

Hojarasca como indicador de producción primaria y su relación con variables climáticas en bosques ribereños de los Corredores Biológicos Montes del Aguacate y Lago Arenal Tenorio, Costa Rica

Litterfall as an indicator of primary production and its relationship with climatic variables in riparian forests of the Montes del Aguacate Biological and Lake Arenal Tenorio Biological Corridors, Costa Rica



Environment & Technology | ISSN: 2711-4422

Vol. 5 No. 1. Enero-Julio, 2024: 1–27

URL: <https://revistaet.environmenttechnologyfoundation.org/>

DOI: <https://doi.org/10.56205/ret.5-1.1>

Recibido: 25/02/2024

Revisado: 07/05/2024

Aprobado: 19/06/2024

Karen Vásquez Cascante

Máster en Gestión del Turismo Sostenible

Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre

Universidad Nacional

<https://orcid.org/0009-0002-4362-2240>

karen.vasquez.cascante@una.cr

Costa Rica

Luis Diego Alfaro Alvarado

Doctor en Ecología y Conservación

Escuela de Ciencias Ambientales

Universidad Nacional

<https://orcid.org/0000-0001-9534-1948>

luis.alfaro.alvarado@una.cr

Costa Rica

Roberto Cordero Solórzano

Doctor en Biología

Laboratorio de Ecología Funcional y Ecosistemas Tropicales

Universidad Nacional

<https://orcid.org/0000-0001-7270-104X>

roberto.cordero.solorzano@una.ac.cr

Costa Rica

Albert Morera Beita

Doctor en Biología y Conservación de la Biodiversidad

Escuela de Ciencias Ambientales

Universidad Nacional

<https://orcid.org/0009-0007-7343-0967>

albert.morera.beita@una.ac.cr

Costa Rica



Resumen

La hojarasca se refiere a aquel material depositado sobre la superficie del suelo que está compuesto por plantas y sus órganos muertos, como corteza, hoja, ramas, inflorescencias, frutos, semillas, epífitas y otros materiales no identificados. La cantidad de hojarasca caída por periodo de tiempo se le conoce como producción de biomasa caída y es utilizada como una medida de la productividad primaria neta, que es fácil de medir y su variación inter e intra anual permite comparar diferentes ecosistemas forestales. El muestreo se realizó en siete sitios dentro del Corredor Biológico Montes del Aguacate y cuatro en el Corredor Biológico Lago Arenal Tenorio, los cuales se sitúan en propiedades privadas, poseen cobertura boscosa y cuerpos de agua. Se analizaron las variaciones temporales de la hojarasca capturada y se relacionaron con las variables climáticas de temperatura y precipitación. Los patrones de la hojarasca mostraron similitudes con estudios anteriores, la cual disminuye con la precipitación y aumenta con la temperatura; sin embargo, la hojarasca no es homogénea a lo largo del año lo que refleja la heterogeneidad del dosel del bosque, por lo que puede estar relacionado con las variaciones espaciales en el estado de sucesión del bosque y por los patrones de degradación, uso y presiones antropogénicas sobre el bosque. El conocimiento sobre los patrones de la caída de hojarasca y su relación con la productividad primaria pueden servir de base para fundamentar la implementación de estrategias de manejo y conservación de los bosques situados dentro de los Corredores Biológicos Montes del Aguacate y Lago Arenal Tenorio.

Palabras clave: Biomasa caída; bosque ribereño; corredores biológicos; sucesión bosques; variables ambientales.

Abstract

Litterfall refers to all the material deposited on the soil surface; it is composed of plants and their dead organs, such as bark, leaves, branches, inflorescences, fruits, seeds, epiphytes, and other unidentified materials. The amount of litterfall per period is known as litterfall production and is used as a measure of net primary productivity, which is easy to measure, and its inter- and intra-annual variation allows comparison between different forest ecosystems. The sampling was carried out in seven sites within the Montes del Aguacate Biological Corridor and four in the Lake Arenal Tenorio Biological Corridor, all of them located on private properties and have forest cover close to a body of water. The temporal variations of the fallen biomass were analyzed and related to the climatic variables of temperature and precipitation. Litterfall patterns showed similarities with previous studies, which decrease with precipitation and increase with temperature; however, litterfall is not homogeneous throughout the year, reflecting the heterogeneity of the forest canopy, which may be related to spatial variations in the state of forest succession, or patterns of forest degradation and land use. Knowledge about the patterns of litterfall and its relationship with primary productivity can serve as a basis to support the implementation of strategies for the management and conservation of forests located within the Biological Corridors.

Key words: Litter production; riparian forest; biological corridors; forest succession; environmental variables.




Introducción

El término hojarasca es utilizado en todos los ecosistemas, sean estos bosques, sabanas o desiertos y se refiere a gran parte del material depositado sobre la superficie del suelo. A la cantidad de hojarasca caída por un periodo de tiempo se le conoce como producción de hojarasca. El material orgánico que produce la hojarasca corresponde a hojas, troncos, ramas, materiales reproductivos (flores, inflorescencias, frutos, semillas y néctar), material radical y asociaciones como micorrizas (Clark et al., 2001; Cruz, 2001).

La hojarasca forma parte de la biomasa forestal, la cual corresponde a la cantidad total de materia orgánica vegetal que puede estar presente en un ecosistema en un momento determinado; la misma se expresa en unidades de peso seco por unidad de superficie (gm^{-2}) y puede estar compuesta de biomasa epigea y biomasa hipogea. Por lo tanto, la hojarasca caída representa la cantidad total de carbono orgánico almacenado en las porciones aéreas y subterráneas del ecosistema (Huechacona, 2016; Salas et al., 1988). La hojarasca influye directamente sobre la productividad primaria o tasa de producción de materia orgánica en el ecosistema por unidad de área y de tiempo y se expresa en $\text{gm}^{-2} \text{año}^{-1}$. Se refiere a la tasa a la cual las plantas de un ecosistema transforman la energía lumínica en materia orgánica mediante el proceso de fotosíntesis, por unidades de área/tiempo. Parte de esa energía se pierde en la respiración y el resto se invierte en la formación de nuevo tejido, a lo que se denomina producción primaria neta (PPN) (Cruz, 2001; Huechacona, 2016). Es por medio de la PPN que la materia orgánica se acumula en una determinada área en un tiempo específico.

La PPN resulta de la diferencia entre la fotosíntesis total (producción primaria bruta – PPB) y la respiración total de las plantas dentro de un ecosistema (Quinto et al., 2007). Sin embargo, Clark et al. (2001), indican que no es posible medir esta diferencia en campo y la PPB no se puede medir directamente, ya que la medición de la respiración total de un ecosistema es compleja (Ryan, 1991). La PPN representa el flujo neto de carbono de la atmósfera a las plantas por unidad de área y tiempo.

La recolección de la hojarasca es utilizada como una medida de la PPN, pues su generación representa un estado dinámico estable (Prause, Arcede-Caram & Angeloni,



2003). La producción de hojarasca comprende entre un 20% y un 30% de la productividad total neta, y está regulada sobre todo por procesos biológicos y climáticos; a su vez son importantes las condiciones topográficas, edáficas y características de las comunidades ecológicas que componen el ecosistema forestal: riqueza de especies, composición etaria y densidad de individuos (Di Stefano & Fourier, 2005; Hernández, Santa & Gallardo, 1992). Las características espacio-temporales de la caída de hojarasca, reflejan procesos funcionales importantes en un ecosistema forestal, por ejemplo, la dinámica de la productividad y el equilibrio de nutrientes en los ecosistemas forestales (Nakagawa, 2019). Además, conocer los patrones de caída de biomasa a largo plazo es de particular importancia para predecir las fluctuaciones en las funciones forestales en el futuro, sobre todo ante el cambio climático (Aguilar, 2011; Aguilar et al., 2011).

