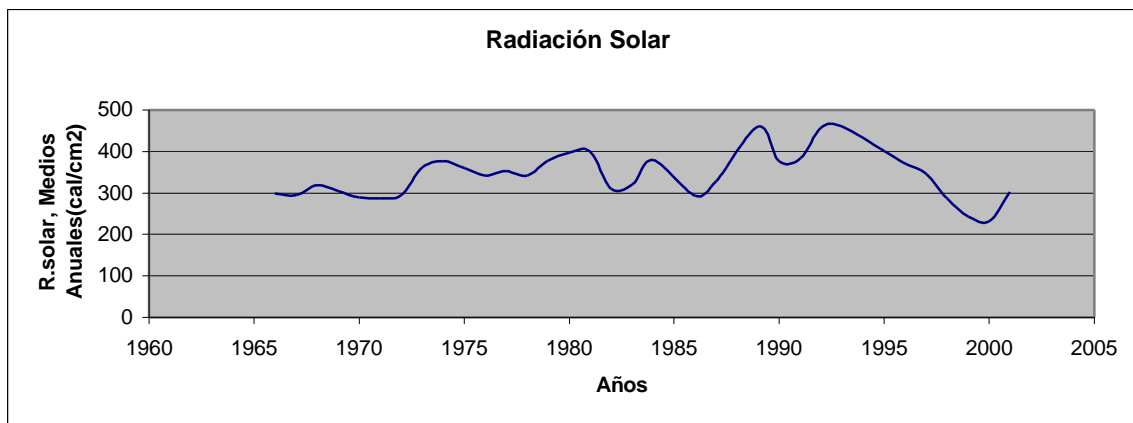


Figura 1. Valores de la radiación solar, medios anuales (Cal/cm²) de los últimos 30 años (1966-2001) de la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.

La temperatura media anual en los últimos treinta años fue de 12 °C permaneciendo constante con variaciones muy pequeñas entre los máximos y mínimos

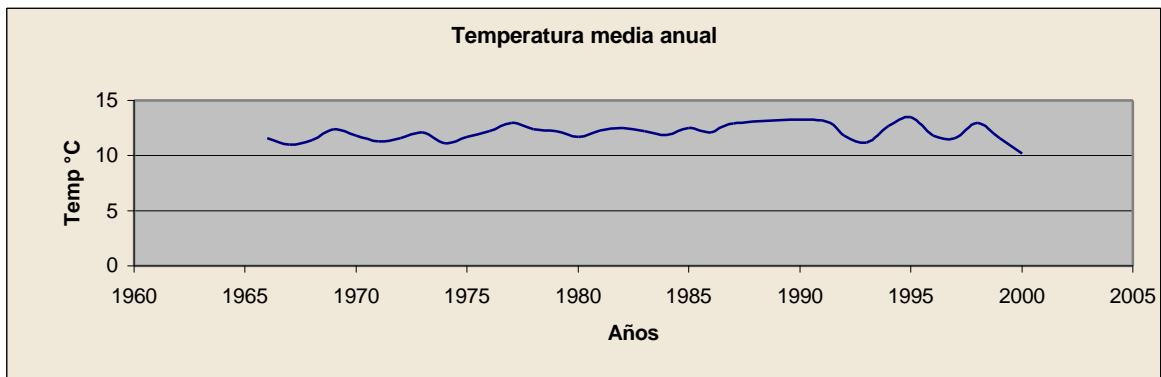


Figura 2. Valores de temperatura media anual (C °) de los últimos 30 años (1966-2000) de la zona de estudio. Estación la Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la corporación autónoma regional de Cundinamarca.

La velocidad del viento es descrita entre los años 1991 y 2001, presentando un máximo de 2.3 m/s y un mínimo de 1.8 m/s, con una media de 2.1 m/s.

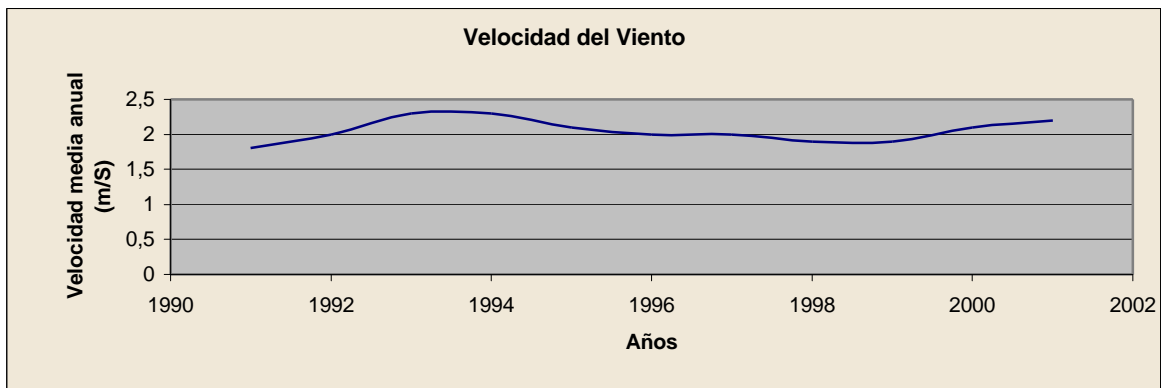


Figura 3. Valores de velocidad del viento, (m/s) de los últimos 10 años (1991-2001) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.

