

4. ARTÍCULOS DE INVESTIGACIÓN

ARTÍCULO 1. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la producción y entrada de nutrientes por la hojarasca

Resumen

Gran parte de los bosques tropicales actuales, son parches relativamente pequeños e incrustados en una matriz agrícola. Las estrategias de restauración activas pueden facilitar la recuperación natural de estos bosques en menor tiempo que la recuperación natural porque aumentan la producción de hojarasca y la entrada de nutrientes al suelo. Se evaluó la dinámica de hojarasca y nutrientes menores en cuatro tratamientos: plantación (toda el área plantada), islas de árboles (siembra de árboles en seis parches de tres tamaños), control (regeneración natural) y bosque referencia (primario). Los tratamientos se establecieron en parcelas de 50 × 50 m en cinco sitios replicados ubicados en Coto Brus, al sur de Costa Rica; la producción anual de hojarasca se midió 10-12 años después de su establecimiento. Las especies plantadas incluían dos nativas productoras de madera (*Terminalia amazonia* y *Vochysia guatemalensis*) intercaladas con dos especies fijadoras de nitrógeno (*Inga edulis* y *Erythrina poeppigiana*). La producción de hojarasca y entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu, Mn y Fe al suelo luego de 10-12 años no difirió entre isla, plantación ni con el bosque referencia, pero todas fueron superiores a la regeneración natural. La relación C:N y el N fue similar en todos los tratamientos a pesar de que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantaciones e islas. La hoja de otras dicotiledóneas representó el 46,0% en isla y el 11,8% en plantación, sugiriendo mayor establecimiento de otras especies. En la plantación *Vochysia* e *Inga* dominan la productividad de hojarasca (41,2 % y 33,2% respectivamente). Los resultados indican que en el mediano plazo las islas de árboles son tan eficiente en la producción de hojarasca y entradas de nutrientes al suelo como una plantación tradicional o un bosque maduro. Concordamos que la nucleación aplicada es una alternativa viable que permite acelerar la recuperación de bosques degradados a menor costo que las plantaciones tradicionales.

Palabras claves: Restauración activa, plantación de árboles, producción de hojarasca, entrada de nutrientes, bosques tropicales, Costa Rica.

4.1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales tienen un papel fundamental en la regulación del ciclo mundial de carbono que está en función de su edad y del grado de perturbación y estrés al cual son sometidos (Dixon *et al.* 1994; Lewis 2006). A pesar de su importancia, la transformación de tierras forestales en tierras agrícolas y pecuarias ha sido evidente en América Latina (FAO 2007; FAO 2015). La deforestación y las quemadas que generalmente acompañan estos cambios de uso del suelo tienen impactos drásticos sobre las propiedades biológicas, químicas y físicas del suelo, que conllevan a una pérdida de su fertilidad (Guariguata y Ostertag 2002). Estas perturbaciones suelen alterar el ciclo de los nutrientes y acrecientan su fuga del ecosistema (Walker y Rendell 2007; Chapin III *et al.* 2011). Así, la baja disponibilidad de nutrientes del suelo limita la productividad primaria neta de estos bosques y por consiguiente la ganancia neta de carbono de estos ecosistemas (Chapin III *et al.* 2011).

Gran parte de los bosques tropicales actuales son parches relativamente pequeños y aislados, inmersos dentro de paisajes agrícolas (Malhi *et al.* 2014). La condición actual de degradación de estos fragmentos de bosques exige promover procesos de restauración más rápidos y eficientes que los procesos de colonización natural y a un menor costo que plantaciones de toda la zona perturbada (Corbin y Holl 2012). Tradicionalmente, plantaciones de árboles mixtas o monoespecíficas han sido propuestas como estrategias de restauración por presentar múltiples beneficios en el proceso de recuperación de suelos degradados (Guariguata *et al.* 1995; Parrotta 1995; Powers *et al.* 1997; Montagnini 2001; Lamb y Gilmour 2003; Cusack y Montagnini 2004). Recientemente, se ha demostrado que la nucleación aplicada representa una alternativa eficaz y más barata que las plantaciones típicas y permite acelerar la recuperación del bosque (Holl *et al.* 2011; Corbin y Holl 2012; Zahawi *et al.* 2013).

A raíz de la siembra de árboles en parches, la nucleación aplicada imita el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), creando microhábitats favorables que facilitan la colonización de especies de sucesión tardía y dan lugar a una composición de especies más similares a un bosque (Holl *et al.* 2011). Además, atraen dispersores lo que aumenta la lluvia de semillas de árboles (zoócoras), la densidad y riqueza de especies en comparación con pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010) y aumentan la heterogeneidad espacial y facilitan el establecimiento de nuevos reclutas con valores superiores a las pasturas y similar a plantaciones típicas, en un menor área de plantación (Holl *et al.* 2013; Zahawi *et al.* 2013; Holl *et al.* 2016).

En este estudio se evaluaron los efectos a mediano plazo (10-12 años) de la restauración ecológica sobre la dinámica de la hojarasca y las entradas de nutrientes al suelo del bosque en un experimento de restauración en el sur de Costa Rica. Previamente se ha demostrado que las estrategias de restauración activas en este proyecto aumentan los aportes de hojarasca y nutrientes en comparación con áreas bajo procesos naturales (Celentano *et al.* 2011), facilitando la recuperación de suelos degradados. El proyecto compara dos estrategias de restauración activa (plantación mixta de árboles y plantación de “islas de árboles”) con áreas de restauración

pasiva basadas en la regeneración natural como modelos que pueden ser aplicados para restaurar otras regiones tropicales similares.

Debido a que el proceso de restauración es dinámico y debe superar múltiples barreras (Holl 1999), la evaluación periódica de la producción de hojarasca es importante para la comprensión de los ciclos de nutrientes, el crecimiento del bosque, las vías de sucesión, los flujos de carbono y la ecología de la perturbación (Zhou *et al.* 2007). El objetivo específico de este trabajo es evaluar la producción de hojarasca, la concentración de nutrientes de la hojarasca y las entradas de nutrientes al suelo del bosque de dos estrategias de restauración activa (a los 10-12 años) y compararla con áreas de regeneración natural y bosques de referencia (sin intervención). Nuestra hipótesis sostiene que las islas, las plantaciones mixtas de árboles y los bosques de referencia producen similar cantidad de hojarasca e incorporan similares cantidades de macro y micronutrientes al suelo, comparado a las áreas en regeneración natural debido a una mayor densidad de árboles por área, una menor apertura del dosel y por una mayor calidad química de la hojarasca producida.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en cinco sitios ubicados entre la Estación Biológica Las Cruces (8°47'7" N-82°57'32" W) y la ciudad de Agua Buena (8°44'42" N-82°56'53" W) en Coto Brus, Pacífico sur de Costa Rica. Los bosques en esta región se clasifican como bosque húmedo tropical premontano (Holdridge 1978). Gran parte de estos bosques fueron despejados rápidamente; la cobertura forestal paso de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en 2014. La mayor pérdida del bosque (>90%) se produjo durante dos intervalos de tiempo: 1947-1960 y 1960-1980, con una tasa de deforestación anual de 2,14 y 3,86%, respectivamente (Zahawi *et al.* 2015).

Los sitios de estudio abarcan un rango de elevación de 1000-1300 msnm, la temperatura media en la región es de 21°C con pocas variaciones durante el año, las precipitaciones anuales promedio varían entre 3000 y 4000 mm, con una estación seca evidente de diciembre a marzo. Mayores detalles de los sitios en Holl *et al.* (2011).

