

Informe, Febrero 2004

Relaciones entre las características químicas y físicas de las hojas y la
descomposición de la hojarasca de especies de un Bosque Seco en el Parque
Nacional Santa Rosa, Costa Rica

Un proyecto por

Jennifer Powers
Manuel Lerdau
Dept. of Ecology and Evolution
SUNY-SB
Stony Brook, NY 11794-5245 USA
powers@life.bio.sunysb.edu

Aquí se presenta los resultados preliminares sobre este proyecto. El trabajo de campo va a ser completo en octubre, 2004. Este informe fue publicado en:

Powers, J.S., and M. Lerdau. 2002. Las relaciones entre características químicas y físicas de hojas y la descomposición de hojarasca de las especies de un bosque seco en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. In Ecosistemas forestales de bosque seco tropical: investigaciones y resultados en Mesoamérica, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, pp. 119-124.

Resumen

Estamos investigando los controles sobre la descomposición de hojarasca de 26 especies en el bosque seco del Parque Nacional Santa Rosa, utilizando bolsas con hojarasca de solo una especie y otras con hojarasca de especies mixtas. Medimos además algunas de las características químicas de las hojas (carbón, nitrógeno, la concentración de ceniza, lignina, sustancias fenólicas totales, fósforo, calcio, magnesio, y potasio) y características físicas (área específica de hoja, y dureza). Nuestros resultados preliminares sugieren que la descomposición está mejor correlacionada con lignina y en segundo lugar con el área específica de hoja. La razón de carbón respecto al nitrógeno (C/N) no representa una medida confiable de la calidad de hojarasca. La hojarasca en las bolsas mixtas que contenían *Sideroxylon* (Tempisque) se descompusieron más rápidamente de lo que se predijo. Concluimos que: i) existe un amplio rango de tasas de descomposición de estas especies, ii) las bolsas de con una sola especie pueden subestimar las tasas de la descomposición en bosques diversos tales como Santa Rosa y, iii) la riqueza de especies de plantas puede contribuir al funcionamiento del ecosistema aumentando las tasas de descomposición de la hojarasca, pero este efecto depende del tipo de especie implicada.

Introducción

La descomposición de la hojarasca de las plantas representa un flujo grande de dióxido de carbono a la atmósfera siendo además una fuente de alimentos nutritivos para el crecimiento de microorganismos y plantas. Se asume comúnmente que tres factores jerárquicos controlan las tasas de descomposición de la hojarasca: el clima, la calidad de hojarasca, y la comunidad de organismos descomponedores (Lavelle et al. 1993). A lo largo de los gradientes climáticos, la temperatura y disponibilidad de agua pueden explicar las diferencias en las tasas de descomposición entre ecosistemas, mientras que dentro de los ecosistemas se piensa que la calidad de hojarasca se explica según las diferencias de las especies en particular en cuanto a las tasas de descomposición de la hojarasca. Muchos estudios han tratado de explicar las diferencias en las tasas de descomposición entre las especies, como una función de la composición química de las hojas que componen la hojarasca (e. g. las concentraciones de nitrógeno, C/N, las concentraciones de lignina, etc) (Aerts 1997). Los enfoques más recientes han acentuado los eslabones entre las tasas de la descomposición y rasgos que relacionan el funcionamiento de las plantas en el ambiente (e. g. defensas contra herbívoras, la dureza de hoja, el color de hoja de otoño, y a las tasas del crecimiento) (Cornelissen 1996, Grime et al. 1996, Cornelissen et al. 1999, Perez-Harguindeguy et al. 2000). En nuestras investigaciones, hemos combinado estos enfoques para investigar la correlación de los rasgos que afectan la defensa de las plantas, las relaciones de agua, y la conservación de sustancias nutritivas, y cómo estos rasgos influyen en los procesos de la escala del ecosistema de la descomposición y la disponibilidad de nutrimentos. Nuestros estudios se realizan en los bosques secos del Parque Nacional Santa Rosa. Las presiones selectivas impuestas por la estación seca en Santa Rosa (aproximadamente 6 meses sin la lluvia) produce una flora caracterizada por una gran diversidad fenológica y funcional, (Eamus, 1999, Enquist and Sullivan 2001, Leffler and Enquist 2002). Hemos escogido 26 especies de un amplio rango de formas de vida y familias para contestar a las preguntas específicas:

¿Existen correlaciones entre características químicas y físicas de hojas y tasas de descomposición de hojarasca? Y,

¿Los patrones de la pérdida de masa y cambios en concentraciones de nutrimentos en las bolsas con hojarasca mixtas difieren de las bolsas con hojarasca de una sola especie?