Este estudio se desarrolla dentro de dos corredores biológicos (CB) en Costa Rica, quienes conceptualmente contribuyen con la conectividad entre áreas protegidas inmersas en una matriz (paisaje) con usos diferenciados del suelo, que buscan contrarrestar los distintos procesos de fragmentación de los hábitats (Ruíz, Cardona & Duque, 2012). La conectividad es un elemento fundamental del paisaje y una de las estrategias para mitigar los efectos de su fragmentación es la creación de CB, lo cual permite mantener la conexión entre parches de bosque (SINAC, 2015). Sin embargo, a pesar de que en Costa Rica se han establecido aproximadamente 44 CB que cubren el 38% de la superficie del país, la fragmentación continúa y existe una falta de política de priorización al respecto, que es fundamental para avanzar en la consolidación de estas estrategias de conectividad (Morera-Beita, Sandoval-Murillo & Alfaro-Alvarado, 2020). Por tanto, el objetivo fue analizar las variaciones temporales de la hojarasca como indicador de la productividad primaria y su respuesta a las condiciones de temperatura y precipitación particulares en remanentes de bosques ribereños dentro de los CB Montes del Aguacate (CBMA) y Lago Arenal Tenorio (CBLAT) de Costa Rica.

Metodología

Se seleccionaron siete sitios de muestreo en el CBMA y cuatro en el CBLAT. Los sitios de muestreo se localizaron en propiedades privadas que poseen cobertura boscosa cercana a

un cuerpo de agua, específicamente un río o quebrada permanente; estos sitios se denominan bosques ribereños (Ministerio de Ambiente y Energía, 2020)

Área de estudio

De acuerdo con el Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC, 2015), el CBMA tiene una extensión de 69,051 hectáreas. Se ubica en las coordenadas $-84^{\circ}30'38.575''$ Oeste y $10^{\circ}3'28.319''$ Norte y abarca cantones tanto de la provincia de Alajuela como de Puntarenas (Instituto Geográfico Nacional-IGN, 2009; SINAC, 2015) (**Figura 1**). Por otro lado, el CBLAT comprende 33,855.28 ha y se ubica en las coordenadas $84^{\circ}52'49.0''$ Oeste y $10^{\circ}29'08.1''$ Norte. Abarca la cuenca del embalse Arenal y entre sus objetivos tiene establecer la conectividad entre los Parques Nacionales Volcán Arenal y Volcán Tenorio (**Figura 1**). El CBLAT lo conforman diversos poblados de la región Pacífico Norte (Guanacaste) y de la región Norte de Alajuela (Gutiérrez-Montes & Sibelet, 2011; SINAC, 2020).

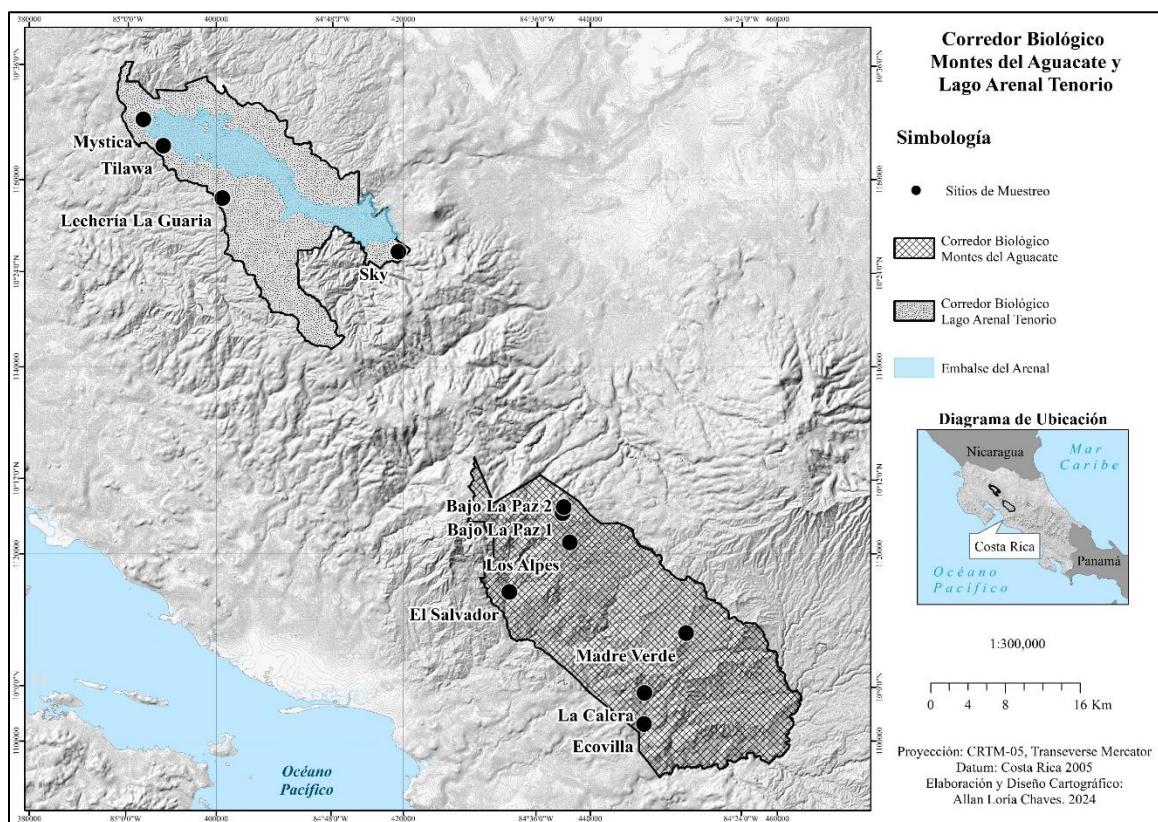


Figura 1. Ubicación geográfica de los Corredores Biológicos Montes del Aguacate y Lago Arenal Tenorio. Fuente: Elaboración propia

Trampas de hojarasca

Se aplicó una metodología basada en el uso de trampas de hojarasca de 0.5 m² de superficie. Esta técnica fue propuesta por Quinto et al. (2007) y recomendada en la versión del Protocolo de Monitoreo de Müller-Landau y Wright (2010). Las trampas de hojarasca se colocaron a una distancia mínima de 50 metros entre ellas y a una altura sobre el nivel del suelo de 80 cm, procurando que quedaran de la manera más nivelada posible. Se colocaron en total 42 trampas de hojarasca: 28 en siete sitios del CBMA y 16 en cuatro sitios del CBLAT.


Recolección de datos

La recolección de hojarasca se realizó durante un periodo de tres años (2018, 2019 y 2020), ya que cada CB se estudió en periodos diferentes. Para cada CB, durante 12 meses, cada mes se recolectó la hojarasca en cada trampa. En esta colecta se incluyeron: hojas y ramas (desechando diámetros ≥ 2 cm, o las que su longitud fuera ≥ 50 cm de largo). En cada uno de los CB en estudio se colocó un Datalogger, sensor de temperatura, programado para realizar registros continuos cada 15 minutos. Los datos de precipitación fueron obtenidos de las bases de datos del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) y del Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).

La instalación de las trampas de hojarasca y primera recolección de datos en cada sitio se inició en diferentes meses del año para cada CB, por lo que para el CBMA el estudio se realizó entre julio del 2018 y noviembre de 2019 y en el CMLAT fue entre octubre de 2019 y diciembre de 2020. El total de datos para cada sitio en ambos CB fue de 12 meses.

Proceso de secado y separación de hojarasca

En el laboratorio, se pesaron las muestras húmedas y se pasaron a bolsas de papel. Todo el material recolectado durante cada mes se secó en un horno a 65 °C durante 72 horas. Posteriormente, se separaron y pesaron los componentes de cada muestra en hojas (que incluían pecíolos, raquis y tallos no leñosos), madera fina (<20 mm de diámetro, incluyendo corteza y zarcillos leñosos), partes reproductivas (flores, frutas, semillas y sus estructuras de



soporte o pedicelos) y otros materiales (excrementos de oruga, polvo, insectos muertos, etc.) Para la separación, se utilizaron dos tamices N° 35 y N° 10 (Müller-Landau & Wright, 2010).

Análisis de datos

Los sitios del CBMA se dividieron en tres grupos, Grupo A (El Salvador y Ecovilla), Grupo B (Bajo La Paz 1, Bajo La Paz 2 y Los Alpes), Grupo C (Madre Verde y La Calera); para el CBLAT fueron considerados dos grupos, Grupo A (Lechería Guardia y Sky) y el Grupo B (Tilawa y Mystica).