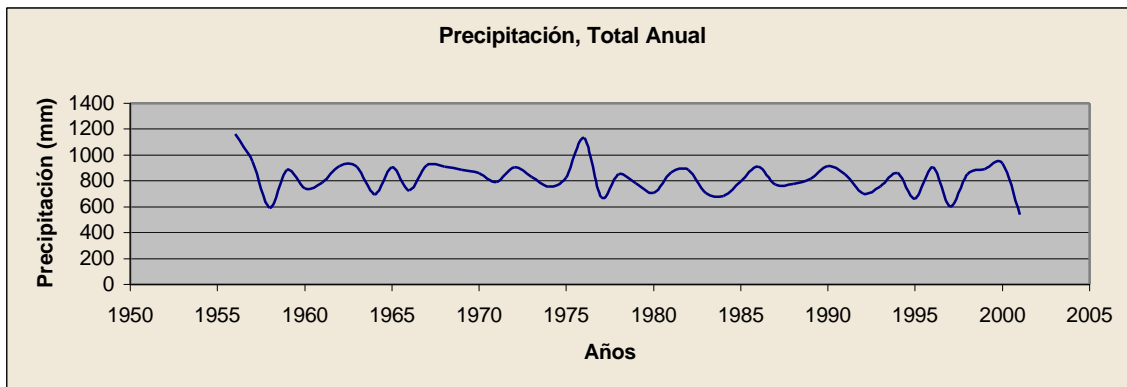


Figura 4. Valores de la precipitación, total anual de los últimos 45 años (1955-2002) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.

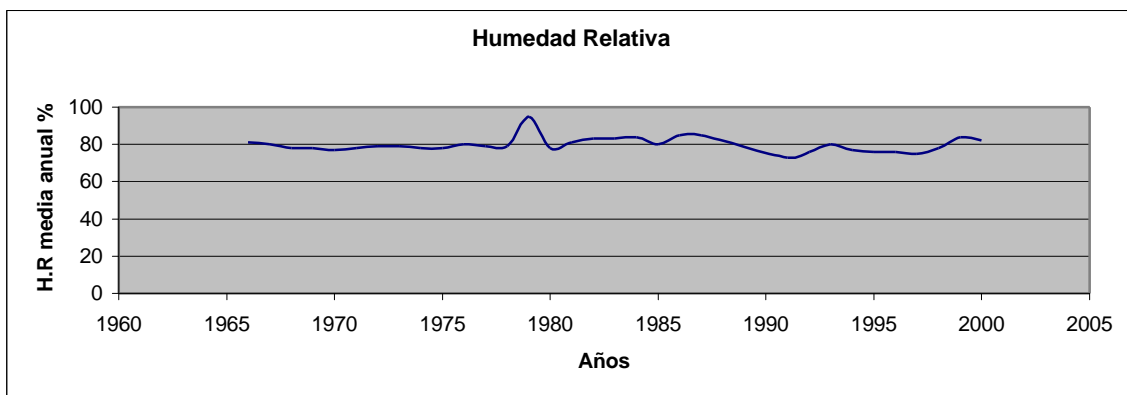


Figura 5. Valores de la Humedad relativa media anual tomado en %, de los últimos 30 años (1966-2000) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.

Los valores de precipitación (figura 4), no presentan una constante a lo largo del periodo de 30 años, existiendo años con mayor valor en la precipitación que otros años. Con un promedio de 793 mm, un máximo de 1162.8 mm y un mínimo de 89.4 mm.

En cambio la humedad relativa en el ambiente permanece sin variaciones importantes en los años muestreados con un promedio de 80 %.

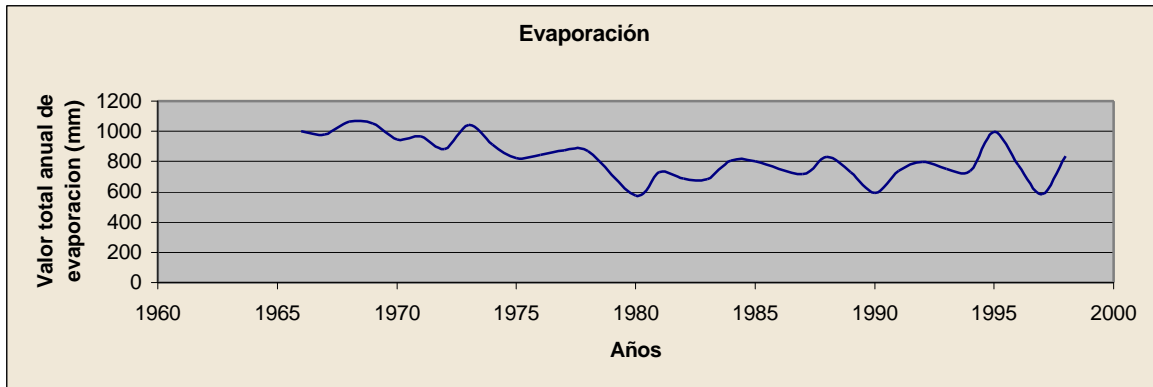


Figura 6. Valores de evaporación, total anual (mm) de los últimos 30 años (1966-1999) en la zona de estudio. Estación La Iberia 2760 m.s.n.m. Los valores fueron obtenidos por la Corporación autónoma regional de Cundinamarca.

Estos datos fueron tomados de la estación meteorológica LA IBERIA con ubicación geográfica :0502 latitud norte y 7343 Longitud oeste, a una altura de 2760 m.s.n.m, en la cuenca del embalse del Sisga, en el municipio de Chocontá, Cundinamarca. Esta estación nos entrega datos más precisos por su cercanía con el sitio de estudio.(Datos facilitados por la corporación autónoma de Cundinamarca, CAR.

Según su régimen de temperatura y precipitación, la vegetación natural del área en estudio se clasifica como Bosque húmedo montano (Bhm) en el sistema de clasificación de zonas de vida (Holdridge 1967, IGAC 1977). Dicha formación vegetal se caracteriza por una gran complejidad florística constituida por muchas especies de árboles y epífitos. El dosel

presenta una altura entre 20 y 25 m, con algunos emergentes de hasta 35m. (Estévez, J.V. & Viña A. 1999).El presente trabajo se realizó desde Enero 1999 hasta Octubre 1999.

5.3. Metodología de campo

En cada bosque o estadio sucesional, tres en total, un bosque maduro , otro de edad intermedia y por último un estadio sucesional temprano, se establecieron 10 parcelas de 10m x 10 m generando áreas de 100m² ,dando un total de 0.1 ha por bosque.

En cada parcela se ubicaron al azar tres trampas recolectoras de hojarasca. Cada trampa tiene un ojo de malla de 1mm², un área de 1 m² y una profundidad de 6 cm. Las trampas fueron colocadas a 1m de altura sobre el piso. El material se recolectó mensualmente, se secó en un horno a 40°C por periodo de una semana. (Estévez, J.V. & Viña A. 1999).

