

Las plantaciones de guadua (*Guadua angustifolia* Kunth) y bambú (*Bambusa vulgaris* Schrad.) de San Javier, estado Yaracuy, Venezuela. III. Estructura de las plantaciones y balance de nutrimentos

Guadua (*Guadua angustifolia* Kunth) and bamboo (*Bambusa vulgaris* Schrad.) plantations in San Javier, Yaracuy state, Venezuela. III. Structure of plantations and nutrient balance

D. Marín, Y. Guedez, L. Márquez de Hernández

Laboratorio Ecología Agrícola Instituto de Botánica Agrícola. Fagro UCV Maracay.

Resumen

Se analizó la estructura de las plantaciones de *Guadua angustifolia* y *Bambusa vulgaris* del Campo Experimental de la Fundación para la Investigación Agrícola DANAC (San Javier, estado Yaracuy, Venezuela), en términos de la densidad de culmos. ha^{-1} y la distribución de la biomasa entre las raíces y diferentes fracciones del vástago. Además, se determinó la concentración de N, P, K, Ca y Mg en distintos órganos y se calculó la acumulación y distribución de dichos nutrimentos en la biomasa. Se estimó la tasa de recambio de nutrimentos entre los compartimientos suelo, biomasa y mantillo para cada especie. La biomasa promedio del vástago en las macollas de bambú fue significativamente mayor que en las de guadua ($631,5 \pm 68,6$ vs $454,9 \pm 74,0$ kg; $P < 0,05$), debido a un mayor número de tallos por macolla (32 ± 4 vs $16,3 \pm 2,5$; $P < 0,05$) en la primera especie. La acumulación de N, P, K, Ca y Mg en raíces, culmos y ramas del bambú también resultó significativamente mayor que la de la guadua, aunque no hubo diferencias en cuanto al follaje con la excepción del Ca, que fue mayor en hojas de guadua. El análisis de la circulación de nutrimentos entre el suelo, la biomasa de las plantaciones y el mantillo, indicó que éste último tenía las mayores tasas de recambio, siendo por tanto el compartimiento más activo.

Palabras clave: *Bambusa vulgaris*, *Guadua angustifolia*, circulación de nutrimentos.

Abstract

The structure, biomass allocation, N, P, K, Ca and Mg distribution and its turnover rates in *Guadua angustifolia* (guadua) and *Bambusa vulgaris* (bamboo) plantations at Experimental Campus of DANAC Foundation (San Javier, Yaracuy state, Venezuela), were studied. Mean dry above ground biomass in bamboo clumps was significantly higher in relation to guadua (631.5 vs 454.9 kg; $P < 0.05$), because of a higher number of culms per plant (32 ± 4 vs 16.3 ± 2.5 , $P < 0.05$) in the first species. Also, N, P, K, Ca and Mg accumulation in roots, culms and branches in bamboo were greater than guadua, but no difference was founded in leaves with the exception of Ca which was higher in guadua. Analysis of mineral transfer among soil, biomass and litter, showed that the last one had the higher turnover rates being the main compartment in nutrient cycles.

Key words: *Bambusa vulgaris*, *Guadua angustifolia*, nutrient recycling

Introducción

La densidad de siembra, la estructura del dosel y la duración del follaje, son factores importantes que dependiendo de las condiciones climáticas y en particular de la cantidad y distribución de las lluvias, determinan el patrón de caída de hojarasca en ambientes tropicales. La hojarasca es la vía principal de movilización de nutrimentos hasta el suelo (Vitousek *et al.*, 1994), y en particular la fracción foliar de la misma, que por su mayor cuantía, más alta concentración de elementos y mayor tasa de descomposición, desempeña un papel clave en el reciclaje de nutrimentos en ecosistemas terrestres.

Uno de los métodos más comúnmente empleados para el estudio de la circulación de nutrimentos en las plantas, consiste en la delimitación de compartimientos, y la estimación de su contenido de elementos y tasas de flujo entre los mismos (Álvarez *et al.*, 1992; Molles, 2006). La aplicación de tal enfoque en plantaciones forestales,

Introduction

The sow's density, the dossal's structure and foliage's duration are important factors that depending on the climatic conditions, and particularly on the quantity and distribution of rains determine the fall pattern of litter in tropical environments. The litter is the main mobilization route of nutriments for the soil (Vitousek *et al.*, 1994), and particularly the foliar fraction of it, which by its quantity, highest concentration of elements and highest decomposition rate has a key role in the recycling of nutriments in land ecosystems.

One of the methods most commonly employed for studying the circulation of nutriments in plants consists on delimiting the sections and estimating its content of elements and flow's rates in between (Álvarez *et al.*, 1992; Molles, 2006). The application of this approach in forestry plantations allows comparing the response of the ecosystem towards different ways of

permite comparar la respuesta del ecosistema ante diferentes formas de manejo, que podrían incluir por ejemplo distintas dosis de fertilización ajustadas con las tasas de extracción por las cosechas, o variadas intensidades de raleo para mantener una adecuada penetración de luz a través del dosel (Schlatter *et al.*, 2006; Alvarado, 2005).

El objetivo de este trabajo fue cuantificar la biomasa de las macollas de *Guadua angustifolia* Kunth (guadua) y *Bambusa vulgaris* Wendland (bambú), en las plantaciones experimentales de San Javier, estado Yaracuy, y con base en las concentraciones de N, P, K, Ca y Mg de diferentes tejidos vegetales, estimar la cantidad de nutrimentos acumulados en la biomasa, así como sus interacciones con el suelo, a través de la caída de hojarasca. Considerando que las plantaciones estudiadas no se encuentran en producción comercial, los resultados de la presente investigación podrían constituir una referencia para futuras pautas de manejo que impliquen una extracción importante de culmos.

Materiales y métodos

El suelo superficial de cada parcela (20 cm), fue analizado mediante pruebas rutinarias que permitieron determinar textura, pH y conductividad eléctrica con dilución 1:1 en agua, porcentaje de materia orgánica, P (colorimétricamente, extracción Mehlich 1) y las concentraciones de K, Ca⁺⁺ y Mg disponibles (absorción atómica, solución extractora Carolina del Norte). Dichos análisis se realizaron en el Laboratorio General de Suelos de la

handle that might include different doses of fertilization adjusted to the extraction rates or varied intensities for keeping an adequate penetration of light through the dossal (Schlatter *et al.*, 2006; Alvarado, 2005).

