



Artículo de investigación

Hojarasca y CO₂ del suelo en paisajes en proceso de restauración en Bogotá: efecto de propiedades edáficas y ambientales

Forest floor and soil CO₂ in landscapes undergoing restoration in Bogotá: the effect of soil and environmental properties

Angie Viviana Montañez Salinas¹ ¹ Jardín Botánico de Bogotá, Calle 63 No. 68-95, Bogotá, Colombia, angie.montanez@jbb.gov.co* Autor por correspondencia: angie.montanez@jbb.gov.co

Recibido: 18 de diciembre de 2024. Revisado: 18 de abril de 2025. Aceptado: 03 de junio de 2025

Editor Asociado: Susana Raquel Feldman

Citation/ citar este artículo como Montañez-S, A. V. (2025). Hojarasca y CO₂ del suelo en paisajes en proceso de restauración en Bogotá: efecto de propiedades edáficas y ambientales. *Acta Biol. Colomb.*, 30(2), 93-103 <https://doi.org/10.15446/abc.v30n2.116033>

RESUMEN

El aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ regulan el balance entre almacenamiento de carbono y liberación de CO₂ del suelo. Estos procesos varían por la influencia de múltiples factores biofísicos, siendo incierto su comportamiento en sitios periurbanos conservados y en proceso de restauración. El objetivo de este estudio fue evaluar el aporte de hojarasca y flujo de CO₂ del suelo en tres sitios de la cuenca media del río Tunjuelo en Bogotá. La hojarasca, el flujo de CO₂, la temperatura del suelo y condiciones ambientales se midieron mensualmente durante seis meses. La humedad del suelo, el pH y la densidad aparente se obtuvieron una única vez. El aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ mostraron un comportamiento inverso entre los sitios evaluados. Peña Blanca (sitio conservado) presentó mayor aporte de hojarasca (2,48 t ha⁻¹ semestre⁻¹) y menor flujo de CO₂ (3,48 ± 2,16 μmol m⁻² s⁻¹). En contraste, Cantarrana (> 2 años de recuperación) registró un menor aporte de hojarasca (0,46 t ha⁻¹ semestre⁻¹) y un flujo de CO₂ más elevado (4,56 ± 2,62 μmol m⁻² s⁻¹). Las propiedades del suelo y las condiciones ambientales influyeron en ambos procesos. Los resultados sugieren que sitios mejor conservados tienden a acumular más hojarasca y a liberar menores cantidades de CO₂. En sitios en proceso de restauración, se recomienda implementar prácticas de conservación del suelo, como mantenerlo cubierto con hojarasca y material orgánico, para promover el aporte gradual de nutrientes y las reservas de carbono.

Palabras clave: Bosque andino, cambio climático, ciclo de carbono, propiedades del suelo, restauración ecológica.

ABSTRACT

Forest floor input and CO₂ efflux regulate the balance between carbon storage and CO₂ release from the soil. These processes vary due to the influence of multiple biophysical factors, and their behavior in peri-urban sites that are conserved and under restoration is uncertain. The objective of this study was to evaluate the forest floor input and CO₂ efflux from the soil at three sites in the middle basin of the Tunjuelo River in Bogotá. Forest floor input, CO₂ efflux, soil temperature, and environmental conditions were measured monthly for six months. Soil moisture, pH, and bulk density were obtained only once. Forest floor input and CO₂ efflux showed an inverse pattern between the evaluated sites. Peña Blanca (conserved site) exhibited a higher forest floor input (2.48 t ha⁻¹ semester⁻¹) and a lower CO₂ flux (3.48 ± 2.16 μmol m⁻² s⁻¹). In contrast, Cantarrana (>2 years under recovery) recorded a lower forest floor input (0.46 t ha⁻¹ semester⁻¹) and a higher CO₂ efflux (4.56 ± 2.62 μmol m⁻² s⁻¹). Soil properties and environmental conditions influenced both processes. The results suggest that better-conserved sites tend to accumulate more forest floor and release less CO₂. In sites undergoing restoration, it is recommended to implement soil conservation practices, such as keeping the soil covered with leaf litter and organic material, to promote the gradual supply of nutrients and the preservation of carbon stocks.

Keywords: Andean forest, carbon cycle, climate change, restoration ecology, soil properties.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas, el equilibrio entre el almacenamiento y la liberación de carbono es esencial para mantener el flujo de energía y de nutrientes y la regulación climática, especialmente en ecosistemas sensibles al cambio climático como los bosques andinos (Luo y Zhou, 2006; FAO, 2017). En el suelo, estos procesos ecológicos están regulados por el aporte de hojarasca, que actúa como fuente de materia orgánica y carbono, y por la respiración del suelo, que es su principal vía de liberación de CO₂ (Schlesinger y Andrews, 2000; Paudel *et al.*, 2015). La hojarasca constituye un insumo determinante en los ciclos biogeoquímicos, aportando carbono y nutrientes cuya liberación durante la descomposición favorece la acumulación de materia orgánica y la sostenibilidad de la fertilidad edáfica (Veneklaas, 1991; Higuera y Martínez, 2006). Por otro lado, la respiración del suelo, impulsada por la actividad metabólica de microorganismos y raíces, representa una de las principales fuentes de emisión de CO₂, siendo altamente sensible a factores como la temperatura, la humedad y las propiedades fisicoquímicas del suelo (Luo y Zhou, 2006).

El aporte de hojarasca y la respiración del suelo están determinados por factores bióticos, como la composición de la vegetación y la actividad microbiana, y abióticos, como la temperatura, la humedad y el tipo de suelo (Oraon *et al.*, 2018; Ahirwal *et al.*, 2021). En ecosistemas andinos, la temperatura y la humedad del suelo son factores clave en los flujos del carbono, especialmente en procesos de restauración ecológica (Lopera, 2019; Dhital *et al.*, 2022). Además, la estacionalidad regula las dinámicas temporales de aporte de hojarasca y flujo de CO₂ de manera que, en temporada seca, la limitada disponibilidad de agua en el suelo puede inhibir la actividad microbiana y, por ende, la respiración del suelo; mientras que la temporada húmeda favorece la descomposición de hojarasca y el flujo de CO₂ (Li *et al.*, 2017; Luo y Zhou, 2006).

Así, el aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ pueden variar ampliamente en diferentes estados sucesionales y/o etapas de la restauración, debido a los cambios sucesivos de múltiples factores bióticos y abióticos (Franco, 2023; Lopera, 2019). En estados sucesionales tempranos, la estructura y el dosel poco desarrollado favorecen el aumento de la temperatura del suelo y la temperatura ambiental, estimulando la liberación de CO₂; mientras que el aporte de hojarasca es inferior (Cavelier & Peñuela, 1990; Murcia-Rodríguez *et al.*, 2012). De ahí que el avance de la sucesión y la recuperación de sitios degradados mediante restauración pasiva y/o activa promuevan, a lo largo del tiempo, mejores condiciones microclimáticas para el establecimiento de nuevas especies que aporten hojarasca y favorezcan la acumulación de carbono en el suelo (Duque *et al.*, 2021; Tian *et al.*, 2023). No obstante, algunos estudios han evidenciado que la recuperación y/o restauración ecológica promueve también el aumento del flujo de CO₂, debido a

mejores condiciones del suelo que estimulan la actividad biológica (Han *et al.*, 2015).

En este contexto, es relevante seguir avanzando en el estudio de los flujos de carbono, particularmente en ecosistemas de bosque andino inmersos en una matriz de transformación urbana y con alta sensibilidad al cambio climático. Este estudio tuvo como objetivo evaluar el aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ del suelo en tres sitios en proceso de restauración en la cuenca media del río Tunjuelo en Bogotá. De esta manera, en la presente investigación se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo varían el aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ del suelo en sitios con diferente grado de restauración en la cuenca media del río Tunjuelo? y ¿Cuáles son las propiedades fisicoquímicas del suelo y las condiciones ambientales que más influyen en estos procesos?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se desarrolló en Bogotá, en la cuenca media del río Tunjuelo, específicamente en el sector conocido como “Media Luna del Sur”. Este sitio ha sido priorizado en el Plan de Ordenamiento Territorial (POT) *Bogotá Reverdece 2022-2035* por su relevancia en la conectividad ecosistémica entre la cuenca alta del río Bogotá y la cuenca del río Tunjuelo. En esta zona persisten remanentes de bosque andino y altoandino, inmersos en una matriz de transformación periurbana (Correa Ayram, 2008). Además, debido a la histórica transformación de sus coberturas naturales, la cuenca del río Tunjuelo presenta una alta sensibilidad al cambio climático (Alcaldía Mayor de Bogotá, 2020, 2021).

