

# Dinámica de hojarasca en un bosque seco tropical tardío y relación con variables de clima y balance hídrico, Costa Rica

## Litterfall dynamics in a late tropical dry forest and relationship with climate variables and water balance, Costa Rica

Julio Calvo-Alvarado<sup>1</sup>  • María Rodríguez-Solís<sup>1</sup>  • Ana Calvo-Obando<sup>2</sup> 

Recibido: 13/02/2023

Aceptado: 17/07/2023

### Abstract

An interannual comparison of monthly litterfall production was conducted in a late successional stage of a tropical dry forest (TDF) in the Santa Rosa National Park. According to the literature, the annual average litterfall production of three years (6.7 tons/ha/year) indicates that the site has a production value in the intermediate ranges for TDF. It was also found that the dry season produces 57 % of the volume of litterfall biomass. The biomass ratio of leaves and foliar components was 56 % and 44 %, correspondingly, for one year of analysis. No direct relationship was found between annual climatic variables and litterfall production. However, there is clear evidence that the years with the most extended growth season and the smaller evapotranspiration deficits have the highest litterfall productivity.

**Keywords:** Parque Nacional Santa Rosa, Thornthwaite, evapotranspiration.

1. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica; Cartago, Costa Rica; [jucalvo@itcr.ac.cr](mailto:jucalvo@itcr.ac.cr); [maria.rodriguez@itcr.ac.cr](mailto:maria.rodriguez@itcr.ac.cr)
2. Tribunal Ambiental Administrativo, Ministerio de Ambiente y Energía; San José, Costa Rica; [julieta.calvo@minae.go.cr](mailto:julieta.calvo@minae.go.cr)

## Resumen

Se realizó una comparación interanual de la producción mensual de hojarasca de un bosque seco tropical (BsT) tardío en el Parque Nacional Santa Rosa. La producción de hojarasca promedio anual para tres años (6.7 ton/ha/año) indica que el sitio tiene un valor de producción en los rangos medio para BsT tropical tardío según la literatura. También se encontró que la estación seca concentra un 57 % de volumen de biomasa de hojarasca. La relación de biomasa de hojas y otros residuos foliares fue de 56 % y 44 % correspondientemente para un año de análisis. No se encontró una correlación significativa entre variables climáticas anuales con la producción de hojarasca, pero hay claras evidencias que los años con estación de crecimiento más larga y con los menores déficits hídricos de evapotranspiración fueron los de mayor productividad.

**Palabras clave:** Parque Nacional Santa Rosa, Thornthwaite, evapotranspiración.

## Introducción

Es importante mejorar la comprensión de la dinámica de producción de hojarasca neta en los bosques del mundo, ya que este componente desempeña un significativo papel en la dinámica del secuestro de carbono a nivel global. La hojarasca está muy relacionada con la variabilidad climática y tiene importantes implicaciones sobre la biodiversidad mundial [1]. Además, la acumulación de hojarasca en el suelo, junto con la materia orgánica proveniente de la descomposición de las raíces constituye la fuente principal de energía y bioelementos para la microflora y microfauna del suelo. Esta interacción entre la vegetación y el suelo se manifiesta en el proceso cíclico de entrada y salida de nutrientes de todo ecosistema forestal [2]. Por lo tanto, es necesario comprender el impacto de factores biofísicos locales como regionales, incluyendo los efectos antropogénicos, que influyen en el patrón espacial y temporal de la hojarasca, lo que afectan en última instancia el ciclo de nutrientes de los bosques [3].

En lo que respecta a la dinámica de la hojarasca en Bosques secos tropicales (BsT), [3] encontró para un bosque seco tropical en el sur de México que la producción anual de hojarasca aumentó significativamente con la edad del bosque. Esta tendencia se confirmó también en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica, con un estudio que evaluó la producción de hojarasca durante tres años en cuatro estadios de sucesión del BsT [4]. Este estudio encontró un promedio anual de hojarasca de 0,86 ton/ha/año en pastos, 1,83 ton/ha/año en el estadio temprano, 5,80 ton/ha/año en el estadio intermedio y 5,46 ton/ha/año en el estadio tardío. Adicionalmente,

entre el año 2020 y 2021, se realizó un nuevo muestreo de hojarasca en un bosque seco tardío.