Se calculó la sumatoria del peso máximo y mínimo de la hojarasca y el coeficiente de variación (CV) para cada mes. Se elaboraron gráficos comparativos por sitios muestreados en cada uno de los CB. Mediante un análisis de varianza se analizaron las posibles diferencias entre los sitios en el mismo CB y se aplicó *a posteriori* la prueba de Bonferroni para establecer diferencias entre las medias (Gutiérrez, 2010). Se calcularon los intervalos de confianza para cuantificar el patrón estacional de caída de hojarasca mensual (por cada componente y caída de hojarasca total) y su relación con temperatura y precipitación mensuales.

Resultados y discusión

En el CBMA, la producción anual de hojarasca fue superior en el Grupo A con respecto al Grupo B y el Grupo C, mientras que en el CBLAT la producción anual de hojarasca fue superior en el Grupo A en comparación con el Grupo B (**Tabla 1**). Dentro de cada grupo, los sitios con mayor cantidad de hojarasca recolectada fueron El Salvador, Bajo la Paz I y Madre Verde para CBMA (**Figura 2**) y Lechería Guaria y Tilawa para el CBLAT (**Figura 3**).

Tabla 1.

Estadísticas descriptivas (media, \pm D.E., máximo y mínimo) de hojarasca por corredor y sitios agrupados en grupo A, grupo B y grupo C en el CBMA durante el 2018-2019; y grupo A y grupo B en el CBLAT durante 2019-2020

CB	VARIABLES	Producción mensual (g/m ²)	Peso hojas (g/m ²)	Peso reproductivas (g/m ²)	Producción anual (g/m ² /año)	
MA	Grupo A	Media	90.36	66.44	10.84	440.19
		D.E.	105.86	91.06	15.11	
		Min. – Max.	10.46 – 563.36	7.07 – 491.53	0.00 – 50.76	
	Grupo B	Media	30.50	22.53	1.95	230.98
		D.E.	24.36	14.91	3.94	
		Min. – Max.	1.23 – 202.66	00.0 – 95.0	0.0 – 27.07	
	Grupo C	Media	40.70	28.28	4.02	293.40
		D.E.	30.37	23.03	4.78	
		Min. – Max.	0.0 – 153.8	0.0 – 144.08	0.0 – 26.48	
LAT	Grupo A	Media	49.29	33.93	5.09	
		D.E.	29.24	17.39	9.14	142.17
		Min. – Max.	0.0 – 145.83	0.0 – 75.8	0.0 – 44.01	
	Grupo B	Media	48.41	29.83	7.45	249.86
		D.E.	35.98	18.09	21.12	
		Min. – Max.	0.0 – 181.95	0.0 – 93.14	0.0 – 131.89	

Fuente: Elaboración propia

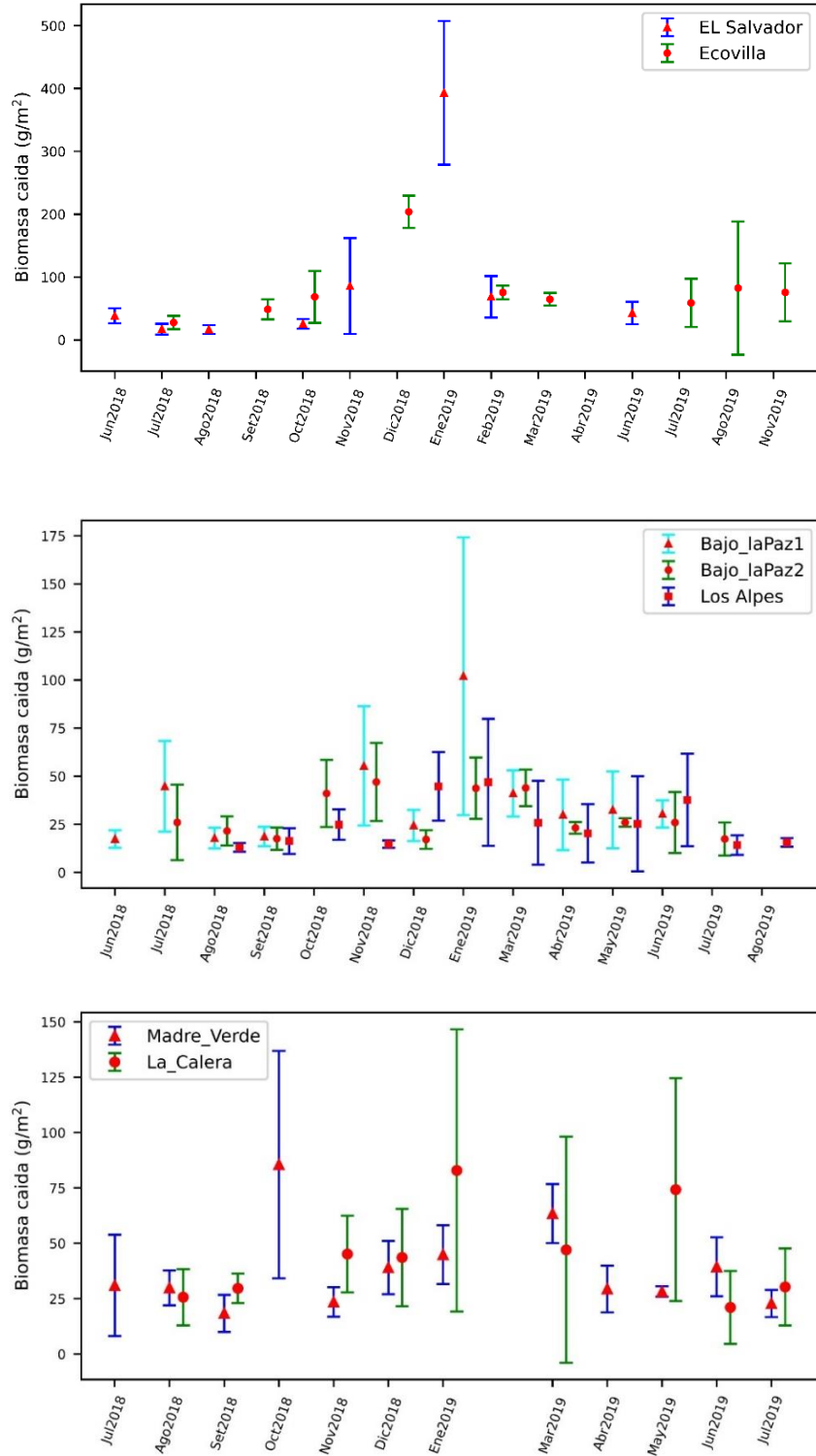


Figura 2. Media mensual de hojarasca (\pm D.E) en sitios de los Grupos A (El Salvador y Ecovilla), B (Bajo La Paz 1, Bajo La Paz 2 y Los Alpes) y C (Madre Verde y La Calera) del Corredor Biológico Montes del Aguacate, 2018-2019. Fuente: Elaboración propia