Las muestras fueron numeradas, # / # / # donde el primer número representa el estadio sucesional, el segundo el numero de la parcela, y por último la trampa. Luego estas muestras fueron separadas o clasificadas en siete categorías (hojas, tallos, flores, frutos, bromelias, musgos- líquenes y otros) esta última categoría agrupaba aquellas estructuras no clasificadas dentro de las 6 anteriores. El proceso de separación fue un bastante complicado por algunas muestras, y se utilizaron mallas de diferente ojo para la separación de algunas estructuras, mientras que para el material sobrante, se hizo un proceso manual. Estas categorías fueron pesadas posteriormente en una balanza de precisión O'Haus.

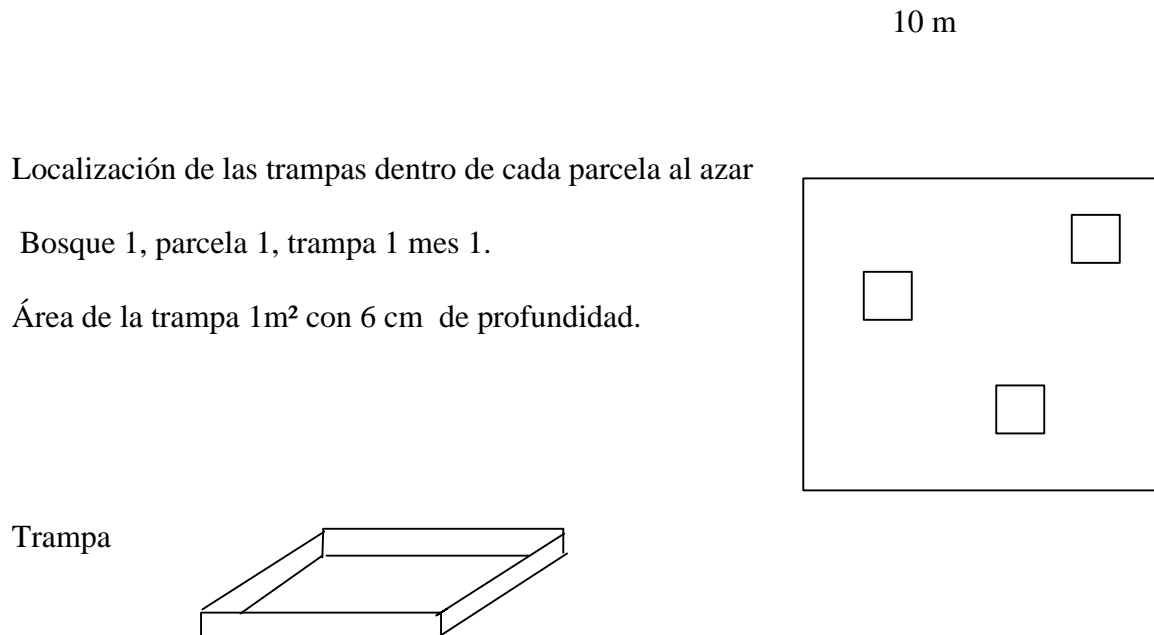


Figura 7. Descripción de la parcela y la trampa donde se recolectaron cada una de las muestras.

5.4. Análisis estadístico

El muestreo se realizó durante 10 meses, de enero de 1999 a Octubre del 1999 , obteniendo los datos de peso de cada trampa en gramos para cada categoría, expresada en Kg/ha. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de varianza multifactorial, con el fin de determinar si hay diferencias estadísticamente significativas entre los tres estadios sucesionales y los meses evaluados.

Paralelamente, se realizó un análisis de correlación para determinar si existe una relación significativa entre la producción de hojarasca total y las variables climáticas como la precipitación, temperatura, evaporación, evapotranspiración y velocidad del viento. Se repitió el mismo proceso para cada una de las categorías con cada variable climática.

VI- Resultados

6.1. Clima

La radiación solar muestra un descenso a lo largo del año, presentando un pico máximo, en enero con 389.2 cal/cm² y un mínimo en julio con 215.0 cal/cm² después del cual la radiación solar asciende de nuevo. La radiación solar promedio anual fue de 242.5 cal/cm².

La temperatura media anual durante el periodo de muestreo fue de 11.6 C° con el valor mas bajo en julio de 10.4 C° y el mas alto en febrero con 13.5 C° seguido de Noviembre con 12.5 C°. La temperatura máxima absoluta osciló entre 14.6 y 13.4 C° y la mínima absoluta entre 9.6 C° y 10.2 C°.

La precipitación total anual del área de estudio en el año 1999 es de 889 mm, presentando un promedio anual de 793mm. Existe un régimen bimodal donde la tendencia es presentar dos picos máximos y mínimos de lluvias a través del año analizado. Los períodos de máxima precipitación fueron abril y octubre con 105.6 mm y 116.4 mm respectivamente. Los mínimos están representados en los meses de Enero, agosto y diciembre, esto nos indicaría una posible estación seca a final de año. Los datos fueron 33.0 mm, 49.0 mm y 28.8 mm respectivamente.

La velocidad promedio del viento fué de 1.9 m/s. En los datos obtenidos se observa un máximo en el mes de julio con 2.3 m/s y un mínimo en enero y septiembre de 1.8 m/s; estableciendo un promedio de marca de clase entre los picos máximos y mínimos.