The objective of this research was to quantify the clumps' biomass of *Guadua angustifolia* Kunth (guadua) and *Bambusa vulgaris* Wendland (bamboo), in the experimental plantations of San Javier, Yaracuy state, based on the concentrations N, P, K, Ca and Mg of different vegetal tissues, to estimate the quantity of nutriments accumulated in the biomass, as well as the interactions with the soil through the litter falls. Considering that the plantations studied are not into commercial production, the results of the current research might constitute a reference for future handle's indications that imply an important extraction of culms.

Materials and methods

The superficial soil per plot (20 cm) was analyzed through routinely tests that allowed determining the texture, pH and electrical conductivity with dilution 1:1 in water, percentage of organic matter, P (colorimetrically, Mehlich extraction 1) and the concentrations of K, Ca⁺⁺ and Mg available (atomic absorption, extracting solution Carolina del Norte). Such analyses were done in the General Laboratory of Soils of the Agronomy Faculty UCV, with a sample composed by three subsamples of each place. The same laboratory gave a diagnostic where was qualified the

Facultad de Agronomía UCV, con una muestra compuesta de tres submuestras de cada sitio. El mismo laboratorio emitió un diagnóstico en el cual se calificó la concentración de los elementos según los criterios adaptados a los métodos de extracción empleados.

Las plantaciones experimentales utilizadas en el estudio presentaron densidades de 250 macollas.ha⁻¹ de *Bambusa vulgaris* y 400 macollas.ha⁻¹ de *Guadua angustifolia*. Para estimar la biomasa de los cultivos se realizó un muestreo en octubre de 2006, durante las labores de poda y entresaca de tallos muertos. En cada plantación se seleccionaron tres macollas al azar, a cada una de las cuales se le contó el número de culmos verdes y maduros, así como el número de rebrotes y de ramas bajas, calificándose como tales aquellas que se localizaban entre el nivel del suelo y 3 m de altura.

En la parcela de guadua, la primera macolla seleccionada tenía 10,3 m de altura, 11 culmos maduros, 2 culmos verdes y 3 rebrotes de aproximadamente 2 m de altura, además de 10 ramas bajas; la segunda medía 11,8 m y tenía 4 culmos maduros, 10 culmos verdes y 10 ramas bajas, mientras que la tercera macolla medía 14,3 m de altura y tenía 6 cañas maduras, 9 verdes y 4 rebrotes de 1 m de alto, además de 12 ramas bajas. Las macollas de bambú en general tenían un mayor número de culmos y evidencias de haber sido menos sometidas a entresacas y limpiezas; la primera tenía 12,3 m de altura, con 11 culmos verdes y 16 maduros, sin rebrotes ni ramas bajas; la segunda macolla medía 17,4 m y tenía 11 tallos verdes y 18 maduros, mientras que la última medía 15,8

concentración de los elementos according to the criteria adapted to the extraction methods employed.

The experimental plantations used on the research presented densities of 250 clumps.ha⁻¹ of *Bambusa vulgaris* and 400 clumps.ha⁻¹ of *Guadua angustifolia*. To estimate the crops' biomass a sampling was done in October, 2006, during pruning and elimination of dead stems. On each plantation were selected three clumps at random, to each were counted the number of green and ripened culms as well as the number of rebuds and short branches, qualifying those that were on the soil's level and 3 m of height.

In the guadua's plot, the first clump selected had 10.4 m of height, 11 ripened culms, 2 green culms and 3 rebuds of approximately 2 m of height, besides of 10 short branches; the second measured 11.8 m and had 4 ripened culms, 10 green culms and 10 short branches, while the third clump had 14.3 m of height and had 6 ripened canes, 9 green and 4 rebuds of 1 m of height, besides of 12 short branches. The bamboo clumps in general had a higher number of culms and evidences of have been submitted to cleaning process, the first had 12.3 m of height with 11 green culms and 16 ripened, without rebuds or short branches; the second measured 17.4 m and had 11 green stems and 18 ripened, while the last one measured 15.8 m of height and was formed by 11 green stems and 29 ripened.

After measuring the diameters of stems at 1.3 m from the soil in all the clumps, two culms per clumps and specie were selected, which were representative from the type of the

m de altura, y estaba conformada por 11 tallos verdes y 29 maduros.

Luego de medir los diámetros de los tallos a 1,3 m desde el suelo en todas las macollas, se seleccionaron dos culmos por macolla y especie, que fuesen representativos de la clase de diámetro más frecuente. Dichos culmos fueron cortados a ras del suelo y luego separados en ramas, tallitos (ejes más finos de donde emergen las hojas), y láminas foliares, que fueron trasladados en bolsas debidamente identificadas, al Laboratorio de Ecología Agrícola de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela (UCV, Maracay), para ser secados en estufa a 70°C por un mínimo de 72 horas, o hasta la obtención de un peso constante, según el volumen del material.

Para la estimación de la biomasa de raíces se consideraron los resultados del muestreo efectuado en junio de 2006 hasta 80 cm de profundidad del suelo (Marín *et al.*, 2008) multiplicando los valores originales expresados en $g \cdot m^{-2}$ por el área ocupada por cada macolla (40 m² en el caso del bambú y 25 en el de la guadua), en función del inverso de la densidad poblacional de cada plantación. Los pesos secos promedio del suelo una vez extraídas las raíces y considerando el volumen del barreno, permitieron estimar la masa del suelo bajo las plantaciones en 2400 y 2754 Tm.ha⁻¹ para el bambú y la guadua, respectivamente, en los primeros 20 cm del perfil.

Por otra parte, considerando la concentración de N, P, K, Ca y Mg en raíces, hojas, ramas y culmos de ambas especies (N mediante el reactivo de Nessler; P con el método colorimétrico del complejo vanadato-molibdato; K, Ca

most frequent diameter. Such culms were cut at ground level and were separated later in branches, stems (finer axis from where emerge the leaves), foliar lamina, which were taken in bags previously identified, to the Agriculture Ecology Laboratory of the Agronomy Faculty of "Universidad Central de Venezuela" (UCV, Maracay), to be dried on stove at 70°C or until obtaining a constant dry according to the material volume.

For the estimation of the roots' biomass, were considered the sampling results done in June, 2006 until 80 cm of soil's depth (Marín *et al.*, 2008) multiplying the original values expressed in $g \cdot m^{-2}$ by the occupied area per each clump (40 m² in bamboo, and 25 in guadua), in function of the inverse on the population's density of each plantation. The average dry weights of the soil once extracted the roots and considering the volume of barren, allowed estimating the soil's mass on plantations in 2400 and 2754 Tm.ha⁻¹ for bamboo and guadua, respectively, in the firsts 20 cm of the profile.