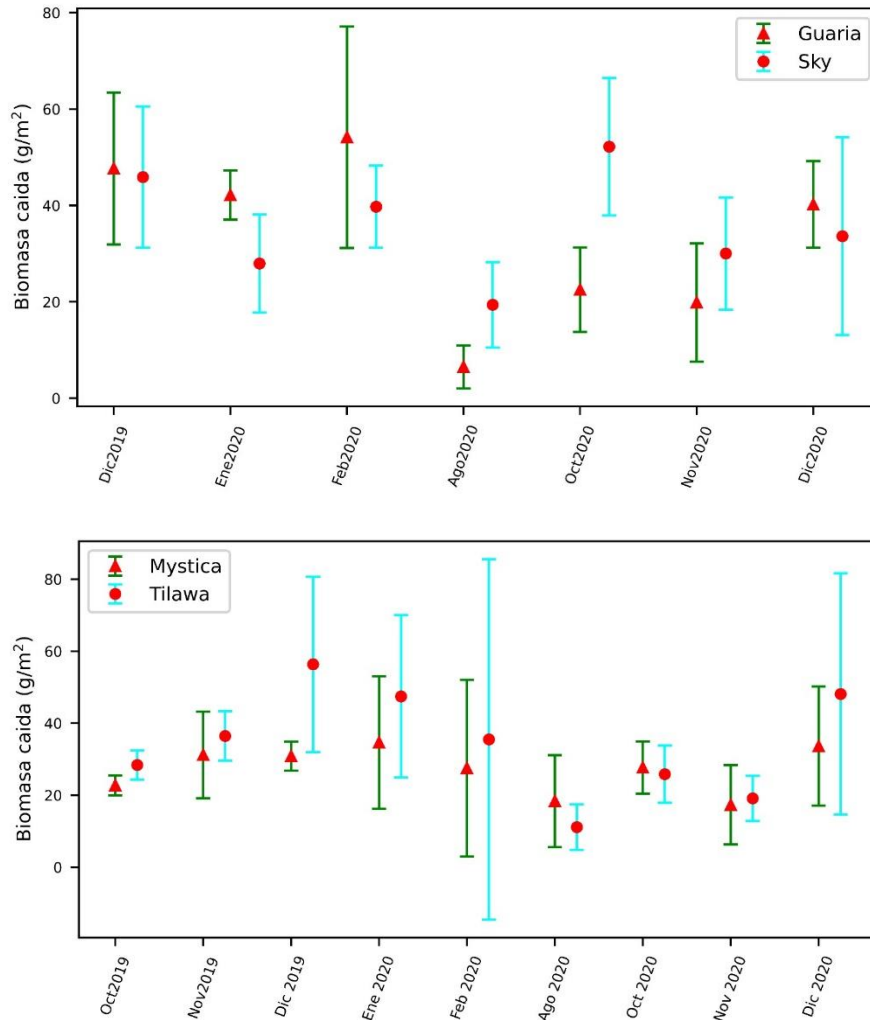



Figura 3. Media mensual de hojarasca 95% (\pm D.E) en los sitios del Grupo A (Lechería Guardia y Sky) y el Grupo B (Tilawa y Mystica) del Corredor Biológico Lago Arenal - Tenorio, 2019-2020. Fuente: Elaboración propia

Resultados similares a nuestro estudio (**Tabla 1**) se han reportado para ecosistemas tropicales forestales en diferentes países. Por ejemplo, Del Valle-Arango (2003); Epstein et al. (2002); López-Hernández et al. (2013); Piatek & Allen (2000) y Vaneklaas (1991), reportan variaciones de hojarasca al año entre 240 a 760 g/m². En ecosistemas de bosque pluvial se registraron variaciones de caída entre 500 - 1500 g/m²/año en Chocó, Colombia (Quinto, Ramos & Abadía, 2007; Takeda, 1996). En ecosistemas de bosques tropicales de montaña en Nariño, Colombia se reportaron entre 179 - 1,070 g/m²/año (Vargas-Parra & Varela, 2007). En otros ecosistemas diferentes, por sus condiciones climáticas, bosque seco



se reporta 608.9 g/m²/año, y en plantaciones forestales (750 g/m²/año) se reporta mayor cantidad de hojarasca con respecto a este estudio (Di Stefano & Fournier, 2005; Huenachona, 2016); Sin embargo, Anderson & Swift (1983) reportaron para bosques tropicales muy húmedos entre 560 – 1,330 g/m²/año, mientras Clark et al. (2001b) estimaron datos de 70 bosques tropicales maduros entre 170 – 1,180 g/m²/año, cuyos rangos incluyen los valores estimados para los CB del presente estudio. De acuerdo con la base de datos global de hojarasca y reservas de carbono y nutrientes en la hojarasca, se menciona que en Costa Rica se realizó un estudio de la producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo premontano (Fournier & Camacho, 1973) y se obtuvo un promedio mensual de 224.61 g/m², con un total en 10 meses de 2,246.1 g/m². En la Estación Biológica La Selva se reporta 23,090 g/m²/año (Goncalves et al., 2014.), que son valores superiores a los reportados en el CBMA y CBLAT (**Tabla 1**).

Es importante tener en cuenta la variabilidad de las condiciones climáticas durante los periodos de cada estudio, por lo que establecer un patrón común a todos los bosques o incluso entre mismos tipos de bosques con diferentes variables podría ser equívoco. Además, la variación mensual de hojarasca y sus componentes están asociados al ciclo vegetativo y a las etapas fenológicas características de cada especie, su clase etaria, la precipitación, composición de especies, disponibilidad de nutrientes y a la etapa de sucesión (López-Hernández et al., 2013). A pesar de las diferencias con estudios anteriores, con la excepción del estudio realizado por Clark et al. (2001), es necesario considerar que estos podrían variar significativamente por el método de muestreo y las condiciones de hábitat del sitio de estudio, ya que la producción de hojarasca es mayor en zonas húmedas, cálidas y con suelos fértiles (Quinto, Ramos & Abadía, 2007). Es de anotar que la media anual total (g/m²/año) del CBMA mostró fuertes evidencias en cuanto a la diferencia entre sitios (F=8.69878, p=0.0001), específicamente en El Salvador que se evidencia mayor producción de hojarasca y Ecovilla que presentó diferencias con otros tres sitios del mismo CB (**Tabla 2**). En los sitios del CBLAT se mostró una débil evidencia (F=1.202677, p=0.311).


Tabla 2.

Prueba de Bonferroni de la Producción Anual media (g/m²/año) para los sitios en el CBMA

Sitio		Media de la diferencia	SE	df	t	P bonferroni
Bajo La Paz 1	Bajo La Paz 2	12.23	12.1	252	1.014	1.000
	Ecovilla	-38.76	13.6	252	-2.852	0.099
	El Salvador	-62.83	13.7	252	-4.573	< .001
	La Calera	-3.30	12.3	252	-0.267	1.000
	Los Alpes	14.02	12.0	252	1.168	1.000
	Madre Verde	1.21	12.0	252	0.101	1.000
Bajo La Paz 2	Ecovilla	-50.99	13.1	252	-3.890	0.003
	El Salvador	-75.06	13.3	252	-5.660	< .001
	La Calera	-15.52	11.8	252	-1.315	1.000
	Los Alpes	1.79	11.4	252	0.156	1.000
	Madre Verde	-11.02	11.4	252	-0.963	1.000
Ecovilla	El Salvador	-24.07	14.7	252	-1.641	1.000
	La Calera	35.47	13.4	252	2.654	0.178
	Los Alpes	52.78	13.1	252	4.044	0.001
	Madre Verde	39.97	13.1	252	3.063	0.051
El Salvador	La Calera	59.54	13.5	252	4.405	< .001
	Los Alpes	76.85	13.2	252	5.820	< .001
	Madre Verde	64.04	13.2	252	4.850	< .001
La Calera	Los Alpes	17.32	11.7	252	1.475	1.000
	Madre Verde	4.50	11.7	252	0.384	1.000
Los Alpes	Madre Verde	-12.81	11.4	252	-1.126	1.000

Fuente: Elaboración propia


De los dos CB estudiados, el CBMA fue el más heterogéneo en términos de cantidad de hojarasca (**Tabla 2**). Los sitios Bajo la Paz 1, Bajo la Paz 2 y Los Alpes se ubicaron en bosques maduros, mientras que el resto de los sitios de muestreo se ubicaron en bosque secundarios. Este CB muestra una mayor presencia de “*otro tipo de tierras*” que, de acuerdo



a la clasificación del Sistema Nacional de Información Territorial (SNIT, 2020), significa que hay pastos, cultivos, zonas edificadas o desarrolladas y suelos desnudos. Lo anterior, podría estar relacionado con la proporción de fragmentos de bosque en diferentes estados de sucesión, lo cual explicarían esta variación interna a nivel espacial; ya que como lo indican Huenachona (2016) y de Queiroza (2019), uno de los principales cambios que ocurren en bosques tropicales durante la sucesión es el aumento de hojarasca, lo que podría repercutir en la caída de hojarasca y puede ser menor o mayor que la producida en el año anterior, debido a su tasa de descomposición en ese ambiente (Correia et al., 2016; Vitousek & Sanford, 1986). Según indica Aguilar et al. (2011), en un estado de sucesión avanzado, la cantidad de hojarasca acumulada en los bosques es mayor, sin embargo, existen otras características que podrían justificar la diferencia, tales como la temperatura, precipitación y altitud entre los sitios (Girardin et al., 2020).