6.2 Producción de hojarasca

La hojarasca producida en el periodo de estudio da como resultado un ascenso en la producción mientras avanza el estadio sucesional (figura 9), sin embargo en los meses de septiembre y octubre se presentó una mayor producción para el bosque de estadio intermedio. La mayor producción de hojarasca fue obtenida en el bosque sucesional maduro (129,60 Kg/ ha), seguida por los estadios sucesionales intermedio (114,34 Kg/ ha) y temprano (78,71 Kg/ ha) con un valor de hojarasca total producida en el periodo evaluado de (322.64 Kg/ ha). Extrapolando los datos de los totales sin muestra representativa nos da valores totales de producción de 4320 Kg/ ha/ periodo, 3811 Kg/ ha / periodo y 2623 Kg/ ha/ periodo respectivamente para cada uno de los bosques estudiados. En todos los estadios sucesionales, la categoría que aportó mayor biomasa (figura 8), fue la categoría “hojas” con 55%, seguida por la categoría frutos con 11.6%, ocupando el tercer lugar la categoría otros con 11%. La variación en la producción mensual de cada una de las categorías se muestran en las figuras 9 a 14. La caída de hojarasca en los tres estadios sucesionales es continua durante todo el año. Presenta un máximo de producción en el mes de septiembre y octubre para el estadio sucesional intermedio que coincide con el periodo de máxima precipitación. Los valores de poca producción para los tres estadios corresponden con periodos de alta temperatura y radiación solar. Tanto para la hojarasca total como para la categorías “tallos”, “bromelias” y “frutos”, la mayor producción fue obtenida en el estadio sucesional avanzado. Con respecto a las partes reproductivas, la mayor producción para la categoría “flores” fue obtenida en el estadio sucesional intermedio con la presencia de dos picos máximos de producción en los meses de febrero y junio.

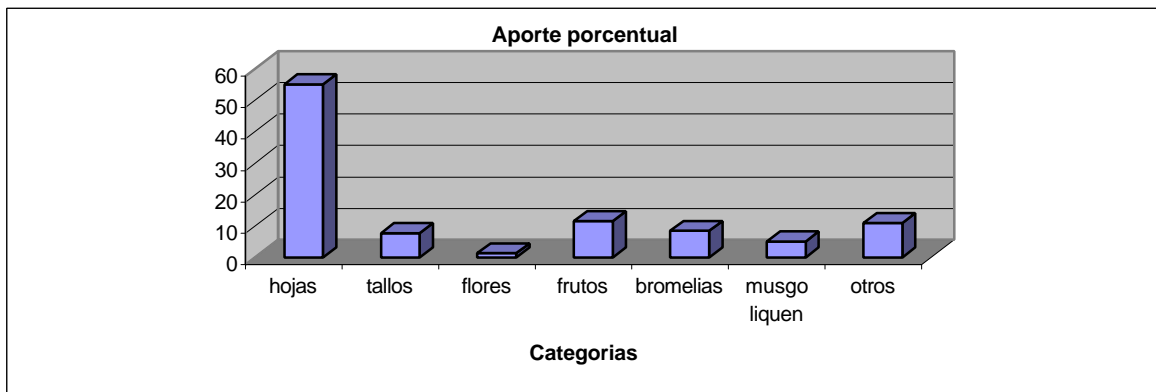


Figura 8. Aporte porcentual de cada categoría a la biomasa total de la hojarasca producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99).

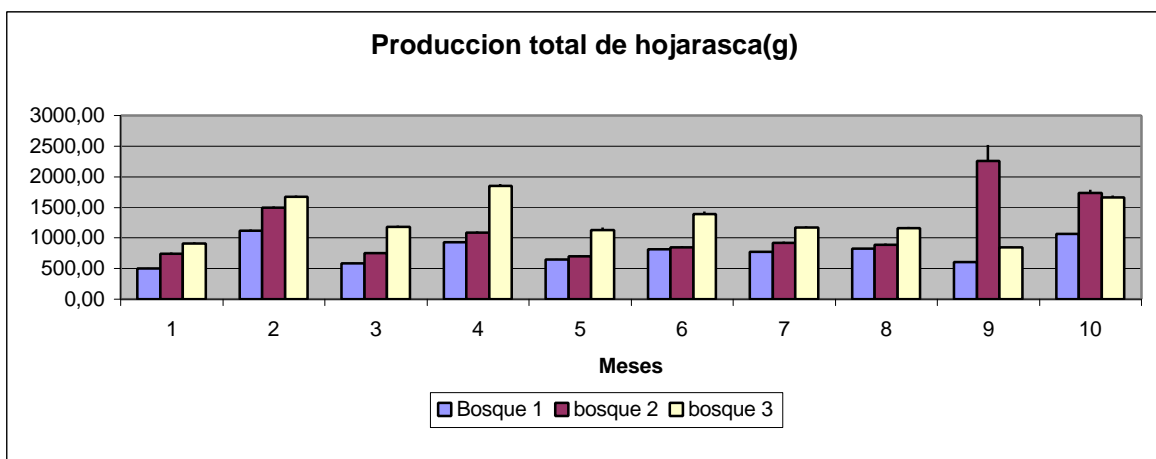


Figura 9. Producción total de hojarasca en cada uno de los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. El bosque 1 corresponde al estadio sucesional temprano, el bosque 2 corresponde al estadio sucesional intermedio y el bosque 3 corresponde al estadio sucesional maduro entresacado. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

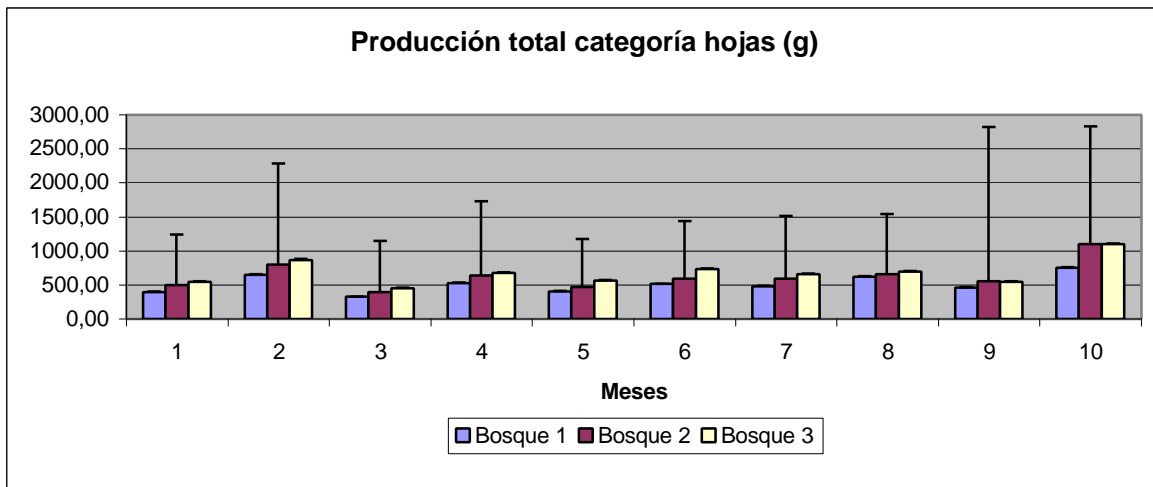


Figura 10. Producción total de la categoría “hojas” en cada uno los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