Consideramos que, aunque existe un gran acervo de estudios sobre la producción de hojarasca, aún no se logra una comprensión para todos los ecosistemas forestales, debido a la gran diversidad de ecosistemas y de condiciones biofísicas, sobre todo si se consideran los procesos de sucesión secundaria que toman lugar durante la restauración de ecosistemas. Nuestro objetivo es aprovechar la oportunidad de contar con cuatro años de muestreos de hojarasca en el mismo sitio para evaluar la relación de dinámica mensual y anual de la hojarasca con la variabilidad climática y las variables del balance hídrico del sitio.

## Material y métodos

### Descripción del sitio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Santa Rosa ubicado en la provincia de Guanacaste (10°53' N, 85°38' W) con una elevación media de 300 msnm (Figura 1). El sitio seleccionado se encuentra en las Zonas de Vida Bosque Seco Tropical (BsT) según la clasificación de Holdridge [5] biotemperatura no menor de 24 °C, precipitación media anual entre los 1500 y 2200 mm y con una estación seca definida entre diciembre y abril.

### Diseño experimental

En el sitio conocido como “Ratones” se estableció una parcela temporal de una hectárea para evaluar la herbivoría, para lo cual se distribuyeron 20 trampas de hojarasca de 0.5m x 0.5m con un área de colecta de 0.25 m<sup>2</sup>. Las mediciones mensuales se iniciaron en junio 2020 y concluyeron en mayo 2021 (Figura 1). Para estos muestreos se decidió emplear el año hidrológico en lugar del año gregoriano. El año hidrológico en el caso de la vertiente pacífica de Costa Rica inicia en mayo y termina en abril del siguiente año. De esta forma se cierra un ciclo hídrico y productivo del ecosistema, que se inicia con el comienzo de las lluvias en mayo y concluye con abril, último mes de la estación seca.

La hojarasca captada en cada trampa fue recolectada en bolsas de papel cada fin de mes. El material recolectado se llevó al laboratorio para obtener biomasa seca en un horno a 70 °C hasta alcanzar peso constante. Previamente todo el material recolectado se sorteó entre hojas y otros residuos como insectos muertos, excretas de insectos, peciolos, flores, semillas y residuos de hojas muy deteriorados. Todas las ramas o ramitas encontradas dentro de las trampas se descartaron en la estimación de biomasa de hojarasca. La suma de hojas y

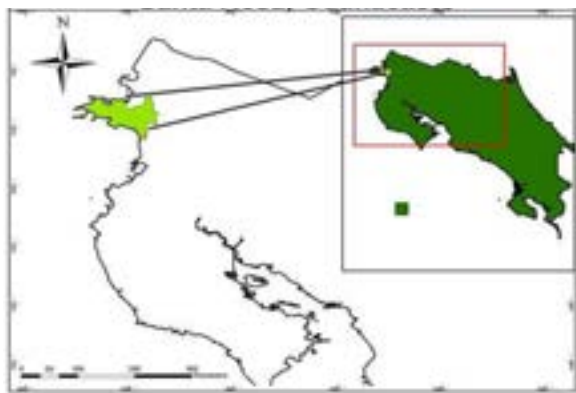


Figura 1. Área de estudio Parque Nacional Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica.

Figure 1. Study area at the Santa Rosa National Park, Guanacaste, Costa Rica

residuos se entiende como la hojarasca total por trampa. El análisis de laboratorio contó con un protocolo con control de número de trampa, peso seco en gramos por trampa (g/trampa) y fecha. Para el análisis de resultados todas las estimaciones de biomasa de hojarasca se convirtieron a gramos por metro cuadrado (g/m<sup>2</sup>).

Para cumplir con los objetivos del estudio, se aprovecharon los datos de tres años (2007-2010) de una parcela de 0.1 ha que estudió la hojarasca del mismo sitio utilizando solo 8 trampas de 1m x 0.5m con un área de colecta de 0.5 m<sup>2</sup>. Ese estudio empleó los mismos protocolos de análisis [4], excepto la separación entre hojas y residuos, que solo se realizó en el año 2020-2021.

