

ARTÍCULO / ARTICLE

Estimación de la incorporación de la materia foliar en sedimentos de manglar utilizando bolsas de té verde

Estimating foliar organic matter input into mangrove sediments using green tea bags

Juan F. Blanco-Libreros

0000-0003-0507-2401

juan.blanco@udea.edu.co

Instituto de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

Recibido / Received: 26/04/2024

Aceptado / Accepted: 04/10/2024

Citación / Citation: Blanco-Libreros, J.F. 2025. Estimación de la incorporación de la materia foliar en sedimentos de manglar utilizando bolsas de té verde. Bol. Invest. Mar. Cost., 54(1): 93-112

RESUMEN

La descomposición de la materia foliar transfiere carbono a los sedimentos de los manglares. El "método de las bolsas de té", que propone estudiar la descomposición utilizando un sustrato estandarizado, aun no se ha implementado en Colombia. El objetivo de este trabajo fue proponer una adaptación de dicho método, utilizando bolsas de té verde de una marca local para estimar la masa remanente (*MR*) a 90 y 180 días en un bosque de manglar (Rincón del Mar, Sucre). Se enterraron 192 bolsas en un parche de 165 ha, arregladas en un diseño espacialmente anidado (10 ha, 16 m², 1 m², 300 cm² y 150 cm²) y que fueron retiradas a los 90 días. En un experimento pareado para medir la *MR* a los 90 y 180 días, se enterraron 48 bolsas en el centro de cada bloque de 1 m². La *MR* promedio a los 90 días fue 63.6 % (desviación estándar: 11.8 %). No existieron diferencias significativas en el nivel espacial más grueso, sin embargo existió variación significativa dentro de los niveles inferiores. En general, la *MR* a los 180 días fue significativamente menor (49 %) que la observada a los 90 días. Este estudio demuestra la utilidad del método como una aproximación al proceso de incorporación de carbono orgánico en los sedimentos de manglar.

Palabras clave: descomposición de materia orgánica vegetal, materia orgánica recalcitrante, zonas semi-áridas, Colombia

ABSTRACT

Leaf litter decomposition transfers carbon to sediments in mangroves. The "tea bag method", proposes to study decomposition using a standard substrate, but it has not been yet implemented in Colombia. The aim of this research was to propose an adaptation of this method by using green tea from a local brand to estimate the mass remaining (*MR*) after 90 and 180 days in a mangrove area (Rincón del Mar, Sucre). A total of 192 bags were buried within a 165 ha-patch, arranged in a spatially nested design (10 ha, 16 m², 1 m² and 150 cm²), and retrieved after 90 days. In a paired experiment aimed to measure *MR* after 90 and 180 days, 48 bags were buried in the center of each 1 m²-block. The *MR* after 90 days was 63.6 % (standard deviation: 11.8 %). No significant difference was observed at the first level of nestedness, but significant variability was observed within the finer levels. In general, the *MR* at 180 days was significantly lower (49 %) than the observed after 90 days. This study demonstrates the usefulness of the method as a proxy of the input of organic carbon into mangrove sediments.

Keywords: decomposition of plant organic matter, recalcitrant organic matter, semi-arid zones, Colombia