El área de estudio se encuentra entre los 2.600 y 2.900 m s.n.m. y presenta un régimen climático bimodal, con dos periodos lluviosos: de marzo a junio, con una precipitación media de 155 mm, y de octubre a noviembre, con una media de 123 mm (IDEAM, 2022). La temperatura exhibe una variación anual poco marcada, con valores máximos que oscilan entre 14 y 14,5 °C (Ussa Garzón, 2010).

Para la selección puntual de los sitios de estudio se consideraron criterios técnicos (accesibilidad y seguridad) y ecológicos (áreas de importancia ecológica de Bogotá y condiciones climáticas similares). Se seleccionaron tres sitios en diferentes etapas de restauración. El sitio uno se localizó en el sendero ecológico Peña Blanca ubicado en la vereda Pasquilla de la localidad de Ciudad Bolívar sobre el corredor “Encenillales de Pasquilla” (4° 26'19,4" N, 74°08'35,72" W). Allí se encuentran bosques secundarios en buen estado de conservación, que incluyen vegetación secundaria baja y alta y pastizales arbolados en la ribera del río Tunjuelo, con elementos arbóreos de bosque andino como *Vallea stipularis* L. f., *Abatia parviflora* Ruiz y Pav, *Viburnum triphyllum* Benth, *Baccharis latifolia* (Ruiz y Pav.) Pers, *Myrcianthes leucoxylla* (Ortega)

y McVaugh, *Miconia* sp. (Pérez Suárez, 2022). El sitio dos se localizó en el predio Los Manzanos de la vereda Mochuelo Bajo en la localidad de Ciudad Bolívar (4°30'34,63" N, 74°09'12,11" W). En este sitio, el Jardín Botánico de Bogotá ha implementado acciones de restauración ecológica por más de cinco años, en cumplimiento de las obligaciones de compensación establecidas para la Unidad Administrativa Especial de Servicios Públicos (UAESP) (Pinto Moreno, 2019). Allí se encuentran coberturas de arbustales y vegetación secundaria baja y alta en proceso de recuperación y restauración con especies como *Quercus humboldtii* Bonpl, *Xylosma spiculifera* (Tul.) Triana y Planch, *Escallonia pendula* (Ruiz y Pav.) Pers, *Abatia parviflora*, *Smallanthus pyramidalis* (Triana) H. Rob e *Inga* sp. Finalmente, el sitio tres se ubicó en el Parque Ecológico Cantarrana (4°29'48,51"N, 74°07'14" W) de la localidad de Usme, el cual fue creado como una medida de mitigación de riesgo por desbordamiento del Río Tunjuelo. Allí la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá (EAAB) ha realizado acciones de recuperación ecológica por más de dos años, que incluyen la plantación de especies propias de bosque andino (Gutiérrez, 2015). La cobertura dominante es de pastizales arbolados con especies como *Baccharis latifolia*, *Quercus humboldtii*, *Citharexylum subflavescens* S.F. Blake, *Abatia parviflora*, *Viburnum triphyllum* Myrcianthes *leucoxylo*, *Senna viarum* (Little) H.S. Irwin y Barneby y *Xylosma spiculifera*. Siguiendo el esquema de muestreo de Lopera (2019), en cada sitio se establecieron aleatoriamente tres parcelas de 5 × 5 m, sumando un total de nueve parcelas, las cuales se ubicaron con una distancia mínima de 50 m entre ellas.

Aporte de hojarasca y flujo de CO₂ del suelo

La hojarasca y flujo de CO₂ se midieron mensualmente durante seis meses (marzo - agosto del año 2022), incluyendo un periodo húmedo (marzo - abril) y un periodo seco (julio y agosto) (IDEAM, 2022), debido a que la estacionalidad intra-anual es determinante en los flujos de carbono (Luo y Zhou, 2006). La hojarasca sobre el suelo se recolectó en cuadrantes de 50 cm × 50 cm dispuestos en los cuatro vértices de cada parcela (Oraon *et al.*, 2018). Este material fue almacenado en bolsas de papel debidamente etiquetadas, para luego ser secadas en horno a una temperatura de 60-70 °C (según humedad) durante 48 horas. Las muestras fueron pesadas en una balanza de precisión OHAUS de 0,001 g para obtener el peso seco en gramos. El aporte de hojarasca (*P*) se obtuvo a partir de la sumatoria del aporte mensual de las colectas por parcela y sitio. Para la conversión a t ha⁻¹ semestre⁻¹ se adoptó la ecuación de Honorio y Baker, (2010)

$$P = \sum_{i=1}^6 \frac{\text{Peso de hojarasca (g)}}{\text{Área del cuadrante (m}^2\text{)} * \text{N}^{\circ} \text{ de cuadrantes}} * \frac{10^4 \text{ m}^2}{1 \text{ ha}} * \frac{1 \text{ t}}{10^6 \text{ g}}$$

El flujo de CO₂ se registró durante los mismos seis meses de muestreo de hojarasca. Para la medición se instalaron collares de PVC de 10 cm de diámetro en los vértices de

cada parcela y se utilizó el equipo TARGAS-1 que consta de un analizador de gases infrarrojo (IRGA) y una cámara de respiración del suelo SRC-2 (Fig. 1) (PP System, 2018). El IRGA funciona con el método dinámico de cámara cerrada, que permite medir el flujo de CO₂ como la tasa de incremento de la concentración de CO₂ (ppm) en un tiempo definido (120 s). El flujo de CO₂ es expresado en g m⁻² h⁻¹ y se multiplica por 6.312 (factor de conversión de unidades) para convertirlo a μmol m⁻² s⁻¹ (PP System, 2018).

Propiedades del suelo y condiciones ambientales

La temperatura del suelo se registró simultáneamente con el flujo de CO₂, con una sonda STP-2 de precisión ± 0,3 °C, la cual se incorpora al TARGAS-1 (PP System, 2018). Para la medición de la humedad del suelo, pH y densidad aparente se recolectaron muestras una única vez, siguiendo la metodología de Bazán Tapia (2017). Se recolectaron muestras de suelo con un barreno previamente desinfectado (cuatro por parcela; 36 en total) a 20 cm de profundidad del suelo, por debajo de la capa orgánica. La humedad del suelo se obtuvo a partir de la estimación de la pérdida de peso de una muestra de suelo con humedad original luego de ser secada (Bazán Tapia, 2017). Por lo tanto, se pesaron 10 g de suelo húmedo en una balanza de precisión de 0.001g. Luego, la muestra fue secada a 105°C durante 24 horas y nuevamente pesada para obtener el peso seco. Para estimar el pH se preparó una solución 1:1 de suelo tamizado y agua destilada y posteriormente se usó un pH-metro Hanna. En cuanto a la densidad aparente, se recolectaron muestras en cilindros metálicos de volumen conocido, que fueron secadas a 105°C por 48 horas con el fin de obtener la relación entre el peso seco y el volumen del cilindro. Por su parte, las condiciones ambientales de temperatura y humedad se obtuvieron mensualmente con un medidor meteorológico Kestrel 5500.



Figura 1. Analizador de gases infrarrojos (IRGA) para la medición del flujo de CO₂ del suelo. (a) collar de PVC, (b) cámara de respiración SRC-2 y (c) sonda de temperatura STP-2.