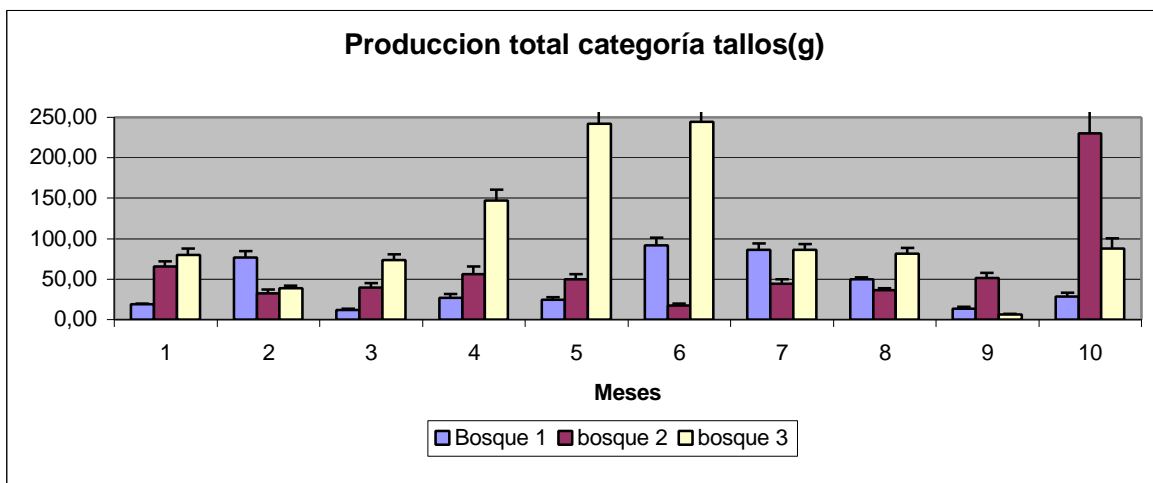


Figura 11. Producción total de la categoría “tallos” durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

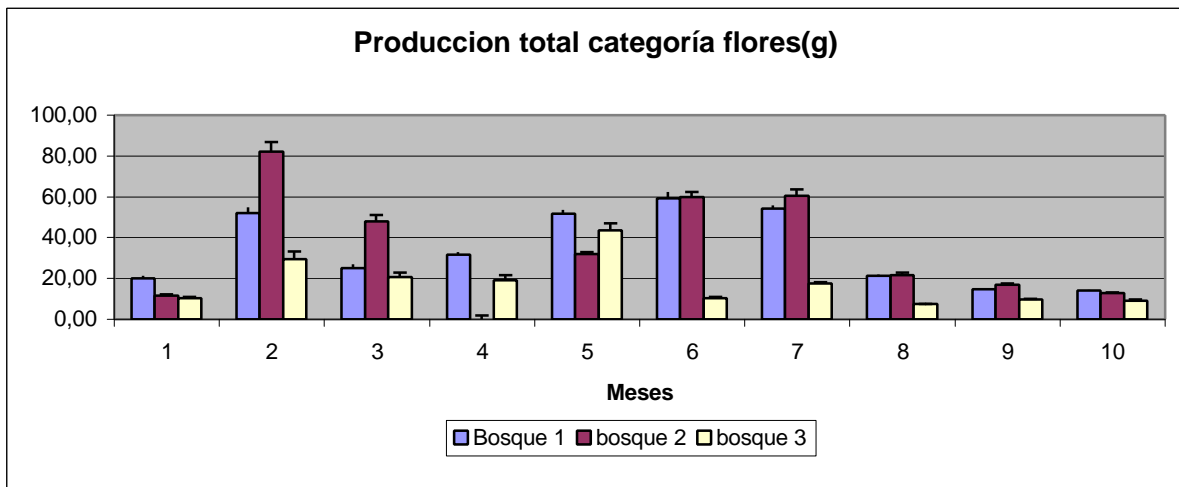


Figura 12. Producción total de la categoría flores producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99) Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

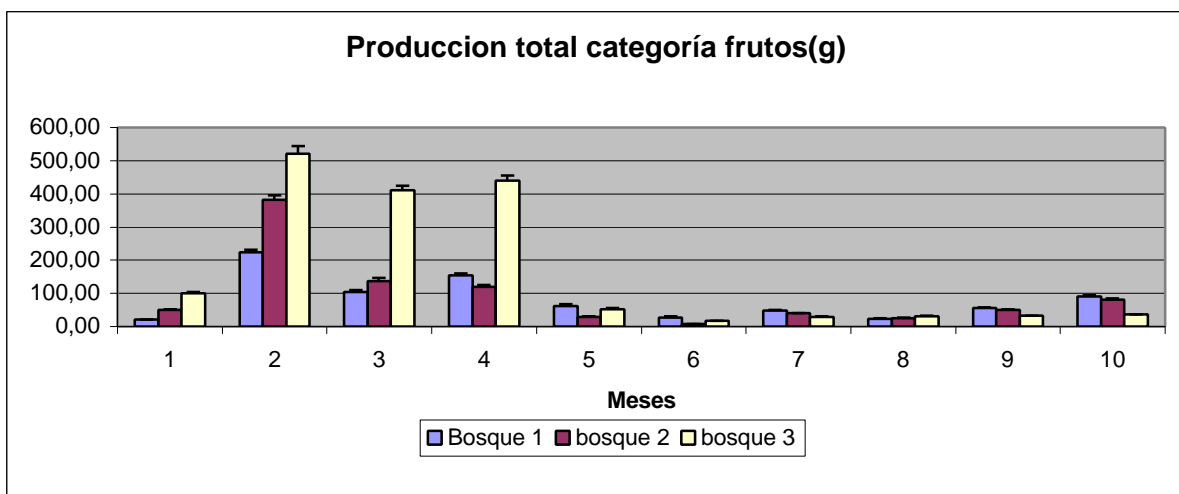


Figura 13. Producción total de la categoría frutos durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