On the other hand, considering the concentration of N, P, K, Ca and Mg in roots, branches and culms in both species (N through the Nessler reactive; P with the colorimetric method of vanadate-molibdate complex; K, Ca and Mg by spectrophotometer of atomic absorption), as well as the weights of different fractions of the biomass, could be estimated the distribution of such elements in clumps. Additionally, based on the quantities of the accumulated elements in the biomass and the ones that were taken annually

y Mg por espectrofotometría de absorción atómica), así como los pesos de las diferentes fracciones de la biomasa, se pudo estimar la distribución de dichos elementos en las macollas. Adicionalmente, con base en las cantidades de elementos acumulados en la biomasa y los que se trasladaron anualmente al suelo a través de la hojarasca, evaluados por Marín *et al.* (2011), se estimó el balance nutricional de los cultivos para la época en la cual se realizó el muestreo de biomasa. En todos los casos, las variables fueron comparadas mediante la prueba t de student.

Finalmente, con los contenidos de N, P, K, Ca y Mg en la biomasa, en el suelo superficial y en el mantillo (expresados en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), además de los valores de la tasa de caída de hojarasca en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (Marín *et al.*, 2008), y el estimado de la acumulación promedio anual durante el lapso de tiempo correspondiente a cada plantación, fue posible calcular las tasas de recambio para cada compartimiento en las transferencias desde el suelo, como compartimiento de salida, hasta la biomasa como compartimiento de llegada, así como en la transferencia desde la biomasa hasta la capa de mantillo acumulada sobre el suelo. Las tasas de recambio se calcularon como el cociente entre las tasas de transferencia y la cantidad de cada elemento contenida en cada compartimiento (Deshmukh, 1986).

Resultados y discusión

Caracterización del suelo

Las evaluaciones se realizaron en el campo experimental de la Fundación para la Investigación Agrícola

to the soil through the litter evaluated by Marín *et al.*, (2011) was estimated the nutritional balance of the crops for the season where was done the sample of the biomass. In all the cases, the variables were compared through the T student's test.

Finally, with the contents of N, P, K, Ca and Mg in the biomass in the superficial soil and on the litter (expressed in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), besides of the values of the fallen rate of hojarasca in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{year}^{-1}$ (Marín *et al.*, 2008), and the estimated of the annual average accumulation during the time corresponding to each plantation, it was possible to calculate the turnover rates for each behavior in the transferences from the soil as an exit section until the biomass as an entry section, as well as in the transference from the biomass to the litter surface accumulated on the soil. The turnover rates were calculated as the coefficient between the transference rates and the quantity of each element's content on each section (Deshmukh, 1986).

Results and discussion

Characterization of the soil

The evaluations were done in the experimental field of the Foundation for the Agriculture Research DANAC (San Javier, Yaracuy state, Venezuela), located at $10^{\circ}21'45''$ N and $68^{\circ}39'00''$ W and a height of 107 masl.

The analysis's results (table 1) showed that in the case of the guadua's plot the soil had a loamy texture (10% clay, 44% slimy and 46% sand), the acid pH (5.16), the percentage of intermediate organic matter (2.60), the concentration of high Ca (1222) and

DANAC (San Javier, estado Yaracuy, Venezuela), ubicado en las coordenadas 10°21'45" N y 68°39'00" W y a una altura de 107 msnm.

Los resultados de los análisis (cuadro 1), mostraron que en el caso de la parcela de guadua el suelo fue de textura franca (10% de arcilla, 44% de limo y 46% de arena), el pH ácido (5,16), el porcentaje de materia orgánica intermedio (2,60), la concentración de Ca alta (1222) y las de P (233), K (129) y Mg (350) muy altas (valores en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). En la plantación de bambú el suelo fue franco arenoso (4% arcilla, 26% limo y 70% arena), el pH ácido (5,04), la materia orgánica intermedia (2,11%), las concentraciones de P (229) y Mg (158) muy altas, la de K (102) alta y la de Ca (962) intermedia. En ambas parcelas la conductividad eléctrica y las concentraciones de Na fueron bajas, con 0,180 y 0,160 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ y 31 y 33 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ en guadua y bambú, respectivamente.

Los valores correspondientes al sitio ocupado por la guadua mostraron disminuciones de 79% para el Ca^{++} desde el horizonte superficial hasta 50 cm de profundidad, en tanto que las cifras para K y Mg disminuían en 69 y 82%,

concentrations of P (233), K (129) and Mg (350) very high (values in $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). In plantations of bamboo the soil was sandy loamy (4% clay, 26% sily and 70% sand), the acid pH (5.04), the intermediate organic matter (2.11%) the concentrations of P (229) and Mg (159 very high, K (102) high and Ca (962) intermediate. In both plots the electrical conductivity and the concentrations of Na were low with 0.180 and 0.160 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ and 31 and 33 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ in guadua and bamboo, respectively.

The values corresponding to the place occupied by guadua showed reductions of 79% of Ca^{++} from the superficial horizon until 50 cm of depth, and the numbers of K and Mg reduced in 69 and 82% respectively, therefore, it is inferred that the values presented the highest concentration of nutriment in the superficial status of the soil, where happens the recycling process through the litter.

Considering the first 20 cm of the soil and its mass expressed in $\text{Tm}\cdot\text{ha}^{-1}$, it is possible to estimate the quantity of nutriment accumulated in: 642, 355, 3365 and 964 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ of P, K, Ca and Mg for the soil on guadua, and 550,

Cuadro 1. Caracterización físico-química del suelo bajo las plantaciones de guadua y bambú en San Javier, estado Yaracuy (concentración de nutrimentos en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$).

Table 1. Physical-chemical characterization of the soil on plantations of guadua and bamboo in San Javier, Yaracuy state (concentration of nutriment in $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$).

Sitio	Textura	pH	MO%	P	K	Ca	Mg
Guadua	F	5,16	2,60	233	129	1222	350
Bambú	Fa	5,04	2,11	229	102	962	158

respectivamente, se infiere por lo tanto que los valores presentaron la mayor concentración de nutrimentos en el estrato superficial del suelo, donde ocurre el reciclaje a través de la hojarasca.

Al considerar los primeros 20 cm del suelo y su masa expresada en $\text{Tm}\cdot\text{ha}^{-1}$, es posible estimar la cantidad de nutrimentos acumulados en: 642, 355, 3365 y 964 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de P, K, Ca y Mg para el suelo bajo la plantación de guadua, y 550, 245, 2309 y 379 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de P, K, Ca y Mg en el caso del bambú. En un estudio sobre la biomasa y distribución de nutrimentos en un bosque natural de *Yushania alpina* (Bambusaceae) en el suroeste de Etiopía, donde la lluvia anual fue de 2300 mm distribuidos entre abril y noviembre, Embaye *et al.* (2005) reportaron para los primeros 20 cm del suelo, valores de 120, 550 y 3600 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de P, K y Ca, respectivamente; estas cifras fueron inferiores en cuanto al P pero superaron en K y Ca al suelo de ambas plantaciones de San Javier.