Análisis de datos

Para analizar las diferencias entre los sitios de estudio, se promediaron los valores de hojarasca y flujo de CO₂ de los cuatro vértices de cada parcela. Posteriormente se verificó la normalidad con una prueba Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianza con la prueba de Levene. Los datos no presentaron una distribución normal, pero sí tuvieron varianza homogénea, por lo tanto, se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba post hoc de Wilcoxon. Para evaluar diferencias de las mediciones mensuales en cada cobertura, se hicieron pruebas de Friedman para muestras repetidas. Finalmente, para analizar cuáles propiedades del suelo y condiciones ambientales influyen en el aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ se realizaron correlaciones de Pearson y modelos lineales generalizados (GLM) con distribución Gamma y enlace log, debido a que los datos presentaron asimetría positiva. Para la selección de los modelos se consideraron las variables que presentaron correlaciones de Pearson significativas y el criterio de información de Akaike (AIC).

Los modelos GLM se ajustaron mediante la función *glm* del paquete *stats*. Todos los análisis se realizaron en el software estadístico R, versión 4.1.2.

RESULTADOS

Aporte de hojarasca y flujo de CO₂ del suelo

La hojarasca sobre el suelo y el flujo de CO₂ variaron entre los sitios y a lo largo del periodo de estudio (Fig. 2). El aporte promedio de hojarasca estuvo entre 0,46 t ha⁻¹ semestre⁻¹ (0,92 t ha⁻¹ año⁻¹) en Cantarrana (2 años de recuperación) y 2,48 t ha⁻¹ semestre⁻¹ (4,96 t ha⁻¹ año⁻¹) en Peña Blanca (sitio conservado) (*p* < 0,05) (Fig. 1a). Además, hubo una variación temporal significativa en Peña Blanca, con un aumento en marzo (1,62 ± 0,69 t ha⁻¹ semestre⁻¹) (*p* < 0,05) (Fig. 2b).

En contraste, el flujo de CO₂ exhibió un valor promedio más alto en Cantarrana (4,56 ± 2,62 μmol m⁻² s⁻¹) con respecto a Peña Blanca y Mochuelo Bajo (3,48 ± 2,16; 3,35

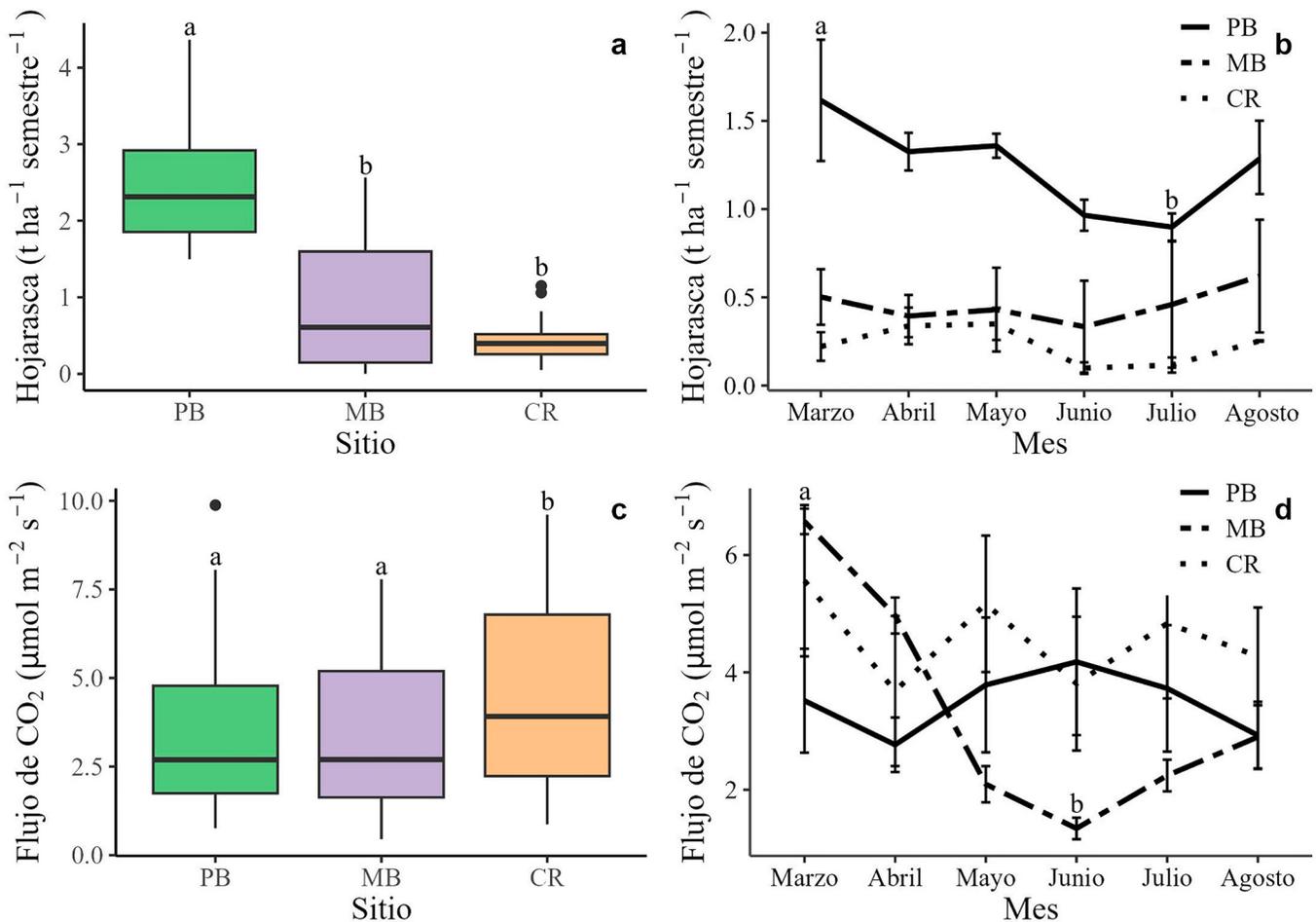


Figura 2. (a) Aporte promedio de hojarasca por sitio y (b) periodo (marzo-agosto 2022). (c) Flujo promedio de CO₂ del suelo por sitio y (d) periodo (marzo-agosto 2022). Letras diferentes indican diferencias significativas (*p* < 0,05). En b y d las barras de error indican ± 1 desviación estándar. Peña Blanca (PB), Mochuelo Bajo (MB) y Cantarrana (CR).

$\pm 2,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($p < 0,05$) (Fig. 2c). En Mochuelo Bajo, el flujo de CO₂ exhibió un valor promedio más alto en marzo ($6,57 \pm 0,78 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e inferior en junio ($1,34 \pm 0,83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ($p < 0,05$) (Fig. 2d).

Propiedades del suelo y condiciones ambientales

La temperatura del suelo (TS) varió significativamente entre los sitios de estudio ($p < 0,05$), siendo más alta en Cantarrana ($26,5 \pm 4,8 \text{ }^\circ\text{C}$), seguida de Mochuelo Bajo ($21,4 \pm 6,34 \text{ }^\circ\text{C}$) y Peña Blanca ($18,3 \pm 2,18 \text{ }^\circ\text{C}$) (Fig. 3a). En Peña Blanca, TS fluctuó entre $15,7 \text{ }^\circ\text{C}$ (julio) y $21 \text{ }^\circ\text{C}$ (abril). En Mochuelo Bajo, TS registró valores entre $13 \text{ }^\circ\text{C}$ (junio) y $27,8 \text{ }^\circ\text{C}$ (marzo). Por su parte, en Cantarrana, TS estuvo entre $21,6 \text{ }^\circ\text{C}$ (junio) y $30,7 \text{ }^\circ\text{C}$ (mayo) (Fig. 3b).

Por su parte, la humedad del suelo exhibió un valor promedio más alto en Mochuelo Bajo ($28 \pm 4,64 \%$) en comparación con Peña Blanca ($19,5 \pm 3,65 \%$) y Cantarrana ($21 \pm 4,02 \%$) ($p < 0,05$) (Fig. 3c). El pH fue inferior en Peña Blanca ($5,61$) ($p < 0,05$) y sin diferencias entre Mochuelo Bajo ($6,33$) y Cantarrana ($6,4$) ($p > 0,05$) (Fig. 3d). Finalmente, la densidad aparente no exhibió diferencias entre sitios ($p > 0,05$), presentando valores entre $0,8 \text{ g cm}^{-3}$ en Mochuelo Bajo y $0,96 \text{ g cm}^{-3}$ en Cantarrana (Fig. 3e).