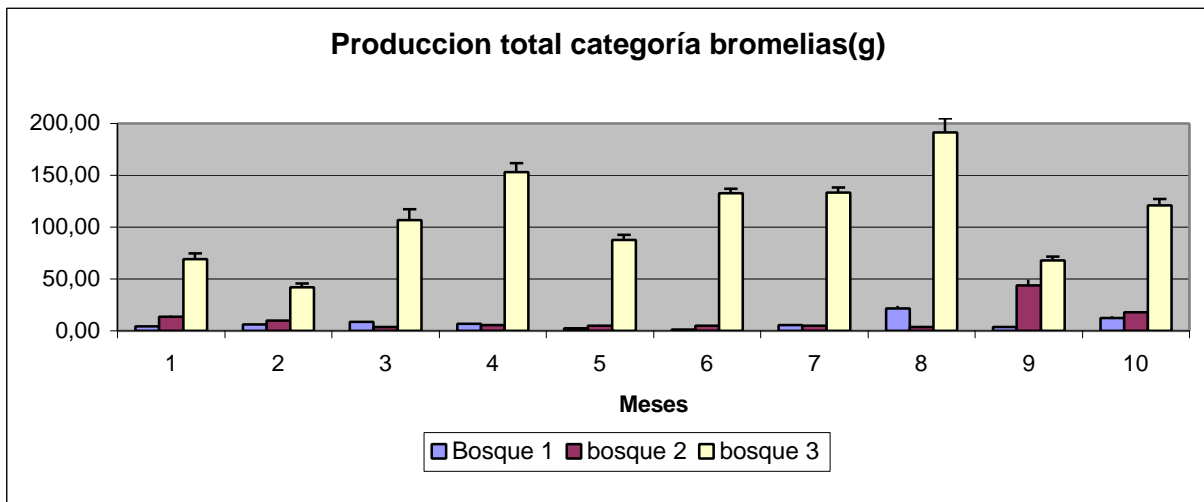


Figura 14. Producción total de la categoría bromelias producida durante los meses evaluados. (enero 99-octubre 99). Y para cada uno de los estadios sucesionales estudiados. Las líneas de desviación corresponden al error estándar.

6.3 Análisis Estadístico

Para una mayor confiabilidad en los resultados se les realizó una desviación estándar para cada periodo, mostrando una desviación estándar de la media usualmente menor del 6% (figuras 9 a 14) (ver apéndices).

Se hizo un análisis de varianza de dos factores con igual replicación para la producción de hojarasca mensual y sus diferentes categorías, en los tres estadios sucesionales evaluados (tabla 1). Adicionalmente se establecieron análisis de regresión polinomial entre :

1. Producción Total Mensual y por Categoría Vs. Evaporación Total Mensual.
2. Producción Total Mensual por Categoría Vs. Precipitación Total Mensual.
3. Producción Media Mensual por Categoría Vs. Temperatura Media Mensual
4. Producción Media Mensual por Categoría Vs. Evapotranspiración Media Mensual.

5. Producción Media Mensual por Categoría Vs. Velocidad del Viento Media Mensual.

Para cada uno de los numerales anteriores se presentan ocho gráficas por cada bosque. Las regresiones son polinomiales desde grado 3 hasta el grado 6. Se escogió este tipo de regresión porque es la que mejor explica el comportamiento de cada una de ellas.

El R^2 es el **coeficiente de determinación** ($0 \leq R^2 \leq 1$) y me indica el grado de asociación polinomial entre x y y . Si se acerca a 1 quiere decir que el grado de asociación es mayor y si se acerca a cero quiere decir todo lo contrario. El modelo polinomial que se utiliza es el siguiente: $Y_i = b_0 + b_1x_i + b_2x_i^2 + b_3x_i^3 + \dots + b_nx_i^n$

Si se quiere demostrar con más rigurosidad la asociación polinomial tendría que hacerse un ANOVA para cada una de las gráficas, cuya hipótesis nula $H_0: \beta_0 = \beta_1 = \beta_2 = \beta_3 = \beta_i = 0$, hipótesis alterna $H_1: \beta_i \neq 0$ y el estadístico de prueba F . En todas las categorías (incluyendo la de hojarasca total) se observó una diferencia estadísticamente significativa entre la producción en cada uno de los estadios sucesionales evaluados (Tabla 1). Salvo las categorías “Tallos”, “Frutos” y “Otros”, las demás categorías (incluyendo la hojarasca total) presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto a la producción en los diez meses evaluados (Tabla 1). estadios sucesionales. Para la Evapotranspiración se ve una relación directa alta con la producción de frutos para cada uno de los estadios.

Categoría	Factor	Grados de libertad	Valor de F	Probabilidad
Hojarasca total	A: Bosque	2	162.874	0.006
	B: mes	9	6.412	0.008
	AB	18	2.003	0.100
Hojas	A: Bosque	2	129.146	0.000
	B: mes	9	29.712	0.000
	AB	18	33.247	0.000
Tallos	A: Bosque	2	48.434	0.000
	B: mes	9	2.967	0.077
	AB	18	0.812	0.612
Flores	A: Bosque	2	32.584	0.000
	B: mes	9	4.706	0.023
	AB	18	3.857	0.007
Frutos	A: Bosque	2	8.861	0.016
	B: mes	9	3.154	0.067
	AB	18	6.256	0.000
Bromelias	A: Bosque	2	82.911	0.000
	B: mes	9	44.248	0.000
	AB	18	6.868	0.569
Musg-liquen	A: Bosque	2	43.142	0.000
	B: mes	9	12.448	0.000
	AB	18	5.902	0.001
Otros	A: Bosque	2	12.350	0.007
	B: mes	9	1.216	0.320
	AB	18	0.897	0.548

Tabla 1. Análisis de varianza de dos factores para la producción de hojarasca mensual, y sus diferentes categorías, en los tres estadios sucesionales evaluados. Las probabilidades resaltadas en negrilla corresponden a diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$).