4.2.2. Diseño experimental y tratamientos

Los sitios de restauración se establecieron en tierras agrícolas degradadas (en su mayoría), entre junio del 2004 y julio del 2006, mediante un diseño de bloques incompletos aleatorizados en 13 sitios iniciales, de los cuales cinco se utilizaron para efectos de este estudio. En cada sitio (un bloque) se establecieron tres tratamientos (Figura 5). Los tratamientos fueron: plantación (P: toda la superficie plantada con una mezcla de cuatro especies arbóreas); islas (I: seis islas de árboles sembrados en parches de tres tamaños: 4 × 4 m, 8 × 8 m, y 12 × 12 m); y testigo (sin plantación de árboles, en adelante regeneración natural: RN). En tres de los cinco sitios utilizados, se evaluó una parcela adicional de un bosque de referencia como un cuarto tratamiento. Cada tratamiento dentro de cada bloque constituyó una unidad experimental; en este estudio se evaluaron en total 18 unidades experimentales de 50 × 50 m.

Los tratamientos plantaciones mixtas e islas de árboles constan de cuatro especies: dos especies maderables nativas (*Terminalia amazonia* (JF Gmel.) Exell (Combretaceae) y *Vochysia guatemalensis* Donn. Sm. (Vochysiaceae)), intercaladas con dos especies de árboles de rápido crecimiento naturalizados y fijadores de nitrógeno (*Erythrina poeppigiana* (Walp.) O. F. Cook e *Inga edulis* Mart.), ambas Fabaceae. Los tratamientos de restauración abarcaron un gradiente de intervención desde cero árboles plantados en áreas de regeneración, 86 árboles en el tratamiento de islas (344 árboles ha⁻¹) y 313 en plantación (1252 árboles ha⁻¹). Las plántulas fueron sembradas en filas alternadas con *Vochysia/Terminalia* e *Inga/Erythrina* y separadas 4 m entre filas y 2,8 m entre árboles. Todas las parcelas se despejaron a mano con machete durante 2,5 años después de la plantación para permitir a las plántulas crecer por encima de la altura de las gramíneas (Holl *et al.* 2011). Los tratamientos dentro de cada sitio fueron separados ≥ 5 m y los sitios (cada bloque) $\geq 0,7$ km (Reid *et al.* 2015).

4.2.3. Producción de hojarasca

En cada tratamiento se colocaron 12 canastas para recolectar hojarasca (estudio en proceso de lluvia de semillas Holl y Zahawi, ver mayores detalles en Reid *et al.* 2015). Las canastas con 0,25 m² de área fueron colocadas a aproximadamente 0,60 m sobre el nivel del suelo. En el tratamiento isla, una canasta fue ubicada dentro de cada isla mediana y grande, dos fueron colocadas dentro de un perímetro de 2 m de los árboles plantados y las restantes fueron ubicadas en áreas sin árboles (>2 m de la base de los árboles plantados, Figura 5). En los demás tratamientos, grupos de tres canastas (separadas entre 4-10 m) fueron distribuidas en cada uno de los cuatro cuadrantes de las parcelas (Celentano *et al.* 2011).

La hojarasca fue recolectada dos veces por mes durante 12 meses iniciando en octubre 2015. Luego de secar la hojarasca en un horno a 65°C por 72 h hasta peso constante, se clasificó en hojas, madera (<1 cm de diámetro), partes reproductivas (flores) y misceláneos (material vegetal indeterminado de pequeña dimensión) para cada muestreo. Se determinó la contribución individual por cada especie plantada, gramíneas, otras dicotiledóneas y misceláneos durante tres períodos de tiempo (diciembre 2015 a febrero de 2016, marzo a mayo de 2016 y junio a agosto de 2016). Todas las especies del bosque referencia se clasificaron como otras dicotiledóneas por su complejidad para identificarlas.

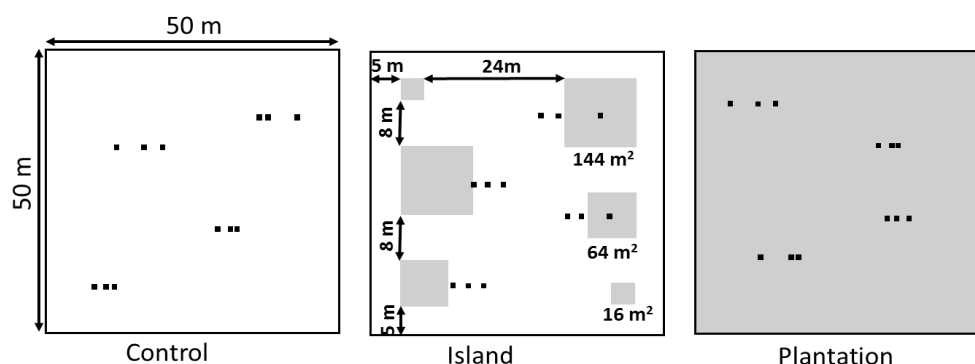


Figura 5. Diseño de parcelas y trampas de hojarasca (cuadros negros). La superficie plantada se encuentra sombreada en gris y el área sin plantar en blanco.

4.2.4. Contenido químico de la hojarasca y entrada de nutrientes al suelo del bosque

Se analizaron las concentraciones en porcentaje de C y N total, Ca, Mg, K, P y miligramos por gramo de Cu, Zn, Mn, Fe y las relaciones C:N, C:Ca, C:Mg, C:K y C:P de la hojarasca durante tres períodos de tiempo (diciembre 2015 a febrero 2016, marzo a mayo 2016 y junio a agosto 2016), usando una muestra compuesta para cada tratamiento en cada bloque y tiempo (N=56). El total de carbono y nitrógeno se determinó por el método de combustión utilizando un autoanalizador (ThermoFinnigan FlashEA 1112). La concentración de nutrientes (Ca, Mg, K, Cu, Zn, Mn y Fe) se determinó a partir de muestras de tejido vegetal secadas a 70°C, molidas y tamizadas por una malla de 1 mm (18/ASTM) (Díaz y Hunter 1978; Association of Official Agricultural Chemists 1984; Mills y Jones 1996) y se analizaron por absorción atómica usando equipo AAnalysis 100, Perkin Elmer. El fósforo se determinó por método colorimétrico desarrollando color azul de molibdeno (Molibdato de amonio y Cloruro Estannoso), leído en Espectrofotómetro UV/V a una longitud de onda de 660 nm. Se presenta la concentración promedio de nutrientes para todos los períodos de tiempo. Los aportes de nutrientes de la hojarasca al suelo se calcularon multiplicando la producción total de hojarasca del año (kg ha^{-1}) por la concentración promedio de nutrientes.

4.2.5. Clima y variables de dosel

Los datos de precipitación (mm), temperatura (°C) y humedad relativa (%) fueron proveídos diariamente por la estación meteorológica LCBS (Campbell Scientific®; (OTS 2016) (www.tropicalstudies.org/meteoro). Se determinó la cobertura de copas directamente encima de cada trampa utilizando un densiómetro a 1,30 m sobre el nivel del suelo, en dos momentos (enero-febrero, abril-mayo de 2016) y se promediaron los valores. Se estimó la altura de los árboles con un hipsómetro TRUEPULSE 200 (laser) y se midió el diámetro a la altura del pecho a 1,30 m sobre el nivel del suelo (dap) para cada árbol plantado en 2009 y 2016 (estudio en proceso, Holl y Zahawi). Se calculó el área basal para las especies plantadas usando la fórmula del diámetro cuadrático medio debido a que algunos árboles presentaron más de un eje.

4.2.6. Muestreo de suelo

Se tomaron 12 muestras de suelo a 10 cm de profundidad distribuidos cerca de las trampas, pero de forma aleatoria en cada tratamiento de restauración. En cada isla mediana y grande se tomaron tres muestras de suelo entre el centro y el borde de cada isla. Las muestras de cada parcela fueron mezcladas, secadas al aire y tamizadas (2 mm). El análisis químico se realizó en una única muestra compuesta por parcela siguiendo el protocolo estándar del laboratorio de suelos del CATIE (Díaz y Hunter 1978), como se describe a continuación: extracción en Olsen Modificado (pH 8,5) para determinación de Cu, Zn, Mn, Fe, K y P; extracción en Cloruro de Potasio 1N para determinación de Ca, Mg y Acidez Intercambiable; pH en agua; el total de Carbono y Nitrógeno por combustión.