Respecto a las condiciones ambientales, la temperatura ambiente (TA) registró un valor promedio más alto en

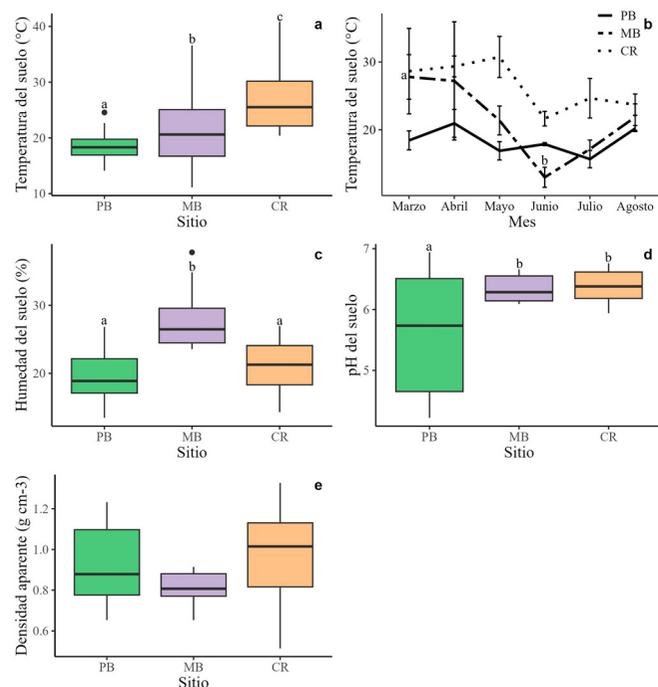


Figura 3. (a) Temperatura promedio del suelo por sitio y (b) periodo (marzo-agosto 2022). (c) Humedad promedio del suelo, (d) pH promedio del suelo y (e) Densidad aparente promedio por sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). En b las barras de error indican ± 1 desviación estándar. Peña Blanca (PB), Mochuelo Bajo (MB) y Cantarrana (CR).

Cantarrana ($22,5 \pm 3,34 \text{ }^\circ\text{C}$) en comparación con Peña Blanca ($18,3 \pm 2,05 \text{ }^\circ\text{C}$) y Mochuelo Bajo ($18,8 \pm 4,09 \text{ }^\circ\text{C}$) ($p < 0,05$) (Fig. 4a). En Peña Blanca, TA fluctuó entre $16,6$ y $21,1 \text{ }^\circ\text{C}$, siendo abril el mes con el valor más alto. En Mochuelo Bajo, TA estuvo entre $12,6 \text{ }^\circ\text{C}$ (junio) y $23,3 \text{ }^\circ\text{C}$ (marzo). Por su parte, en Cantarrana, TA fluctuó entre $19,9 \text{ }^\circ\text{C}$ en junio y $26,3 \text{ }^\circ\text{C}$ en abril (Fig. 4b).

En cuanto a la humedad ambiente (HA), se presentó un valor promedio más alto en Peña Blanca ($73,8 \pm 12,2 \%$) y Mochuelo Bajo ($72,8 \pm 11,4 \%$) en comparación con Cantarrana ($61,7 \pm 9,06 \%$) ($p < 0,05$) (Fig. 4c). En Peña Blanca, HA fluctuó entre $62,2$ y $94,4 \%$, alcanzando en julio el valor más alto. En Mochuelo Bajo, HA estuvo entre de $62,6 \%$ (marzo) y $92,1 \%$ (julio); mientras en Cantarrana, la humedad varió entre $51,6$ (abril) y $68,1 \%$ (marzo) (Fig. 4d).

Relaciones entre el aporte de hojarasca y flujo de CO₂ con factores edáficos y ambientales

Las correlaciones de Pearson muestran que la hojarasca exhibió una relación negativa con la temperatura del suelo ($\rho = -0,79$; $p < 0,001$), humedad del suelo ($\rho = -0,38$; $p < 0,05$), pH ($\rho = -0,34$; $p < 0,05$) y temperatura ambiente ($\rho = -0,67$; $p < 0,001$); y solamente la humedad ambiente presentó una relación positiva ($\rho = 0,65$; $p < 0,001$) (Fig. 5). Considerando estas variables, se realizó un modelo GLM, que únicamente presentó relaciones significativas con la temperatura del suelo ($\beta = -0,196$, $p < 0,001$), la humedad del suelo ($\beta = -0,058$, $p < 0,001$) y la humedad ambiente ($\beta = 0,065$, $p = 0,005$) (Material suplementario 1). Estos predictores sugieren que el aumento de la temperatura y la humedad del suelo se asocia a una disminución del aporte de hojarasca, mientras que la humedad ambiente favorece la incorporación de material vegetal.

En cuanto al flujo de CO₂, según las correlaciones de Pearson, se relacionó positivamente con la temperatura del suelo ($\rho = 0,33$; $p < 0,05$) y la temperatura ambiente ($\rho = 0,38$; $p < 0,05$); y negativamente con la densidad aparente ($\rho = -0,4$; $p = 0,01$) y la humedad ambiente ($\rho = -0,41$; $p = 0,01$) (Fig. 5). En el modelo GLM, el flujo de CO₂ fue influenciado por la densidad aparente ($\beta = -1,134$, $p < 0,001$), la humedad ambiente ($\beta = -0,031$, $p = 0,005$) y la temperatura del suelo ($\beta = 1,046$, $p < 0,001$) (Material suplementario 1). Esto indica que suelos porosos (menor densidad aparente) expuestos a temperaturas más altas y a menor humedad ambiental experimentan una mayor liberación de CO₂ del suelo.

DISCUSIÓN

Aporte de hojarasca y flujo de CO₂ del suelo

Al evaluar la variación del aporte de hojarasca y el flujo de CO₂ del suelo a lo largo de un gradiente de restauración en la cuenca media del río Tunjuelo (Bogotá), se evidenció que los sitios con mejor estado de conservación (vegetación