Distribución de la biomasa aérea en diferentes fracciones

El cuadro 2 presenta la comparación de la distribución de la biomasa del vástago en macollas de guadua y bambú, considerando las fracciones de culmos o cañas, tallos gruesos, tallos finos, tallitos y hojas. En general la biomasa promedio de las partes aéreas de las macollas de bambú (631,5±68,6 kg) resultó significativamente mayor que la de las de guadua (454,9±74,0 kg; $P<0,05$), no por causa del peso de los culmos individuales, que fue superior en la guadua (25,47±5,06 vs 17,35±3,03 kg), sino por el número de

245, 2309 and 379 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ of P, K, Ca and Mg in bamboo. In a research on the biomass and distribution of nutriments in a natural forest of *Yushania alpina* (Bambusaceae) in the southeast of Ethiopia, where the annual rain was of 2300 mm distributed from April and November, Embaye *et al.* (2005) reported for the first 20 cm of the soil values of 120, 550 and 3600 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ of P, K and Ca, respectively; these numbers were inferior regarding P, but higher in K and Ca in the soil of both plantations of San Javier.

Distribution of the air biomass in different fractions

Table 2 presents the comparison of the biomass's distribution of the rod in clumps of guadua and bamboo, considering the fractions of culms or canes, thick stems, thin stems, little stems and leaves. In general, the average biomass of the air parts of bamboo's clumps (631.5±68.6 kg) resulted significantly higher than guadua (454.9±74.0 kg; $P<0.05$), not because of the weight of individual culms, which was superior in guadua (25.47±5.06 vs 17.35±3.03 kg), but for the number of stems per clump, which was significantly higher in bamboo regarding guadua (32±4 vs 16.3±2.5, $P<0.05$).

Based on the last numbers, the density of each plantation in terms of number of culms. ha^{-1} was 8000 for bamboo and 6520 for guadua, values that are very high compare to the interval of 2530 to 3059 culms. ha^{-1} that reported Fu (2001) for *Phyllostachys pubescens* (bambú moso) in different production systems in China, Fujian, and showed a scarce extraction of culms in the studied plantations.

Cuadro 2. Distribución de la biomasa seca del vástago (kg) en macollas de guadua y bambú, entre diferentes fracciones. En cada columna, valores seguidos de letras diferentes indican diferencia significativa para $P < 0,05$, según la prueba t de student.

Table 2. Distribution of the dry biomass of the rod (kg) in clumps of guadua and bamboo between different fractions. On each column, values followed by different letters indicate significant differences for $P < 0.05$, according to the T student's test.

Especie	Culmos	Tallos gruesos	Tallos finos	Tallitos	Hojas	Total
Guadua	371,7±73,9 ^a	38,8±7,80 ^a	12,8±1,2 ^a	13,6±1,5 ^a	17,9±4,9 ^a	454,9±68,6 ^a
%	81,7	8,5	2,8	2,9	4,1	100,0
Bambú	540,2±70,1 ^b	43,7±6,4 ^a	23,8±6,4 ^a	13,6±6,6 ^a	10,3±4,4 ^a	631,5±74,0 ^b
%	85,5	6,9	3,8	2,1	1,7	100,0

tallos por macolla, que fue significativamente mayor en bambú respecto a la guadua (32 ± 4 vs $16,3 \pm 2,5$, $P < 0,05$).

Sobre la base de estas últimas cifras la densidad de cada plantación en términos del número de culmos.ha⁻¹ fue 8000 para el bambú y 6520 para la guadua, valores que son muy altos en comparación con el intervalo de 2530 a 3059 culmos.ha⁻¹ que reportó Fu (2001) para *Phyllostachys pubescens* (bambú moso) en diversos sistemas de producción en la provincia china de Fujian, y reflejaron una escasa extracción de culmos en las plantaciones estudiadas.

La distribución porcentual del peso entre las fracciones (cuadro 2) de ambas especies no mostró variaciones mayores, con 82 a 86% del total correspondiendo a los culmos, mientras que el follaje apenas representó aproximadamente entre 2 y 4% de la biomasa aérea. Al agregar a las cifras de la par-

The percentage distribution of the weight between the fractions (table 2) of both species did not show variations higher from 82 to 86% of the total, corresponding to the culms, while the foliage just reached approximately from 2 to 4% of the air biomass. When aggregating to the numbers of the air part the estimated values of 100.7±20.9 kg of roots in guadua, and 298.2±12.8 kg in bamboo, were obtained the totals of 555,6 kg.clumps⁻¹ for the first specie, and 929.7 kg.clump⁻¹ for bamboo. Considering the sow's density of each plantation, the same values were equal to 222.2±15.6 Tm.ha⁻¹ for the biomass in guadua and 232.43±12.1 Tm.ha⁻¹ for bamboo.

The air's biomass of 454.9 kg.clump⁻¹ for guadua and 631.5 kg.clump⁻¹ for bamboo, respectively equal to 181.9 and 157.9 Tm.ha⁻¹, surpassed the 103.97 Tm.ha⁻¹ of the seven-year-old plantation of *Bambusa*

te aérea, los valores estimados de 100,7±20,9 kg de raíces en guadua y 298,2±12,8 kg en bambú, se obtuvieron los grandes totales de 555,6 kg macolla⁻¹ para la primera especie, y 929,7 kg macolla⁻¹ para el bambú. Considerando la densidad de siembra de cada plantación, los mismos valores equivalieron a 222,2±15,6 Tm.ha⁻¹ para la biomasa de la guadua y 232,43±12,1 Tm.ha⁻¹ para la del bambú.

La biomasa aérea de 454,9 kg macolla⁻¹ para la guadua y 631,5 kg macolla⁻¹ para el bambú, equivalentes respectivamente a 181,9 y 157,9 Tm.ha⁻¹, superaron las 103,97 Tm.ha⁻¹ de la plantación de siete años de *Bambusa oldhamii* estudiada por Castañeda *et al.*, (2005), en Veracruz, México. Según estos autores, la densidad de la plantación fue de 370 macollas.ha⁻¹ y acumulaba 83,7% de la biomasa aérea en los culmos, 12,3% en el follaje y 4% en las ramas. Estas dos últimas proporciones difirieron notablemente de las encontradas en San Javier, y aparte de las diferencias específicas, seguramente involucraron aspectos del manejo, ya que la plantación mexicana había sido cosechada comercialmente en tres ocasiones, a diferencia de la guadua y bambú para la época de ejecución del presente trabajo (2006).