Para evaluar los efectos de la variabilidad climática anual y mensual en la producción de biomasa de la hojarasca, se obtuvieron los datos de la estación meteorológica automática Santa Rosa del Instituto Meteorológico Nacional. Esta estación meteorológica se encuentra a una distancia 1.5 km del sitio de estudio. Con estos datos se calculó el balance hídrico mensual del sitio

empleando el método Thornthwaite [6] y la aplicación en Excel titulada ThornEx.xls, disponible en la Web y desarrollada por [7]. Para esta aplicación se empleó una profundidad de suelo efectiva de 40 cm y una retención de agua de 75 mm. Del balance hídrico estimado se obtuvieron las variables de Evapotranspiración Potencial (EvptPot), Evapotranspiración Actual (EvptAct), Déficit de Evapotranspiración o la diferencia entre EvptPot y EvptAct (Déficit). Estas variables se consideran como las más importantes para explicar el vigor de la estación de crecimiento del ecosistema durante un año y por ende serían las mejores variables relacionadas a la productividad del ecosistema.

Para la caracterización de la parcela de 1 ha en estructura y composición florística se realizó con un muestreo de tres parcelas temporales de 10m x 100m midiendo el diámetro a 1,3 m de altura (dap) de todos los árboles vivos ≥ 5cm de diámetro, se identificaron todas las especies (familia, género y especie) y se midió la altura en metros con un láser.

## Resultados

El Cuadro 1, resume los datos de biomasa de hojarasca anual y promedio anuales de variables climáticas y balance hídrico del sitio empleando datos de la estación meteorológica de Santa Rosa.

Con respecto a la estructura y composición florística del sitio (1 ha), el muestreo indica que el área basal promedio es 19,1 m<sup>2</sup>/ha (rango 22 a 15), la altura dominante se estima en 16 metros con árboles de hasta 26 m y una densidad promedio de 1380 árboles por ha. En total se identificaron 67 especies en 35 familias.

La Figura 2 muestra la dinámica mensual de la hojarasca para cada año, indicando además la desviación estándar. Para fines de análisis se incluye la lluvia mensual.

Cuadro 1. Datos meteorológicos y de balance hídrico del sitio.

Table 1. Meteorological and hydrologic water balance data of the site.

Año Hidrológico	Lluvia (mm)	Temperatura media (°C)	H.R (%)	Evpt-Pot (mm)	Evpt-Act (mm)	Déficit (mm)	Biomasa (g m <sup>-2</sup> )	No. Estación seca
2007-2008	819,8	25,4	77,4	1451	627	824	634,8	6
2008-2009	3020,3	25,1	78,1	1430	905	525	667,8	6
2009-2010	1547,9	26,4	72,2	1535	966	569	715,4	5
2020-2021	2704,9	24,8	81,3	1409	1005	404	936,6	4