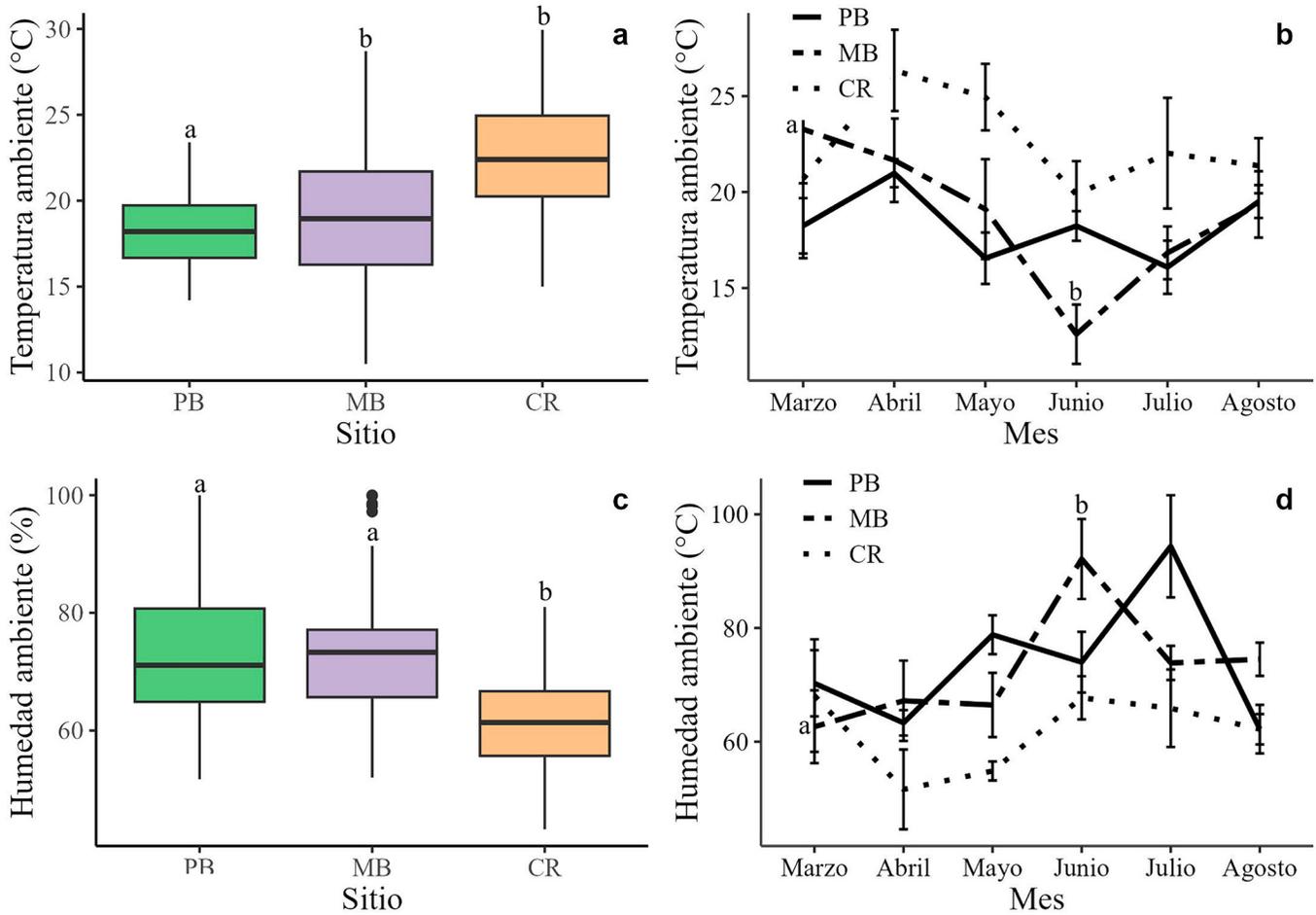


Figura 4. (a) Temperatura ambiente promedio por sitio y (b) periodo (marzo-agosto 2022). (c) Humedad ambiente promedio por sitio y (d) periodo (marzo-agosto 2022). Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). En b y d las barras de error indican ± 1 desviación estándar. Peña Blanca (PB), Mochuelo Bajo (MB) y Cantarrana (CR).

secundaria baja y alta, y bosques riparios) presentaron un mayor aporte de hojarasca y un menor flujo de CO_2 . En contraste, los sitios periurbanos en proceso de recuperación (dominados por pastizales y pastos arbolados) registraron un mayor flujo de CO_2 y un menor aporte de hojarasca. Estos hallazgos confirman nuestra hipótesis inicial de que sitios más conservados presentan un mayor aporte de hojarasca. Además, los resultados muestran patrones opuestos de estos procesos ecológicos, debido al tipo de cobertura vegetal, cambio en el uso del suelo y prácticas de manejo que configuran las propiedades del suelo (Murcia-Rodríguez y Ochoa-Reyes, 2008; Murcia-Rodríguez *et al.*, 2012; Lopera, 2019).

El cambio de uso del suelo afecta la dinámica global y local del carbono (Oraon *et al.*, 2018; Ahirwal *et al.*, 2021). Nuestros resultados son consistentes con los reportes de Lopera (2018, 2019) y Merchán González (2020), quienes hallaron que el flujo de CO_2 es mayor en coberturas más transformadas. En la Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá (RFPBOB) (2400 a 2950 m s.n.m.), se registraron mayores flujos de CO_2 en plantaciones forestales

en comparación con herbazales de páramo, debido a que en coberturas más simplificadas la temperatura ambiente y la temperatura del suelo suelen ser mayores y, por lo tanto, estimulan la respiración del suelo y liberación de CO_2 (Lopera, 2019). En el páramo de Chingaza, Colombia, se evidenció que coberturas bajo uso agropecuario exhibieron mayores flujos de CO_2 , debido a que los suelos más expuestos favorecieron un aumento de la temperatura del suelo y una disminución del carbono orgánico y de la humedad del suelo (Merchán González, 2020).

El aporte anual de hojarasca registrado en Peña Blanca ($4,96 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) que es el sitio mejor conservado, es cercano a lo reportado en bosques andinos de Santander ($4,8 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Machuca Duarte *et al.*, 2023), y se encuentra en el rango de bosques montanos de *Quercus humboldtii* ($3,7\text{-}8,4 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Zapata *et al.*, 2007). También es superior a lo registrado en bosques de *Polylepis reticulata* Hieron en los Andes Ecuatoriales ($3,76 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Pinos *et al.*, 2017) e inferior a lo encontrado en bosques altoandinos secundarios y maduros de Pamplona en Santander ($5,04\text{-}7,46 \text{ t ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) (Murcia-Rodríguez, 2019). Estas diferencias pueden

explicarse por el mayor desarrollo estructural y de dosel observado en los bosques de Pamplona, en contraste con *Polylepis reticulata*, una especie de menor tamaño (hasta 12 m de altura) y con menor área foliar que los árboles registrados en Peña Blanca, en la cuenca media del río Tunjuelo.

El flujo de CO₂ promedio estuvo entre $3,35 \pm 2,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en Mochuelo Bajo y $4,56 \pm 2,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en Cantarrana. Estos valores se encuentran en el rango reportado en bosques andinos de Colombia (Peña-Quemba *et al.*, 2016; Lopera, 2018, 2019). El valor de Cantarrana (>2 años de restauración) es cercano a lo registrado en pastizales arbolados de la cuenca del río Fucha en Bogotá ($4,45 \pm 2,52 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Lopera, 2018) y superior a bosques secundarios ($3,06 \pm 1,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y plantaciones de pino ($3,24 \pm 1,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la RFPBOB (Lopera, 2019); así como a bosques altoandinos del páramo de Guerrero ($3,03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Peña-Quemba *et al.*, 2016). Estos resultados reflejan que el tipo de cobertura y uso del suelo son determinantes en los flujos de CO₂, particularmente, Cantarrana presenta una cobertura dominada por pastizales arbolados al igual que la cuenca del río Fucha, lo cual favorece un microambiente de mayor temperatura ambiente y de suelo, que estimula las tasas de respiración (Murcia-Rodríguez y Ochoa-Reyes, 2008; Lopera, 2019)]. En contraste, coberturas en mejor estado de conservación como los bosques secundarios de la RFPBOB (Lopera, 2019) y bosques altoandinos del páramo de Guerrero presentan condiciones de menor temperatura del suelo, que limitan el flujo de CO₂ (Peña-Quemba *et al.*, 2016).

Relaciones entre aporte de hojarasca y flujo de CO₂ con factores edáficos y ambientales

La hojarasca y flujo de CO₂ varían espacialmente por la influencia de múltiples factores bióticos y abióticos (Oraon *et al.*, 2018; Ahirwal *et al.*, 2021). En este estudio se evidenció que el flujo de CO₂ se relacionó positivamente con la temperatura ambiente y de suelo, y negativamente con la humedad ambiente y densidad aparente. Esto es atribuido a que suelos más porosos (con menor densidad aparente) presentan una mayor aireación, lo que favorece el movimiento de las partículas y el aumento de la temperatura tanto del suelo como del ambiente, de manera que promueven la respiración de las raíces y la descomposición de materia orgánica (Carvalho Gomes *et al.*, 2016; Bréchet *et al.*, 2018; Fernández Pérez *et al.*, 2019; Franco, 2023). En cuanto a la humedad ambiente, valores bajos pueden generar una retroalimentación positiva sobre el incremento de la temperatura, lo que podría intensificar los flujos de CO₂ emitidos desde el suelo (Dhital *et al.*, 2022).