Los resultados para la biomasa aérea registrados en este estudio superaron los de Embaye *et al.* (2005), para un bosque natural de *Yushania alpina* (sin. *Arundinaria alpina*) en Etiopía; los autores encontraron una biomasa aérea de 110 Tm.ha⁻¹ con 82% de culmos, 13% de ramas y 5% de follaje, distribución que se asemejó más a la de guadua y bambú del presente estudio.

oldhamii studied by Castañeda *et al.*, (2005), in Veracruz, Mexico. According to these authors, the plantation's density was of 370 clumps.ha⁻¹ and accumulated 83.7% of the air's biomass in culms, 12.3% in foliage and 4% in branches. The last two proportions differed notably than the ones found in San Javier, and besides of the specific differences, they might have involved handle's aspects, since the Mexican plantation had been cropped commercially in three times, different to guadua and bamboo for the execution time of the current research (2006).

The results of the air biomass registered on this research surpassed those of Embaye *et al.* (2005) for a natural forest of *Yushania alpina* (sin. *Arundinaria alpina*) in Ethiopia; the authors found air biomass of 110 Tm ha⁻¹ with 82% of culms, 13% of branches and 5% of foliage, distribution that was similar to guadua and bamboo of the current research.

In comparison to the numbers of the biomass of different species of the same group of plants, presented by Hunter and Wu (2002), the air biomass of guadua and bamboo of San Javier, corresponded to the interval from 122 to 287 Tm.ha⁻¹ mentioned for *Bambusa bambos* plantations of 4 to 8 years old, and surpassed *Chusquea coluou* (152 to 162 Tm.ha⁻¹), *Phyllostachys pubescens* (138 Tm.ha⁻¹) and *Dendrocalamus strictus* (30 to 49 Tm.ha⁻¹). On the other hand, the leaves' fraction, which in guadua resulted equal to 7.16 Tm.ha⁻¹ and in bamboo 2.58 Tm.ha⁻¹, was compare to some numbers referred by Hunter and

En comparación con las cifras sobre biomasa de diferentes especies del mismo grupo de plantas, presentadas por Hunter y Wu (2002), la biomasa aérea de la guadua y bambú de San Javier, se correspondió con el intervalo de 122 a 287 Tm.ha⁻¹ reseñado para plantaciones de *Bambusa bambos* con edades de 4 a 8 años, y superó las de *Chusquea coluou* (152 a 162 Tm.ha⁻¹), *Phyllostachys pubescens* (138 Tm.ha⁻¹) y *Dendrocalamus strictus* (30 a 49 Tm.ha⁻¹). Por otra parte, la fracción de hojas, que en guadua resultó equivalente a 7,16 Tm.ha⁻¹ y en bambú 2,58 Tm.ha⁻¹, fue comparable con algunas cifras referidas por Hunter y Wu (2002): 1,9 a 4,0 Tm.ha⁻¹ en *B. bambos*, 6,1 a 10,7 Tm.ha⁻¹ en *D. strictus* y 3,37 Tm.ha⁻¹ en *D. latiflorus*.

Distribución de nutrimentos entre partes vegetales

En el cuadro 3 se presenta la distribución de N, P, K, Ca y Mg en raíces, culmos y ramas (fracción que incluyó ramas bajas y tallitos) y en hojas, en las macollas de guadua y bambú de San Javier. En general la acumulación de elementos en las raíces, culmos y ramas en bambú resultó significativamente mayor que en la guadua, aunque no hubo diferencias en cuanto al follaje con la excepción del Ca⁺⁺, que fue mayor en hojas de guadua. Las diferencias se mantuvieron en el total cuando se expresaron los datos en kg.macolla⁻¹, pero no necesariamente en kg.ha⁻¹, a causa del efecto compensatorio de las distintas densidades de las plantaciones. Al igual que con las plantaciones de especies arbóreas tropicales revisadas por Alvarado (2005), el almacenamiento de Ca, N y K en la

Wu (2002): 1.9 to 4.0 Tm.ha⁻¹ in *B. bambos*, 6.1 to 10.7 Tm.ha⁻¹ in *D. strictus* and 3.37 Tm.ha⁻¹ in *D. latiflorus*.

Distribution of nutriments between vegetal parts

In table 3 is presented the distribution of N, P, K, Ca and Mg in roots, culms and branches (fraction that included short branches and little stems) and in leaves, and in clumps of guadua and bamboo of San Javier. In general the accumulation of elements on the roots, culms, and branches in bamboo resulted significantly higher than in guadua, though there were not significant differences regarding the foliage, excepting Ca⁺⁺ that was higher in leaves of guadua. The differences kept in the total, when were expressed the data in kg.clump⁻¹, but not necessarily in kg.ha⁻¹, caused of the compensatory effect of the different densities of plantations. As well as with plantations of tropical tree species revised by Alvarado (2005), the storage of Ca, N and K in the biomass resulted a lot higher than in P and Mg.

Since for the sampling date, October 2006, the bamboo crop was 9 years old of established and guadua's was 7 years old, an accumulated index average was estimated in an approximate way for bamboo of 168.4; 47.9; 111.7; 114.7 and 17.9 kg.ha⁻¹.year⁻¹ of N, P, K, Ca and Mg, respectively, while the values corresponding to guadua were in the same order: 173.1; 54.0; 125.8; 138.6 and 26.4. These numbers suggest including the time factor, guadua resulted to be more extractive in nutriments than bamboo. The annual average accumulation of N and P

Cuadro 3. Distribución de N, P, K, Ca y Mg (kg) en diferentes compartimientos de la biomasa en las plantaciones de guadua y bambú de San Javier, estado Yaracuy. La comparación de medias fue entre especies para una misma fracción y elemento: letras distintas indican diferencia significativa para $P < 0,05$; letras distintas con apóstrofe, sólo para $P < 0,10$.

Table 3. Distribution of N, P, K, Ca and Mg (kg) in different sections of the biomass in guadua and bamboo plantations of San Javier, Yaracuy state. The mean comparison was between species for a fraction and element: different letters indicate significant difference for $P < 0.05$; different letters with apostrophe just for $P < 0.10$.