La importancia de conocer el estado de la dinámica de la caída de hojarasca es porque los bosques representan el 47% de la cobertura mundial (FAO, 2001) y son sumideros de carbono en el planeta (Aguilar et al., 2011; 2011; Rojo, Jasso & Velásquez, 2003; Quinto, Ramos & Abadía, 2007). En Costa Rica, el 43.5% del territorio terrestre es ocupado por bosques naturales, donde es posible hallar gran diversidad de ecosistemas, en su mayoría, fragmentos de bosque secundario y algunas áreas con permanencia de bosques maduros (Aguilar, 2011). Estas áreas resultan ser importantes no solo en la conservación y protección de diversidad de especies, sino en la utilización de estas como sumideros de carbono en el planeta (Metz et al., 2001). Asimismo, un aumento en la concentración de CO₂ puede afectar el crecimiento y desarrollo natural de bosques; con mayor CO₂ capturado, hay un aumento de la hojarasca, debido a que el proceso de fotosíntesis se ve estimulado (Ainsworth & Rogers, 2007).

Es importante destacar que la ganancia de carbono en los bosques fragmentados depende de muchos factores más allá del estado de sucesión, como la intensidad y el tipo de fragmentación, la composición de especies, la calidad del suelo, la disponibilidad de agua y nutrientes y la frecuencia y el tipo de disturbios. Además, la recuperación de la hojarasca y el carbono en los bosques fragmentados puede llevar décadas o incluso siglos, dependiendo



de la magnitud de la fragmentación y la capacidad de recuperación del ecosistema (Laurance, Sayer & Cassman, 2014).

Las hojas son el principal componente para ambos CB (CBMA 73.5% para el Grupo A, 73.9% para el Grupo B y 69.5% para el Grupo C; CBLAT: Grupo A 36.6% y Grupo B 61.6%) (**Tabla 1**); este patrón coincide con otros estudios (de Queiroza et al., 2019; Di Stefano & Fournier, 2005; Haase et al., 1999; Huenachona, 2016; López-Hernández et al., 2013; Morellato, 1992; Muoghalu et al., 1993; Nakagawa et al., 2019; Scott et al., 1992; Sundarapandian & Swamy, 1999; Vargas-Parra & Varela, 2007).

López-Hernández et al. (2013) indican que entre el 30% y el 70% del total de los nutrientes almacenados anualmente se encuentran en las hojas, lo que representa una alta demanda de estos con respecto al resto de componentes. Comprendiendo que los procesos en los bosques mantienen un retorno al suelo, donde el 70% de la producción total de hojarasca son hojas, independientemente del tipo de bosque (Meentemeyer et al., 1982), se estima que esto podría ocasionar que la acelerada descomposición de las hojas sea la forma básica para que ocurra el ciclo de nutrientes y sea una fuente de energía para los organismos heterótrofos que dependen de ello (Correia et al., 2016; Rai et al., 2016). Por tanto, la mayor contribución a la hojarasca siempre serán las hojas, a pesar de que actualmente se puedan tener algunas inconstantes debido al cambio climático (Foster & Rahmstorf, 2011).

Con respecto a la temperatura presentada en cada sitio de muestreo, se obtiene que el Grupo A (El Salvador y Ecovilla) del CBMA es el que presenta mayor temperatura media, coincidiendo con que en ambos lugares se obtuvo mayor cantidad de hojarasca (**Figura 4**). Ambos lugares presentan precipitación similar.

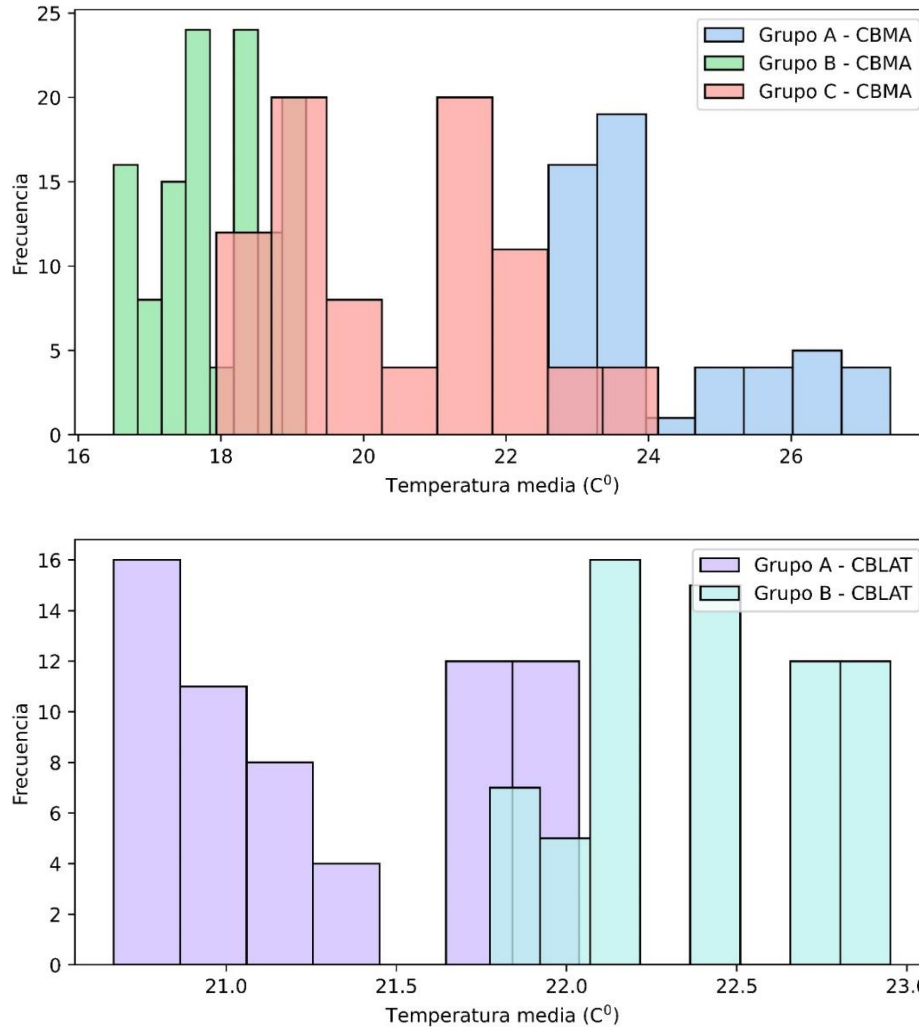


Figura 4. Frecuencia de temperatura media mensual obtenida en cada sitio de muestreo de los Corredores Biológicos Lago Arenal Tenorio y Montes del Aguacate, 2018-2019-2020. Fuente: Elaboración propia

En el CBMA la cantidad de biomasa caída fue mayor cuando se presentó menos de 100 mm de lluvia; mientras que en el CBLAT entre los 75 y 317 mm de precipitación se alcanzaron los índices más altos de biomasa capturada (**Figura 5**).

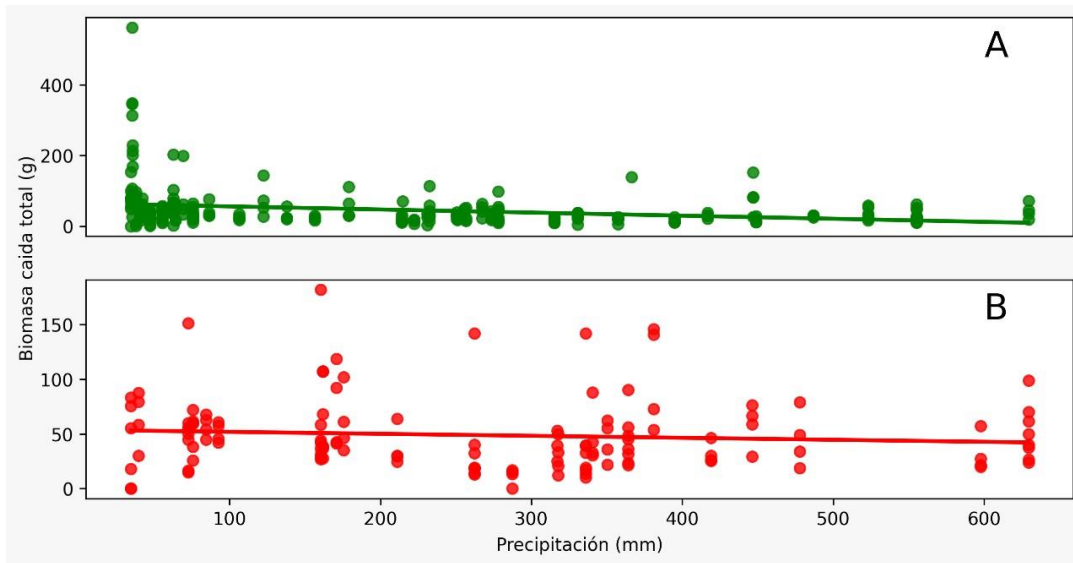


Figura 5. Comparación de la cantidad de biomasa caída con respecto a la precipitación media obtenida en los Corredores Biológicos Montes del Aguacate (A) y Lago Arenal Tenorio (B), 2018-2019-2020. Fuente: Elaboración propia

Por otro lado, al analizar la biomasa caída con respecto a la temperatura media ambiental, se observa que hay una leve tendencia a tener más caída de biomasa a mayor temperatura, siendo más evidente para el CBMA, donde la mayor cantidad de captura de biomasa se obtiene al superar los 23 °C (**Figura 6**).