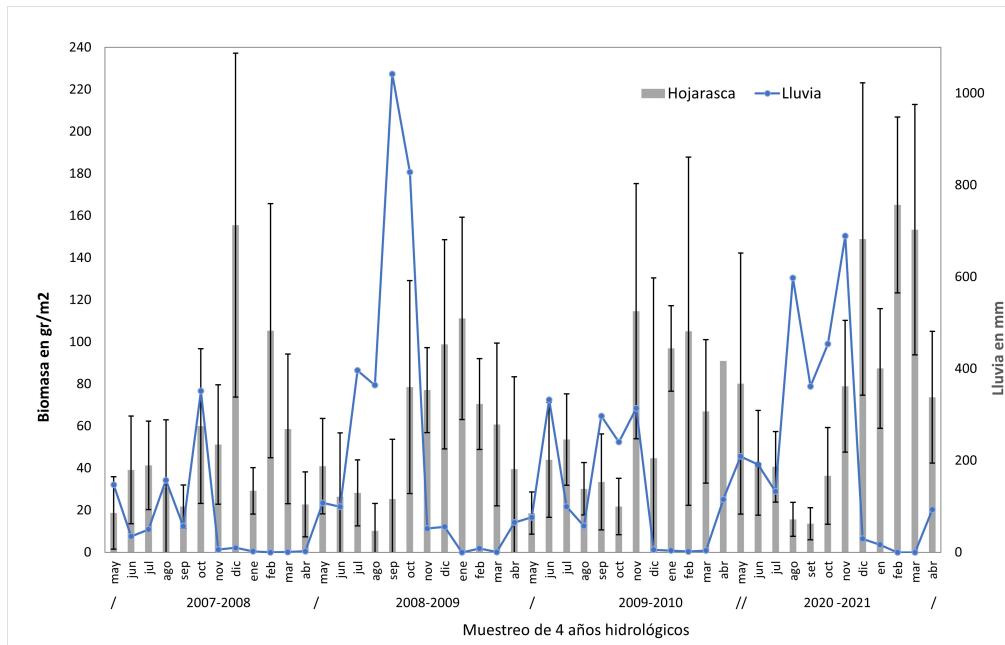


Figura 2. Biomasa de hojarasca mensual ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) y lluvia mensual (mm) para cuatro años con desviación estándar de hojarasca en Bosque seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.

Figure 2. Litterfall monthly biomass ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) and monthly rainfall (mm) for four years with leaf-litter standard deviation in a Tropical Dry Forest, Santa Rosa National Park, Costa Rica.

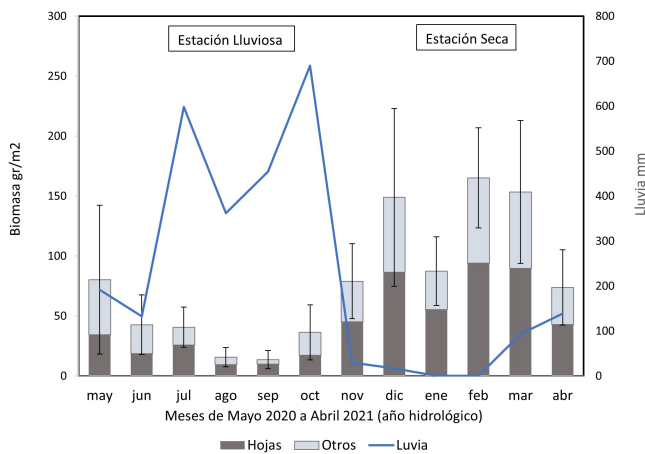


Figura 3. Dinámica de biomasa de hojarasca (hojas y residuos) para el muestreo 2020-2021, Parque Nacional Santa Rosa. Hojarasca total ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) con desviación estándar y Lluvia mensual (mm).

Figure 3. Biomass dynamics (leaves and foliar components) for the 2020-2021 sampling, Santa Rosa National Park. Total litterfall ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) with standard deviation and monthly rainfall (mm).

La figura 3 ilustra la dinámica de la hojarasca del año 2020-2021 que fue el único año de muestreo que se diferenció en dos componentes la hojarasca; hojas y residuos.

## Discusión

### Características biofísicas del sitio

Las condiciones climáticas del sitio durante el muestreo fueron muy variables (Cuadro 1). Dos años tuvieron lluvia anual típicas para el rango de los BsT (años 2007-2008 y 2009-2010), mientras que los otros dos años (2008-2009 y 2020-2021) tienen lluvias anuales muy altas que superan las condiciones del BsT. En términos de temperatura y humedad relativa media anual, el último año refleja un año más fresco y húmedo que los otros tres años. Con respecto a la lluvia anual, el año 2007-2008 fue el más seco (819,8 mm y 6 meses de estación seca) y el siguiente año 2008-2009 el más lluvioso de los cuatro años (3020 mm) pero mantuvo una estación seca de 6 meses. La estación seca en los dos últimos años fue de 5 y 4 meses respectivamente.

Las características estructurales y de composición florística del sitio están dentro de los rangos indicados para los bosques secos tropicales de América Central y el Caribe según [8]. Sin embargo, el área basal se ubica en el rango bajo de los valores encontrados por [9] y [10] en el Parque Nacional Santa Rosa. Una razón para esto es que en este estudio todos los árboles sin hojas en el momento del muestreo se clasificaron como muertos.