INTRODUCCIÓN

Los manglares son los ecosistemas costeros que más carbono (C) almacenan en los sedimentos, por las lentas tasas de descomposición de la hojarasca de las plantas vasculares (Cebrian, 1999; Middleton y McKee, 2001; Cragg *et al.*, 2020; Adame *et al.*, 2024). Sin embargo, la estimación de las tasas de acumulación o incorporación de C en este reservorio en tiempo ecológico es un desafío metodológico debido a la alta variabilidad espacial y a los múltiples factores que las afectan (Keuskamp *et al.*, 2015; Friesen *et al.*, 2018; Riascos y Blanco-Libreros, 2019; Djukic *et al.*, 2021; Pradisty *et al.*, 2021). Uno de los métodos utilizados para la estimación de incorporación de C en sedimentos y suelos en cualquier ecosistema es la medición de la masa remanente que ha alcanzado su estado estable (recalcitrante) (Barlöcher *et al.*, 2020). En los manglares, dependiendo de la especie y del clima, este periodo suele ser superior a 90 días (e.g. Twilley *et al.*, 1997; Aké-Castillo *et al.*, 2006; Loría-Naranjo *et al.*, 2019; Cragg *et al.*, 2020; Pradisty *et al.*, 2021), pero a nivel global muchos estudios de descomposición se limitan a periodos de duración entre uno y tres meses, tiempo insuficiente para estimar la incorporación de C. Por lo tanto, es necesario superar esta limitación en el país para avanzar la comprensión del servicio de regulación del ciclaje del C en los manglares, particularmente para comprender si los reservorios actuales en sedimentos (0-30 cm) son el resultado de una baja tasa de descomposición y una alta tasa incorporación, lo que eventualmente contribuye a la captura.

Keuskamp *et al.* (2013) desarrollaron el índice de las bolsas de té (TBI por sus siglas en inglés) utilizando como substratos té verde y té rooibos (rojo) dentro de bolsas piramidales de nylon, producidas bajo la marca comercial Lipton, como una forma de estudiar el proceso de descomposición en el corto, mediano y largo plazo. Después de una década de su proposición, este se ha convertido en un estándar global para los estudios comparativos de descomposición a escalas espaciales que van desde algunos cientos de metros dentro de un ecosistema hasta diferentes ecosistemas y biomas a lo largo de gradientes latitudinales (e.g. Djukic *et al.*, 2018; Kwon *et al.*, 2021; Trevathan-Tackett *et al.*, 2021). Este método estima las tasas de descomposición (k) en ambos tipos de té y el factor de estabilización (S). Para estimar k se entierran las piramides y se retiran réplicas en varios momentos a lo largo de un periodo de 30 días (corto plazo), usualmente describiendo un comportamiento exponencial negativo, típico de la fase rápida de descomposición.

INTRODUCTION

Mangroves are the coastal ecosystems that store the most carbon (C) in sediments, given the slow decomposition rates of vascular plant litter (Cebrian, 1999; Middleton and McKee, 2001; Cragg *et al.*, 2020; Adame *et al.*, 2024). However, estimating the accumulation or incorporation rates of C in this reservoir over ecological time is a methodological challenge due to the high spatial variability and multiple factors affecting them (Keuskamp *et al.*, 2015; Friesen *et al.*, 2018; Riascos and Blanco-Libreros, 2019; Djukic *et al.*, 2021; Pradisty *et al.*, 2021). One of the methods used for estimating C incorporation in sediments and soils in any ecosystem involves measuring the remaining mass that has reached a stable state (recalcitrant) (Barlöcher *et al.*, 2020). In mangroves, depending on the species and the climate, this period often exceeds 90 days (e.g., Twilley *et al.*, 1997; Aké-Castillo *et al.*, 2006; Loría-Naranjo *et al.*, 2019; Cragg *et al.*, 2020; Pradisty *et al.*, 2021), but, at a global level, many decomposition studies have limited to periods between one and three months long, which is not sufficient to estimate the incorporation of C. Therefore, it is necessary to overcome this limitation in the country, in order to advance the understanding of the C cycling regulation service in mangroves, particularly to understand whether the current reservoirs in sediments (0-30 cm) are the result of a low decomposition rate and a high incorporation rate, which eventually contributes to capture.

