

## **ARTÍCULO 2. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto a mediano plazo sobre la descomposición de hojarasca y dinámica de nutrientes**

### **Resumen**

Las estrategias de restauración activa pueden acelerar la recuperación del ciclo de nutrientes de suelos degradados mediante un aumento en la productividad de hojarasca y entradas de nutrientes. Entender la descomposición de la hojarasca y el patrón de liberación de nutrientes es un tema clave en estos sistemas en restauración. Se evaluó el efecto de las estrategias de restauración sobre la tasa de descomposición y dinámica de nutrientes de la hojarasca de cuatro especies sembradas en plantaciones e islas y se compararon con hojas de un bosque primario. Los cuatro tratamientos incluían: plantación (toda el área plantada), islas de árboles (siembra de árboles en seis parches de tres tamaños diferentes), control (regeneración natural) y bosque referencia (primario). Los tratamientos se establecieron en parcelas de 50 × 50 m en tres sitios replicados ubicados en Coto Brus, al sur de Costa Rica. 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*). En campo fueron colocadas 384 bolsas (192 por mezcla), llenas con dos mezclas contrastantes en su composición química. La descomposición fue evaluada en cuatro periodos de tiempo (30, 60, 120 y 190 días). No se encontró efecto del tratamiento de restauración ( $F=0,8$ ;  $p=0,9678$ ) sobre las tasas de descomposición de ambas mezclas, pero sí del tiempo ( $F=325,4$ ;  $p<0,0001$ ) y de las mezclas ( $F=10,8$ ;  $p=0,0112$ ). El contenido de N fue mayor en la hoja de plantación, mientras que el Ca, Mg, K, C y la relación C:N fue mayor en la hoja del bosque referencia al inicio y durante la descomposición. Se encontró una tendencia creciente sobre el N, P, Ca y un declive en el contenido de K, Mg, C y en la relación C:N durante el periodo evaluado. Esto sugiere que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de estos sistemas en restauración, es determinada por la cantidad y calidad química de la hojarasca que llega al suelo, por lo que especies fijadoras de nitrógeno y de alta eficiencia en el uso de nutrientes deben ser promovidos para restaurar el ciclaje de nutrientes en sistemas degradados.

**Palabras claves:** Restauración activa, hojarasca, descomposición, dinámica de nutrientes, bosques tropicales, Costa Rica.

#### 4.9. INTRODUCCIÓN

Gran parte de los bosques tropicales actuales son parches relativamente pequeños y aislados, incrustados dentro de paisajes agrícolas (Malhi *et al.* 2014). En el sur de Costa Rica, la mayoría de los bosques han desaparecido rápidamente; la cobertura forestal pasó de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en el 2014 (Zahawi *et al.* 2015). La condición actual de degradación del paisaje exige promover procesos de restauración más rápidos y eficientes que los procesos de colonización natural y con un menor costo que las plantaciones (Corbin y Holl 2012). 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). Este nuevo enfoque de restauración es eficiente en la producción de hojarasca y entradas de nutrientes (Celentano *et al.* 2011b). Sin embargo, entender la dinámica de la descomposición de la hojarasca producida y el patrón de liberación de nutrientes ha sido un tema poco evaluado en sistemas en restauración.

La producción y la descomposición de hojarasca representan un factor clave para la transferencia de nutrientes entre las plantas y el suelo (Melillo *et al.* 1982; Vitousek 1984; Vitousek y Sanford 1986; Aber *et al.* 1991; Lavelle *et al.* 1993; Moorhead *et al.* 1999; Baker *et al.* 2001; Montagnini y Jordan 2002; Barlow *et al.* 2007; Berg y McLaugherty 2008; Paudel *et al.* 2015). Este proceso tiene influencias también sobre el almacenamiento neto del carbono como consecuencia de la respiración de los desintegradores (Aerts 1997; Moorhead *et al.* 1999; Hobbie y Vitousek 2000). La descomposición de la hojarasca es controlada por múltiples factores, incluyendo el clima, la calidad del sustrato y la biota del suelo, su estructura y textura (Lavelle *et al.* 1993; Hättenschwiler *et al.* 2005).

Algunos modelos globales indican que la evapotranspiración (AET) es el regulador más importante (46%) de la variación de las constantes de descomposición, mientras que en los trópicos, la relación lignina:N es el mejor predictor químico (56%) de esa variación (Aerts 1997). Otros modelos indican que en los sistemas tropicales, aproximadamente el 78% de la descomposición podría explicarse por AET y la concentración de lignina (Dyer *et al.* 1990). En tanto, Zhang *et al.* (2008) propusieron que la combinación de nutrientes total (NT) y la relación de elementos de C:N representan el 70,2% de la variación en las tasas de descomposición de las hojas. Sin embargo, a escala regional otros factores pueden ser tan importantes o incluso ser dominantes en la descomposición (Lavelle *et al.* 1993).

Entendiendo que las diferencias en las tasas de descomposición son una consecuencia lógica de los compuestos químicos del sustrato (Chapin III *et al.* 2011), el interés se ha centrado sobre las concentraciones iniciales de N y P, las relaciones C:N y C:P, las concentraciones de lignina y relaciones lignina:N, lignina:P, celulosa y polifenoles por su valor predictivo sobre las tasas de descomposición de la hojarasca (Meentemeyer 1978; Melillo *et al.* 1982; Attiwill y Adams 1993; Aerts 1997; Heal *et al.* 1997; Palm y Rowland 1997; Murphy *et al.* 1998). Hojarasca con altos contenidos iniciales de nutrientes y bajas relaciones C:N muestran rápidas pérdidas de masa (Hättenschwiler *et al.* 2005), mientras que hojarasca altamente lignificada son menos digeribles y su descomposición es más lenta y depende principalmente de organismos únicos que pueden degradar la lignocelulosa (Hammel 1997). Sin embargo, el aumento de la

disimilitud estequiométrica en C:N:P del sustrato en presencia de fauna puede aumentar la pérdida de masa y nutrientes (Hättenschwiler y Jørgensen 2010), debido a que la fauna del suelo puede modificar la baja disponibilidad inicial de N y reducir la concentración de C modificando la alta relación C:N que típicamente limitan la actividad microbiana (Yang y Chen 2009). De hecho, puede tener un rol clave en la descomposición independientemente del clima y de la calidad del sustrato (García-Palacios *et al.* 2013).