En este artículo nosotros presentamos nuestros métodos y los resultados preliminares de estos estudios.

Metodología

Especies

Trabajamos con 26 especies que varían en la filogenia, forma de vida, y en el hábito de hoja o fenología (siempreverde, decidua, y semi-decidua) (Tabla 1). Todas estas especies se pueden encontrar creciendo en bosques o plantaciones naturales en el sector de Santa del Rosa o en el Sector de Horizontes, ambos en el Área de Conservación Guanacaste. Las hojas de *Licania arborea* a menudo se cubren con agallas. Tratamos las hojas infectadas con agallas separadamente de hojas sin agallas, para evaluar cómo la colonización altera las propiedades de las hojas y las tasas de descomposición.

Tabla 1. Lista de las especies estudiadas: la forma de vida, y fenología. La nomenclatura seguida es según Enquist y Sullivan, 2001.

Familia	Especies	Nombre Común	Forma de Vida	Fenología
Bignoniaceae	<i>Tabebuia ochracea</i>	Corteza Amarilla	árbol grande	Deciduo
	<i>Tabebuia rosea</i>	Roble de Sabana	árbol grande	Deciduo
Bombacaceae	<i>Pachira quinata</i>	Pochote	árbol grande	Deciduo
Boraginaceae	<i>Cordia gerascanthus</i>	Laurel Negro	árbol mediano	Deciduo
Caesalpinioideae	<i>Hymenea courbaril</i>	Guapinol	árbol grande	Semi-deciduo
Chrysobalanaceae	<i>Licania arborea</i>	Alcornoque, Roble Blanco	árbol grande	Siempre verde
Combretaceae	<i>Combretum farinosum</i>		bejuco	Siempre verde
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>		árbol pequeño	Siempre verde
Fagaceae	<i>Quercus oleoides</i>	Roble Encino	árbol mediano a grande	Siempre verde
Flacourtiaceae	<i>Muntingia calabura</i>	Capulín	árbol pequeño	Siempre verde
Hippocrateaceae	<i>Semialarium mexicanum</i>	Guácharo	árbol pequeño	Deciduo
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis muricata</i>		bejuco	Siempre verde
	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Nancite	árbol pequeño	Siempre verde
Meliaceae	<i>Swietenia macrophylla</i>	Caoba	árbol grande	Deciduo
	<i>Cedrela odorata</i>	Cedro	árbol grande	Deciduo
Mimosoidiaee	<i>Samanea saman</i>	Cenízaro	árbol grande	Deciduo
Moraceae	<i>Cecropia peltata</i>	Guarumo	árbol mediano	Deciduo
(Cecropiaceae) Papilionoideae	<i>Dalbergia retusa</i>	Cocobolo	árbol mediano	Deciduo
	<i>Gliricidia sepium</i>	Madero Negro	árbol mediano	Deciduo
	<i>Lonchocarpus felipei</i>	Chaperno, Corteza de Venado	árbol mediano	Deciduo
Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	Madroño	árbol mediano	Deciduo
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	Tempisque	árbol grande	Siempre verde
Simaroubaceae	<i>Simarouba glauca</i>	Aceituno	Árbol mediano	Siempre verde
Sterculiaceae	<i>Sterculia apetala</i>	Panamá	Árbol mediano a grande	Deciduo
Tiliaceae	<i>Luehea speciosa</i>	Guácimo Macho	árbol mediano	Deciduo
Verbenaceae	<i>Rehdera trinervis</i>	Yayo	árbol mediano	Deciduo

La descomposición

Se recogieron las hojas senescentes de cada especie y se secaron al sol por al menos una semana. Se pesaron de 2 a 4 gramos de hojas secas y se colocaron en bolsas de 10 X 15 cm de tamaño hechas de malla de nylon (con poros de 1 x 1mm). Se colocó una etiqueta en cada bolsa y se cerraron con grapas. Las bolsas se ataron juntas con hilos y se pusieron en la superficie del suelo en el 28 de mayo de 2002 (1398 bolsas). Para ver el efecto del clima, un otra replica de 1002 bolsas fueron puesto en el campo enero 11, 2003. Había cuatro réplicas de los bloques del experimento (localizados en el Bosque Húmedo y en el Bosque San Emilio) y nueve períodos de colecta de muestras, para un suma de 2400 bolsas. En cada período de colecta, se cosechan cuatro bolsas con hojarasca mixta y cuatro de una sola especie, secamos la hojarasca, y luego la pesamos. Las fechas de la colecta son ~ 0, 14, 30, 60, 120, 250, 365, 500, y 750 días.