Elemento	<i>Guadua angustifolia</i>			Total nutrimento	
	Raíces	Culmos y ramas	Hojas	kg.macolla ⁻¹	kg.ha ⁻¹
N	0,39 ^a	2,36 ^a	0,28 ^a	3,03 ^a	1211,6 ^{a'}
P	0,16 ^a	0,74 ^a	0,04 ^a	0,95 ^a	378,1 ^a
K	0,79 ^a	1,18 ^a	0,24 ^a	2,20 ^a	880,9 ^a
Ca	1,01 ^{a'}	1,22 ^a	0,20 ^a	2,43 ^a	970,5 ^a
Mg	0,18 ^{a'}	0,26 ^{a'}	0,02 ^a	0,46 ^a	184,5 ^a

Elemento	<i>Bambusa vulgaris</i>			Total nutrimento	
	Raíces	Culmos y ramas	Hojas	kg.macolla ⁻¹	kg.ha ⁻¹
N	1,79 ^b	4,04 ^b	0,23 ^a	6,06 ^b	1515,6 ^{b'}
P	0,51 ^b	1,18 ^b	0,04 ^a	1,72 ^b	430,8 ^a
K	1,85 ^b	2,05 ^b	0,12 ^a	4,02 ^b	1005,3 ^a
Ca	1,82 ^{b'}	2,24 ^b	0,07 ^b	4,13 ^b	1032,2 ^a
Mg	0,33 ^{b'}	0,31 ^{b'}	0,01 ^a	0,65 ^a	161,7 ^a

biomasa resultó mucho mayor que el de P y Mg.

Ya que para la fecha del muestreo en octubre de 2006, el cultivo de bambú tenía 9 años de establecido y el de guadua 7, se pudo estimar de manera aproximada un índice de acumulación promedio para el bambú de 168,4; 47,9; 111,7; 114,7

estimated in this research for the studied species is on the interval reported by Alvarado *et al.* (2005) 47 to 478 and from 1 to 91 kg.ha⁻¹ of N and P, respectively, in tropical tree plantations deciduas and evergreen plantations.

Considering the total values of nutrients content in the biomass and

y 17,9 kg.ha⁻¹.año⁻¹ de N, P, K, Ca y Mg, respectivamente, mientras que los valores correspondientes a la guadua fueron en el mismo orden: 173,1; 54,0; 125,8; 138,6 y 26,4. Estas cifras sugieren que al incluir el factor tiempo, la guadua resultó ser más extractiva en nutrimentos que el bambú. La acumulación promedio anual de N y P estimada en este trabajo para las especies estudiadas, se encuentra dentro del intervalo reportado por Alvarado *et al.* (2005) de 47 a 478 y de 1 a 91 kg.ha⁻¹ de N y P, respectivamente, en plantaciones arbóreas tropicales deciduas y siempreverdes.

Considerando los valores totales de nutrimentos contenidos en la biomasa y la fracción que se movilizó a través de la hojarasca, cuya caída anual fue estimada en 17670 kg.ha⁻¹ para el bambú y 9020 kg.ha⁻¹ para la guadua (Marín *et al.*, 2008), es posible proponer esquemas aproximados de la circulación de N, P, K, Ca y Mg en las plantaciones estudiadas, tal como se muestra en las figuras 1 y 2. La caída anual de hojarasca representó 4% de la biomasa total estimada en la plantación de guadua y 7,6% de la correspondiente al bambú, pero en ambas plantaciones las fracciones promedio de hojarasca que permanecieron sobre el suelo resultaron muy parecidas (4500 vs 4340 kg.ha⁻¹), con proporciones casi idénticas de la biomasa total (1,95 y 1,93% en guadua y bambú respectivamente).

Como el aporte anual de hojarasca fue significativamente mayor en bambú respecto a la guadua (Marín *et al.*, 2008), la presencia de cantidades similares de mantillo acumulado so-

the fraction that moved through the litter, which annual fall was estimated in 17670 kg.ha⁻¹ for bamboo and 9020 kg.ha⁻¹ for guadua (Marín *et al.*, 2008), it is possible to propose approximate schemes of circulation of N, P, K, Ca and Mg in the studied plantations, as shows in figures 1 and 2. The annual fall of the litter represented 4% of the total biomass estimated in the guadua's plantation and 7.6% in bamboo, but in both plantations the average fractions of litter that remained on the soil resulted similar (4500 vs 4340 kg.ha⁻¹), with almost identical proportions of the total biomass (1.95 and 1.93% in guadua and bamboo respectively).

Since the annual provision of hojarasca was significantly higher in bamboo regarding guadua (Marín *et al.*, 2008), the presence of quantities similar of accumulated litter on the soil in the plantations of both species, showed the highest decomposition rate of the foliar litter of bamboo, which disappearance of 95% required 365 days in guadua and 317 days in bamboo (Marín *et al.*, 2011).

The results about the circulation of nutrimentos between sections (table 4) showed that the turnover rate for the biomass as receptor of nutrimentos from the soil presented a constant value to each specie by the way it was estimated the average annual accumulation, however, it is important to highlight that for guadua and bamboo, the turnover rates for the biomass as the arrives section were higher than the calculated as the exit section. This evidences that are plantations in growth process and the

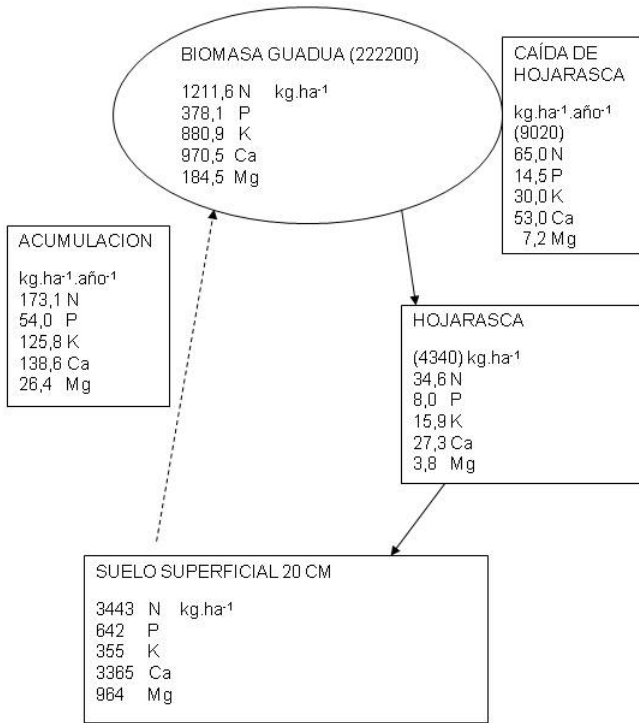


Figura 1. Estimación del reciclaje anual de N, P, K, Ca y Mg en la plantación de *Guadua angustifolia* (guadua) en San Javier, estado Yaracuy, Venezuela. Las cifras entre paréntesis se refieren al contenido total en el compartimiento o a las tasas de los procesos involucrados.