El nitrógeno y fósforo han sido descritos como las principales fuentes de nutrientes que determinan el crecimiento y el volumen de la biomasa microbiana que participa en la mineralización del C orgánico presente en el material en descomposición (Heal *et al.* 1997; Chapin III *et al.* 2011). La degradación de carbohidratos solubles, como la holocelulosa no lignificada, es un proceso bastante rápido y crea altos niveles de nutrientes, en particular N, P, y S, que son normalmente los principales nutrientes limitantes para el crecimiento microbiano, y que estimulan la degradación microbiana de celulosa y hemicelulosa (Hammel 1997; Berg y McClaugherty 2008). Los factores antes mencionados influyen sobre la descomposición de la hojarasca, el patrón de liberación de nutrientes y posiblemente sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

En este estudio se evaluó el efecto de diferentes tratamientos de restauración ecológica a mediano plazo (10-12 años) sobre la descomposición de la hojarasca y la dinámica de los nutrientes en el sur de Costa Rica. El proyecto a largo plazo de donde se obtuvieron los datos compara dos estrategias de restauración activa (plantación mixta de árboles y plantación de árboles en islas), con áreas de restauración pasiva basadas en la regeneración natural como modelos para la restauración que pueden ser aplicados para restaurar otras regiones tropicales similares. Nuestro objetivo específico fue evaluar el efecto de las estrategias de restauración sobre la tasa de descomposición y dinámica de nutrientes de la hojarasca de cuatro especies sembradas en las plantaciones e islas y compararlas con hojas de un bosque primario. Nuestra hipótesis sugiere que 1) la hojarasca de plantaciones tendrá mayores tasas de descomposición por presentar mayor nitrógeno inicial y relaciones C:N más bajas y 2) las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de la hojarasca serán mayores en los bosques primarios que en la plantación forestal, en isla y la regeneración natural.

#### **4.10. MÉTODOS**

##### **4.10.1. 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 pasó de 98,2% en 1947 a aproximadamente 27,9% en el 2014. La mayor pérdida del bosque (> 90%) se produjo durante los dos primeros intervalos de tiempo (1947-1960, 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).

#### **4.10.2. Diseño experimental**

Los sitios de restauración se establecieron en tierras agrícolas degradadas (en su mayoría) durante los meses de junio del 2004 a julio del 2006, mediante un diseño de bloques incompletos aleatorizados en 13 sitios iniciales, de los cuales tres se utilizaron para efectos de este estudio. En cada sitio (bloques) se establecieron tres tratamientos con un área de 50 × 50 m; los tratamientos fueron: plantación mixta (P: toda la superficie plantada con una mezcla de cuatro especies arbóreas); islas de árboles (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 estos tres sitios se evaluó, como un cuarto tratamiento, una parcela adicional de un bosque primario (de acá en adelante bosque referencia).

Los tratamientos plantación mixta e islas de árboles están conformados por cuatro especies: dos 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 islas (344 árboles ha<sup>-1</sup>) y 313 en plantación (1252 árboles ha<sup>-1</sup>). Las plántulas fueron dispuestas en filas alternadas con *Vochysia/Terminalia* e *Inga/Erythrina*, separados 4 m entre filas y 2,8 m entre árboles. El control de malezas se realizó de forma manual con machete durante 2,5 años después de la siembra para permitir a las plántulas crecer por encima de la altura de las gramíneas (Holl *et al.* 2011).

#### **4.10.3. Variables**

##### **4.10.3.1. Colecta de hojarasca**

La hojarasca se recolectó en cinco plantaciones y tres bosques de referencia, separados aproximadamente 0,7 km, durante los meses de octubre 2015 a enero 2016. En cada tratamiento se colocaron 12 canastas de 0,25 m<sup>2</sup> cada una para recolectar hojarasca (estudio en proceso de lluvia de semillas Holl y Zahawi, ver más detalles en Reid *et al.* (2015)). Las canastas fueron colocadas aproximadamente a 0,60 m sobre el nivel del suelo (n=96). La hojarasca fue colectada dos veces por mes para evitar pérdidas por herbivoría y descomposición por hongos (Clark *et al.* 2001; Celentano *et al.* 2011b) y secadas al horno a 65°C durante 72 h hasta peso constante.

##### **4.10.3.2. Mezcla de hojarasca y colocación en campo**

En campo se colocaron 384 bolsas de descomposición (192 por mezcla), utilizando bolsas de nylon de 15 × 20 cm, con malla de 2 mm. En cada una se colocó 5,05 ± 0,08 g de hoja de dos mezclas que contrastaban en sus composiciones iniciales de Ca, Mg, K, N, C y en la relación C:N. Para la mezcla 1 se determinó la contribución individual de las cuatro especies sembradas en los tratamientos de restauración activa y se calculó la proporción de cada especie a usar en la mezcla. Para la mezcla 2 se usaron hojas de tres bosques referencia (primarios). En

ambos casos, la hoja fue estandarizada evitando aquellas con síntomas evidentes de patógenos o de herbivoría (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). La descomposición se determinó usando bolsas con hojas y se definió como el porcentaje de pérdida de peso seco original de las hojas luego de la incubación (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En cada unidad experimental correspondiente a cada tratamiento y sitio se colocaron 16 bolsas por mezcla, en cuatro grupos de ocho bolsas (cuatro bolsas por mezcla) distribuidos de manera aleatoria. Antes de colocar las bolsas se limpió el micrositio de restos de plantas, troncos y broza preexistentes. Las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo con una separación entre cada una de 15 cm y sujetadas al suelo con grapas de alambre de acero inoxidable. Las bolsas fueron humedecidas con agua destilada utilizando un atomizador manual y se cubrieron parcialmente con las ramas y broza previamente removidas.

El experimento se instaló el 17 de febrero de 2016 (tiempo 0) y la descomposición fue evaluada en cuatro periodos de tiempo (30, 60, 120 y 190 días después). En cada uno de los cuatro periodos y en cada unidad experimental se extrajo una bolsa de cada mezcla y de cada grupo de bolsas sin alterar el micrositio. Las bolsas recolectadas fueron lavadas suavemente con agua del grifo y con un cepillo se eliminó la adhesión de partes de raíz, partículas del suelo y cualquier material extraño (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Se usó un tamiz de 1 mm de malla para evitar pérdidas del material más pequeño durante el lavado. El material de las bolsas fue secado al horno a 60°C durante 72 h hasta peso constante.