Mezclas de Especies

Para determinar si las tasas de la descomposición son más altas en bolsas que contienen una mezcla de tipos de hojarasca, mezclamos cantidades iguales de hojarasca para un total de 11 combinaciones de especies (Tabla 2). Los porcentajes esperados de masa que permanece se calcularon siguiendo la metodología de Blair et al (1990), asumiendo esas tasas de descomposición en bolsas de especies mixtas son un promedio de las tasas de la pérdida de masa en bolsas de especies solas. Los efectos del tratamiento para cada combinación de especies (para cada período de la colecta) fueron probados contra los valores esperados con una Prueba T de student, asumiendo las tasas más rápidas de la descomposición en bolsas de especies mixtas.

Tabla 2. Combinaciones de las especies de hojarasca en bolsas mixtas

Especies 1	Especies 2	Especies 3
<i>Hymenea</i>	<i>Simarouba</i>	
<i>Hymenea</i>	<i>Quercus</i>	
<i>Simarouba</i>	<i>Quercus</i>	
<i>Hymenea</i>	<i>Simarouba</i>	<i>Quercus</i>
<i>Hymenea</i>	<i>Cecropia</i>	
<i>Hymenea</i>	<i>Sideroxylon</i>	
<i>Cecropia</i>	<i>Sideroxylon</i>	
<i>Hymenea</i>	<i>Cecropia</i>	<i>Sideroxylon</i>
<i>Quercus</i>	<i>Cecropia</i>	
<i>Quercus</i>	<i>Sideroxylon</i>	
<i>Quercus</i>	<i>Cecropia</i>	<i>Sideroxylon</i>

Características de las Hojas

Medimos las características químicas iniciales de la hojarasca en muestras secadas al sol de todas las especies usando los métodos normales del laboratorio. Los parámetros de la calidad de hojarasca incluyen: carbón, nitrógeno, concentración de ceniza, lignina, sustancias fenólicas totales, fósforo, calcio, magnesio, y potasio. Medimos también el área específica (cm g^{-1}) y la dureza de la hoja (para medir la masa se requirió pasar una barra de 3 mm de diámetro por la superficie de la hoja), en hojas frescas. Las medidas futuras incluirán las concentraciones de los nutrimentos en las hojas frescas y senescentes.

Resultados

Se encontraron pocas correlaciones significativas entre las características físicas y químicas de las hojas (Figura 1). Existe una correlación negativa entre el área específica de la hoja (SLA) y la dureza, lo que indica que las hojas más delgadas eran más suaves. Tanto las concentraciones de lignina y como el SLA tenían una correlación con las tasas de la descomposición después que dos semanas (Figura 2), pero la relación era más fuerte para la lignina (coeficiente de correlación de Pearson = 0.61, P = 0.0007) que para SLA (coeficiente de correlación de Pearson = -0.34, P = 0.0885). La razón de C y N (C/N) y la dureza no se encontraron relacionadas con las tasas de descomposición.

Después de dos semanas y de un mes en el bosque, se encontraron algunas diferencias significativas entre tasas observadas y esperadas de descomposición en las bolsas de especies mixtas (Tabla 3). En todos los casos significativos, la hojarasca en las bolsas mixtas obtuvieron tasas de descomposición más rápidas que las precedidas en la hojarasca de especies solas. Durante las primeras dos semanas de la descomposición, la mayor parte de las diferencias significativas involucraron las combinaciones que contenían *Cecropia*. En cambio, al mes, la mayor parte de las bolsas mixtas que contenían *Sideroxylon* se descompusieron más rápido de lo esperado (Tabla 3).

Tabla 3. Promedios y errores estándar de los porcentajes de masa que obtenidos y los esperados después 14 y 30 días de iniciada la descomposición. Los asteriscos significan los efectos significativos con los valores de P entre paréntesis. Los efectos del tratamiento se probaron con T-student (una cola), (N = 4), asumiendo que la hojarasca en las mezclas de especies se descompone más rápido que las bolsas con especies solas. (H = *Hymenaea*, C = *Cecropia*, Q = *Quercus*, M = *Sideroxylon*, y S = *Simarouba*).