4.2.7. Análisis de datos

El experimento se estableció como un diseño de bloques incompletos (el tratamiento bosque referencia se replicó solamente en tres de los cinco sitios), con el sitio como el factor de bloqueo. Las diferencias en la hojarasca (producción total, por componente y hoja por especies)

entre las estrategias de restauración se analizaron mediante análisis de varianza usando modelos lineales generales y mixtos, con tratamientos y tiempo de colección como factores fijos y el sitio como un factor aleatorio. El mismo procedimiento se utilizó para comparar los contenidos químicos de la hojarasca, los aportes de nutrientes al suelo del bosque y el área basal por especie. Se realizó prueba de hipótesis mediante contrastes para evaluar las diferencias entre tratamientos sobre la producción anual de hojarasca en cada mes de evaluación.

Para contemplar las medidas repetidas en el tiempo se modelaron las estructuras de correlación; además, se probaron diferentes estructuras de varianza residual para considerar la falta de homogeneidad de varianzas en el tiempo (Di Rienzo *et al.* 2011). Para seleccionar el mejor modelo se usaron los criterios de información AIC y BIC. El supuesto de normalidad fue evaluado usando QQ-plot y la prueba de Shapiro-Wilks.

Las correlaciones entre la producción de hojarasca mensual y variables climáticas (precipitación, temperatura y humedad relativa) y las variables del dosel (altura y cobertura de copas) se realizaron mediante los coeficientes de correlación de Pearson. Se realizó un modelo de regresión lineal múltiple entre la productividad total de hojarasca (kg ha^{-1}) y las variables químicas del suelo (pH y nutrientes). Se determinó la correlación entre las entradas de los principales nutrientes, N, C, P y la relación C:N y N:P vía hojarasca (kg ha^{-1}) y sus relaciones con la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo para tres periodos de tiempo, pero en este estudio solo presentamos el acumulado. Nos centramos en estos nutrientes debido a que N y P varían en las diferentes especies como resultado de la translocación antes de la senescencia (Vergutz *et al.* 2012) y con la estacionalidad (Townsend *et al.* 2007) y estas relaciones influyen en las tasas de descomposición y la dinámica de nutrientes después de la deposición (Manzoni *et al.* 2010). Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015) y R versión 3.2.1 (R Core Development Team). En todos los casos se reportan las medias ± 1 error estándar y las medias se compararon usando la prueba LSD Fisher ($p < 0,05$).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Producción de hojarasca

La producción de hojarasca y biomasa total (hojas, madera, flores y misceláneos) fue similar en plantación, bosque referencia e isla, todos aquellos significativamente mayores comparado con la regeneración natural ($n=216$; $F=21,8$; $p<0,0001$) (Figura 6; Cuadro 1). La hoja fue el mayor componente en todos los tratamientos ($RN=91,8 \pm 0,5\%$, $I=90,6 \pm 0,6\%$, $P=91,3 \pm 0,6\%$, $BR=86,6\% \pm 0,7$). La producción de hojas y madera fue mayor en plantaciones, islas y bosques referencia y más baja en la regeneración natural, mientras que la producción de flores y misceláneos no difirió entre tratamientos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Producción anual de hojarasca por componente ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) entre octubre 2015 y setiembre 2016 (media \pm E.E.), en la regeneración natural, isla, plantación y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Producción ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque Referencia	<i>F</i>	<i>P</i>
Hoja	$2,8 \pm 0,7^b$	$6,5 \pm 0,7^a$	$7,8 \pm 0,7^a$	$6,5 \pm 0,9^a$	12,5	0,0010
Madera	$0,2 \pm 0,1^b$	$0,3 \pm 0,0^a$	$0,4 \pm 0,1^a$	$0,7 \pm 0,2^a$	5,9	0,0141
Flores	$0,0 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,1 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,1$	2,5	0,1218
Misceláneos	$0,1 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$0,2 \pm 0,0$	$0,3 \pm 0,0$	3,5	0,0574
Total	$3,1 \pm 0,9^b$	$7,2 \pm 0,8^a$	$8,6 \pm 0,7^a$	$7,4 \pm 0,9^a$	11,0	0,0017

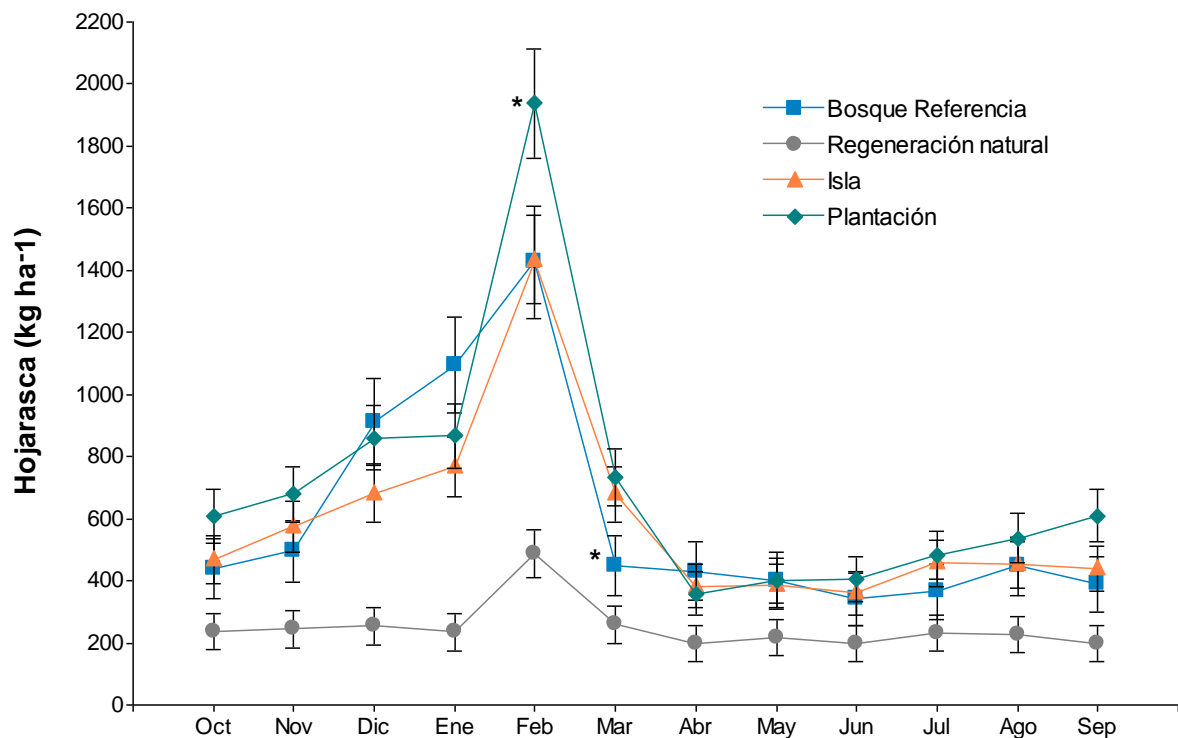


Figura 6. Producción media mensual ($\text{kg ha}^{-1} \pm$ E.E.) de hojarasca entre octubre 2015 y setiembre 2016 en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. *Indica los momentos donde el promedio de producción de hojarasca del bosque referencia y la plantación difirió del promedio de la isla (Anexo, Cuadro 8). La regeneración natural difirió de todos los tratamientos en todos los meses usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Para todos los tratamientos, la producción de hojarasca fue mayor entre enero a marzo (meses secos), mostrando un pico en febrero (Figura 6). De hecho, el 49,5% de la hojarasca es producida durante los cuatro meses más secos (diciembre-marzo), (RN=42,2 %, I=50,3%, P=51,8%, BR=53,7%). La producción de hojarasca se correlacionó con la temperatura máxima del aire ($n=216$; $r=0,42$; $p < 0,0001$), con la humedad relativa ($n=216$; $r=-0,59$; $p < 0,0001$), y con la precipitación ($n=216$; $r=-0,42$; $p < 0,0001$). La cobertura de dosel fue significativamente menor en la regeneración natural ($n=54$; $F=12,4$; $p < 0,0001$) respecto a isla, plantación y bosque referencia (RN= $74,2\% \pm 8,7$, I= $94,8\% \pm 0,8$, P= $99,0\% \pm 0,3$, BR= $99,4\% \pm 0,2$). La producción

de hojarasca (kg ha^{-1}) se correlacionó positivamente ($r=0,73$, $p=0,0005$) con la cobertura de dosel ($\text{RN}= 74,2 \% \pm 12,2$, $\text{I}= 94,8\% \pm 1,2$, $\text{P}=99,4\% \pm 0,3$, $\text{BR}=99,4 \% \pm 0,3$), y también con ($r= 0,72$; $p= 0,0007$) con su altura ($\text{RN}= 4,9 \text{ m} \pm 1,3$, $\text{I}= 8,3 \text{ m} \pm 1,5$, $\text{P}=12,2 \text{ m} \pm 0,7$, $\text{BR}=16,6 \text{ m} \pm 1,0$).