#### **4.10.4. Análisis químico de la hojarasca**

Se analizaron las concentraciones de C y N total, Ca, Mg, K, P (en porcentaje) y de Cu, Zn, Mn, Fe ( $\text{mg g}^{-1}$ ) del material remanente en 96 muestras compuestas (4 tiempos  $\times$  2 mezclas  $\times$  12 parcelas). 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, molido y tamizado por una malla de 1 mm (18/ASTM) (Díaz y Hunter 1978; Association of Official Agricultural Chemists 1984; Mills y Jones 1996); luego se analizaron por absorción atómica usando Equipo AAnalysis 100, Perkin Elmer. El fósforo se determina por el 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.

#### **4.10.5. Análisis de datos**

El diseño de campo del experimento contempló tres diferentes sitios como repeticiones que fueron considerados bloques. Los datos fueron analizados usando modelos lineales generales y mixtos; se consideró la estructura trifactorial dada por las combinaciones de tratamiento, mezcla, tiempo y todas sus interacciones como efectos fijos. Como efecto aleatorio se consideraron los sitios y además se declaró la parcela principal que contenía los tratamientos dentro de cada bloque y como subparcela la mezcla dentro de cada tratamiento.

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 de Akaike (AIC) y de Schwarz (BIC). El supuesto de normalidad fue evaluado usando QQ-plot y la prueba de Shapiro-Wilks.

Se estimaron las pendientes para la cantidad de cada nutriente en función del complemento a uno de la masa remanente (IMR) mediante regresiones lineales usando variables indicadoras para las dos mezclas, en contexto de los modelos lineales generales y mixtos. Consideramos la estructura de bloque como efectos aleatorios. El comportamiento no lineal del K fue evaluado mediante un modelo polinómico de orden 2.

Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron ejecutados con InfoStat versión 2015 (Di Rienzo *et al.* 2015) y R versión 3.2.1 (R Core Development Team 2015). En todos los análisis reportamos las medias  $\pm 1$  error estándar y se compararon las medias usando la prueba LSD Fisher ( $<0,05$ ).

## 4.11. RESULTADOS

### 4.11.1. Características químicas de la hoja

La hoja de plantación presentó menores contenidos iniciales de Ca, Mg, K y mayores contenidos de N y C que la hoja del bosque referencia. La relación C:N fue menor en plantación, donde se utilizó hoja de especies fijadoras de nitrógeno para la mezcla, pero no difirieron en los contenidos de P inicial (Cuadro 9).

**Cuadro 9.** Concentración inicial de nutrientes y la relación de los principales componentes químicos de hoja de dos bosques contrastantes, Coto Brus, Costa Rica.

Sustrato	%						
	Ca	Mg	K	P	N	C	C:N
Plantación	1,4	0,2	0,3	0,1	2,3	48,5	21,5
Bosque referencia	2,0	0,4	0,7	0,1	1,8	47,6	27,2

### 4.11.2. Descomposición de la hojarasca

No se encontró efecto del tratamiento sobre las tasas de descomposición de ambas mezclas ( $F=0,8$ ;  $p=0,9678$ ). Se encontró un efecto del tiempo sobre la tasa de descomposición ( $F=325,4$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 7A). El porcentaje remanente de materia seca entre ambas mezclas fue diferente ( $F=10,8$ ;  $p=0,0112$ ); el material remanente de la mezcla del bosque referencia fue menor ( $79 \pm 1\%$ ) que el de la plantación ( $83 \pm 1\%$ ).

### 4.11.3. Mineralización de nutrientes

#### 4.11.3.1. Efecto del tiempo

El análisis de varianza no mostró interacción entre tratamientos y el resto de los factores, ni diferencias significativas entre tratamientos sobre la tasa de liberación del P ( $F=2,3$ ,  $p=0,1789$ ), N ( $F=1,3$ ,  $p=0,3459$ ), Ca ( $F=0,5$ ,  $p=0,6730$ ), Mg ( $F=1,0$ ,  $p=0,4534$ ), K ( $F=1,4$ ,  $p=0,3338$ ) y la relación C:N ( $F=1,3$ ,  $p=0,3542$ ). La interacción de mezcla con tiempo solo fue significativa para K ( $F=17,6$ ,  $p<0,0001$ ).

La relación C:N muestra una fuerte disminución en función del tiempo ( $F=127,6$ ;  $p<0,0001$ ). Entre los 30 y 190 días, la disminución neta de la relación C:N fue de 8,6 unidades

para ambas mezclas (Figura 7B). La relación C:N de la hoja del bosque referencia fue mayor al inicio y durante el experimento respecto a la hoja de plantación (cuadros 9 y 10).

Se encontraron cambios significativos del tiempo sobre el N remanente ( $F=133,5$ ,  $p<0,0001$ ), con una tendencia creciente durante los 190 días de incubación (Figura 7D), a pesar de que en los primeros 30 días el N remanente disminuyó  $4,37$  y  $2,79$   $\text{mg g}^{-1}$  en la mezcla de plantación y bosque referencia respectivamente. El incremento promedio de N entre los 30 y los 190 días fue de  $6,81$   $\text{mg g}^{-1}$  para ambas mezclas. El incremento neto al final del experimento fue menor en la hoja de plantación ( $2,44$   $\text{mg g}^{-1}$ ), donde hubo mayor liberación inicial, y mayor en el bosque referencia ( $4,02$   $\text{mg g}^{-1}$ ), donde la liberación inicial fue menor. El N remanente difirió entre mezclas; siempre fue mayor en la hoja de plantación donde se incluyeron hojas de especies fijadoras de N (*E. poeppigiana* e *I. edulis*) y menor en la hoja del bosque referencia (Cuadros 9 y 10).

El C de la hojarasca mostró una disminución importante en función del tiempo ( $F=16,8$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 7C), siendo mayor en las hojas de plantación; en los primeros 60 días la pérdida de C fue  $3,6$   $\text{mg g}^{-1}$  en la hoja de plantación y hubo una ganancia de  $1,68$   $\text{mg g}^{-1}$  en la hoja del bosque referencia. Se mostró un ligero incremento de C entre los días 30 y 60 de aproximadamente  $0,49$   $\text{mg g}^{-1}$  y  $0,48$   $\text{mg g}^{-1}$  en la mezcla de la plantación y el bosque referencia respectivamente. Entre los días 60 y el 190 hay un decaimiento promedio de  $1,52$   $\text{mg g}^{-1}$ , por lo que la pérdida neta en este periodo fue de  $1,03$  y  $1,04$   $\text{mg g}^{-1}$  para la mezcla de plantación y bosque referencia respectivamente. La disminución de C más importante respecto al contenido inicial se encontró en la hoja de plantación ( $5,12$   $\text{mg g}^{-1}$ ), mientras que en el bosque referencia hubo un leve incremento ( $0,16$   $\text{mg g}^{-1}$ ) respecto al inicial.