Mezcla de Especies	Porcentaje de masa obtenidos después de 14 días (errores estándar)	Porcentaje de masa esperados después 14 días	Porcentaje de masa obtenidos después de 30 días (errores estándar)	Porcentaje de masa obtenidos después de 30 días (errores estándar)
HS	86.7 (2.6)	86.2	80.1 (1.9)	80.5
HQ	90.1 (1.0)	91.9	88.0 (1.2)	88.8
SQ	85 (1.3)	85.3	83.4 (2.1)	81.0
HSQ	89.7 (1.5)	87.8	83.6 (0.4)	83.4
HC	80.8 (2.0) *(0.02)	88	83.6 (2.0)	84.8
HM	78.9 (3.1)	83.3	75.4 (0.8) * (0.03)	77.7
CM	75.3 (2.2)	78.4	68.0 (0.9) * (0.003)	74.4
HCM	77.5 (1.7) * (0.02)	83.2	75.7 (2.9)	79.0
QC	86.4 (2.8)	87.1	81.3 (0.8) *(0.008)	85.4
QM	80.4 (1.2) * (0.09)	82.4	73.7 (1.4) * (0.02)	78.3
QCM	80.9 (2.4)	82.6	72.2 (1.0) * (0.003)	79.3

Conclusiones

La masa de hojarasca obtenida en las bolsas después de dos semanas de incubación en el bosque mantuvo un rango de 64.8 a 93.4% de a su masa inicial. Esta gran variedad de tasas de descomposición refleja la diversidad de atributos funcionales de las hojas que fue encontrada en las especies de plantas en Santa Rosa (Leffler and Enquist 2002). Aunque ambas características químicas y físicas poseían correlación con las tasas de descomposición, se obtuvieron pocas correlaciones significativas entre estos rasgos, y las propiedades químicas eran mejores pronosticadoras de las tasas de descomposición que las variables físicas. Estos resultados contrastan con los publicados por Perez Harguindeguy et al (2000),

quien encontró que las razones C/N y la dureza se encontraban correlacionadas siendo buenos pronosticadores de las tasas de descomposición (Perez Harguindeguy et al. 2000). En este artículo nosotros hemos presentado nuestros resultados preliminares. Es muy probable que según continúe el proceso de descomposición de nuestras muestras en el bosque, se encuentre un cambio en los rasgos que controlan la dinámica de la descomposición a corto plazo, respecto a los que existirán a largo plazo.

Varios autores han formado una hipótesis que predice que la hojarasca de especies mixtas debe descomponerse más rápido que la de especies solas debido a que la mayor heterogeneidad en el recurso de hojarasca involucrará una comunidad de organismos (hongos, insectos, etc) más diversa (Blair et al. 1990, Sulkava and Huhta 1998). En nuestro estudio, la diversidad creciente de hojarasca en las bolsas de especies mixtas aumentó las tasas de descomposición después de un mes en las bolsas con hojarasca de *Sideroxylon*, pero no en la mayoría de las otras combinaciones de especies. Estos resultados sugieren dos descubrimientos importantes: i) que las bolsas de especies solas pueden subestimar las tasas de la descomposición en bosques diversos tales como Santa Rosa, y ii) la riqueza de especies de plantas puede contribuir al funcionamiento del ecosistema aumentando las tasas de la descomposición de hojarasca, pero este efecto depende de la identidad de las especies implicadas.

Referencias Bibliográficas

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**: 439-449.
- Blair, JM, Parmelee RW, and Beare MH. 1990. Decay rates, nitrogen fluxes, and decomposer communities of single- and mixed-species foliar litter. *Ecology* **71**:1976-1985.
- Cornelissen, JHC. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* **84**:573-582.
- Cornelissen, JHC, Perez-Harguidenguy N, Diaz S, Grime JP, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, and Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* **143**:191-200.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:11-16.
- Enquist, BJ, and Sullivan JJ. 2001. Vegetative key and descriptions of tree species of the tropical dry forests of upland Sector Santa Rosa, Area de Conservacion Guanacaste, Costa Rica., Tucson.
- Grime, JP, Cornelissen JHHC, Thompson K, and Hodgson JG. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* **77**:489-494.
- Lavelle, P, Blanchart E, Martin A, Martin S, Spain A, Toutain F, Barois I, and Schaefer R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: applications to the soils of the humid tropics. *Biotropica* **25**: 130-150.
- Leffler, AJ, and Enquist BJ. 2002. Carbon isotope composition of tree leaves from Guanacaste, Costa Rica: comparison across tropical forests and tree life history. *Journal of Tropical Ecology* **18**:151-159.
- Perez-Harguindeguy, N, Diaz S, Cornelissen JHC, Vendramini F, Cabido M, and Castellanos A. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* **218**:21-30.
- Sulkava, P, and Huhta V. 1998. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity: a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia* **116**:390-396.