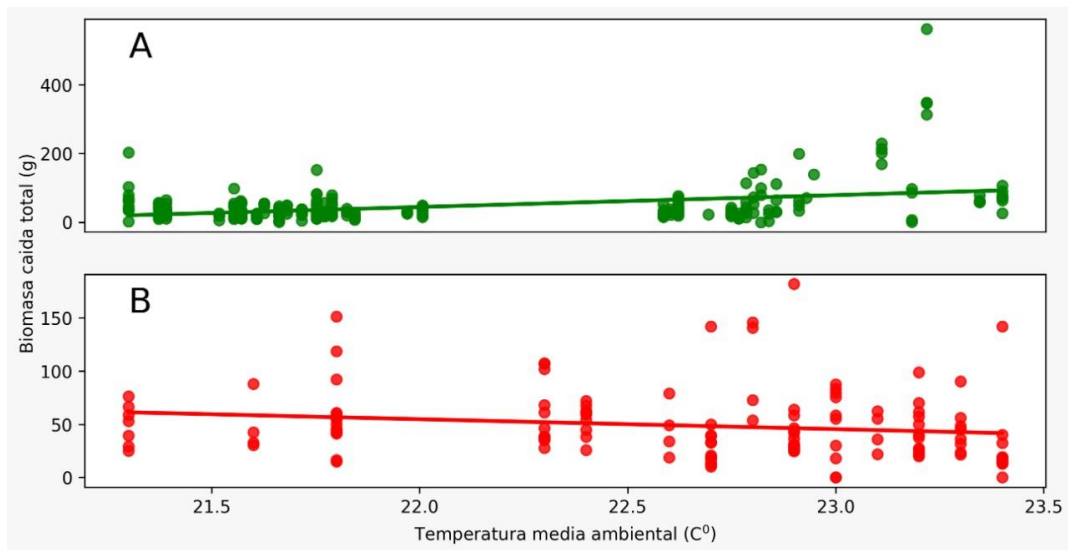



Figura 6. Frecuencia de la cantidad de biomasa caída con la temperatura media ambiental de los sitios entre corredores. Corredores Biológicos Montes del Aguacate (A) y Lago Arenal Tenorio (B), 2018-2019-2020. Fuente: Elaboración propia




Al aplicar la correlación de Pearson entre la caída de hojarasca y ambas variables climáticas, se obtuvo fuerte evidencia de correlación entre la variable de hojarasca caída y la temperatura (82.09%, $p = 0.002$) y una débil correlación entre la variable hojarasca caída y la precipitación (38.96%, $p = 0.2362$).

Diferentes autores coinciden en que mayores cantidades de hojarasca están asociadas con menores precipitaciones y temperaturas más altas, lo que coincide con los resultados obtenidos en el presente estudio para el CBMA. Kume et al. (2011), Nakagawa et al. (2018) y Quinto, Ramos & Abadía (2007), evidenciaron una relación entre el aumento de la precipitación media anual y la PPN, sobre todo en ecosistemas húmedos en bosques tropicales, es decir, la PPN disminuye al ir aumentando la precipitación, porque la alta pluviosidad aumenta el ciclo de nutrientes y la disponibilidad de los mismos; mucha lluvia reduce el oxígeno en el suelo y esto es perjudicial para los microorganismos descomponedores y para las raíces de las plantas, lo que reduce la obtención de recursos, por lo tanto, reduce la productividad (Cruz, 2001; de Queiroza et al., 2019; Herbohn y Congdon, 1993; John, 1973; Leuret, Nys & Forgead, 2001). Por otro lado, Quinto, Ramos & Abadía (2007), Clark et al. (2001) y Kalácska, Calvo-Alvarado & Sánchez-Azofeifa (2005), afirman que hay una reducción de productividad al reducirse la temperatura en los sitios, que podría explicarse por la altitud, lo cual indica que, a mayor altura, menor temperatura y menor productividad.

De acuerdo con Cruz (2001) y López-Hernández et al. (2003) deberíamos tener en cuenta la dominancia de especies en los sitios de muestreo, ya que los ciclos de las caídas de hojas están influenciados por los árboles de dosel emergente y dominante. Por ejemplo, los sitios más productivos de este estudio, Ecovilla y El Salvador, son los sitios con la predominancia de especies como *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. (guanacaste), *Anacardium excelsum* (Bertero & Balb. ex Kunth) Skeels (espavel) y *Brosimum alicastrum* Sw. (ojoche), que generalmente son dominantes del dosel o muy abundantes.

En este estudio solamente se consideraron factores como precipitación y temperatura, sin embargo, la variación en la productividad pudo haber estado afectada por factores como la humedad, la variabilidad de las condiciones climáticas de cada año, las técnicas utilizadas para la recolección de hojarasca en cada estudio, de los tipos de especies que habitan el




bosque, la profundidad del suelo y sus variables estructurales como la inclinación, altura del bosque, grado de ramificación, área de la copa (Cruz, 2001; López-Hernández et al., 2003; Martínez-Alonso et al., 2007; Nakagawa et al., 2018, Vargas-Parra & Varela, 2007).

De manera general, es posible desprender de esta investigación que la cantidad de biomasa caída muestra en casi todos los sitios un aumento de esta hacia los inicios de cada año, lo cual coincide con el patrón general ambiental del inicio del periodo con menor precipitación, identificando la predominancia de comunidades forestales con alta presencia de especies deciduas o semideciduas. Este patrón clásico dispara una serie de procesos e interacciones que se derivan de procesos fenológicos y que están dirigidos primariamente por la dependencia de estas comunidades forestales de la disponibilidad hídrica edáfica y el estrés hídrico atmosférico, como los reportados en bosques similares (Castro et al., 2018; Souza et al., 2019; Morffi-Mestre et al., 2020).

Al final, las mismas variaciones locales encontradas por sitio sugieren que los futuros impactos de los cambios globales van a determinar la productividad y destino final de nuestros bosques y que variarán de manera importante por sus rasgos específicos a nivel local (Hofhansl et al., 2014).

Conclusiones

Existen evidencias de que la cantidad de hojarasca varía temporalmente y espacialmente a lo largo del año, pues no es homogénea por trampa por sitio de estudio debido a la heterogeneidad del dosel. Las variaciones entre los meses pueden obedecer a oscilaciones estacionales, sequías y períodos de mucha lluvia, además, la distribución de la caída de hojarasca en los sitios de estudio, también podría estar determinada por la distribución de los individuos, del tipo de especies, su edad, sus respuestas a estímulos bióticos y abióticos, la densidad de individuos, microclima, el régimen hídrico local, la herbívora, las reservas de nutrientes, la disponibilidad de agua y las condiciones climáticas locales. Los resultados del trabajo indican la importancia de continuar investigando con mayor detalle la relación suelo-vegetación y la importancia que tienen los nutrientes que brinda la hojarasca en las comunidades vegetales. Esto implica el entendimiento de la dinámica de la deposición de la hojarasca y cómo contribuye a la conservación de las



propiedades físicas y químicas del suelo, manteniendo la fertilidad del mismo, evitando la erosión, además, regenerando el suelo y manteniendo los procesos ecológicos en los CB.


La degradación de la tierra es uno de los problemas ambientales, regionales y mundiales más graves, por lo que todos los ecosistemas forestales tienen cambios considerables en sus áreas originales, principalmente debido a la acción antropogénica. En este sentido, la hojarasca representa un buen indicador de recuperación de áreas degradadas y puede ser utilizada para el establecimiento de prácticas que promuevan la sucesión y restauración ecológica de la vegetación de manera acelerada (Arato et al., 2003).