Se encontró efecto del tiempo sobre las tasas de liberación de P ( $F=54,8$ ;  $p<0,0001$ ); hubo un ligero incremento de  $0,21$   $\text{mg g}^{-1}$  entre los días 30 y 190, con una pequeña disminución entre los 30 y 60 días de  $0,31$   $\text{mg g}^{-1}$  (Figura 7G). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sustratos sobre el P inicial y el remanente (cuadros 9 y 10).

La liberación de Ca difirió entre los tiempos evaluados ( $F=8,0$ ;  $p=0,0002$ ), con una tendencia creciente; entre los días 30 y 120 se encontró el mayor incremento para ambos sustratos ( $4,07$   $\text{mg g}^{-1}$ ), con un declive entre los 120 y 190 días de  $2,1$   $\text{mg g}^{-1}$  (Figura 7F). El incremento neto del Ca en ambos sustratos fue de  $1,97$   $\text{mg g}^{-1}$ ; en promedio el sustrato del bosque referencia siempre fue superior al del sustrato de la plantación (Cuadros 9 y 10).

Se encontraron efectos del tiempo sobre la liberación del Mg ( $F=15,8$ ;  $p<0,0001$ ), donde la liberación neta entre el día 30 y 190 fue de  $0,6$   $\text{mg g}^{-1}$  (Figura 7E). La mayor tasa de liberación ocurrió entre los días 60 y 190 ( $0,62$   $\text{mg g}^{-1}$ ) para ambas mezclas; mientras que en los primeros 60 días de descomposición hubo un leve incremento ( $0,02$   $\text{mg g}^{-1}$ ) mayormente debido a la mezcla de plantación. El Mg remanente difirió entre mezclas, siendo mayor en la del bosque referencia y menor en la de la plantación (Cuadro 10).

El análisis de varianza mostró un efecto de tiempo y sustrato sobre la liberación de K, mostrando interacción significativa ( $F=17,6$ ;  $p<0,0001$ ); la liberación más importante del K se observó entre los días 30 y 120, siendo mayor en la hoja del bosque referencia ( $4,15$   $\text{mg g}^{-1}$ ) y

menor en la mezcla de plantación (1,59 mg g<sup>-1</sup>, Figura 7H). Entre los días 120 y 190 hubo un leve incremento de 0,18 y 0,16 mg g<sup>-1</sup> para la hojarasca de plantación y bosque referencia respectivamente. La liberación neta de K fue mayor en el sustrato del bosque referencia (4,0 mg g<sup>-1</sup>) y menor en la hoja de plantación (1,4 mg g<sup>-1</sup>). A pesar de que ambos sustratos difirieron en el contenido inicial de K en aproximadamente el doble, al final del experimento el K remanente fue bastante similar en ambos sustratos (Figura 7H; Cuadro 9).

**Cuadro 10.** Concentración de nutrientes remanentes (media ± E.E.) de la hoja y relación promedio de los principales componentes químicos luego de 190 días de descomposición, Coto Brus, Costa Rica. Valores con letras iguales dentro de una columna indican que no hay diferencias significativas usando LSD Fisher ( $p < 0,05$ ).

Sustrato	Ca (mg g <sup>-1</sup> )	Mg (mg g <sup>-1</sup> )	P (mg g <sup>-1</sup> )	N (mg g <sup>-1</sup> )	C (mg g <sup>-1</sup> )	C:N
Plantación	18,3 ± 0,7 <sup>b</sup>	2,17 ± 0,1 <sup>b</sup>	0,8 ± 0,03 <sup>a</sup>	21,3 ± 0,5 <sup>a</sup>	45,2 ± 0,2 <sup>b</sup>	21,6 ± 0,5 <sup>b</sup>
Bosque referencia	20,3 ± 0,9 <sup>a</sup>	3,15 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,8 ± 0,03 <sup>a</sup>	19,6 ± 0,5 <sup>b</sup>	47,4 ± 0,2 <sup>a</sup>	24,9 ± 0,5 <sup>a</sup>
F	10,9	98,3	4,3	19,9	78,3	38,2
P	0,0108	<0,0001	0,0719	0,0021	<0,0001	0,0003