De las especies plantadas, *V. guatemalensis* e *I. edulis* aportaron mayoritariamente a la producción de hojarasca en plantación e isla (Cuadro 2). En la regeneración natural e isla la producción de hojas es dominada por otras dicotiledóneas (92,9 y 46,0% respectivamente). No hubo aporte de gramíneas a la hojarasca en plantación e isla. A pesar de que existen grandes diferencias en la producción de hojas entre tratamientos ($F=11,0$; $p= 0,0017$), ($\text{RN}= 3,1 \pm 0,9 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{I}= 7,2 \pm 0,8 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{P}= 8,6 \pm 0,7 \text{ Mg ha}^{-1}$; $\text{Br}= 7,4 \pm 0,9 \text{ Mg ha}^{-1}$), no hubo diferencias entre sitios ($F=0,5$ $p=0,7097$).

Las especies con mayor área basal ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) para el 2016 fueron *V. guatemalensis* e *I. edulis* en isla ($23,0 \pm 7,7$ y $13,8 \pm 4,4$ respectivamente) y en plantación ($8,2 \pm 1,6$ y $5,9 \pm 1,4$ respectivamente). La primera, fue la especie con mayor incremento de área basal $19,7 \pm 6,2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El mayor incremento de todas las especies se observó en isla en relación a plantación (Anexo, Cuadro 7).

Cuadro 2. Porcentaje (media \pm E.E.) de hoja total agrupado por especie (octubre 2015 a septiembre 2016) en plantación, isla y regeneración natural en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p<0,05$).

Composición de especie	Hoja (%)			F	P
	Regeneración natural	Isla	Plantación		
<i>Inga edulis</i>	-	$24,7 \pm 10,1^a$	$33,2 \pm 10,1^a$	2,0	0,2291
<i>Erythrina poeppigiana</i>	$2,6 \pm 1,8^b$	$4,7 \pm 1,4^b$	$7,3 \pm 1,4^a$	4,8	0,0108
<i>Vochysia guatemalensis</i>	-	$18,7 \pm 6,0^b$	$41,2 \pm 6,0^a$	42,4	<0,0001
<i>Terminalia amazonia</i>	-	$2,2 \pm 0,4^b$	$7,5 \pm 0,4^a$	88,0	<0,0001
Gramíneas	$4,3 \pm 1,2^a$	$0,001 \pm 1,2^b$	$0,0 \pm 0,0^b$	8,4	0,0005
Otras dicotiledóneas	$92,9 \pm 6,2^a$	$46,0 \pm 6,2^b$	$11,8 \pm 6,2^c$	110,6	<0,0001

4.3.2. Contenido de nutrientes de la hojarasca y entradas

No se encontraron diferencias en el contenido de N ni en la relación C:N en la hojarasca de todos los tratamientos a pesar que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantación e isla. La plantación mostró la menor cantidad de Ca, K y las mayores relaciones C:Ca, C:Mg, C:K y N:P. El bosque de referencia mostró los mayores contenidos de C y los menores contenidos de Mn. Mientras la regeneración natural presentó los mayores contenidos de P y la más baja relación C:P y N:P (Cuadro 3).

No se encontraron diferencias significativas en las entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu y Fe entre isla, plantación y bosque referencia, pero todos fueron significativamente mayores que en regeneración natural. La entrada de K fue menor en regeneración natural, intermedio en isla y plantación y mayor en bosque referencia. No hubo diferencias en el aporte de Zn entre la regeneración natural, isla y plantación, pero si con el bosque referencia donde fue significativamente mayor (Cuadro 4).

Cuadro 3. Concentración promedio de nutrientes de la hojarasca (media \pm E.E.) para tres periodos de análisis en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
Porcentaje						
Ca	2,4 \pm 0,2 ^a	2,2 \pm 0,2 ^a	1,7 \pm 0,2 ^b	2,2 \pm 0,2 ^a	14,2	<0,0001
Mg	0,4 \pm 0,0 ^a	0,3 \pm 0,0 ^b	0,3 \pm 0,0 ^b	0,4 \pm 0,0 ^a	13,6	<0,0001
K	0,7 \pm 0,1 ^{ab}	0,6 \pm 0,1 ^b	0,4 \pm 0,1 ^c	0,8 \pm 0,1 ^a	23,2	<0,0001
P	0,13 \pm 0,01 ^a	0,11 \pm 0,01 ^b	0,09 \pm 0,01 ^c	0,11 \pm 0,01 ^{bc}	9,7	0,0001
N	1,8 \pm 0,1 ^a	1,9 \pm 0,1 ^a	2,0 \pm 0,1 ^a	1,9 \pm 0,1 ^a	0,8	0,4964
C	45,9 \pm 0,6 ^b	45,7 \pm 0,7 ^b	45,5 \pm 0,6 ^b	46,9 \pm 0,5 ^a	7,6	0,0004
mg kg⁻¹						
Cu	13,4 \pm 1,0 ^a	12,3 \pm 1,0 ^a	12,0 \pm 1,0 ^a	12,0 \pm 1,1 ^a	1,8	0,1720
Zn	53,8 \pm 4,0 ^a	36,7 \pm 4,0 ^b	28,8 \pm 4,0 ^b	48,7 \pm 4,5 ^a	16,5	<0,0001
Mn	295 \pm 45,7 ^a	258,4 \pm 33,4 ^a	295,3 \pm 36,6 ^a	215,6 \pm 34,6 ^b	5,2	0,0043
Fe	174,1 \pm 8,7 ^a	163,2 \pm 8,1 ^{ab}	152,9 \pm 7,0 ^{ab}	146,8 \pm 9,3 ^{ab}	1,9	0,1424
Relación						
C:N	25,7 \pm 1,6 ^a	24,5 \pm 1,6 ^{ab}	23,6 \pm 1,6 ^b	25,5 \pm 1,7 ^{ab}	2,4	0,0834
C:Ca	19,7 \pm 2,3 ^c	23,2 \pm 2,3 ^b	28,1 \pm 2,3 ^a	22,3 \pm 2,5 ^{bc}	12,2	<0,0001
C:Mg	116,3 \pm 9,8 ^c	151,0 \pm 9,8 ^b	162,8 \pm 9,8 ^a	139,5 \pm 10,0 ^b	24,8	<0,0001
C:K	79,2 \pm 12,3 ^{bc}	92,5 \pm 12,3 ^b	123,1 \pm 12,3 ^a	65,4 \pm 13,5 ^c	14,0	<0,0001
C:P	370,4 \pm 26,0 ^b	451,4 \pm 26,0 ^a	495,9 \pm 26,0 ^a	445,5 \pm 29,8 ^a	10,9	<0,0001
N:P	14,6 \pm 1,3 ^c	18,6 \pm 1,3 ^b	21,3 \pm 1,3 ^a	17,8 \pm 1,4 ^b	16,7	<0,0001