Agradecimientos


Se agradece al equipo del proyecto “Propuesta metodológica para el estudio de la integralidad ecológica de un corredor biológico”, a cargo del Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre (ICOMVIS) de la Universidad Nacional; a los funcionarios del Laboratorio de Dinámica y Restauración de Ecosistemas (LADIRECO) de la Escuela de Ciencias Ambientales de la Universidad Nacional, al Instituto Meteorológico Nacional (IMN) y al Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).

Referencias

- Acevedo, H., & Villalobos, Y. (2015). Corredor Biológico Montes del Aguacate: Plan para la Gestión Estratégica 2015-2021. Área de Conservación Cordillera Volcánica Central. San Ramón, Costa Rica: Sistema Nacional de Áreas de Conservación. https://conservationcorridor.org/cpb/SINAC_2015.pdf
- Aguilar, H. (2011). Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques en la Península de Osa, Costa Rica. Tesis de Ingeniería Forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. <https://revistas.tec.ac.cr/index.php/kuru/article/view/360>
- Aguilar-Arias, H., Ortiz-Malavassi, E., Vilchez-Alvarado, B., & Chazdon, R. L. (2011). Biomasa sobre el suelo y carbono orgánico en el suelo en cuatro estadios de sucesión de bosques en la Península de Osa, Costa Rica. Revista Forestal Mesoamericana Kurú, 9(22), 22-31. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v9i22.360>

- 
- Ainsworth, E. A., & Rogers, A. (2007). The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, 30(3), 258-270. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01605.x>
- Anderson, J. M., & Swift, M. J. (1983). Decomposition in a tropical forest. Pp. 287-309. In: Sutton, S. L., Whitmore, T. C., & Chadwick, A.C. (Eds). *Tropical Rainforest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01515.x>
- Arato, H. D., Martins, S. V., & Ferrari, S. H. D. S. (2003). Produção y decomposição de serapilheira em um sistema agroflorestal implantado para recuperação de área degradada em Viçosa-MG. *Rev. Árvore* 27, 715–721. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622003000500014>
- Castro, S. M., Sánchez-Azofeifa, G. A., & Sato, H. (2018). Effect of drought on productivity in a Costa Rican tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, 13(4), 045001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaacbc>
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chabers, J. D., Thomlinson, J. R., & Ni, J. (2001a). Measuring Net Primary Production in forest: Concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11, 356-370. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0356:MNPPIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0356:MNPPIF]2.0.CO;2)
- Clark, D. A. Brown, S., Kicklighter, D. W., Chabers, J. D., Thomlinson, J. R., Ni, J., & Holland, E. (2001b). Net Primary Production in tropical forest: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications*, 11 (2), 371-384. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[0371:NPPITF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0371:NPPITF]2.0.CO;2)
- Cruz, G. L. (2001). Comparación de la caída de hojarasca entre fragmentos y áreas de bosque continuo altoandino en la región suroccidental de la sabana de Bogotá. Trabajo de grado para optar por el título de Licenciatura en Biología. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia. <https://repository.javeriana.edu.co/bitstream/handle/10554/55703/HOJARASCA.pdf?sequence=1>

- 
- De Correia, G. G. S., Martins, S. V., Miranda, A., de Silva, K. A., de Correia, G. G. S., Martins, S. V., Miranda-Neto, A., & de Silva, K. A. (2016). Estoque de serapilheira em floresta em restauração e em Floresta atlântica de tabuleiro no sudeste brasileiro. *Rev. Árvore* 40(1), 13-20. <https://doi.org/10.1590/0100-67622016000100002>
- Del Valle-Arango, J. I. (2003). Cantidad, calidad y nutrientes reciclados por la hojarasca fina de bosques pantanosos del Pacífico Sur Colombiano. *Interciencia*, 28, 443-449. https://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0378-18442003000800003&lng=es&nrm=iso
- Di Stefano, J. F., & Fournier, L. A. (2005). Caída de hojarasca y tasas de descomposición de las hojas de *Vochysia guatemalensis* en una plantación de 10 años, Tabarcia de Mora: Costa Rica. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=43629102>
- Epstein, H. E., Burke, I. C., & Lauenroth, W. K. (2002). Regional patterns of decomposition and primary production rates in the U.S. Great Plains. *Ecology*, 83, 320-327. [https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0320:RPODAP\]2.0.CO;2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1890/0012-9658(2002)083[0320:RPODAP]2.0.CO;2)
- Foster, G., & Rahmstorf, S. (2011). Evolución de la temperatura global 1979-2010. *Environmental Research Letters*, 6 (4), 044022. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/044022>
- Fournier, L. A., & Camacho, L. (1973). Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo de premontano. *Rev. Biol. Trop.*, 21 (1), 59-67. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/27324>
- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Feeley, K. J. & Rapp, J. M. (2020). Seasonality of above-ground net primary productivity along an Andean altitudinal transect in Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 30(6), 503-519. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000443>
- Goncalves, F. G., Treuhaft, R. N., Santos, J. R., & Graca, P. M. L. A. (2014). Forest Structure and Biomass Data, La Selva, Costa Rica: 2006. ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, USA. <https://doi.org/10.3334/ORNLDAAC/1215>



Gutiérrez, E. E. (2010). Métodos estadísticos para las ciencias biológicas (2ª. Ed.). Heredia, Costa Rica: Universidad Nacional.

Gutiérrez-Montes, I. A., & Sibelet, N. (2011). Estrategia de conservación y calidad de vida en el Corredor Biológico Lago Arenal Tenorio. Costa Rica. Informe de investigación elaborado dentro del curso. Costa Rica: CATIE.
<https://agritrop.cirad.fr/579868/3/579868.pdf>

Haase, R. (1999). Litterfall and nutrients return in seasonally flooded and non-flooded forest of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *For. Ecol. Manage.*, 117, 129-147.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00477-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00477-0)

Herbohn, J. L., & Congdon, R. A. (1993). Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland wet tropical rainforest. II. Litterfall. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 365-380. <https://doi.org/10.1017/S0266467400007409>

Hernández, I. M, Santa, I., & Gallardo, J. F. (1992). Dinámica de la descomposición de la hojarasca forestal en bosques de la cuenca del Duero (Provincia Zamora): modelización de la pérdida de peso. *Arid Land Research and Management* 6(4), 339-355.
<https://doi.org/10.1080/15324989209381328>

Hofhansl, F., Kobler, J., Ofner, J., Drage, S., Pölz, E. M., & Wanek, W. (2014). Sensitivity of tropical forest aboveground productivity to climate anomalies in SW Costa Rica. *Global Biogeochemical Cycles*, 28(12), 1437-1454.
<https://doi.org/10.1002/2014GB004934>

Huechacona, A. H. (2016). Dinámica de la producción de hojarasca y el índice de área foliar (IAF) en un bosque tropical seco en Yucatán. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México.
https://cicy.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1003/419/1/PCB_M_Tesis_2016_Astrid_Huechacona.pdf

Instituto Geográfico Nacional. (2009). División Territorial Administrativa de la República de Costa Rica. (2 ed.). Costa Rica: Ministerio de Obras Públicas y Transportes



(MOPT). https://www.imprentanacional.go.cr/editorialdigital/libros/historiaygeografia/division_17.pdf

John, D. M. (1973). Accumulation and decay of litter and net Production of forest in tropical West Africa. *Oikos*, 24, 430-435. <https://doi.org/10.2307/3543819>

Kalácska, M., Calvo-Alvarado, J. C., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2005). Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. *Tree Physiology*, 25, 733-744. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.733>

Kume, T., Tanaka, N., Kuraji, K., Komatsu, H., Yoshifuji, N., & Saitoh, T. M. (2011). Ten-year evapotranspiration estimates in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1183-1192. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.04.005>

Laurance, W. F., Sayer, J., & Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(2), 107-116. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.12.001>


Lebret, M., Nys, C., & Forgeard, F. (2001). Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. *Ann. For. Sci.* 58, 755-768. <https://doi.org/10.1051/forest:2001161>