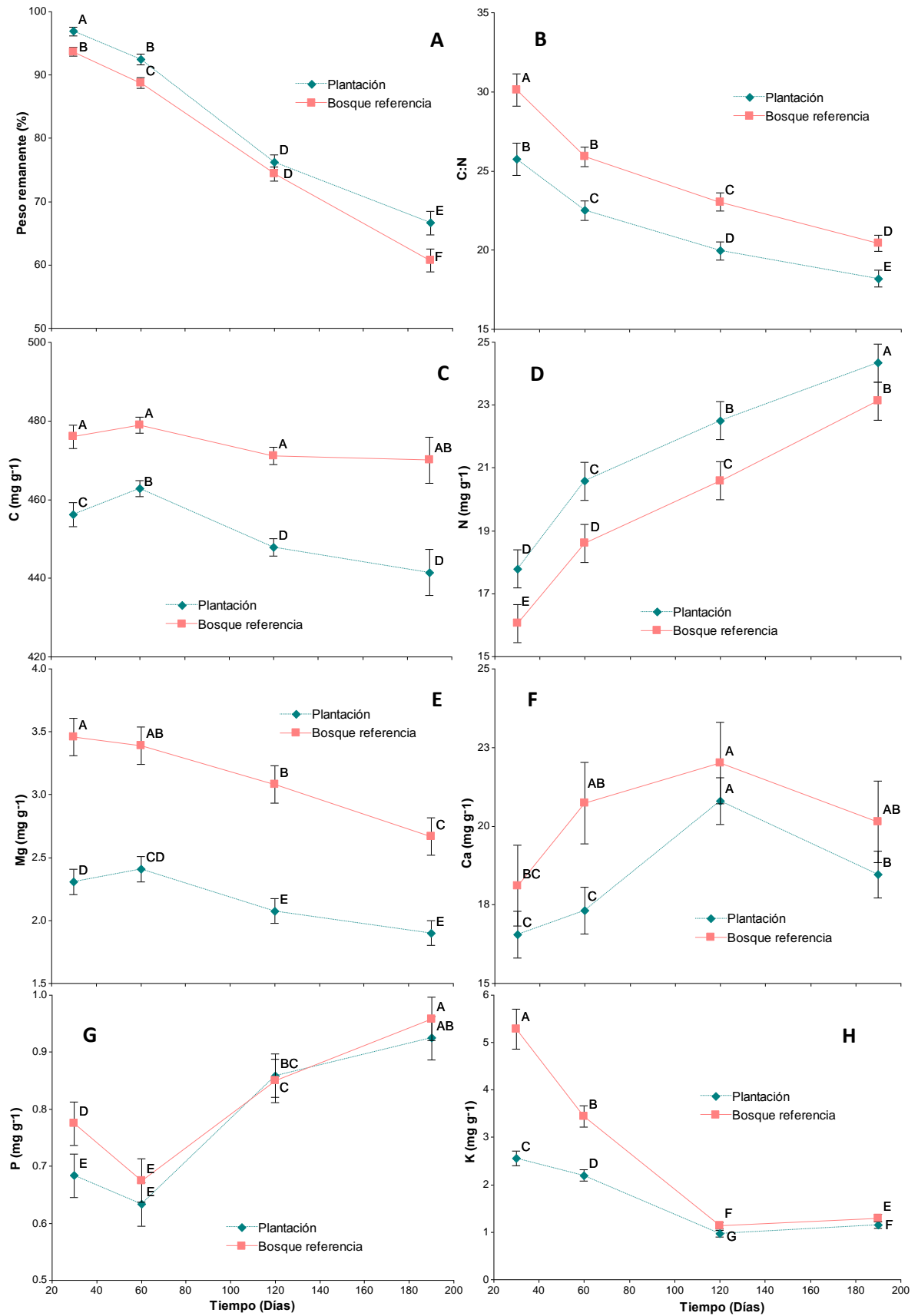
**Nota.** El K remanente mostró interacción tiempo y sustrato (Figura 7H), razón por la cual no es presentado.

#### 4.11.3.2. Efecto de la masa remanente

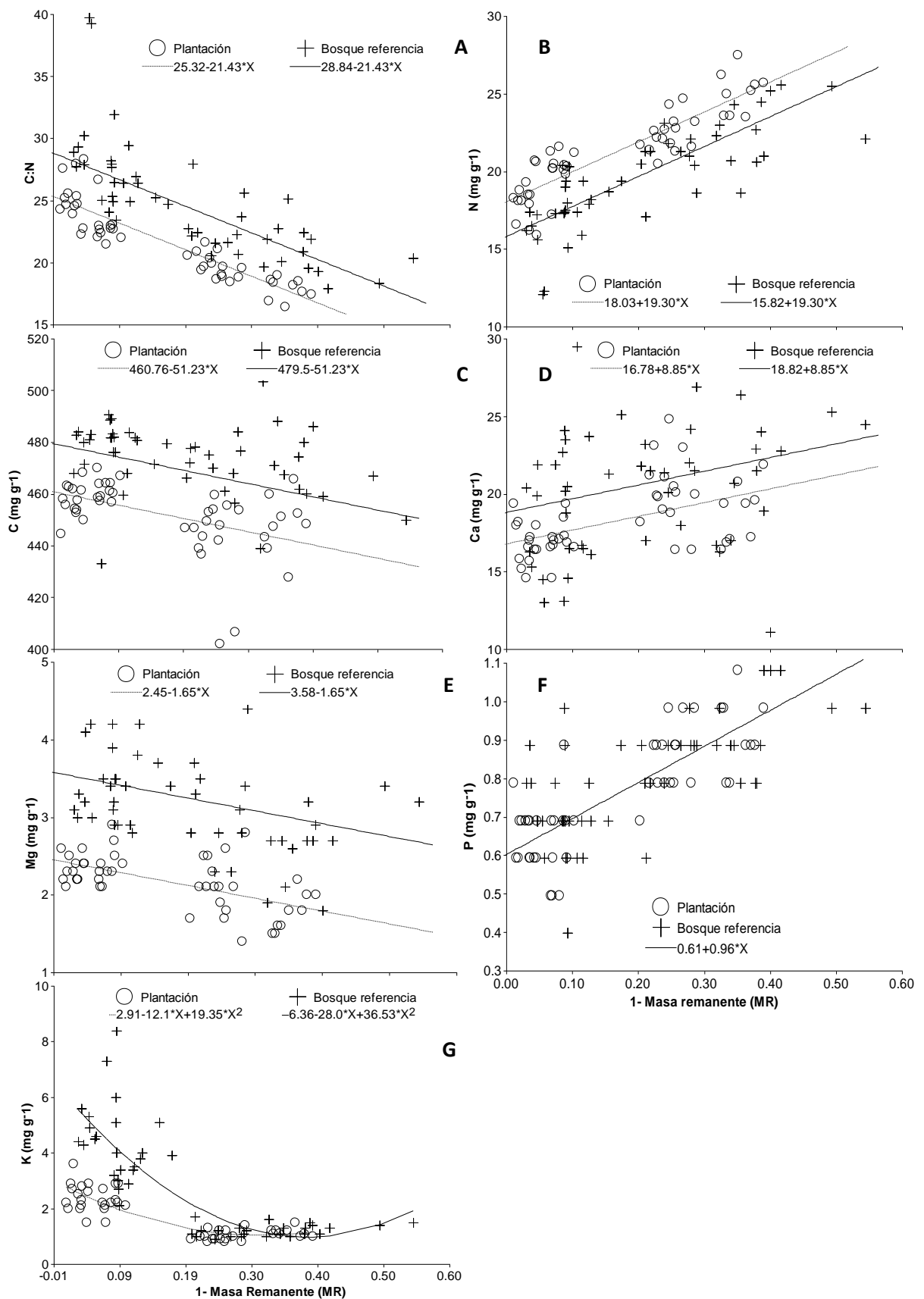
Las pendientes fueron paralelas para todos los nutrientes evaluados, excepto para el P donde fue la misma para ambos sustratos (Figura 8). La relación C:N mostró un decaimiento promedio de 21,43 unidades por un cambio en la masa remanente (Figura 8A). El contenido de C mostró un decaimiento promedio mayor 51,23 mg g<sup>-1</sup> por cada cambio unitario en la masa remanente (Figura 8C). Mientras que por un cambio unitario en la masa remanente el N incrementó 19,30 mg g<sup>-1</sup> (Figura 8B).