Figure 1. Estimation of the annual recycling of N, P, K, Ca and Mg in the plantation of *Guadua angustifolia* (guadua) in San Javier, Yaracuy state, Venezuela. The numbers in parenthesis refer to the total content in the behavior of the rates of the involved processes.

bre el suelo en las plantaciones de ambas especies, reflejó la mayor tasa de descomposición de la hojarasca foliar del bambú, cuya desaparición del 95% requeriría 365 días en la guadua y 317 días en el bambú (Marín *et al.*, 2011).

Los resultados sobre la circulación de nutrientes entre compartimientos (cuadro 4) mostraron que la

highest differences among the averages of both rated for guadua in relation to bamboo (0.099 vs 0.038) are consistent to the highest accumulation rate of nutrients already mentioned for guadua. On the other hand, the highest rates corresponding to the litter indicate that it is about the section with the highest dynamism in

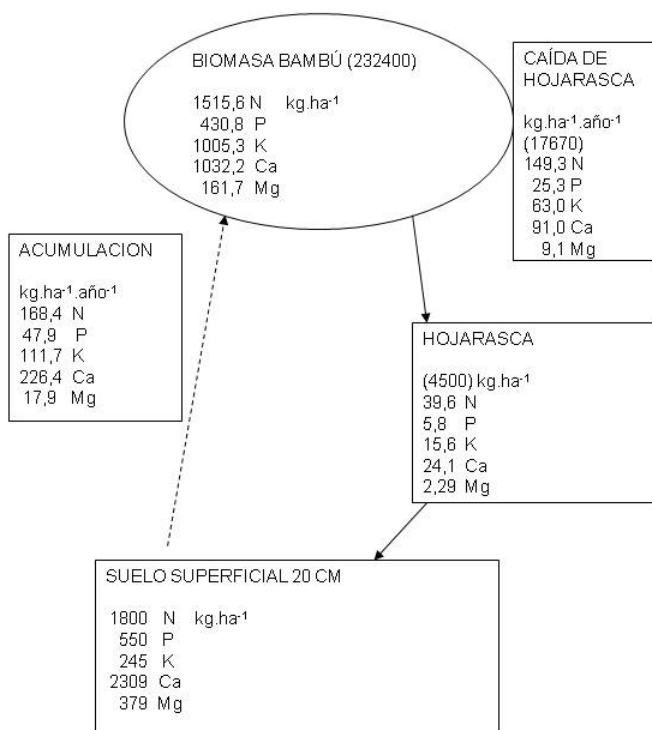


Figura 2. Estimación del reciclaje anual de N, P, K, Ca y Mg en la plantación de *Bambusa vulgaris* (bambú) en San Javier, estado Yaracuy, Venezuela. Las cifras entre paréntesis se refieren al contenido total en el compartimiento o a las tasas de los procesos involucrados.

Figure 2. Estimation of the annual recycling of N, P, K, Ca and Mg in plantations of *Bambusa vulgaris* (bambú) en San Javier, Yaracuy state, Venezuela. The numbers in parenthesis refer to the total content in the behavior or the rates of the involved processes.

tasa de recambio para la biomasa como receptora de nutrimentos desde el suelo, presentó un valor constante para cada especie por la forma como se estimó la acumulación promedio anual, sin embargo, es importante destacar que tanto para la guadua como el bambú, las tasas de recambio para la biomasa como compartimiento de lle-

the recycling of nutriments. Particularly, the high rates for litter in the plantation of bamboo, agree to its higher annual provision of the litter compare to guadua.

The nutriments' balances are useful tools to describe the food chain dynamic in forestry plantations (Spagenberger and Fölster, 2002); for

Cuadro 4. Tasas de recambio para N, P, K, Ca y Mg en las transferencias entre suelo-biomasa y biomasa-mantillo, en plantaciones de guadua y bambú (valores en años⁻¹).

Table 4. Turnover rates for N, P, Ca and Mg in the transferences between soil-biomass and biomass-mulch in plantations of guadua and bamboo (values in years⁻¹).

Especie y elementos	Transferencia suelo-biomasa		Transferencia biomasa- mantillo	
	Suelo	Biomasa	Biomasa	Mantillo
Guadua				
N	0,050	0,143	0,054	1,879
P	0,084	0,143	0,038	1,813
K	0,354	0,143	0,034	1,887
Ca	0,041	0,143	0,055	1,941
Mg	0,027	0,143	0,039	1,895
Bambú				
N	0,094	0,111	0,099	3,770
P	0,087	0,111	0,059	4,362
K	0,456	0,111	0,056	3,974
Ca	0,098	0,111	0,088	3,776
Mg	0,047	0,111	0,056	3,974

gada, fueron mayores que las calculadas como compartimiento de salida. Esto evidencia que se trata de plantaciones en pleno crecimiento y las mayores diferencias entre los promedios de ambas tasas para la guadua en relación con las del bambú (0,099 *vs* 0,038), son consistentes con la mayor tasa de acumulación de nutrimentos antes mencionada para la guadua. Por otra parte, las mayores tasas, correspondientes al mantillo, indican que se trata del compartimiento con mayor dinamismo en el reciclaje de nutrimentos. En particular las altas cifras para el mantillo de la plantación de bambú, concuerdan con su mayor

this reason, schemes as those shown in figures 1 and 2 allowed having an estimation of the nutriments' exit of the system associated to the programmed annual crop in terms of number of culms per hectare on each plantation, considering that only export the stems without leaves and branches, which would incorporate in the litter that recycles *in situ*. The intensity and frequency of the culms' crop must consider not only the necessity of keeping a structure for the dossal that guarantees the penetration of the light until the rebuds in growth, but also a favorable balance between the accumulation and extraction of the

aporte anual de hojarasca en comparación con el de la guadua.

Los balances de nutrimentos son herramientas útiles para describir la dinámica trófica en plantaciones forestales (Spagenberger y Fölster, 2002); por ello, esquemas como los mostrados en las figuras 1 y 2, permitirían tener una estimación de la salida de nutrimentos del sistema asociada con una cosecha anual programada en términos de número de culmos por hectárea en cada plantación, considerando que se exporten solamente los tallos desprovistos de hojas y ramas, las cuales se incorporarían a la hojarasca que se recicla *in situ*. La intensidad y frecuencia de cosecha de los culmos debe tomar en cuenta no sólo la necesidad de mantener una estructura del dosel que garantice la penetración de luz hasta los rebrotes en crecimiento, sino también un balance favorable entre acumulación y extracción de biomasa, así como la edad de la plantación, entre otros factores.