Temperatura	Bosque 1 Producción bromelias; x4 r2=0.921	Bosque 2 Producción frutos. x3. r2=0.892 Producción bromelias x5. r2=0.887 Producción otros. X5 r2=0.992 Producción hojarasca x5 r2=0.75	Bosque 3 Producción bromelias x5 r2=0.75
Precipitación	Producción flores x6 r2=0.77 Producción bromelias x6 r2=0.87	Producción hojas x6 r2=0.81 Producción tallos x5 r2=0.91 Producción flores x6 r2=0.75	Producción hojas x6 r2=0.75 Producción flores x6 r2=0.75
Evapotranspiración	Producción hojas x6 R2=0.77 Producción frutos x6 r2=0.89 Producción bromelias x6 r2=0.98	Producción flores x6 r2=0.75 Producción frutos x6 r2=0.98	Producción frutos x6 r2=0.91 Producción bromelias x6 r2=0.75
Evaporación	Producción tallos x6 r2=0.75 Producción musgo x6 r2=0.91 Producción otros. x6 r2=0.92	Producción tallos x6 r2=0.88 Producción flores x6 r2=0.84 Producción frutos x6 r2=0.83 Producción musgo x6 r2=0.95	Producción flores x6 r2=0.75 Producción frutos x6 r2= 0.98 Producción bromelias x6 r2=0.77 Producción musgo x6 r2=0.76 Producción hojarasca x6 r2=0.94
Velocidad del viento	Producción tallos x4 r2=0.87 Producción frutos x4 r2=0.85 Producción otros x4 r2=0.79	Producción flores x4 r2=0.73 Producción frutos x4 r2=0.93	Producción bromelias x4 r2=0.78

Tabla 2. Coeficientes de correlación entre la producción de hojarasca total y categorías con climatológicos como temperatura, precipitación, Evapotranspiración, evaporación y velocidad del viento. $R^2 > 0.75$.

Existe una relación directa alta entre la producción de bromelias y la temperatura para los tres estadios sucesionales presentando un coeficiente de correlación por encima de 0.75 (ver tabla 2). La relación entre precipitación y producción de hojarasca se ve de manera directa alta para la categoría “hojas” y “flores” en los 3 estadios.

VI. Análisis de Resultados

7.1. Producción de Hojarasca

Los valores de producción de hojarasca obtenidos en este estudio, se encuentran dentro de los límites establecidos para los bosques de montaña. En términos generales la producción de los bosques tropicales de montaña (alturas mayores de los 1000 m) presentan un valor promedio de 7.3 Ton/ ha/ año con un rango que va desde 2.7 hasta 27 Ton/ ha/ año (Proctor 1983 en Estévez & Viña 1999). Sin embargo la producción se cuantificó por el periodo de 10 meses, lo cual representa un periodo representativo en ámbitos de producción.

La producción de hojarasca es muy similar en los tres bosques siendo continua a lo largo del año e incrementándose a medida que la sucesión avanza.

La materia orgánica que se produce en la zona tropical es mas alta con relación a las restantes zona del mundo. La situación geográfica, la latitud y la altura sobre el nivel del mar y su consecuente condición climática determinan una mayor producción (Bray & Gorham, 1964 en León & Quiroga 1982). La producción de hojarasca es mayor que en las zonas no ecuatoriales dado que la producción es continua durante todo el año (Salazar 1989). La altitud ha sido señalada como uno de los factores que define un patrón de modificación en la producción de hojarasca (Rodríguez & Rosas 1993, Waide *et al* 1998 en Estévez & Viña 1999).

Menor producción en bosques montanos que para tierras bajas (Medina & Kingle 1983 citado por Salazar 1989). Se han planteado varias explicaciones para esto, pero la mayoría apuntan a que son condiciones climáticas adversas (Lowton 1982; Veneklass 1998 en

Estévez & Viña 1999) o la baja fertilidad en los suelos (Vitousek 1984; Tañer 1980, 1992). En este estudio solo se tomaron en cuenta factores climatológicos encontrando una relación directa entre la producción de hojarasca con las variables de Precipitación y Evapotranspiración (tabla 2). Sin embargo es preciso mirar los dos meses siguientes para establecer un periodo anual completo que nos pueda dar información adicional sobre el comportamiento de producción de hojarasca con las variables climáticas. En el presente estudio, aunque la mayor producción de hojarasca total fue obtenida en el mes de octubre para el estadio sucesional intermedio, no se reveló ninguna estacionalidad donde coincide dicha producción con niveles altos en precipitación. Resultados similares fueron obtenidos (Veneklaas 1991 citado de Estévez & Viña 1999) en bosques altoandinos de la cordillera central. Estos resultados son sorprendentes si se tiene en cuenta que varios autores han identificado particularmente a la Precipitación y la Evapotranspiración como los de mayor incidencia en la producción de hojarasca (Bray & Gorham 1964; Swift & Ardenon 1992; Mentmeyer *et al* 1982 citatos en Estévez & Viña 1999).

No se encontró relación determinante entre la velocidad del viento y la producción de hojarasca, debido a que este factor permaneció constante a lo largo del periodo de estudio en ausencia de fuertes vientos. La categoría que aportó mayor peso seco fue la de “hojas” seguida por la categoría “frutos”.

No se encontró un patrón fenológico definido en términos e la producción de flores y frutos en los tres estadios sucesionales.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas, entre los tres estadios sucesionales evaluados, en la producción de hojarasca total y en la mayoría de las

categorías, presentando un incremento en la producción en el curso de la sucesión. La explicación de este patrón puede deberse a un efecto florístico de composición y de la estructura del bosque, aunque se presentan diferencias no muy marcadas en la altura a la que se encuentran los bosques en estudio.