El Ca mostró un incremento medio de 8,85 mg g<sup>-1</sup> por cada cambio unitario en la masa remanente (Figura 8D), mientras que el Mg tuvo un decaimiento promedio de 1,65 mg g<sup>-1</sup> (Figura 8E). El incremento promedio de P para ambos sustratos fue 0,96 mg g<sup>-1</sup> y el intercepto fue el mismo para ambos sustratos (Figura 8F). Mientras que el K mostró un decaimiento cuadrático en promedio de 12,1 y 28,0 mg g<sup>-1</sup> para la hoja de la plantación y el bosque referencia respectivamente (Figura 8G).





**Figura 7.** Peso remanente (%) y tasa de mineralización del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N de la hoja de plantación y bosque referencia (primario) durante 190 días de descomposición usando LSD Fisher ( $p < 0,05$ ), Coto Brus, Costa Rica.



**Figura 8.** Cambios en la concentración del N, P, K, C, Ca, Mg y relación C:N con la pérdida de masa en la descomposición de hoja de plantación y un bosque referencia (primario) en un periodo de 190 días usando LSD Fisher ( $p < 0,05$ ), Coto Brus, Costa Rica.

#### 4.12. DISCUSIÓN

Entender la dinámica de la descomposición y la liberación de nutrientes de la hojarasca es importante para comprender el efecto de diversas estrategias de restauración ecológica sobre la restitución del ciclo de nutrientes de suelos degradados. Utilizamos dos sustratos contrastantes que diferían en sus concentraciones iniciales de Ca, Mg, K, N, C y en la relación C:N para comprender el efecto de los tratamientos de restauración (10-12 años de implementación) sobre la descomposición y la dinámica de nutrientes. A pesar de que se preveía que la alta calidad química (baja relación C:N) en la hoja de plantación (donde especies fijadoras de N fueron incluidas en la mezcla), resultaría en una mayor tasa de descomposición esto no ocurrió. Al parecer la mayor heterogeneidad de la hoja del bosque referencia resultó en mayores tasas de descomposición.

En ese sentido, Hättenschwiler y Jørgensen (2010) informaron un aumento de la pérdida de masa y nutrientes con el aumento de la disimilitud estequiométrica en C:N:P de las mezclas en presencia de fauna, pero no cuando se excluyó, lo que sugiere una descomposición más rápida de una camada estequiométricamente más heterogénea. Por otro lado, hay que valorar que *I. edulis* contiene una importante cantidad de material recalcitrante (lignina y polifenoles) (Leblanc *et al.* 2006), que puede limitar la descomposición y liberación de otros nutrientes (Palm y Sanchez 1990). De acuerdo con Lavelle *et al.* (1993), se puede esperar que, bajo un clima estable y una comunidad similar de organismos del suelo, la calidad del material es el factor más importante de regulación de la descomposición.

No se encontraron efectos de los tratamientos de restauración sobre la descomposición de la hojarasca en ambas mezclas, ni en la liberación de nutrientes durante los 190 días de estudio. Un resultado similar fue reportado por Celentano *et al.* (2011a) en estos mismos sitios, utilizando hojas de *I. edulis*; estos autores atribuyeron ese resultado al corto tiempo de la evaluación (135 días), al déficit de precipitación y a la calidad del sustrato. Ewel (1976) encontró que las tasas de descomposición eran similares entre bosques secundarios jóvenes (3, 6, 9, 14 años de edad) y bosques primarios en Guatemala, pero fue más lenta en aquellos sitios que fueron despejados de toda la vegetación. En un estudio de diferentes ecosistemas tropicales en Brasil, que incluían un gradiente desde bosque maduro a pastura, Lorenzo *et al.* (2014) no encontraron diferencias para la descomposición de la hojarasca de baja calidad, pero la de alta calidad se descompuso más rápido en el bosque que en la pastura. Vasconcelos y Laurance (2005) reportaron que las tasas de descomposición de la hojarasca en bosques secundarios (>10 años) y en los bordes de los fragmentos de bosques (<100 m desde el borde), no difieren del interior del bosque (>250 m de los bordes de bosques primarios); en todos los sitios hubo una fuerte disminución de la descomposición cuando se excluyó la fauna a pesar de no haberse encontrado diferencias en la abundancia y riqueza de invertebrados entre el bosque intacto y los más perturbados.

Encontramos una tendencia casi lineal en la función de descomposición que no llegó a estabilizarse durante el periodo evaluado (190 días); al parecer, los nutrientes del sustrato no habían sido agotados. De hecho encontramos incrementos de algunos nutrientes en función del tiempo. Sin embargo, lo común es lo inverso, con una rápida tasa de descomposición inicial que

luego tiende a estabilizarse (Ewel 1976; Babbar y Ewel 1989). Este patrón inicial de descomposición más lento encontrado puede resultar beneficioso al reducir el riesgo de pérdida de los nutrientes del sistema (Babbar y Ewel 1989).

Se halló una fuerte disminución de la relación C:N en función de la masa remanente (Figura 8A). La hojarasca de plantación presentó mayor liberación de C y una menor acumulación de N respecto a la hoja del bosque referencia; es decir, hubo una mayor inmovilización del nitrógeno por unidad de carbono respirado. Hättenschwiler y Jørgensen (2010), informaron que las comunidades de descomponedores estaban limitadas principalmente por la disponibilidad de compuestos de C ricos en energía fácilmente accesibles en la hojarasca que consumen en lugar de su contenido de nutrientes. La calidad química de la hojarasca de ambos sustratos se puede considerar 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). Es común que en la primera etapa de la descomposición, la degradación de carbohidratos solubles, como la holocelulosa no lignificada, sea un proceso bastante rápido y cree altos niveles de nutrientes, en particular N, P y S que son normalmente los principales nutrientes limitantes para el crecimiento microbiano, y que estimulan la degradación microbiana de celulosa y hemicelulosa (Hammel 1997; Berg y McLaugherty 2008). Por otro parte, la fauna del suelo puede modificar la baja disponibilidad inicial de N y alta relación de C:N de la hojarasca, que normalmente limitan la actividad microbiana (Yang y Chen 2009).