Keuskamp *et al.* (2013) developed the tea bag index (TBI) using green and rooibos (red) tea as substrates within pyramid nylon bags produced under the commercial brand Lipton, as a way to study the decomposition process in the short, medium, and long term. A decade since their proposal, this has become a global standard for comparative decomposition studies on spatial scales ranging from a couple hundred meters within an ecosystem to different ecosystems and biomes along latitudinal gradients (e.g. Djukic *et al.*, 2018; Kwon *et al.*, 2021; Trevathan-Tackett *et al.*, 2021). This method estimates the decomposition rates (k) for both types of tea as well as the stabilization factor (S). To estimate k , the bags are buried, and replicas are withdrawn at several moments over a 30-day period (short term), usually describing a negative exponential behavior, which is typical of the fast decomposition phase. The proponents of this technique estimated that the remaining mass does not change significantly after 90 days in temperate climates and after 60 days in tropical climates

Los proponentes del método estimaron que la masa remanente no cambia significativamente después de 90 días en climas templados y después de 60 días en climas tropicales (mediano plazo). Esto significa que las moléculas lábiles de los tejidos se han metabolizado y las más recalcitrantes aun permanecen en la masa remanente dentro de las pirámides, por lo tanto, S es proporcional a la masa remanente después de > 60 días. A pesar de la popularización del método *TBI* en todo el mundo, aun son pocos los estudios en manglares (e.g. [Djukic et al., 2018](#)), con la excepción de [Trevathan-Tackett et al. \(2021\)](#), quienes realizaron el primer estudio a escala continental en el que compararon la dinámica a lo largo de un año entre humedales mareales (marismas y manglares), humedales de agua dulce y pastos marinos de Australia.

En Colombia aún no se ha realizado ningún estudio en manglares empleando el *TBI* debido a limitaciones logísticas, por lo cual aquí se propone la presente alternativa. En primer lugar, no es posible conseguir las dos presentaciones de té Lipton en supermercados nacionales. En segundo lugar, aunque es posible importarlo mediante un proveedor internacional desde Estados Unidos o Europa, los costos son muy altos (incluyendo impuestos de importación) y la disponibilidad de cajas en dichos proveedores varía significativamente, por lo cual restringen la replicación y diseños espacial o temporalmente complejos. Ante estas limitaciones, la presente alternativa propone utilizar té verde de un productor colombiano con plantaciones en Bitaco (Valle del Cauca) desde hace 50 años. Desde 2020 éste fabrica la presentación de bolsas piramidales en nylon y con ello se garantiza la obtención permanente y suficiente de substrato, que puede ser comprado por un costo razonable tanto en grandes superficies como en su tienda en línea.

Se espera que este método ayude a sortear las dificultades logísticas en el estudio de la complejidad de los procesos ecosistémicos en los sedimentos dada la alta variabilidad topográfica de los manglares. Para afrontarla es necesario realizar un esfuerzo de muestreo que confiera poder estadístico. Por ejemplo, la zona intermareal puede exhibir una pendiente suave, presentar canales, depresiones y lagunas, además de gran densidad de neumatóforos (e.g. [Dahdouh-Guebas et al., 2007](#); [DiNitto et al., 2008](#); [Riascos y Blanco-Libreros, 2019](#)). Por lo anterior, un bajo esfuerzo de replicación puede conducir a sub- o sobre-estimaciones de k ó S . Por ejemplo, en dos experimentos clásicos, [Twilley et al. \(1997\)](#) y [Ashton et al. \(1999\)](#) utilizaron tres y cuatro bolsas de hojarasca, respectivamente, por especie, ubicación y fecha (sin replicación en el espacio). En un

(medium term). This means that labile molecules of the tissues have been metabolized, and that the more recalcitrant ones still linger in the remaining mass within the pyramids. Therefore, S is proportional to the remaining mass after > 60 days. Despite the popularization of the *TBI* method around the world, there are still few studies on mangroves (e.g., [Djukic et al., 2018](#)), except for that by [Trevathan-Tackett et al. \(2021\)](#), who conducted the first continental-scale study comparing the dynamics between tidal wetlands (marshes and mangroves), freshwater wetlands, and seagrass beds over a year in Australia.