Cuadro 4. Entrada anual de nutrientes de la hojarasca al suelo (media \pm E.E.) en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
kg ha⁻¹ año⁻¹						
Ca	75,6 \pm 20,9 ^b	151,7 \pm 20,9 ^a	142,2 \pm 20,9 ^a	167,6 \pm 25,1 ^a	6,3	0,0115
Mg	11,9 \pm 3,6 ^b	22,0 \pm 3,6 ^a	25,0 \pm 3,6 ^a	28,1 \pm 4,3 ^a	6,6	0,0099
K	19,7 \pm 7,3 ^c	42,4 \pm 7,3 ^b	36,9 \pm 7,3 ^b	60,5 \pm 8,3 ^a	11,4	0,0015
P	4,0 \pm 1,0 ^b	7,6 \pm 1,0 ^a	8,1 \pm 1,0 ^a	8,0 \pm 1,2 ^a	8,1	0,0050
N	56,3 \pm 20,4 ^b	139,5 \pm 20,4 ^a	169,9 \pm 20,4 ^a	144,1 \pm 25,2 ^a	8,8	0,0038
C	1420,1 \pm 362,2 ^b	3272,5 \pm 362,2 ^a	3905,8 \pm 362,2 ^a	3475,6 \pm 460,0 ^a	11,1	0,0016
g ha⁻¹ año⁻¹						
Cu	42,2 \pm 12,7 ^b	86,3 \pm 12,7 ^a	105,1 \pm 12,7 ^a	93,6 \pm 15,7 ^a	6,9	0,0086
Zn	178,9 \pm 38,3 ^b	260,5 \pm 38,3 ^b	225,8 \pm 38,3 ^b	367,7 \pm 45,5 ^a	6,1	0,0124
Mn	945,1 \pm 378,0 ^b	1903,1 \pm 378,0 ^a	2543,1 \pm 378,0 ^a	1490,2 \pm 458,6 ^{ab}	5,4	0,0179
Fe	527,2 \pm 153,8 ^b	1146,5 \pm 153,8 ^a	1317,2 \pm 153,8 ^a	1389,7 \pm 194,0 ^a	7,7	0,0058

No se encontraron diferencias significativas de nutrientes del suelo entre tratamientos a 10 cm de profundidad (Anexo, Cuadro 6). De las variables químicas del suelo, el pH, Ca, N y Mg explican el 47% de la variabilidad observada en la productividad de hojarasca. Se encontró

una correlación positiva entre la relación C:N de la hojarasca y del suelo, mientras la relación N:P fue apenas marginal (Cuadro 5). Los nutrientes individuales C y N mostraron una correlación positiva, mientras el P foliar y del suelo presentaron una correlación negativa.

Cuadro 5. Análisis de correlación entre las principales variables químicas de la hojarasca y el suelo en plantación, isla, regeneración natural y bosque referencia en Coto Brus, Costa Rica.

Relación				%			
Hojarasca	Suelo	Pearson	p-valor	Hojarasca	Suelo	Pearson	p-valor
C:N	C:N	0,36	0,0067	C	C	0,34	0,0108
N:P	N:P	0,26	0,0572	N	N	0,43	0,0011
				P	P	-0,31	0,0233

4.4. DISCUSIÓN

4.4.1. Producción de hoja y nutrientes

A pesar de que en las plantaciones hubo una mayor densidad de árboles por área que en las islas, los datos indican que la producción total anual de hojarasca luego de 10-12 años no difirió entre ellas ni en los bosques de referencia (primarios). Es decir, en el mediano plazo las islas son tan eficientes en la producción de hojarasca como una plantación tradicional o como un bosque maduro. Nuestros datos apoyan la hipótesis de Celentano *et al.* (2011), quienes preveían que las diferencias entre tratamientos en términos de la producción de hojarasca probablemente desaparecerían con el tiempo.

La producción de hojarasca de plantación e isla fue inferior a lo reportado por Castellanos Barliza y León Peláez (2010) para plantaciones de *Acacia mangium* de aproximadamente 10 a 11 años de edad (10,4 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) en Colombia. También fueron inferiores a lo reportado por Goma-Tchimbakala y Bernhard-Reversat (2006) en plantaciones de *Terminalia superba* (7, 12 y 48 años) y en un bosque tropical natural en el Mayombe, Congo. Sin embargo, nuestros datos de producción de hojarasca se encuentran cercanos al rango reportado por Parrotta (1999), (5,3 a 10,0 Mg ha⁻¹ yr⁻¹) en plantaciones monoespecíficas y mixtas de *Casuarina equisetifolia* y *Leucaena leucocephala* (fijadoras de N) y de una especie no fijadora de N, *Eucalyptus robusta* de 8,5 años de edad. Pero fueron superiores a lo reportado por Kavinchan *et al.* (2015) para sitios en restauración en el norte de Tailandia luego de 14-16 años de establecimiento y superiores a lo reportado por Celentano *et al.* (2011) en nuestros mismos sitios, luego de 5 años de establecidos los tratamientos de restauración.

La producción de hojarasca de la regeneración natural fue superior a lo reportado por (Celentano *et al.* 2011), pero inferior a lo reportado Ewel (1976) para bosques de entre 1 y 14 años de edad (4,6 y 10 Mg ha⁻¹yr⁻¹ respectivamente). Sin embargo, coincidimos que la producción de hojarasca de la regeneración natural incrementa de forma rápida conforme aumenta la sucesión (Ewel 1976; Brown y Lugo 1990). La producción de hojarasca de los bosques de referencia fue similar a la reportada por (Barlow *et al.* 2007) para un bosque primario en la Amazonia brasileña y a la encontrada por Leigh y Windsor (1990) en un bosque tropical lluvioso maduro (7,5 Mg ha⁻¹yr⁻¹). Pero fue levemente menor a la reportada por Chave *et al.* (2010) en bosques tropicales maduros en Suramérica (8,61 Mg ha⁻¹yr⁻¹) y muy inferior a la

reportada por Paudel *et al.* (2015) para un bosque lluvioso maduro en China (11,1 Mg ha⁻¹yr⁻¹). Sin embargo, están dentro del rango reportado para bosques húmedos tropicales en la India (5,63-8,65 Mg ha⁻¹yr⁻¹) (Sundarapandian y Swamy 1999).

Los resultados demuestran un cambio en los aportes individuales de hojarasca de las cuatro especies plantadas, con un comportamiento más equitativo que difiere de lo reportado por Celentano *et al.* (2011), donde *I. edulis* dominaba la productividad de hojarasca en plantación e isla en el 2009. El cambio más importante se observó en una disminución de aproximadamente el doble en la hojarasca de *I. edulis* en ambos tratamientos y un aumento de *V. guatemalensis* de casi cuatro veces en islas y de aproximadamente ocho veces en plantación. Esta variación está relacionada a un cambio en la sobrevivencia y el área basal en las especies plantadas. Las especies con menor sobrevivencia respecto al periodo entre el 2009 y este estudio fueron *E. poeppigiana* e *I. edulis* (datos no presentados en este estudio), mientras que *V. guatemalensis* fue la especie con mayor incremento de área basal. Vale la pena destacar que las especies fijadoras de N pueden desempeñar un papel importante en la etapa de transición de la sucesión temprana mediante la supresión de hierbas y pastos, debido a su rápido crecimiento inicial, aumento de cobertura de copas y el dominio de la productividad de hojarasca, pero si mueren dentro de 1-2 décadas, no tendrían un efecto tan importante en el legado a largo plazo (Holl *et al.* 2011).

La contribución de hojas de otras dicotiledóneas a la hojarasca total fue mayor en islas que en plantaciones, lo que sugiere mayor establecimiento de otras especies. Esto apoya la teoría de la nucleación aplicada (Corbin y Holl 2012), que propone que las islas imitan mejor el proceso de nucleación natural (Yarranton y Morrison 1974), facilitando la colonización de especies de la sucesión tardía (Holl *et al.* 2011). Atraen dispersores, aumentando la dispersión de semillas de árboles (zoócoras), la densidad y la riqueza de especies en comparación con pasturas abiertas (Zahawi y Augspurger 2006; Cole *et al.* 2010). Además, las islas aumentan la heterogeneidad espacial lo que facilita el establecimiento de nuevos reclutas, alcanzando valores superiores a las estrategias de restauración pasiva y similar a plantaciones típicas a pesar de que solo el 20% del área de isla es plantada (Holl *et al.* 2013; Zahawi *et al.* 2013; Holl *et al.* 2016) y aumentan la diversidad y heterogeneidad espacial de hojarasca del suelo, lo que puede acelerar la tasa de reciclaje de nutrientes y facilitar la recuperación de los bosques (Celentano *et al.* 2011).