Figuras

Figura 1. Scatterplots de características química y físicas. Los círculos son especies en general y los triángulos son leguminosas.

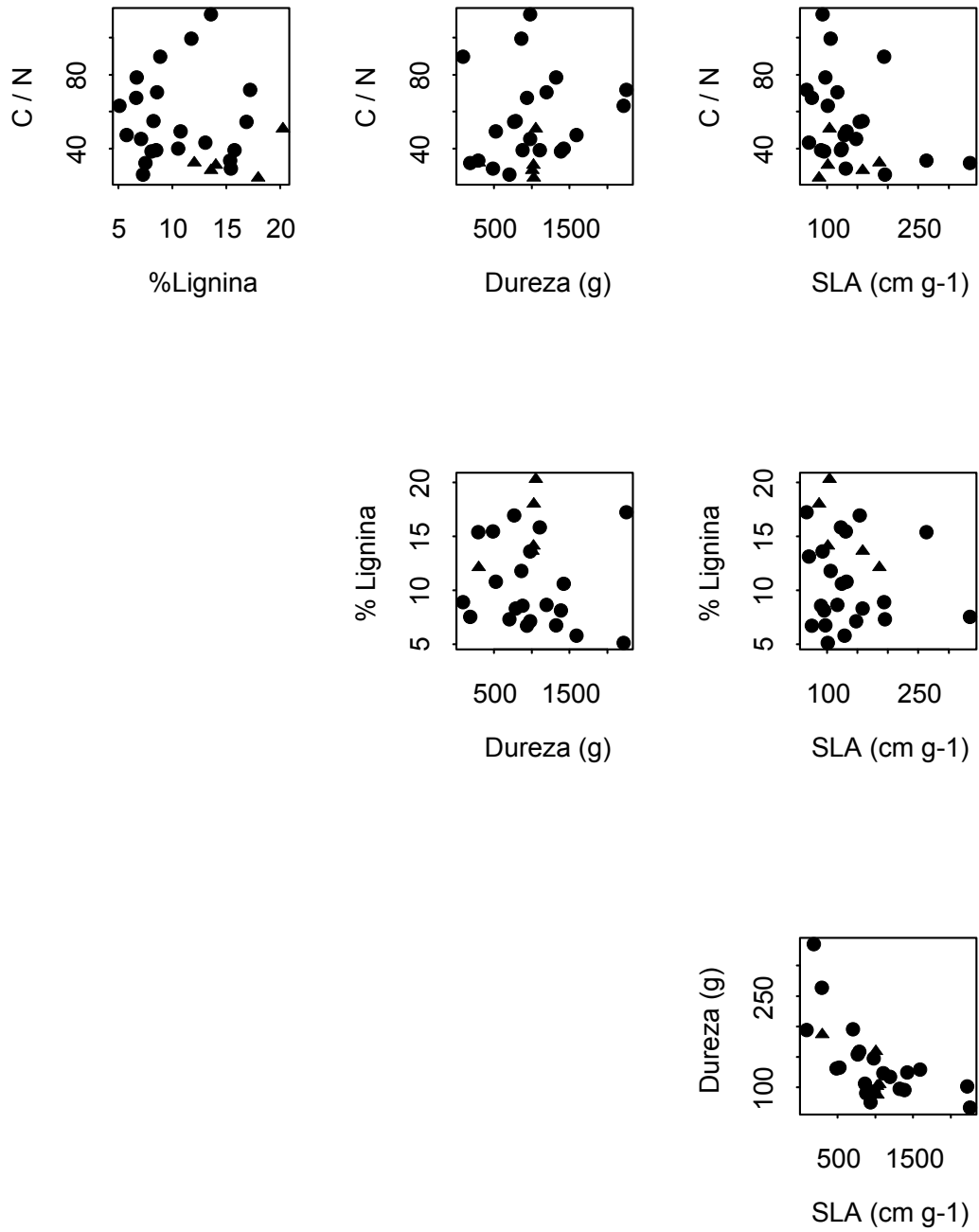


Figura 2. Las relaciones entre los valores de descomposición (porcentaje masa que permanece después de dos semanas) y las características químicas y físicas de hojas. Los triángulos son legumbres y los círculos las demás especies.