Respecto a la hojarasca, si bien se observó una relación negativa entre la temperatura ambiental y del suelo con el aporte de hojarasca, esto podría deberse a diferencias en la estructura y composición de especies más que a estas condiciones per se (Cavelier & Peñuela, 1990). En Cantarrana (>2 años de restauración), la dominancia de

especies perennes y la estructura poco desarrollada de la vegetación se tradujeron en un menor aporte de hojarasca en comparación con Peña Blanca (sitio conservado). Esto se atribuye a que la producción de hojarasca suele ser más baja en las etapas tempranas de la sucesión ecológica y aumenta de manera gradual a medida que se recupera la cobertura vegetal (Murcia-Rodríguez, 2019; Montañez-S. *et al.*, 2023).

En cuanto a la humedad ambiente, se ha reportado que esta condición puede favorecer el aporte y descomposición de hojarasca debido a que estimula la renovación foliar (Ramírez Palacio y Moreno Hurtado, 2008; Dhital *et al.*, 2022), siempre y cuando la temperatura ambiente y humedad del suelo sean favorables para la microfauna en el proceso de descomposición y acumulación de materia orgánica y carbono (Cavelier y Peñuela, 1990; Peña-Quemba *et al.*, 2016). En el área de estudio, la humedad del suelo presentó una relación inversa con el aporte de hojarasca, particularmente Peña Blanca exhibió valores bajos de humedad del suelo que se asociaron con un mayor aporte de hojarasca. Esto puede sugerir que, en el área de estudio, la humedad del suelo no estaría limitando la producción de hojarasca (Ramírez Palacio y Moreno Hurtado, 2008). En cuanto al pH, se encontró que suelos con pH ácido favorecieron el aporte de hojarasca, lo cual se ha reportado en andisoles del norte de los Andes, debido a la estabilización bioquímica de compuestos resistentes de carbono (Yang *et al.*, 2020; Alavi-Murillo *et al.*, 2022).

Los resultados evidencian que el flujo de CO₂ y aporte de hojarasca son sensibles al cambio de uso del suelo, por lo que pueden emplearse como indicadores en la recuperación del ciclo de carbono (Zúñiga-Escobar *et al.*, 2013; López-Teloxa y Monterroso-Rivas, 2020). Estos procesos podrían emplearse en programas de monitoreo de restauración ecológica, con énfasis en la recuperación de funciones ecosistémicas relacionadas con el ciclo del carbono y la restauración del suelo (Aguilar-Garavito *et al.*, 2015). Particularmente, el aporte de hojarasca se ha empleado como indicador de recuperación de la cobertura vegetal (Celentano *et al.*, 2011; Londe *et al.*, 2016); mientras que el flujo de CO₂ se considera un indicador del cambio de uso del suelo y cambio climático (Ahirwal *et al.*, 2021). No obstante, el flujo de CO₂ también es un indicador de la actividad biológica del suelo, debido a que está relacionado con la respiración del suelo (Cavelier & Peñuela, 1990; Luan *et al.*, 2012). De ahí que, en un contexto actual de cambio de uso del suelo y cambio climático, en el que la restauración ecológica se está priorizando en las agendas mundiales y nacionales, sea prioritario avanzar en el estudio de los flujos de carbono para orientar acciones de restauración inteligentes al cambio climático (Dhital *et al.*, 2022; Pita *et al.*, 2024).

CONCLUSIONES

El flujo de CO₂ y el aporte de hojarasca en la cuenca media del río Tunjuelo ponen en evidencia que las prácticas

de manejo vinculadas a la expansión urbana modifican la dinámica del carbono. En los sitios periurbanos con buen estado de conservación se registró un mayor aporte de hojarasca, mientras que en los sitios urbanos y periurbanos en proceso de restauración (con más de dos y más de cinco años) se observó un mayor flujo de CO₂ y un menor aporte de hojarasca. Esto sugiere que la recuperación del

balance de carbono podría requerir un periodo superior a cinco años, durante el cual el incremento en el aporte de hojarasca por parte de la vegetación contribuiría a disminuir las emisiones de CO₂. Se recomienda que en los sitios de estudio se implementen acciones de uso y manejo sostenible del suelo, en articulación con las estrategias de restauración ecológica. Prácticas como mantener el suelo cubierto de

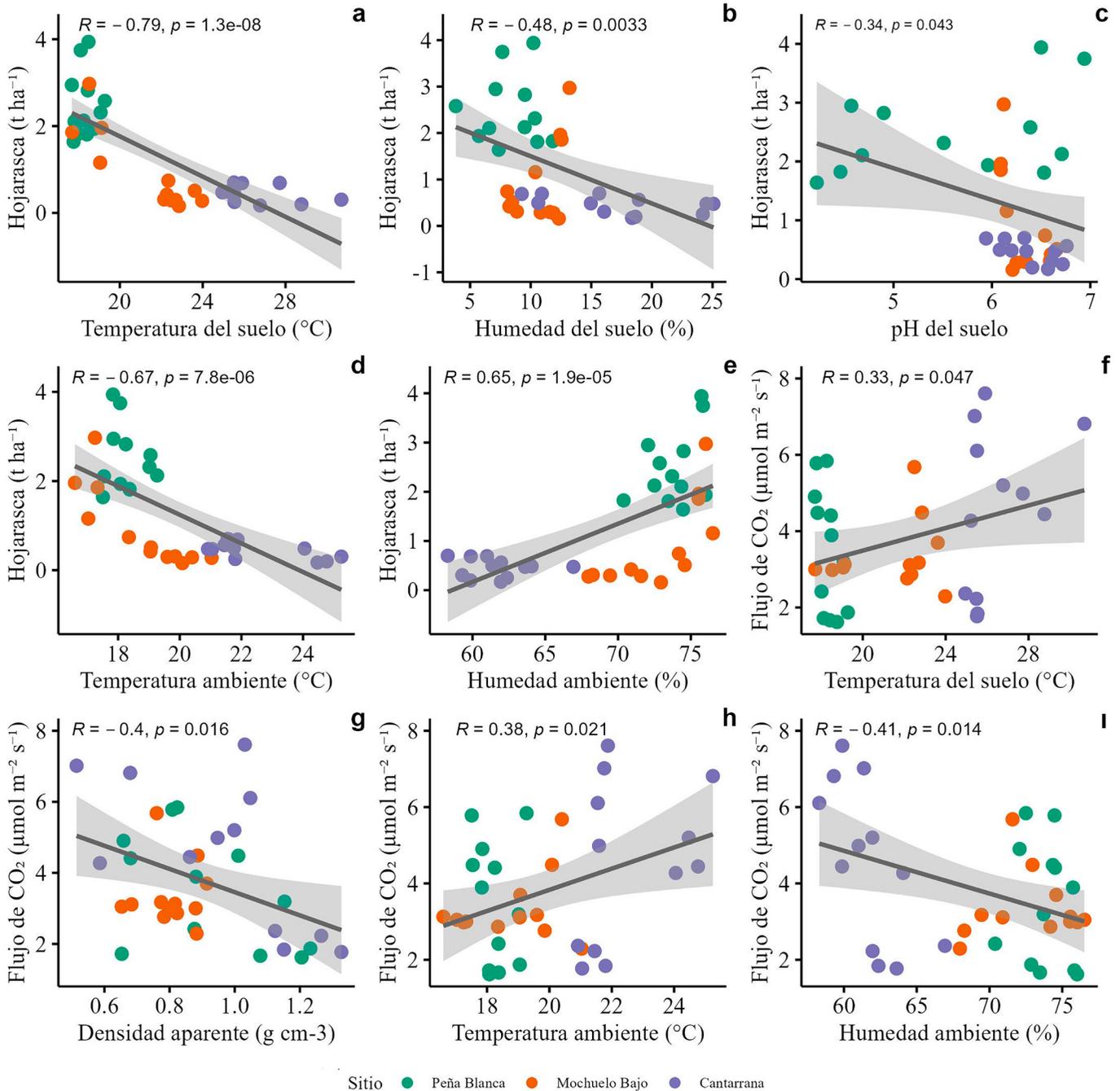


Figura 5. Regresiones lineales simples entre el aporte de hojarasca y flujo de CO₂ con factores edáficos y ambientales. Hojarasca en relación con (a) Temperatura del suelo, (b) Humedad del suelo, (c) pH del suelo, (d) Temperatura ambiente y (e) Humedad ambiente. Flujo de CO₂ en relación con (f) Temperatura del suelo, (g) Densidad aparente, (h) Temperatura ambiente y (i) Humedad ambiente. Se incluyen las variables que exhibieron una relación significativa con $p < 0,05$, $p < 0,01$ y $p < 0,001$.