En el mediano plazo, las islas son tan eficientes en las entradas de Ca, Mg, P, N, C, Cu, Mn y Fe al suelo como una plantación tradicional o como un bosque maduro. El retorno de nutrientes vía hojarasca (kg ha⁻¹ a⁻¹) fue superior a lo reportado en nuestros mismos sitios (Celentano *et al.* 2011) y superior a lo encontrado por Castellanos Barliza y León Peláez (2010) en plantaciones de *A. mangium* en el Bajo Cauca Antioqueño. Sin embargo, los datos fueron inferiores a los reportados por Parrotta (1999) para C y Mg, similares en el contenido de N y Ca, pero superiores en el contenido de P y K. No se encontró efecto del tratamiento sobre las relaciones C:N a pesar que especies fijadoras de N fueron sembradas en plantaciones e islas; de hecho estos ecosistemas han aumentado esta relación en comparación con lo reportado por

Celentano *et al.* (2011). Esto posiblemente se deba a que en nuestro estudio se encontró una disminución de la concentración de N foliar y de productividad de especies fijadoras de N, sumado a un aumento de la hojarasca de otras dicotiledóneas, especialmente *V. guatemalensis*. A pesar de ello, la calidad química de la hojarasca se considera cercana al óptimo teórico, con relaciones C:N de 25:1 que pueden favorecer el crecimiento de microorganismos y la mineralización de nutrientes (Heal *et al.* 1997; Chapin III *et al.* 2011).

Los resultados muestran una relación N:P >16 en la hojarasca de plantación, isla y bosque de referencia que contrasta con una importante reducción en la regeneración natural; esto podría indicar una limitación de P a nivel de comunidad (Koerselman y Arthur 1996; Aerts y Chapin 2000; Townsend *et al.* 2007). Sin embargo, Güsewell (2004) sugirió valores de limitación del umbral N:P más conservadores (<10 para N y > 20 para P). Sobre la base de estas estimaciones, nuestros resultados parecen reflejar co-limitación de N y P. A pesar de ello, bajas concentraciones foliares de P reflejan que los bosques tropicales son limitados por una baja disponibilidad de P en el suelo (Vitousek 1982; Vitousek 1984; Vitousek *et al.* 2010), que se traduce en una mayor eficiencia en el uso del P por las plantas (Vitousek 1982; Vitousek 1984; McGroddy *et al.* 2004; Reed *et al.* 2012). Así, los nutrientes reabsorbidos están directamente disponibles para su uso posterior por la planta, reduciendo la dependencia de nutrientes del exterior (Clark 1977; Turner 1977). De hecho, la reabsorción es un componente central de la estrategia de adquisición de nutrientes de la planta, generalmente la absorción de N y P foliar es mayor al 50% y superior para el P comparado al N (Aerts 1996; Van Heerwaarden *et al.* 2003; Vergutz *et al.* 2012). Esto podría explicar en parte por qué en nuestros sitios solo una pequeña fracción del P es retornada con la hojarasca, haciendo que la relación tienda a aumentar como se muestra en este estudio. Sin embargo, nuestros datos están dentro del rango de valores encontrados en varias familias de árboles de bosques húmedos tropicales por Townsend *et al.* (2007) y las relaciones C:N, C:P y N:P son muy inferiores a las reportadas en el follaje y hojas senescentes por McGroddy *et al.* (2004).

Este estudio examinó la asociación de depósitos de nutrientes del suelo y la calidad química de la hojarasca para todas las especies presentes en los sitios de evaluados. Encontramos correlaciones positivas entre la relación C:N y N:P foliar y del suelo, así como en las relaciones individuales. Es conocido que, especies fijadoras de nitrógeno pueden aumentar el C y N del suelo y han sido ampliamente utilizadas como plantas pioneras en la recuperación de tierras degradadas en los trópicos (Johnson y Curtis 2001). Macedo *et al.* (2008) demostraron que las leguminosas pioneras tienen potencial para recuperar las tierras degradadas, aumentando en 1,73 y 0,77 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ de C y N respectivamente y restableciendo las reservas de C y N del suelo después de 13 años de plantadas. Las especies de leguminosas pueden contribuir con alrededor de 12 Mg ha⁻¹ yr⁻¹ de hojarasca seca y 0,19 de Mg ha⁻¹ yr⁻¹ N renovando los suelos degradados (Franco y De Faria 1997). Por su parte Wang *et al.* (2010) demostraron que los bosques con especies fijadoras de N tuvieron mayor materia orgánica del suelo (40-50%) y mayor concentración de nitrógeno total (20-50%) en los primeros 0-5 cm del suelo comparado con bosques con ausencia de fijadoras de N.

4.5. CONCLUSIONES

Nuestros resultados muestran evidencias claras de que los efectos de los tratamientos de restauración sobre las variables evaluadas cambian rápidamente al pasar del tiempo, lo que hace hincapié en la importancia de no sacar conclusiones sólidas a partir de estudios a corto plazo. Además, apoyan la idea de que la nucleación aplicada es una alternativa viable que permite acelerar la recuperación de bosques degradados y a menor costo que las plantaciones tradicionales. Los altos valores de producción de hojarasca y de retorno de nutrientes al suelo encontrados en este estudio indican que, a mediano plazo, el diseño de siembra en islas es tan eficiente como una plantación tradicional o un bosque maduro. La productividad más equitativa de la hojarasca de especies plantadas en las estrategias de restauración activa, es influenciada por un cambio en la sobrevivencia y el área basal de las especies plantadas, sumado a un aumento en la producción de hojas de otras dicotiledóneas, principalmente en islas. Esto concuerda con que las islas imitan mejor el proceso de nucleación natural, facilitando el establecimiento de otras especies y ponen de manifiesto su gran potencial para la recuperación de áreas degradadas a partir del restablecimiento del ciclo de nutrientes.

4.6. Agradecimientos

La infraestructura experimental fue financiada por la *National Science Foundation* (NSF; DEB 05-15.577 para KDH y RAZ) y la Earthwatch Foundation.

Los análisis de suelo, alojamiento en la Estación Biológica Las Cruces y salario de Juan Abel Rosales en la parte de campo fueron financiados por el proyecto *National Science Foundation* (NSF DEB 14-56520).

A Juan Abel Rosales por su excelente asistencia de campo en San Vito, Coto Brus, Costa Rica. Al personal del Laboratorio de Análisis de Suelos, Tejido Vegetal y Aguas del CATIE por su apoyo con espacio y equipos. A los propietarios de los terrenos donde se desarrolla el proyecto de restauración por su disponibilidad a colaborar.

4.7. Literatura citada

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: ¿are there general patterns? *Journal of Ecology* 84(4):597-608.
- Aerts, R; Chapin, F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited. *Adv Ecol Res* 30:1-67.
- Association of Official Agricultural Chemists. 1984. Official methods of analysis 14 ed. Washington, DC., 40 p. (Association of Official Agricultural Chemists Inc.).
- Barlow, J; Gardner, TA; Ferreira, LV; Peres, CA. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 247(1):91-97.
- Brown, S; Lugo, AE. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Castellanos Barliza, J; León Peláez, J. 2010. Caída de hojarasca y dinámica de nutrientes en plantaciones de *Acacia mangium* (Mimosaceae) de Antioquia, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15(2):289-308.

- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Ostertag, R; Cole, RJ; Holl, KD. 2011b. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. *Biotropica* 43(3):279-287.
- Clark, FE. 1977. Internal cycling of nitrogen in shortgrass prairie. *Ecology* 58(6):1322-1333.
- Cole, RJ; Holl, KD; Zahawi, RA. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications* 20(5):1255-1269.
- Corbin, JD; Holl, KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265:37-46.
- Cusack, D; Montagnini, F. 2004. The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188(1-3):1-15.
- Chapin III, FS; Matson, PA; Vitousek, P. 2011. Principles of terrestrial ecosystem ecology. 2 ed. New York, Springer Science & Business Media. 529 p.
- Chave, J; Navarrete, D; Almeida, S; Alvarez, E; Aragão, LE; Bonal, D; Châtelet, P; Silva-Espejo, J; Goret, J-Y; Hildebrand, Pv. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences* 7(1):43-55.
- Di Rienzo, JA; Casanoves, F; Balzarini, MG; Gonzalez, L; Caudroda, M; Robledo, CW. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, JA; Macchiavelli, RE; Casanoves, F. 2011. Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat. 1a. ed. Grupo Infostat, Córdoba, Argentina. 193 p.
- Díaz, R; Hunter, A. 1978. Metodologías de muestreo de suelos, análisis químico de suelos y tejido vegetal y de investigaciones en invernadero. Turrialba, CATIE.
- Dixon, RK; Solomon, A; Brown, S; Houghton, R; Trexier, M; Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263(5144):185-190.
- Ewel, JJ. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology* 64(1):293-308.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Roma, Italia). 2007. Situación de los Bosques del Mundo 2007.
- FAO (Organización de la Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, Italia). 2015. Evaluación de los recursos forestales mundiales: ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo? Roma, Italia. 47 p.
- Franco, AA; De Faria, SM. 1997. The contribution of N₂-fixing tree legumes to land reclamation and sustainability in the tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 29(5):897-903.
- Goma-Tchimbakala, J; Bernhard-Reversat, F. 2006. Comparison of litter dynamics in three plantations of an indigenous timber-tree species (*Terminalia superba*) and a natural tropical forest in Mayombe, Congo. *Forest Ecology and Management* 229(1):304-313.
- Guariguata, M; Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. In M. Guariguata; G. Kattan (eds). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional. p. 591-623.
- Guariguata, MR; Rheingans, R; Montagnini, F. 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology* 3(4):252-260.

- Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164(2):243-266.
- Heal, O; Anderson, J; Swift, M. 1997. Plan litter quality and decomposition: An historical overview. In G. Cadisch; K. Giller eds. *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. 2 ed. UK University Press, Cambridge, Cab International. p. 27.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Trad. H. Jimenez. San José, Costa Rica, IICA. 216 p. (Libros y materiales educativos No. 34).
- Holl, KD. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31(2):229-242.
- Holl, KD; Zahawi, RA; Cole, RJ; Ostertag, R; Cordell, S. 2011. Planting seedlings in tree islands versus plantations as a large-scale tropical forest restoration strategy. *Restoration Ecology* 19(4):470-479.
- Holl, KD; Stout, VM; Reid, JL; Zahawi, RA. 2013. Testing heterogeneity–diversity relationships in tropical forest restoration. *Oecologia* 173(2):569-578.
- Holl, KD; Reid, JL; Chaves-Fallas, JM; Oviedo-Brenes, F; Zahawi, RA. 2016. Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. *Journal of Applied Ecology*: En prensa. doi: 10.1111 / 1365-2664.12814.
- Johnson, DW; Curtis, PS. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 140(2–3):227-238.
- Kavinchan, N; Wangpakapattanawong, P; Elliott, S; Chairuangsi, S; Pinthong, J. 2015. Use of the framework species method to restore carbon flow via litterfall and decomposition in an evergreen tropical forest ecosystem, northern Thailand. *15(2):639-650*.
- Koerselman, W; Arthur, FMM. 1996. The vegetation N:P Ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33(6):1441-1450.
- Lamb, D; Gilmour, D. 2003. *Rehabilitation and restoration of degraded forests*. International union for conservation of nature and natural resources and world wide fund, Cambridge, Inglaterra., 122 p.
- Leigh, E; Windsor, D. 1990. Producción del bosque y regulación de consumidores primarios de isla de Barro Colorado. In E. Leigh; A. Stanley; D. Windsor (eds). *Ecología de un Bosque Tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. 1 ed. Balboa, Panamá, Smithsonian Institution. p. 179-190.
- Lewis, SL. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 361(1465):195-210.
- Macedo, MO; Resende, AS; Garcia, PC; Boddey, RM; Jantalia, CP; Urquiaga, S; Campello, EFC; Franco, AA. 2008. Changes in soil C and N stocks and nutrient dynamics 13 years after recovery of degraded land using leguminous nitrogen-fixing trees. *Forest Ecology and Management* 255(5–6):1516-1524.
- Malhi, Y; Gardner, TA; Goldsmith, GR; Silman, MR; Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 39:125-159.
- Manzoni, S; Trofymow, JA; Jackson, RB; Porporato, A. 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs* 80(1):89-106.
- McGroddy, ME; Daufresne, T; Hedin, LO. 2004. Scaling of C:N:P Stoichiometry in Forests Worldwide: Implications of Terrestrial Redfield-Type Ratios. *Ecology* 85(9):2390-2401.

- Mills, HA; Jones, JB. 1996. Plant Analysis Handbook II. MicroMacro. Publishing. Georgia, USA.
- Montagnini, F. 2001. Strategies for the recovery of degraded ecosystems: experiences from Latin America. *Interciencia* 26(10):498-503.
- OTS (Organization for Tropical Studies, CR). 2016. Meteorological data of Las Cruces Biological Station. Consultado 1 oct. 2016. URL <http://www.ots.ac.cr/>.
- Parrotta, JA. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6(5):627-636.
- Parrotta, JA. 1999. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 124(1):45-77.
- Paudel, E; Dossa, GGO; Xu, J; Harrison, RD. 2015. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 353:97-106.
- Powers, JS; Haggard, JP; Fisher, RF. 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 99(1-2):43-54.
- R Core Development Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, SC; Townsend, AR; Davidson, EA; Cleveland, CC. 2012. Stoichiometric patterns in foliar nutrient resorption across multiple scales. *New Phytologist* 196(1):173-180.
- Reid, JL; Holl, KD; Zahawi, RA. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications* 25(4):1072-1082.
- Sundarapandian, SM; Swamy, PS. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management* 123(2-3):231-244.
- Townsend, AR; Cleveland, CC; Asner, GP; Bustamante, MMC. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88(1):107-118.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-Fir Stand. *Forest Science* 23(3):307-316.
- Van Heerwaarden, L; Toet, S; Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101(3):664-669.
- Vergutz, L; Manzoni, S; Porporato, A; Novais, RF; Jackson, RB. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs* 82(2):205-220.
- Vitousek, PM. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119(4):553-572.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.
- Vitousek, PM; Porder, S; Houlton, BZ; Chadwick, OA. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20(1):5-15.

- Walker, J; Rendell, P. 2007. Retrogressive succession and restoration on old landscapes. In L. Walker; J. Walker; R. Hobbs (eds). *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer Science Business Media LLC. p. 69-89.
- Wang, F; Li, Z; Xia, H; Zou, B; Li, N; Liu, J; Zhu, W. 2010. Effects of nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing tree species on soil properties and nitrogen transformation during forest restoration in southern China. *Soil Science & Plant Nutrition* 56(2):297-306.
- Yarranton, GA; Morrison, RG. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62(2):417-428.
- Zahawi, RA; Augspurger, CK. 2006. Tropical forest restoration: tree islands as recruitment foci in degraded lands of Honduras. *Ecological Applications* 16(2):464-478.
- Zahawi, RA; Holl, KD; Cole, RJ; Reid, JL. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50(1):88-96.
- Zahawi, RA; Duran, G; Kormann, U. 2015. Sixty-Seven years of land-use change in southern Costa Rica. *PLOS ONE* 10(11): 1-17.
- Zhou, G; Guan, L; Wei, X; Zhang, D; Zhang, Q; Yan, J; Wen, D; Liu, J; Liu, S; Huang, Z. 2007. Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology* 188(1):77-89.