De acuerdo con Fu (2001), con base en sus investigaciones sobre bambú moso en China, para mejorar el producto de las plantaciones es necesario cosechar regularmente los culmos viejos, ya que la calidad de la madera aumenta del primero al quinto año, se estabiliza del sexto al noveno y empieza a deteriorarse a partir de esta última edad, que precisamente ya fue alcanzada en las parcelas estudiadas. Según el mismo autor, la distribución ideal para una plantación de bambú moso, cuyo hábito de crecimiento es similar al de las especies consideradas en este trabajo, debería ser 25% de cada uno de los intervalos de edades: 1-2, 3-4, 5-6 y 7 a más de 9 años.

biomass, as well as the plantation's age among others factors.

According to Fu (2001), based on his research in bamboo moso in China, to improve the product of plantations it is necessary to crop regularly the old culms, since, the quality of wood increases from the first to the fifth year, stabilizes from the sixth to the ninth year and starts deteriorating after this time, that was precisely reached in the ploy studied in the current research. According to the same author, the ideal distribution for a bamboo moso plantation, which growth habit is similar to the species considered on this research, should be 25% of each ages' intervals: 1-2, 3-4, 5-6 and 7 to 9 years old.

Conclusions

a) The average biomass of the rod in bamboo's clumps resulted significantly higher than in guadua ($P < 0.05$), due to a number of stems per clump higher in the first specie. Consequently, the number of culms per hectare was also higher in bamboo.

b) The accumulation of N, P, K, Ca and Mg (in kg.clump^{-1}) in roots, culms and branches of bamboo, resulted significantly higher than in guadua, though there were not differences in the foliage excepting in Ca^{++} , that was higher in guadua's leaves.

c) The dynamic analysis between the behaviors evidenced that in both species the turnover species of nutrimentos for the biomass as a arriving behavior, were higher than the measured as exit behavior, as correspond to plantations on groth.

Conclusiones

a) La biomasa promedio del vástago en las macollas de bambú resultó significativamente mayor que la de la guadua ($P < 0,05$), debido a un número de tallos por macolla más alto en la primera especie. En consecuencia, el número de culmos por hectárea también fue mayor en el bambú.

b) La acumulación de N, P, K, Ca y Mg (en kg.macolla⁻¹) en raíces, culmos y ramas de bambú resultó significativamente mayor que en la guadua, aunque no hubo diferencias en el follaje, con excepción del Ca⁺⁺, que fue mayor en hojas de guadua.

c) El análisis de la dinámica entre compartimientos evidenció que en ambas especies las tasas de recambio de los nutrimentos para la biomasa como compartimiento de llegada, fueron mayores que las calculadas como compartimiento de salida, como corresponde a plantaciones que se encuentran en pleno crecimiento.

d) En ambas plantaciones, las mayores tasas de recambio ocurrieron con el mantillo, sugiriendo que se trata del compartimiento con mayor dinamismo en el reciclaje de nutrimentos en el ecosistema. En particular las altas cifras para el mantillo de la plantación de bambú, concuerdan con su mayor transferencia de hojarasca al suelo, en comparación con la guadua.

Literatura citada

Alvarado, A. 2005. Producción de madera con bajos insumos: reciclaje de nutrimentos en plantaciones y bosques tropicales. Centro de Investigaciones Agronómicas. Universidad de Costa Rica. 41 p.

d) In both plantations, the highest turnover rates occurred in the litter, suggesting that it is about the behavior with highest dynamic in the recycling of nutriments in the ecosystem. In particular, the high number for the litter in the plantation of bamboo agree to it high transfer of litter to the soil, compare to guadua.

End of english version

Consultado en: <http://www.una.ac.cr/inis/docs/suelos>.

- Álvarez, S.J., G. Sánchez R., I. Sánchez-Gallen, J. González-Iturbe. 1992. Métodos para el estudio de la productividad primaria y la descomposición en comunidades terrestres. Cuadernos de Ecología. Facultad de Ciencias UNAM. México. 52 p.
- Castañeda, M.A., J. Vargas H., A. Gómez G., J. Valdez H., H. Vaquera H. 2005. Acumulación de carbono en la biomasa aérea de una plantación de *Bambusa oldhamii*. Agrociencia. Colegio de Postgraduados, Texcoco, México. 39 (1):107-116.
- Deshmukh, I. 1986. Ecology and tropical biology. Blackwell Scientific Publications, 387 p.
- Embaye, K., M. Weih, S. Ledin, L. Christersson. 2005. Biomass and nutrient distribution in a highland bamboo forest in southwest Ethiopia: implications for management. Forest ecology and management 204 (2-3):159-169.
- Fu, J. 2001. The Competitive Strength of Moso Bamboo (*Phyllostachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie) in the Natural Mixed Evergreen Broad-Leaved Forest of the Fujian Province, China. Cuvillier Verlag Göttingen. 150 p.
- Fundación DANAC. 2003. Día de campo. Visita Estación. III Seminario

- Internacional de Bambú. Yaracuy 2003. Mimeografiado 4 p.
- Hunter, I. R. y J. Wu. 2002. Bamboo biomass. An INBAR Working Paper 11 p. Disponible en: <http://www.inbar.org>. Consultado el 15/09/08.
- Marín, Ch.D., Y. Guédez y L. Márquez de Hernández. 2008. Las plantaciones de guadua (*Guadua angustifolia* Kunth) y bambú (*Bambusa vulgaris* Wendland) de San Javier, estado Yaracuy, Venezuela. I. Aspectos climáticos y caída de hojarasca. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 25(2):261-285.
- Marín, Ch.D., Y. Guédez y L. Márquez de Hernández. 2011. Las plantaciones de guadua (*Guadua angustifolia* Kunth) y bambú (*Bambusa vulgaris* Wendland) de San Javier, estado Yaracuy, Venezuela. II. Aporte de nutrimentos y descomposición de la hojarasca Rev. Fac. Agron. (LUZ). 28(2):185-204.
- Molles, M. 2006. Ecología. Conceptos y aplicaciones. McGraw - Hill - Interamericana. Madrid. 671 p.
- Schlatter, J.E., V. Gerding, S. Calderón. 2006. Aporte de la hojarasca al ciclo biogeoquímico en plantaciones de *Eucalyptus nitens*, X Región, Chile. Bosque (Valdivia) 27(2): 115-125.
- Spagenberger, A., H. Fölster. 2002. *Eucalyptus* plantations in Brasil: their soil-nutrient dynamics and management. In: Reddy, M. V. (ed.). Management of tropical plantation-forest and their soil-litter systems. Science Publishers Inc. New Hampshire, USA. Chapter 12:306-325.
- Vitousek, P.M., D.R. Turner, W.J. Parton, R.L. Sanford. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. Ecology 72:418-429.