VIII- Conclusiones y Recomendaciones

La producción de hojarasca tiende a aumentar con el curso de la sucesión, los valores de producción se ven afectados por el tipo de bosque y por las épocas climáticas distintas.

No se aprecia una estacionalidad pronunciada, pero concuerda el máximo de producción de hojarasca con la época de mayor precipitación.

Las estructuras que más aportan biomasa a la hojarasca son las hojas seguida por frutos y luego por la categoría tallos.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus agradecimientos al doctor Jaime Vicente Estévez director del proyecto por la idea de realizar este trabajo y por su paciencia, al doctor Carlos Arturo Mejía por sus innumerables aportes y por la ayuda en la elaboración del texto.

A Beatriz Peñuela, Marcela Quintero, Mabel Quintero, Jana, Diana Martínez, Alejandra Fonseca y Andrea Fonseca por su valiosa colaboración en la separación y clasificación del material vegetal. A Marcela Quintero por enseñarme Excel en menos de una semana.

A Alejandra Fonseca por su apoyo incondicional y su colaboración en el diseño de la presentación. Y a mi familia por acompañarme en todo el proceso de elaboración de la tesis

IX-Bibliografía:

- ◆ Barreiro Ma. Teresa. 1999. Aporte de hojarasca y renovación foliar del Manglar en un sistema estuarino del sureste de México. Departamento El Hombre y su Ambiente. Universidad Autónoma de México.
- ◆ Barbour M., Burk J.H. & Pitts W.D. 1980. The Community as an Ecological Unit. Terrestrial Plant Ecology.
- ◆ Begón, H. Harper, J.L. Thowsend C.R. 1996. Ecology (3rd ed) Cap 17 Pags 679-708.
- ◆ Bello, A & L. Katib. 1995. Aspectos ecológicos en la sucesión secundaria de la vegetación subandina (2010-2510) en el Municipio Santa Rosa de Cabal, Risaralda, Tesis de Pregrado. Universidad Nacional de Colombia.
- ◆ Castro Ma. & Guzmán O. 1985 Estudio Comparativo de formas de Evapotranspiración. Instituto colombiano de hidrología, meterología y adecuación de tierras.
- ◆ Cavelier, J. & A. Etter, 1995. Deforestation of Montane forest in Colombia as a result of illegal plantations of Opium. Pp 541-549 en: S.P. Churchill, H Baslev, E. Forero & J.L Luteyn, editors. 1995. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden.
- ◆ Cavelier, J & A. Tobler. 1998. The effect of abandoned plantations of *Pinus patula* and *Cupressus lusitanica* on soils and regenerations of tropical montane rain forest in Colombia. Biodiversity and Conservation 7: 335-347.
- ◆ Cavelier Jaime, Santos Carolina. 1999. Efectos de Plantaciones abandonadas de especies exóticas y nativas sobre la regeneración natural de un Bosque montano en Colombia. Departamento de Ciencias biológicas, Universidad de los Andes.
- ◆ Chow, V.T. & Maidment David. 1989. Hidrología aplicada. Mc Graw Hill
- ◆ Estévez, J.V. & Viña, A.1999. Producción y Descomposición de la Hojarasca en Tres Estadios Sucesionales en un Bosque de Montaña en el municipio de Chocontá, Cundinamarca, Colombia. Fondo FEN, Bogotá.

- ◆ Gerhardt Preuschen. 1972. La influencia de las formas de la agricultura sobre la modificación del ambiente natural.
- ◆ Gerhard Helmut Schwabe. 1973. La mecánica de la catástrofe ecológica.
- ◆ Jensen & Salisbury 1990. Botánica. Mc Graw Hill. Segunda edición.
- ◆ Lieth, H & M. J. A. Werger. 1989. Tropical Rain Forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological studies. Elsevier, New York. (Vol 14b, Chapter 31).
- ◆ Moreno, F. 1984. Producción de Materia Vegetal del Citurón Litoral del Bosque y el Aporte al Complejo de Ciénagas de Chucurí. Tesis Biología Bogotá . Universidad Nacional de Colombia.
- ◆ Qishui, Z., Zak, J.C. 1995. Effects of Gap Size on Litter Decomposition and microbial Activity in a Subtropical Forest. Ecology, Vol 76, Issue 7, 2196-2204.
- ◆ Quiroga, R. León, M. 1982. Producción de materia orgánica caída en dos bosques circundantes a la sabana de Bogotá. Tesis Biología. Universidad Nacional de Colombia.
- ◆ Raich, J.W, Russell, A, & Vitousek, P.M. 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Manua Loa, Hawai. Ecology 78(3) 707-721.
- ◆ Peet Robert K. Changes in Biomass and Production during Secondary Forest Succession.
- ◆ Salamanca & Camargo, G. 1992 Sucesión vegetal en el corredor del teusacá, Cuenca alta y media. Municipio de la Calera. Cundinamarca. Tesis Pregrado. Universidad Javeriana.
- ◆ Salazar, Hernando Arenas. 1989. Dinámica de la hojarasca en un bosque nativo alto andino y un bosque de eucaliptos en la región de Monserrate, Colombia. Universidad Nacional.
- ◆ Spurr, H.; Barnes, B. 1973. Forest Ecology; Chap 4,13. 2nd ed.
- ◆ Tanner, E.V.J. 1980. Litterfall in Montane rain forest of Jamaica and its relation to climate. Journal of Ecology 68, 833-848.

- ◆ Vázquez, Valentin. 1968. Geografía Universal. Instituto Gallach. Tomo 1.
- ◆ Vitousek Peter M. 1984. Litterfall, Nutrient Cycling and Nutrient Limitation in Tropical Forest. *Ecology* 65(1), 285-298.
- ◆ Whittaker, R. H. 1953 A consideration of Climax Theory: The Climax as a population and pattern, *Ecological society of America. Ecol. Mon.* 23:41-78.
- ◆ Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Análisis*. Chap. 12-14.