## Producción anual hojarasca

El promedio de producción total de hojarasca para los tres primeros años en la parcela de 0,1 ha fue de 672,64 g/m<sup>2</sup>. Comparativamente el muestreo del 2020-2021 es el de mayor producción con 936 g/m<sup>2</sup>, probablemente este aumento se relacione a tres posibles explicaciones: a) mejores condiciones climáticas durante la estación de crecimiento de ese año, b) por ser un muestreo en una hectárea y c) por el mayor tamaño de muestra (20 trampas vs 8 trampas). Además, hay una diferencia de 10 años entre los dos muestreos y esto puede marcar una diferencia en la productividad por crecimiento de toda la biomasa del bosque. Por estas razones no incluimos en la estimación en promedio de hojarasca anual del último registro 2020-2021 y elegimos mantener por separado estos valores dado que reflejan diferentes circunstancias. Por consiguiente, preferimos usar el promedio de los tres primeros años para obtener el promedio que fue de 672 g/m<sup>2</sup>, lo que equivale a 6,72 ton/ha/año de hojarasca. Murphy et al. [11] reporta que los bosques secos producen en total por año entre 3 a 10 ton/ha de hojarasca. Jaramillo et al. [12], indican que el promedio de producción anual de hojarasca en los estudios ya realizados en América Latina en bosque deciduos es de 4,9 ton/ha con rangos que van desde los 2,9-8,5 ton/ha/año para bosque deciduos, y de 7-13 ton/ha/año para bosques semideciduos. Estos datos ubican este sitio en el rango medio de la producción de hojarasca de Bst.

## Dinámica de la hojarasca

Köhler et al. [13] menciona que según su revisión los estudios realizados en bosques húmedos tropicales han demostrado que la producción de hojarasca puede ser alta tanto en los períodos secos como en los meses lluviosos. Sin embargo, para el bosque semideciduo [12] señala que la mayor caída de hojas se produce en el inicio de la temporada seca, a pesar de que la máxima caída de hojas pueda retrasarse 3 a 4 meses, según la disponibilidad de humedad del suelo, ubicación fisiográfica en el paisaje, distribución de las precipitaciones, y las perturbaciones naturales. También se ha señalado que la caída de las hojas puede comenzar más temprano durante los años con baja precipitación total [12]; [14]. La estacionalidad relacionada con la hojarasca también varía de un sitio a otro. Por ejemplo, en bosques semideciduos de Brasil y México, el 76 % y 62 % del aporte total anual, respectivamente, se recogió durante la época seca [12]; [15]; [16].

La figura 2 ilustra la relación de la biomasa de hojarasca con la lluvia mensual donde claramente se observa que la mayor producción de hojarasca toma lugar en la estación seca (62 %), mientras que en la estación

lluviosa es menor (38 %) en promedio para los cuatro años. Estos son resultados muy similares a la relación encontrada en México [15]. No obstante, hay que indicar que la variabilidad anual es alta, dado que el año 2020-2021 resultó con la mayor producción de hojarasca llegó a un 67 % en la estación seca, mientras que los otros años oscilo entre 52 % a 58 %. Setiembre es por lo general el mes de menor producción, mientras que los picos de máxima producción varían año con año, por lo tanto, no hay un patrón definido empleando 4 años de muestreo.

El muestreo del año 2020-2021 fue el único que generó nueva información con respecto a los tres muestreos anteriores. Este muestro separó la hojarasca en dos componentes (hojas y residuos). De la figura 3 se desprende que durante ese año la biomasa de hojas acumula un 56 % y los residuos un 44 %, una proporción que se mantiene sorprendentemente constante en casi todos los meses del estudio.

## Relación productividad de hojarasca, clima y balance hídrico

No se puede establecer una relación entre lluvia anual y producción de hojarasca anual. En términos generales el año con menor lluvia sí resultó ser el año de menor productividad, pero el año más lluvioso no fue el de mayor productividad (Figura 2 y Cuadro 1). No obstante, las variables de número de meses secos y de balance hídrico si muestran una mejor relación con productividad de hojarasca.