El patrón creciente del N remanente encontrado en nuestro estudio, es consistente con lo reportado por varios autores (Gosz *et al.* 1973; Melillo *et al.* 1982; Parsons *et al.* 2014). Este incremento ha sido atribuido a entradas provenientes de fuentes externas al sustrato; por ejemplo, la precipitación, el lavado del dosel y el escurrimiento de troncos (Jordan *et al.* 1980; Muoghalu y Oakhumen 2000; Schroth *et al.* 2001), así como a la fijación, absorción de amoníaco atmosférico, escurrimiento, polvo, insectos, restos de residuos verdes, polen, translocación y/o inmovilización por el desarrollo de hongos y bacterias (Melillo *et al.* 1982; Cattanio *et al.* 2008). Según Seastedt (1984) el contenido de nutrientes en los microorganismos puede comprender un gran porcentaje de las cantidades totales de nutrientes reportadas durante la descomposición, por lo que los incrementos de N remanente pueden ser vistos como una suma de los aspectos mencionados.

El P parece ser un poco más soluble que el N, pero tiende a incrementar por las mismas razones mencionadas para el N, pero en menores cantidades. Un patrón similar al nuestro fue reportado para *I. edulis* por Cattanio *et al.* (2008), quienes encontraron una pequeña disminución de P remanente que luego de tres semanas tiende a incrementar. Mientras Palm y Sánchez (1990) reportaron para *I. edulis* y *E. poeppigiana* un leve incremento en las primeras 10 semanas y un decaimiento posterior. Sin embargo, Parsons y Congdon (2008) encontraron una tendencia creciente del P remanente hasta aproximadamente 400 días de incubación utilizando especies mixtas de un bosque tropical no perturbado. Recientemente Schreeg *et al.* (2013) demostraron que el P es más soluble (35% del fósforo total) en comparación con N (5% del N total) en 41

especies del bosque tropical; de hecho, para P soluble, el 90% era ortofosfato inorgánico que es la forma de fósforo que está fácilmente disponible para la planta y la absorción microbiana.

El K es el catión más abundante en las células vegetales y es el segundo nutriente más abundante después de N en las hojas, y puede ser tan limitante como N y P para la productividad de las plantas (Tripler *et al.* 2006; Sardans y Peñuelas 2015). El K es muy soluble y se lixivia rápidamente con cambios muy abruptos en el tiempo (Berg y McClaugherty 2008). Su alta movilidad es un fenómeno observado en otros estudios (Ewel 1976; Babbar y Ewel 1989; Palm y Sanchez 1990; Howard 2002; Cattanio *et al.* 2008; Parsons y Congdon 2008; Schreeg *et al.* 2013). En nuestro caso, la curva de liberación del K tiende a estabilizarse con valores muy bajos, de una forma cuadrática. Una tendencia similar fue reportada por Palm y Sanchez (1990); Howard (2002) y Parsons y Congdon (2008), utilizando diversos sustratos. Por otro lado, Cattanio *et al.* (2008) encontraron que, en las primeras tres semanas de descomposición, *I. edulis* perdió aproximadamente 80% del K. La alta solubilidad de K y P como ortofosfato inorgánico sugiere que estos nutrientes pueden llegar a ser rápidamente accesibles a los microorganismos de la hojarasca sin costo metabólico (Schreeg *et al.* 2013).

El Ca parece ser un elemento poco lixiviable. El patrón encontrado en nuestro estudio ha sido reportado por Parsons y Congdon (2008). Esta característica puede tener implicaciones interesantes para manejar las entradas de calcio en suelos con deficiencia de este elemento (Palm y Sanchez 1990). El Mg mostró un patrón de liberación similar al del K, con una rápida liberación que inicia al cabo de unas pocas semanas, pero que no llegó a estabilizarse durante el tiempo observado. Este elemento parece ser muy lixiviable y es un patrón reportado por varios autores (Gosz *et al.* 1973; Babbar y Ewel 1989; Palm y Sanchez 1990; Parsons y Congdon 2008).

#### **4.13. CONCLUSIONES**

No se encontró efecto de los tratamientos de restauración sobre la descomposición de hojarasca, ni en la liberación de nutrientes durante los 190 días de descomposición. La hipótesis de que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes serían mayores en los bosques primarios no fue comprobada. Encontramos un patrón claro de consumo de C y una importante disminución de la relación C:N que se acopla a un mayor uso de N principalmente en la hoja de la plantación. Sin embargo, el porcentaje de masa remanente fue menor en la hoja del bosque primario y mayor en la plantación. Por lo que la hipótesis que sugería que la hojarasca de plantaciones tendrá mayores tasas de descomposición por presentar mayor nitrógeno inicial y relaciones C:N más bajas no se comprueba en el periodo evaluado. El patrón creciente de N y P pudo haber sido responsable de que la curva de descomposición no llegara a estabilizarse. La calidad química de la hojarasca explica un alto porcentaje de la variación observada en la cantidad de masa seca remanente. Nuestros datos apoyan la generalidad de que el K y Mg son altamente lixiviables, mientras que el N y P son nutrientes claves en el proceso de descomposición. Lo anterior sugiere que las tasas de descomposición y liberación de nutrientes de los sistemas en restauración estudiados, está determinada por la cantidad y calidad química de la hojarasca que llega al suelo, por lo que especies fijadoras de nitrógeno y de alta eficiencia

en el uso de nutrientes deben ser promovidos para restaurar el ciclaje de nutrientes en ecosistemas frágiles.

#### **4.14. 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, el alojamiento en la Estación Biológica Las Cruces y el 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 en 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.

#### **4.15. Literatura citada**

- Aber, JD; Melillo, JM; Nadelhoffer, KJ; Pastor, J ; Boone, RD. 1991. Factors controlling nitrogen cycling and nitrogen saturation in northern temperate forest ecosystems. *Ecological Applications* 1(3):303-315.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A Triangular Relationship. *Oikos* 79(3):439-449.
- Association of Official Agricultural Chemists. 1984. Official methods of analysis 14 ed. Washington, DC., 40 p. (Association of Official Agricultural Chemists Inc).
- Attiwill, PM ; Adams, MA. 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124(4):561-582.
- Babbar, LI ; Ewel, JJ. 1989. Descomposicion del follaje en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21(1):20-29.
- Baker, TT; Lockaby, BG; Conner, WH; Meier, CE; Stanturf, JA ; Burke, MK. 2001. Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* 65(4):1334-1347.
- 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.
- Berg, B ; McClaugherty, C. 2008. Plant litter. 2 ed. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag. 340 p. (Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration).
- Cattanio, JH; Kuehne, R ; Vlek, PLG. 2008. Organic material decomposition and nutrient dynamics in a mulch system enriched with leguminous trees in the Amazon. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 32:1073-1086.
- Celentano, D; Zahawi, RA; Finegan, B; Casanoves, F; Ostertag, R; Cole, RJ ; Holl, KD. 2011a. Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de varios modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Revista de Biología Tropical* 59(3):1323-1336.
- 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, DA; Brown, S; Kicklighter, DW; Chambers, JQ; Thomlinson, JR ; Ni, J. 2001a. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2):356-370.