López-Hernández, J. M., González-Rodríguez, H., Ramírez-Lozano, R. G., Cantú-Silva, I., Gómez-Meza, M. V., Pando-Moreno, M., & Estrada-Castillón, A. E. (2013). Producción de hojarasca y retorno potencial de nutrientes en tres sitios del estado de Nuevo León, México. *Polibotánica*, 35, 41-64. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-27682013000100003


Martínez-Alonso, C., Valladares, F., Camarero, J. J., López-Arias, M., Serrano, M., & Rodríguez, J. A. (2007). The uncoupling of secondary growth, cone and litter production by intradecadal climatic variability in a Mediterranean Scots pine forest. *Forest Ecology and Management*, 253, 19-29. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.043>



- 
- Meentemeyer, V., Box, E. O., & Thompson, R. T. (1982). World patterns and amounts of terrestrial litter production. *BioScience*, 32, 125-128. <https://doi.org/10.2307/1308565>
- Metz, B, O.R. Davidson, R. Swart, y J. Pan. (Eds.). (2001). *Climate change 2001: Glosario de términos. Anexo B. Mitigation. Contribution of Working Group III to the Third Assessment Report of the IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change)*. Cambridge, UK / US: Cambridge University Press. 752 pp. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/05/SYR_TAR_full_report.pdf
- Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE). (2020). *Política Nacional de Áreas de Protección de Ríos, Quebradas, Arroyos y Nacientes, 2020-2040*. San José, Costa Rica. 72 pp. <https://www.fao.org/faolex/results/details/es/c/LEX-FAOC200065/>
- Morellato, L. P. C. (1992). Nutrient cycling in two southeast Brazilian forests. I. Litterfall and litter standing crop. *J. Trop. Ecol.* 8: 205–215. <https://www.jstor.org/stable/2559704>
- Morera-Beita, C., Sandoval-Murillo, L. F., & Alfaro-Alvarado, L. D. (2020). Evaluación de corredores biológicos en Costa Rica: estructura de paisaje y procesos de conectividad-fragmentación. *Revista Geográfica de América central* 66(1), 129-155. <https://dx.doi.org/10.15359/rgac.66-1.5>
- Morffi-Mestre, H., Ángeles-Pérez, G., Powers, J. S., Andrade, J. L., Huechacona-Ruiz, A. H., May-Pat, Chi-May, F. & Dupuy, J. M. (2020). Multiple factors influence seasonal and interannual litterfall production in a tropical dry forest in Mexico. *Forests*, 11(12), 1241. <https://doi.org/10.3390/f11121241>
- Müller-Landau, H. C., & Wright, S. J. (2010). *Litterfall Monitoring Protocol*. CTFS Global Forest Carbon Research Initiative. Center for Tropical Forest Studies. Panamá. https://forestgeo.si.edu/sites/default/files/litterfall_protocol_2010.pdf
- Muoghalu, J. I., Akanni, S. O., & Eretan, O. O. (1993). Litterfall and nutrient dynamics in a Nigerian rainforest seven years after a ground fire. *J. Veg. Sci.*, 4, 323-328. <https://doi.org/10.2307/3235590>

- 
- Nakagawa, M., Ushio, M., Kume, T., & Nakashizuka, T. (2019). Seasonal and long-term patterns in litterfall in a Bornean tropical rainforest. *Ecological Research*, 34(1), 31-39. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1003>
- Piatek, K. B., & Alen, H. L. (2000). Site preparation effects on foliar N and P use, 15-years old *Pinus taeda*. *Forest Ecology and Management*, 129, 143-152. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00150-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00150-4)
- Pizano, C., & Curiel, J. (2015). El monitoreo del suelo en los procesos de restauración ecológica: indicadores, cuantificadores y métodos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <https://www.researchgate.net/publication/283486457>
- Prause, J., Arcede-Caram, G., & Angeloni, P. N. (2003). Variación mensual en el aporte de cuatro especies forestales nativas del parque Chaqueño Humado (Argentina). *Revista de Ciencias Forestales*, (10), 39-45. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48101004>
- Queiroz, M. G., Silva, T. G. F., Zolnier, S., Souza, C. A. A., Souza, L. S. B., Steidle-Neto, A. J., Araújo, G. G. L., & Ferreira, W. P. M. (2019). Seasonal patterns of deposition litterfall in a seasonal dry tropical forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279, 107712. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107712>
- Quinto, H., Ramos-Palacios, Y. A., & Abadia-Bonilla, D. (2007). Cuantificación de la caída de hojarasca como medida de la productividad primaria neta en un bosque pluvial tropical en Salero, Chocó, Colombia. *Revista institucional Universidad Tecnológica del Chocó*, (26), 28-41. <https://dialnet.unirioja.es/descarga/articulo/2544438.pdf>
- Rai, A., Singh, A. K., Ghosal, N., & Singh, N. (2016). Understanding the effectiveness of litter from tropical dry forests for the restoration of degraded lands. *Ecol. Eng.*, 93, 76-81. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.05.014>
- Reid, N., Marroquín, J., & Beyer, M. P. (1990). Utilization of shrubs and trees for browse, fuelwood and timber in the tamaulipan thorn scrub, northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 36, 61-79. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90064-I](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90064-I)

- 
- Rojo, G. E., Jasso, J., & Velásquez, A. (2003). Las masas forestales como sumideros de CO₂ ante un cambio climático global. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9 (1), 57- 67. <https://www.redalyc.org/pdf/629/62990106.pdf>
- Rotherham, I. D., & Lambert, J. D. (2011). Ecological corridors as a means of restoring and conserving biodiversity in fragmented landscapes. *Journal for Nature Conservation*, 19(5), 291-295. <https://doi.org/10.1111/csp2.475>
- Ruíz, C., Cardona, D., & Duque, J. L. (2012). Corredores biológicos una estrategia de recuperación en paisajes altamente fragmentados. Estudio de caso Microcuenca La Bolsa, municipio de Marinilla. *Gestión y Ambiente*, 15(1), 7-18. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=169424101002>
- Ryan, M. G. (1991). A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree physiology* 9(1-2), 255-266. <https://doi.org/10.1093/treephys/9.1-2.255>
- Salas, E., Parton, L., Joyce, A., & Lauenroth, K. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States: spatial pattern and major controls. *Ecology*, 69(1), 40-45. <https://doi.org/10.2307/1943158>
- Scott, D. A., Proctor, J., & Thompson, J. (1992). Ecological studies on a lowland evergreen rainforest on Maraca Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *J. Trop. Ecol.*, 80, 705-717. <https://doi.org/10.2307/2260861>
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación (2020). Plan de Gestión del Corredor Biológico Lago Arenal Tenorio 2020-2025. Área de Conservación Arenal-Tempisque. Costa Rica. <https://biocorredores.org/corredoresbiologicos/recursos/plan-de-gestion-del-corredor-biologico-tenorio-miravalles-2017-2022>
- SNIT (Sistema Nacional de Información Territorial). (2020). Mapa tipo bosque SINAC. Instituto Geográfico Nacional. Costa Rica. <https://www.snitcr.go.cr/Visor/indexver2?k=Y2FwYTo6U0lOQUM6Ok1CT1RDUG==>

- 
- Souza, S. R., Veloso, M. D., Espírito-Santo, M. M., Silva, J. O., Sánchez-Azofeifa, A., Souza e Brito, B. G., & Fernandes, G. W. (2019). Litterfall dynamics along a successional gradient in a Brazilian tropical dry forest. *Forest Ecosystems*, 6, 1-12. <https://forestecosyst.springeropen.com/articles/10.1186/s40663-019-0194-y>
- Sundarapandian, S. M., & Swamy, P. S. (1999). Litter production and leaf litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *For. Ecol. Manage.*, 123, 231-244. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00062-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00062-6)
- Takeda, H. (1996). Templates for the Organization of Soil Animal Communities in Tropical Forest. *Ecological Research* 16(5), 961-973. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00450.x>
- Vaneklaas, E. J. (1991). Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 319-336. <https://www.jstor.org/stable/2559629>
- Vargas-Parra, L., & Varela, A. (2007). Producción de hojarasca de un bosque de niebla en la reserva natural la planada (Nariño, Colombia). *Revista de la Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Colombia. Edición especial I*, 12, 35-49. <https://revistas.javeriana.edu.co/index.php/scientarium/article/view/4872>
- Vitousek, P. M., & Sanford, R. L. (1986). Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 137-167. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033>