En el caso de mayor duración de la estación seca tiene sentido, dado que eso implica una mayor extensión de la estación lluviosa que corresponde a su vez al periodo útil de crecimiento. Por esta razón los dos últimos años resultan ser los de mayor productividad. Las variables del balance hídrico logran representar mejor el potencial de la estación de crecimiento o lluviosa. La variable EvptAct es un estimado del consumo de agua de la vegetación durante el año, de tal forma que a mayor EvptAct mayor productividad del ecosistema. Por esta razón hay una relación clara entre la productividad de hojarasca y la EvptAct. La EvptPot no se relaciona con la productividad de hojarasca, dado que solo indica el potencial del sitio y no lo que el sitio logra aprovechar de ese potencial, como lo es la variable EvptAct ( $R^2=0.46$ ). Pero la variable que explica mejor la variabilidad de la producción de hojarasca es la Déficit ( $R^2=0.6$ ), o sea el faltante de agua en el sistema para que el ecosistema logre efectivamente evapotranspirar el potencial que tiene. Entre más pequeño sea este déficit mayor será la EvptAct y por tanto la productividad de hojarasca.

En general este estudio exploratorio revela nuevas relaciones para comprender mejor cuales factores físicos pueden explicar la variabilidad de la producción anual de hojarasca. Las variables del clima como lluvia anual no resuelven el tema, aunque la extensión de la estación lluviosa si resulta en una mejor relación con la productividad de hojarasca. Hasta donde se ha revisado, por primera vez en la literatura, este estudio emplea variables generadas del cálculo del balance hídrico mensual de un sitio, revelando que la Evapotranspiración Actual (EvptAct) anual y el Déficit anual entre Evapotranspiración Potencial (EvptPot) y Evaporación Actual (EvptAct) son dos variables cuantitativas que se relacionan estrechamente con la productividad de un ecosistema. Esto abre nuevas oportunidades de análisis de datos generados en los sucesivos estudios y los del pasado.

## Conclusiones y recomendaciones

- La biomasa promedio anual observada de hojarasca es alta, siendo el promedio para tres años de 6,7 ton/ha, cifra que se encuentra entre los rangos altos de producción de biomasa de hojarasca reportados para BsT según la literatura.
- El cuarto año, 2020-2021 tuvo una productividad de 9,36 ton/ha, que no se incluyó precautoriamente en el promedio estimado por las diferencias en tamaño de muestra, área de la parcela muestreada y diferencias de tiempo entre muestreos.
- La dinámica mensual de la hojarasca en este sitio revela que la estación seca es la que más acumula biomasa y representa en términos generales casi un 60 % de la biomasa total.
- Durante cada año se observaron picos de producción de hojarasca que no mantienen un patrón consistente durante el tiempo, lo único constante es el mes de setiembre como el de más baja producción.
- El muestreo del año 2020-2021 generó nueva información al sortear la hojarasca en dos componentes (hojas y residuos), algo que el muestreo de los tres primeros años no realizó. Este muestreo permite concluir que durante ese año de muestreo la biomasa de hojas acumuló un 56 % y los residuos un 44 % del total de la biomasa de hojarasca, una proporción que se mantuvo sorprendentemente constante en todos los meses.
- Es recomendable que en adelante todos los estudios de hojarasca separen hojas y otros residuos, dado que permitirá una mejor comprensión del proceso

y su relación con los factores que lo controlan para posteriores comparaciones entre sitios, ecosistemas y escalas de tiempo.

- Este estudio exploratorio señala que variables obtenidas de un balance hídrico del suelo, como evapotranspiración actual y déficit anual, se correlacionan mejor con la producción de hojarasca. Dado que el estudio tiene algunas incertidumbres al usar dos muestreos en diferentes periodos, es necesario confirmar estos resultados analizando otros sitios preferiblemente con más años continuos de muestreo. La relación entre productividad de hojarasca y variables del balance hídrico del suelo permitiría llevar a cabo un mejores aproximaciones del impacto de la variabilidad y el cambio climático en los BsT.