In Colombia, no study on mangroves using the *TBI* has been conducted due to logistic limitations, which is why the alternative presented herein is proposed. Firstly, it is not possible to acquire the two types of Lipton tea in national supermarkets. Secondly, although it can be imported from the United States or Europe through an international supplier, the costs are very high (including import taxes), and said suppliers' availability of boxes varies significantly, restricting replication and spatially or temporally complex designs. In the face of these limitations, this alternative proposes the use of green tea from a Colombian producer with crops in Bitaco (Valle del Cauca) for the past 50 years. Since 2020, this supplier has been manufacturing nylon pyramid bags, thereby ensuring a permanent and sufficient supply of substrate, which can be purchased at a reasonable cost in supermarkets and through its online shop.

This method is expected to aid in overcoming the logistic difficulties associated with studying the complexity of ecosystem processes in sediments, given the high topographic variability of mangroves. To address this issue, it is necessary to undertake sampling efforts that provide statistical power. For example, the intertidal zone can exhibit a gentle slope, channels, depressions, and lagoons, in addition to a high density of pneumatophores (e.g., [Dahdouh-Guebas et al., 2007](#); [DiNitto et al., 2008](#); [Riascos y Blanco-Libreros, 2019](#)). Therefore, a low replication effort may lead to under- or overestimations of k or S . As an example, in two classic experiments [Twilley et al. \(1997\)](#) and [Ashton et al. \(1999\)](#) employed three and four litter bags, respectively, per species, location, and date (with no spatial replication). In a recent study, [Loría-Naranjo et al. \(2019\)](#) used 10 bags per species, site, and date in Costa Rica. [Sierra-Rozo et al. \(2009\)](#) and [Galeano-Galeano et al. \(2010\)](#) utilized three bags per species, location, and date in a comparison among mangrove localities in San Andrés

estudio reciente, [Loría-Naranjo et al. \(2019\)](#) utilizaron 10 bolsas por especie por sitio y fecha en Costa Rica. [Sierra-Rozo et al. \(2009\)](#) y [Galeano-Galeano et al. \(2010\)](#) utilizaron tres bolsas por especie, ubicación y fecha, en la comparación entre localidades de manglares en las islas de San Andrés y Providencia en Colombia, sin anidamiento espacial al interior de cada una. El único estudio de descomposición de hojarasca en manglares de Colombia que ha utilizado un diseño espacialmente anidado o jerárquico en más de dos niveles ha sido el de [Riascos y Blanco-Libreros \(2019\)](#). Aun los protocolos de los experimentos globales tienen una baja replicación a nivel local ($n = 4-8$ pirámides dentro de bloques de 1 m^2 ; usualmente utilizan uno o dos bloques; [Teatime4Science 2024](#), [TeaComposition Initiative 2024](#)), lo cual podría llevar a sub- o sobreestimaciones de los valores locales. Adicionalmente, estos protocolos no utilizan seudoréplicas. Por lo tanto, se espera que con la presente propuesta los estudios en Colombia puedan tener un alto grado de replicación en varios niveles, aun en los experimentos distribuidos a lo largo de gradientes climáticos o de uso antropogénico. Los objetivos del presente estudio fueron: 1) estimar la masa remanente del té verde, como un substrato estándar, a los 90 y 180 días de descomposición, y 2) establecer su variación espacial dentro de un manglar en el Caribe continental colombiano, usando un método basado en bolsas piramidales de biopolímero de un proveedor nacional. Específicamente, se exploró la variabilidad dentro de cinco niveles de la jerarquía espacial desde la unidad experimental (ca. 150 cm^2) hasta el área de interés (16 m^2) en el interior de un gran parche (165 ha).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó en un parche de manglar del corregimiento Rincón del Mar (San Onofre, Sucre, Colombia). Éste se clasifica fisiológicamente como manglar de cuenca, inundado por conexiones laterales con el mar y la escorrentía de agua dulce desde el terreno colinado durante la temporada de lluvias. El delgado borde del manglar está dominado por *Rhizophora mangle*, mientras que la extensa cuenca está compuesta casi exclusivamente por *Avicennia germinans* ([Ruiz-Roldán et al., 2023](#)). Los manglares del área se encuentran sometidos a un clima semi-árido con una precipitación $< 1500 \text{ mm año}^{-1}$. El régimen es bimodal, con dos períodos secos (diciembre-abril y julio-septiembre) y dos húmedos (abril-mayo y octubre-noviembre) definidos por las oscilaciones de la