hojarasca y materia orgánica favorecen mejores condiciones microclimáticas para la actividad biológica del suelo, así como para el aporte y la acumulación de nutrientes y carbono. Finalmente, se sugiere que el monitoreo de la restauración incorpore un seguimiento a largo plazo de los procesos ecológicos evaluados, contemplando la variabilidad intra-anual de las temporadas seca y húmeda.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

A.V.M.S lideró la investigación, llevó a cabo la fase de campo, redactó el documento y realizó el análisis de datos, discusión, redacción y edición del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

Al Jardín Botánico de Bogotá por permitir el desarrollo de esta investigación, así como a la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá EAAB por el apoyo durante la fase de campo en el Parque Ecológico Cantarrana. A la doctora Maribel Vásquez por las revisiones al documento. A José López y Yuli Rodríguez por el apoyo técnico en campo y laboratorio.

CONFLICTO DE INTERÉS

La autora declara que la investigación se llevó a cabo en ausencia de cualquier relación que pueda interpretarse como un potencial conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Aguilar-Garavito, M. y Ramírez, W (Eds.). (2015). *Monitoreo a procesos de restauración ecológica aplicado a ecosistemas terrestres*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <https://repository.humboldt.org.co/entities/publication/6c3dc07a-514d-4377-b170-5e3f5420fd3e>
- Ahirwal, J., Kumari, S., Singh, A. K., Kumar, A. and Maiti, S. K. (2021). Changes in soil properties and carbon fluxes following afforestation and agriculture in tropical forest. *Ecological Indicators*, 123, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107354>
- Alavi-Murillo, G., Diels, J., Gilles, J. and Willems, P. (2022). Soil organic carbon in Andean high-mountain ecosystems: importance, challenges, and opportunities for carbon sequestration. *Regional Environmental Change*, 22(4), 3-16. <https://doi.org/10.1007/s10113-022-01980-6>
- Alcaldía Mayor de Bogotá. (2020). *Plan de Acción Climática Bogotá 2020-2050*.
- Alcaldía Mayor de Bogotá. (2021). *Plan de Ordenamiento Territorial. Bogotá Verdece 2022-2035*.
- Bazán Tapia, R. (2017). *Manual de procedimientos de los análisis de suelos y agua con fines de riego*. Instituto Nacional de Innovación Agraria.
- Bréchet, L. M., Lopez-Sangil, L., George, C., Birkett, A. J., Baxendale, C., Castro Trujillo, B. and Sayer, E. J. (2018). Distinct responses of soil respiration to experimental litter manipulation in temperate woodland and tropical forest. *Ecology and Evolution*, 8(7), 3787-3796. <https://doi.org/10.1002/ece3.3945>
- Carvalho Gomes, L., Cardoso, I. M., Mendonça, E. de S., Fernandes, R. B., Lopes, V. S. and Oliveira, T. S. (2016). Trees modify the dynamics of soil CO₂ efflux in coffee agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 224, 30-39. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.05.001>
- Cavelier, J. and Peñuela, M. C. (1990). Soil Respiration in the Cloud Forest and Dry Deciduous Forest of Serranía de Macuira, Colombia. *Biotropica*, 22(4), 346-352. <https://doi.org/10.2307/2388552>
- Celentano, D., Zahawi, R., Finegan, B., Casanoves, F., Cole, R. y Holl, K. (2011). Restauración ecológica de bosques tropicales en Costa Rica: efecto de diferentes modelos en la producción, acumulación y descomposición de hojarasca. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1-14.
- Correa Ayram, C. (2008). Análisis del estado actual de conectividad de las coberturas vegetales de la cuenca media del río Tunjuelo. *Pérez Arbelaez*, 12(19), 115-139.
- Dhital, D., Manandhar, R., Manandhar, P. and Maharjan, S. R. (2022). Soil CO₂ efflux dynamics and its relationship with the environmental variables in a sub-tropical mixed forest. *Open Journal of Forestry*, 12(3), 312-336. <https://doi.org/10.4236/ojf.2022.123017>
- Duque, A., Peña, M. A., Cuesta, F., González-Caro, S., Kennedy, P., Phillips, O. L., Calderón-Loor, M., Blundo, C., Carilla, J., Cayola, L., Farfán-Ríos, W., Fuentes, A., Grau, R., Homeier, J., Loza-Rivera, M. I., Malhi, Y., Malizia, A., Malizia, L., Martínez-Villa, J. A. and Feeley, K. J. (2021). Mature Andean forests as globally important carbon sinks and future carbon refuges. *Nature Communications*, 12(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22459-8>
- FAO. (2017). *Unlocking the potential of soil organic carbon*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/584567aa-d89d-4d9a-82d8-1fad58266364/content>
- Fernández Pérez, C. J., Cely Reyes, G. E. y Serrano, P. A. (2019). Cuantificación de la captura de carbono y análisis de las propiedades del suelo en coberturas naturales y una plantación de pino en el páramo de Rabanal, Colombia. *Cuadernos de Geografía: Revista Colombiana de Geografía*, 28(1), 121-133. <https://doi.org/10.15446/rcdg.v28n1.66152>
- Franco, C. (2023). *Decomposition and Respiration in High-Andean Forest Soils At Different Successional Stages*. [Tesis de Maestría en Ciencias - Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia]. Universidad

- Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/83980>
- Gutiérrez, T. (2015). *Plan de manejo ambiental del mantenimiento canal de aducción Presa Seca Cantarrana y obras complementarias*. Acueducto agua y alcantarillado de Bogotá, G&G Ingenieros Ltda.
- Han, T., Huang, W., Liu, J., Zhou, G. and Xiao, Y. (2015). Different soil respiration responses to litter manipulation in three subtropical successional forests. *Scientific Reports*, 5, 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep18166>
- Higuera, D. and Martínez, E. (2006). Litterfall and nutrient fluxes in canopy oaks in neotropical cloud forest – Colombia. *Lyonia a Journal of Ecology and Application*, 11(1), 67–74.
- Honorio, E. N. and Baker, T. (2010). *Manual para el monitoreo del ciclo del carbono en bosques amazónicos*. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana / Universidad de Leeds. https://rainfor.org/wp-content/uploads/sites/129/2022/06/Honorio_Baker2010-Manual-carbono.pdf
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). (2022). *Sistema de Información para la gestión de Datos Hidrológicos y Meteorológicos – DHIME*. <http://dhime.ideam.gov.co/atencionciudadano/>
- Li, G., Kim, S., Han, S. H., Chang, H. and Son, Y. (2017). Effect of soil moisture on the response of soil respiration to open-field experimental warming and precipitation manipulation. *Forests*, 8(3), 8–11. <https://doi.org/10.3390/f8030056>
- Londe, V., De Sousa, H. and Rodrigues-Kozovits, A. (2016). Litterfall as an indicator of productivity and recovery of ecological functions in a rehabilitated riparian forest at das velhas river, southeast Brazil. *Tropical Ecology*, 57(2), 355–360.
- Lopera, M. (2018). *Flujo de CO₂ del suelo en coberturas verdes de la microcuenca Fucha, Bogotá*. Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis. http://catalogador.jbb.gov.co:8090/app/resource?r=001_am_sc_2018007&request_locale=pt
- Lopera, M. (2019). Flujo de CO₂ del suelo bajo diferentes coberturas de la Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43(167), 234–240. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.823>
- López-Teloxa, L. C. and Monterroso-Rivas, A. I. (2020). CO₂ mitigation strategies based on soil respiration. *La Granja: Revista de Ciencias de La Vida*, 32(2), 30–41. <https://doi.org/10.17163/lgr.n32.2020.03>
- Luan, J., Liu, S., Zhu, X., Wang, J. and Liu, K. (2012). Roles of biotic and abiotic variables in determining spatial variation of soil respiration in secondary oak and planted pine forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 44(1), 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.08.012>
- Luo, Y. and Zhou, X. (2006). *Soil respiration and the environment*. Elsevier, Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-088782-8.X5000-1>
- Machuca Duarte, L. F., Acevedo Bermúdez, Á. S., Suescún Carvajal, D., León-Peláez, J. D. y Bolívar-Santamaría, S. (2023). Producción y descomposición de hojarasca en un robleal: análisis de determinantes ambientales y de vegetación. *Colombia Forestal*, 26(2), 44–59. <https://doi.org/10.14483/2256201X.19524>
- Merchán González, L. A. (2020). *Estimación del flujo de CO₂ bajo diferentes coberturas en dos áreas del Complejo de páramos de Chingaza*. [Tesis de pregrado en ecología, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Pontificia Universidad Javeriana]. Repositorio Javeriana. <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/52690>
- Montañez-S, A., Avella-M, A., and López Camacho, R. (2023). Litterfall and nutrient transfer dynamics in a successional gradient of tropical dry forest in Colombia. *Revista De Biología Tropical*, 71(1), e52278. <https://archivo.revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/52278>
- Murcia-Rodríguez, M. A. (2019). Dinámica de caída de hojarasca en un gradiente sucesional del bosque altoandino colombiano. *Revista Bistua Facultad de Ciencias Básicas*, 17(3), 179–186. <https://ojs.unipamplona.edu.co/index.php/bistua/article/view/227>
- Murcia-Rodríguez, M. A. y Ochoa-Reyes, M. P. (2008). Respiración del suelo en una comunidad sucesional de pastizal del bosque altoandino en la cuenca del río Pamplonita, Colombia. *Caldasia*, 30(2), 337–353. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39175>
- Murcia-Rodríguez, M. A., Ochoa-Reyes, M. P. y Poveda-Gómez, F. E. (2012). Respiración del suelo y caída de hojarasca en el matorral del bosque altoandino (Cuenca del río Pamplonita, Colombia). *Caldasia*, 34(1), 165–185. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-52322012000100012
- Oraon, P., Singh, L. and Kumar, M. (2018). Forest floor biomass, litterfall and physico-chemical properties of soil along the anthropogenic disturbance regimes in tropics of Chhattisgarh, India. *Journal of Forest and Environmental Science*, 34(5), 359–375. <https://doi.org/10.7747/JFES.2018.34.5.359>
- Paudel, E., Dossa, G. G. O., Xu, J. and Harrison, R. D. (2015). Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest. *Forest Ecology and Management*, 353, 97–106. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.028>
- Peña-Quemba, D., Rubiano-Sanabria, Y. y Riveros-Iregui, D. (2016). Efectos del uso del suelo sobre el flujo de CO₂ del suelo en el Páramo de Guerrero, Colombia. *Agronomía Colombiana*, 34(3), 364–373. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v34n3.58791>

- Pérez Suárez, V. (2022). *Caracterización de la vegetación del área de Peña Blanca ubicado en la vereda de Pasquilla-Bogotá, D.C. Bogotá "José Celestino Mutis"*. [Dataset/Occurrence]. Jardín Botánico de Bogotá. <https://doi.org/10.15472/w5yze6>
- Pinos, J., Studholme, A., Carabajo, A. and Gracia, C. (2017). Leaf Litterfall and Decomposition of *Polylepis reticulata* in the Treeline of the Ecuadorian Andes. *Mountain Research and Development*, 37(1), 87–96. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-16-00004.1>
- Pinto Moreno, Ó. (2019). Convenio de arborización en zona de influencia indirecta del RSDJ. *Periódico Doña Juana*, 29, 11-12. <https://www.uaesp.gov.co/content/periodico-dona-juana>
- Pita, K., Wickham, S. B., Davis, E. L., Lauriault, P., Johnson, A., Le, N. Q., Mullally, S., Schang, K., Smitas-Kraas, M. M. A., Wittmann, E. and Trant, A. J. (2024). How does restoration ecology consider climate change uncertainties in forested ecosystems? *Restoration Ecology*, 32(8), 1–10. <https://doi.org/10.1111/rec.14265>
- PP, Systems. (2018). *TARGAS-1 Portable Photosynthesis System Operation Manual Version 1.02*. ManualsLib. <https://www.manualslib.com/manual/1424674/Pp-Systems-Targas-1.html>
- Ramírez Palacio, Á. A. y Moreno Hurtado, F. H. (2008). Respiración microbiana y de raíces en suelos de bosques tropicales primarios y secundarios (Porce, Colombia). *Revista Facultad Nacional de Agronomía - Medellín*, 61(1), 4381–4393. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24738>
- Schlesinger, W. H. and Andrews, J. A. (2000). Soil Respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48(1), 7–20. <https://doi.org/10.1023/A:1006247623877>
- Tian, D., Xiang, Y., Seabloom, E., Wang, J., Jia, X., Li, T., Li, Z., Yang, J., Guo, H. and Niu, S. (2023). Soil carbon sequestration benefits of active versus natural restoration vary with initial carbon content and soil layer. *Communications Earth and Environment*, 4, 1–6. <https://doi.org/10.1038/s43247-023-00737-1>
- Ussa Garzón, J. (2010). *Diagnóstico de las áreas rurales de Bogotá D.C.* Secretaria Distrital de Planeación, Secretaría Distrital de Ambiente, Unidad Administrativa Especial de Servicios Públicos, Secretaría Distrital de Hábitat y Universidad Distrital. https://oab.ambientebogota.gov.co/wp-content/uploads/dlm_uploads/2018/11/C017_Tomo_IX_Borde_Sur_de_Bogota.pdf
- Veneklaas, E. J. (1991). Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 7(3), 319–336. <https://doi.org/10.1017/S0266467400005587>
- Yang, J., Li, A., Yang, Y., Li, G., and Zhang, F. (2020). Soil organic carbon stability under natural and anthropogenic-induced perturbations. *Earth-Science Reviews*, 205, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103199>
- Zapata, C., Ramírez, J. A., León-Peláez, J. D., y González-Hernández, M. I. (2007). Producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 60(1), 3771–3784. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/refame/article/view/24394>
- Zúñiga-Escobar, O., Peña-Salamanca, E. J., Torres-González, A. M., Cuero-Guependo, R., y Peña-Ospina, J. A. (2013). Determinación del impacto de actividades antrópicas en el almacenamiento de carbono en suelos de ecosistemas de alta montaña en Colombia. *Agronomía Colombiana*, 31(1), 112–119. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=180328568014>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Material suplementario 1.

Parámetros estimados de los modelos GLM (distribución Gamma) para hojarasca y flujo de CO₂ con propiedades del suelo y condiciones ambientales. Temperatura del suelo (TS), humedad del suelo (HA), humedad ambiente (HA) y densidad aparente (DA). Se incluyen únicamente las variables que exhibieron una relación significativa $p < 0,05$, $p < 0,01$ y $p < 0,001$

| Modelo | Predictor | Estimado | Error estándar | Valor t | Pr(>t) |
|---|--------------|----------|----------------|---------|--------|
| | (Intercepto) | 5,570 | 0,538 | 10,349 | <0,001 |
| Hojarasca ~ TS + HS + HA | TS | -0,196 | 0,021 | -9,115 | <0,001 |
| | HS | -0,058 | 0,015 | -3,961 | <0,001 |
| | HA | 0,065 | 0,034 | 3,567 | 0,005 |
| | (Intercepto) | 4,451 | 0,809 | 5,502 | <0,001 |
| Flujo CO ₂ ~ TS + DA + HA | TS | 1,046 | 0,124 | 2,058 | <0,001 |
| | DA | -1,134 | 0,306 | -3,702 | 0,0008 |
| | HA | -0,031 | 0,01 | -2,979 | 0,005 |