- Corbin, JD ; Holl, KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265:37-46.
- Chapin III, FS; Matson, PA ; Vitousek, P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. 2 ed. New York, Springer Science & Business Media. 529 p.
- 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, Costa Rica, CATIE.
- Dyer, ML; Meentemeyer, V; Berg, B. 1990. Apparent controls of mass loss rate of leaf litter on a regional scale. *Scandinavian Journal of Forest Research* 5(1-4):311-323.
- Ewel, JJ. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology* 64(1):293-308.
- García-Palacios, P; Maestre, FT; Kattge, J; Wall, DH. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters* 16(8):1045-1053.
- Gosz, JR; Likens, GE; Bormann, FH. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. *Ecological Monographs* 43(2):173-191.
- Hammel, K. 1997. Fungal degradation of lignin. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Plant litter quality and decomposition* UK, University Press, Cambridge, Cab International. p. 12.
- Hättenschwiler, S; Tiunov, AV; Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:191-218.
- Hättenschwiler, S; Jørgensen, HB. 2010. Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98(4):754-763.
- Heal, O; Anderson, J; Swift, M. 1997. Plant 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.
- Hobbie, SE; Vitousek, PM. 2000. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology* 81(7):1867-1877.
- 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; 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.
- Howard, M. 2002. Litterfall, decomposition and nutrient release in a lowland tropical rain forest, Morobe Province, Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 18(3):449-456.
- Jordan, C; Golley, F; Hall, J; Hall, J. 1980. Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian Rain Forest. *Biotropica* 12(1):61-66.
- Lavelle, P; Blanchart, E; Martin, A; Martin, S; Spain, A. 1993. A Hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica* 25(2):130-150.
- Leblanc, HA; Nygren, P; McGraw, RL. 2006. Green mulch decomposition and nitrogen release from leaves of two *Inga* spp. in an organic alley-cropping practice in the humid tropics. *Soil Biology and Biochemistry* 38(2):349-358.

- Lorenzo, L; Pérez-Harguindeguy, N; Casanoves, F; de Oliveira, AA. 2014. Recovering from forest-to-pasture conversion: leaf decomposition in Central Amazonia, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30(1):93-96.
- 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.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59(3):465-472.
- Melillo, JM; Aber, JD; Muratore, JF. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63(3):621-626.
- Mills, HA; Jones, JB. 1996. *Plant analysis handbook II. MicroMacro*. Publishing. Georgia, USA.
- Montagnini, F; Jordan, C. 2002. Reciclaje de nutrientes. In M. Guariguata; G. Kattan eds. *Cartago, Costa Rica, Libro Universitario Regional*. p. 167-191.
- Moorhead, D; Currie, W; Rastett, E; Parton, W; Harmon, M. 1999. Climate and litter quality controls on decomposition: an analysis of modeling approaches. *Global Biogeochemical Cycles* 13(2):575-589.
- Muoghalu, JI; Oakhumen, A. 2000. Nutrient content of incident rainfall, throughfall and stemflow in a Nigerian secondary lowland rainforest. *Applied Vegetation Science* 3(2):181-188.
- Murphy, KL; Klopatek, JM; Klopatek, CC. 1998. The effects of litter quality and climate on decomposition along an elevational gradient. *Ecological Applications* 8(4):1061-1071.
- Palm, C; Rowland, A. 1997. A minimum dataset for characterization of plant quality for decomposition. In G. Cadisch; K. Giller (eds). *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. UK, Cab International. p. 379-392.
- Palm, CA; Sanchez, PA. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22(4):330-338.
- Parsons, SA; Congdon, RA. 2008. Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. *Journal of Tropical Ecology* 24(3):317-327.
- Parsons, SA; Congdon, RA; Shoo, LP; Valdez-Ramirez, V; Williams, SE. 2014. Spatial variability in litterfall, litter standing crop and litter quality in a tropical rain forest region. *Biotropica* 46(4):378-386.
- 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.
- Pérez-Harguindeguy, N; Díaz, S; Garnier, E; Lavorel, S; Poorter, H; Jaureguiberry, P; Bret-Harte, M; Cornwell, W; Craine, J; Gurvich, D; Urcelay, C; Veneklaas, E; Reich, P; Poorter, L; Wright, I; Ray, P; Enrico, L; Pausas, J; de Vos, A; Buchmann, N; Funes, G; Quétier, F; Hodgson, J; Thompson, K; Morgan, H; Ter Steege, H; Van der Heijden, M; Sack, L; Blonder, B; Poschlod, P; Vaieretti, M; Conti, G; Staver, A; Aquino, S; Cornelissen, J. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3):167-234.
- R Core Development Team. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Sardans, J; Peñuelas, J. 2015. Potassium: a neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography* 24(3):261-275.
- Schreeg, LA; Mack, MC; Turner, BL. 2013. Nutrient-specific solubility patterns of leaf litter across 41 lowland tropical woody species. *Ecology* 94(1):94-105.



- Schroth, G; Elias, MEA; Uguen, K; Seixas, R; Zech, W. 2001. Nutrient fluxes in rainfall, throughfall and stemflow in tree-based land use systems and spontaneous tree vegetation of central Amazonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 87(1):37-49.
- Seastedt, TR. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29(1):25-46.
- Tripler, CE; Kaushal, SS; Likens, GE; Todd Walter, M. 2006. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecology Letters* 9(4):451-466.
- Vasconcelos, HL; Laurance, WF. 2005. Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia* 144(3):456-462.
- Vitousek, P; Sanford, R. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17(1):137-167.
- Vitousek, PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65(1):285-298.
- Yang, X; Chen, J. 2009. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology and Biochemistry* 41(5):910-918.
- 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.
- Zhang, D; Hui, D; Luo, Y; Zhou, G. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1(2):85-93.