and Providencia Islands, without spatial nesting within each one. The only mangrove litter decomposition study in Colombia which has used a spatially nested or hierarchical design with more than two levels is that by [Riascos and Blanco-Libreros \(2019\)](#). Even the protocols for global experiments exhibit low replication at the local level ($n = 4-8$ pyramids within 1 m^2 blocks, often using one or two blocks; [Teatime4Science 2024](#), [TeaComposition Initiative 2024](#)), which could entail the under- or overestimation of local values. In addition, these protocols do not use pseudo-replicas. Therefore, it is expected that, with this proposal, studies in Colombia will have a high degree of replication at various levels, even in experiments distributed along climatic or anthropogenic-use gradients. The objectives of this study were 1) to estimate the remaining mass of green tea as a standard substrate after 90 and 180 days of decomposition and 2) to determine their spatial variation within a mangrove in the Colombian continental Caribbean, using a method based on biopolymer pyramid bags from a national supplier. Specifically, the variability was explored within five spatial hierarchy levels ranging from the experimental unit (ca. 150 cm^2) to the area of interest (16 m^2) within a large patch (165 ha).

MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was conducted in a mangrove patch of the Rincón del Mar township (San Onofre, Sucre, Colombia). This patch is physiognomically classified as a basin mangrove, flooded by lateral connections with the sea and by freshwater runoff from hilly terrain during the rainy season. The thin mangrove fringe is dominated by *Rhizophora mangle*, while the extensive basin is almost exclusively composed of *Avicennia germinans* ([Ruiz-Roldán et al., 2023](#)). The mangroves in the area are subjected to a semi-arid climate, with a precipitation of $< 1500 \text{ mm year}^{-1}$. The regime is bimodal, with two dry (December-April and July-September) and two wet (April-May and October-November) periods defined by oscillations in the Intertropical Convergence Zone, and the average annual temperature is $27 \text{ }^\circ\text{C}$ ([Blanco-Libreros et al., 2022](#); [Ruiz-Roldán et al., 2023](#)).

Zona de Convergencia Intertropical, y la temperatura promedio anual es de 27 °C (Blanco-Libreros *et al.*, 2022; Ruiz-Roldán *et al.*, 2023).

En el parche estudiado, durante el período lluvias de 2022 (agosto-noviembre) se observó una inundación permanentemente con una lámina de agua entre 30 y 50 cm, la cual disminuyó progresivamente hasta desaparecer en febrero de 2023. La salinidad promedio del agua fue 8.4 (rango: 2.4 - 24.1) durante el periodo de lluvias. El rango de la densidad aparente de los sedimentos es 0.6 - 1.2 g cm⁻³ (datos sin publicar). El régimen de mareas en el Caribe central colombiano es micro-mareal, pero en el parche de estudio la variación a lo largo del día es casi imperceptible dada la lejanía a las conexiones superficiales con el mar.

Diseño experimental y procedimiento de laboratorio

El experimento se llevó a cabo en dos áreas de interés (AI) de 16 m² ubicadas en un gran parche de manglar (ca. 165 ha) aledaño al Condominio Balsillas (AI 1: 75° 38' 29.550" W; 9° 45' 25.838" N; AI 2: 75° 38' 21" W, 9° 45' 35" N; **Figura 1**).