4.8. Anexos

Cuadro 6. Variables del suelo (media \pm E.E.) para todas las unidades experimentales (n=18, 5 plantaciones, 5 islas, 5 regeneración natural y 3 bosque referencia), Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ($p < 0,05$).

Variable del suelo	Regeneración natural	Isla	Plantación	Bosque referencia	F	P
pH	5,3 \pm 0,1 ^a	5,4 \pm 0,1 ^a	5,2 \pm 0,1 ^a	5,4 \pm 0,1 ^a	2,0	0,1800
Acidez (mg kg ⁻¹)	93,1 \pm 18,3 ^a	61,4 \pm 18,3 ^{ab}	75,8 \pm 18,3 ^{ab}	35,6 \pm 22,4 ^b	2,1	0,1655
Ca (mg kg ⁻¹)	1504,8 \pm 637,1 ^b	2285,6 \pm 637,1 ^{ab}	1965,2 \pm 637,1 ^{ab}	2922,5 \pm 704,4 ^a	2,5	0,1239
Mg (mg kg ⁻¹)	323,0 \pm 112,6 ^b	395,8 \pm 112,6 ^{ab}	337,7 \pm 112,6 ^b	532,2 \pm 118,5 ^a	3,8	0,0468
K (mg kg ⁻¹)	138,8 \pm 36,7 ^a	171,6 \pm 36,7 ^a	99,8 \pm 36,7 ^a	175,6 \pm 42,0 ^a	2,3	0,1551
CIC	10,6 \pm 4,2 ^b	15,2 \pm 4,2 ^{ab}	12,9 \pm 4,2 ^{ab}	19,5 \pm 4,6 ^a	2,7	0,0991
Cmol (+) kg ⁻¹						
Olsen P (mg kg ⁻¹)	3,2 \pm 0,3 ^a	3,2 \pm 0,3 ^a	3,2 \pm 0,3 ^a	3,6 \pm 0,4 ^a	0,7	0,5498
Cu (mg kg ⁻¹)	14,1 \pm 2,8 ^a	14,2 \pm 2,8 ^a	13,6 \pm 2,8 ^a	9,0 \pm 3,2 ^a	1,1	0,3937
Zn (mg kg ⁻¹)	2,5 \pm 0,8 ^{ab}	3,2 \pm 0,8 ^{ab}	2,2 \pm 0,8 ^b	5,1 \pm 1,0 ^a	2,1	0,1585
Mn (mg kg ⁻¹)	43,4 \pm 7,0 ^a	43,2 \pm 7,0 ^a	43,2 \pm 7,0 ^a	46,7 \pm 8,1 ^a	0,1	0,9605
Fe (mg kg ⁻¹)	149,4 \pm 19,4 ^a	110,6 \pm 19,4 ^{ab}	111,0 \pm 19,4 ^{ab}	82,1 \pm 24,5 ^b	2,1	0,1676
N%	0,6 \pm 0,1 ^a	0,6 \pm 0,1 ^a	0,6 \pm 0,1 ^a	0,7 \pm 0,1 ^a	1,2	0,3672
C%	7,1 \pm 1,0 ^a	7,2 \pm 1,0 ^a	7,4 \pm 1,0 ^a	8,3 \pm 1,1 ^a	0,7	0,5666
C:N	1,6 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,6 ^a	1,6	0,2425

Nota: Los valores de suelo fueron tomados a 0-10 cm. CIC: Capacidad de intercambio catiónico

Cuadro 7. Promedio de área basal (media \pm E.E.) de especies en plantación e isla en dos periodos de medición y su incremento (m² ha⁻¹), Coto Brus, Costa Rica.

Tratamiento	Especie	2009	2016	Incremento m ² ha ⁻¹
Isla	<i>Erythrina poeppigiana</i>	2,2 \pm 0,1	5,3 \pm 1,8	3,1 \pm 1,0
Isla	<i>Inga edulis</i>	7,7 \pm 2,7	13,8 \pm 4,4	6,1 \pm 4,5
Isla	<i>Terminalia amazonia</i>	1,3 \pm 0,7	5,7 \pm 3,2	4,4 \pm 2,6
Isla	<i>Vochysia guatemalensis</i>	3,3 \pm 1,6	23,0 \pm 7,7	19,7 \pm 6,2
Plantación	<i>Erythrina poeppigiana</i>	1,4 \pm 0,6	2,4 \pm 0,7	1,0 \pm 0,5
Plantación	<i>Inga edulis</i>	4,3 \pm 0,9	5,9 \pm 1,4	1,6 \pm 1,8
Plantación	<i>Terminalia amazonia</i>	0,4 \pm 0,2	1,4 \pm 0,0	0,9 \pm 0,2
Plantación	<i>Vochysia guatemalensis</i>	1,2 \pm 0,7	8,2 \pm 1,6	7,2 \pm 1,1

Cuadro 8. Prueba de hipótesis de contraste para la producción mensual de hojarasca en isla, plantación, regeneración natural y bosque referencia de octubre 2015 a septiembre 2016, Coto Brus, Costa Rica.

Mes*Trat	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
Ab c vs todo	-193,9	65,2	8,8	1	154	0,0034
Ab br vs ip	59,2	99,9	0,4	1	154	0,5546
Ab i vs p	24,9	90,3	0,1	1	154	0,7831
Ag c vs todo	-252,7	68,5	13,6	1	154	0,0003
Ag br vs ip	-47,2	104,2	0,2	1	154	0,6510
Ag i vs p	-86,3	102,7	0,7	1	154	0,4018
Dic c vs todo	-564,8	81,7	47,7	1	154	0,0000
Dic br vs ip	143,8	148,9	0,9	1	154	0,3355
Dic i vs p	-179,5	131,1	1,9	1	154	0,1729
En c vs todo	-675,4	84,8	63,5	1	154	0,0000
En br vs ip	276,8	164,9	2,8	1	154	0,0953
En i vs p	-98,9	135,7	0,5	1	154	0,4671
Fe c vs todo	-1112,8	118,2	88,6	1	154	0,0000
Fe br vs ip	-260,5	211,7	1,5	1	154	0,2204
Fe i vs p	-503,8	222,7	5,1	1	154	0,0251
Jul c vs todo	-202,3	67,3	9,0	1	154	0,0031
Jul br vs ip	-105,1	97,3	1,2	1	154	0,2817
Jul i vs p	-27,0	100,1	0,1	1	154	0,7875
Jun c vs todo	-171,9	64,3	7,1	1	154	0,0083
Jun br vs ip	-42,5	93,4	0,2	1	154	0,6499
Jun i vs p	-46,7	91,5	0,3	1	154	0,6107
Mar c vs todo	-361,7	73,8	24,0	1	154	0,0000
Mar br vs ip	-257,9	109,8	5,5	1	154	0,0201
Mar i vs p	-55,1	124,1	0,2	1	154	0,6579
May c vs todo	-176,7	65,7	7,2	1	154	0,0080
May br vs ip	7,3	98,0	0,0	1	154	0,9407
May i vs p	-15,1	92,3	0,0	1	154	0,8700
Nov c vs todo	-338,9	72,2	22,1	1	154	0,0000
Nov br vs ip	-131,8	111,2	1,4	1	154	0,2377
Nov i vs p	-104,9	116,1	0,8	1	154	0,3679
Oct c vs todo	-268,5	69,5	14,9	1	154	0,0002
Oct br vs ip	-99,2	104,6	0,9	1	154	0,3442
Oct i vs p	-139,8	107,2	1,7	1	154	0,1943
Sep c vs todo	-283,3	67,3	17,7	1	154	0,0000
Sep br vs ip	-135,2	100,6	1,8	1	154	0,1808
Sep i vs p	-170,7	106,0	2,6	1	154	0,1093

Mes; C= regeneración natural (control); i= isla; p= plantación; br= bosque referencia, en negrita contrastes significativos usando LSD Fisher ($p < 0,05$).