## Agradecimientos

A las autoridades del Parque Nacional Santa Rosa, en especial a Roger Blanco y Maria Marta Chavarría por su apoyo y consejo constante. A los asistentes de campo Oscar Arias, Juan Carlos Solano y Viviana Martinez.

## Financiamiento

El trabajo de campo para el año 2020-2021 fue financiado por proyecto de investigación "Impact and drivers of insect herbivory on nutrient cycling in forests globally." Dr. Daniel Metcalfe y M. Sc. Bernice Hwang de Lund University, Department of Physical Geography and Ecosystem Science, Suecia, a través de un convenio con la FUNDATEC. También el estudio contó con el apoyo de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión del Instituto Tecnológico de Costa Rica con el proyecto aprobado.

## Bibliografía

- [1] D. A. Clark et al., "Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data," *Ecological applications*, vol. 11, no. 2, pp. 371–384, 2001.
- [2] M. S. Bertasso-Borges, D. P. Trueba, F. C. Peral, C. A. Tamburi, R. Caseri, and R. B. Iturralde, "Producción de hojarasca en un bosque semidecíduo estacional en São Pedro, Potirendaba, estado de São Paulo, Brasil," *Revista del Jardín Botánico Nacional*, Vol. 24, no 1/2, 173–176, 2003.
- [3] D. Lawrence, "Regional-Scale Variation in Litterfall Production and Seasonality in Tropical Dry Forests of Southern Mexico" , *Biotropica*, vol. 37, no. 4, pp. 561–570, 2005.
- [4] J. C. Calvo-Alvarado, S. Calvo-Rodríguez, D. Carvajal-Vanegas, A. J. Calvo-Obando, and C. J. Rodríguez, "Dinámica mensual de hojarasca en cuatro estadios del Bosque

Seco Tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica,” presented at the VII National Congress of Soil, Costa Rica. June, 2012.

- [5] L. R. Holdridge, “Life zone ecology” no. rev. ed. 1967.
- [6] C.W. Thornthwaite and J.R. Mather. 1957. Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. Publ. in *Climatology*, vol.10, no.3, C.W. Thornthwaite & Associates, Centerton, New Jersey.
- [7] Dingman. S.L. *Physical Hydrology* (2nd Edition). New York: Macmillan Pub. Co.; New York: Maxwell Macmillan International, 2008.
- [8] P.G. Murphy and A.E. Lugo, “Dry forests of Central America and the Caribbean,” *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 9-34.1995.
- [9] M. Kalacska, G.A. Sanchez-Azofeifa, J.C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard and D.H. Janzen, “Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest,” *Forest Ecology and Management*, vol. 200, no. 1-3, pp. 227-247, 2004.
- [10] D. Carvajal-Vanegas and J. Calvo-Alvarado, “Tasas de crecimiento, mortalidad y reclutamiento de vegetación en tres estadios sucesionales del bosque seco tropical, Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica,” *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, vol. 10, no. 25, pág. 1-12, 2013.
- [11] P. G. Murphy and A. E. Lugo, “Ecology of tropical dry forest,” *Annu Rev Ecol Syst.* vol. 17, no. 1, pp. 67–88, 1986.
- [12] VÍ. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, and R. L. Sanford, Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Springer, 2011, pp. 109–128
- [13] L. Köhler, D. Hölscher, and C. Leuschner, “High litterfall in old-growth and secondary upper montane forest of Costa Rica,” *Plant ecology*, vol. 199, no. 2, pp. 163–173, 2008.
- [14] D. F. Whigham, I. Olmsted, E. C. Cano, and M. E. Harmon, “The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula,”. *Biotropica*. Vol. 23 (4a). pp. 434–441, 1991.
- [15] A. Martínez-Yrizar and J. Sarukhán, “Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period,” *Journal of Tropical Ecology*, vol. 6, no. 4, pp. 433–444, 1990.
- [16] R. Haase and R. Y. Hirooka, “Structure, composition and small litterfall dynamics of a semi-deciduous forest in Mato Grosso, Brazil,” *Flora*, vol. 193, no. 2, pp. 141–147, 1998.