El AI 1 corresponde a una zona de referencia bien conservada: un rodal de *A. germinans* con árboles que superan 10 m de altura y que generan un dosel cerrado. Existen áreas de gran densidad de neumatóforos. El AI 2 corresponde a una zona impactada por actividades antropogénicas como tala de árboles y corte de ramas y quema de árboles para la extracción de miel, las cuales se facilitan por la proximidad a una carretera. Los árboles tienen menos de 3 m de altura y el dosel es abierto. El suelo está desnudo y los neumatóforos son escasos. Las dos AI están ubicadas en los extremos de una parcela de monitoreo del manglar de 10 ha. Cada AI se delimitó con tubos de PVC de 2.54 cm. Dentro de la misma se delimitaron cuatro bloques de 1 m² (**Figura 2**).

Las esquinas se codificaron con letras (A-D). Dentro de cada esquina se identificaron dos áreas contiguas circulares de 12 cm de diámetro, separadas 1 cm. De cada una se extrajo el sedimento hasta 10 cm con un tubo de PVC y este se transfirió a un recipiente circular de polipropileno (PP) traslucido de 473 ml (marca Darnel). Cada recipiente tenía un diámetro de boca de 12 cm (aproximadamente 150 cm²) y una profundidad de 8 cm. En cada uno se realizaron cinco perforaciones en el fondo con taladro para permitir el flujo vertical del agua. Cada uno de estos recipientes corresponde a una unidad experimental o micro-cosmos. Cada unidad se llenó con sedimentos hasta la mitad y se introdujeron tres pirámides de malla NeoSoilon® (un biopolímero a base de bagazo de caña de azúcar)

In the studied patch, during the rainy period of 2022 (August-November), permanent flooding was observed, with a 30 - 50 cm water layer, which decreased progressively until it disappeared in February 2023. The average water salinity was 8.4 (range: 2.4 - 24.1) during the rainy period. The apparent density range of the sediments is 0.6 - 1.2 g cm⁻³ (unpublished data). The tidal regime in the Colombian central Caribbean is micro-tidal, but, in the studied patch, the variation throughout the day is almost imperceptible due to the distance from surface connections to the sea.

Experimental design and laboratory procedure

The experiment was carried out in two 16 m² areas of interest (AI) located in a large mangrove patch (ca. 165 ha) adjacent to the Balsillas Condominium (AI 1: 75° 38' 29.550" W; 9° 45' 25.838" N; AI 2: 75° 38' 21" W, 9° 45' 35" N; **Figure 1**).

AI 1 corresponds to a well-preserved zone of reference: a stand of *A. germinans* with trees exceeding 10 m in height and forming a closed canopy. There are areas with a high density of pneumatophores. AI 2 corresponds to an area impacted by anthropogenic activities such as tree felling, branch cutting, and tree burning for honey extraction, which are facilitated by the proximity to a road. The trees are less than 3 m high, and the canopy is open. The soil is bare, and pneumatophores are scarce. The two AI are located at the ends of a 10 ha mangrove monitoring plot. Each AI was delimited using 2.54 cm PVC tubes. Within each AI, four 1 m² blocks were defined (**Figure 2**).

The corners were codified with letters (A-D). Within each corner, two adjacent circular areas, which were 12 cm in diameter and separated by 1 cm, were identified. From each one, sediment was extracted up to 10 cm using a PVC tube, which was then transferred to a Darnel 473 ml translucent circular polypropylene (PP) container. Each container had a mouth diameter of 12 cm (approximately 150 cm²) and a depth of 8 cm. Using a drill, five perforations were made at the bottom of each one to allow for vertical water flow. Each one of these containers corresponds to an experimental unit or micro-cosmos. Each unit was half-filled with sediments, and three NeoSoilon® (a biopolymer made from sugarcane bagasse) mesh pyramids containing vaporized green tea of the Bitaco brand (produced by Agrícola Himalaya) were introduced. The rest of the volume was filled with uncompacted sediments in order to avoid altering the apparent density of the

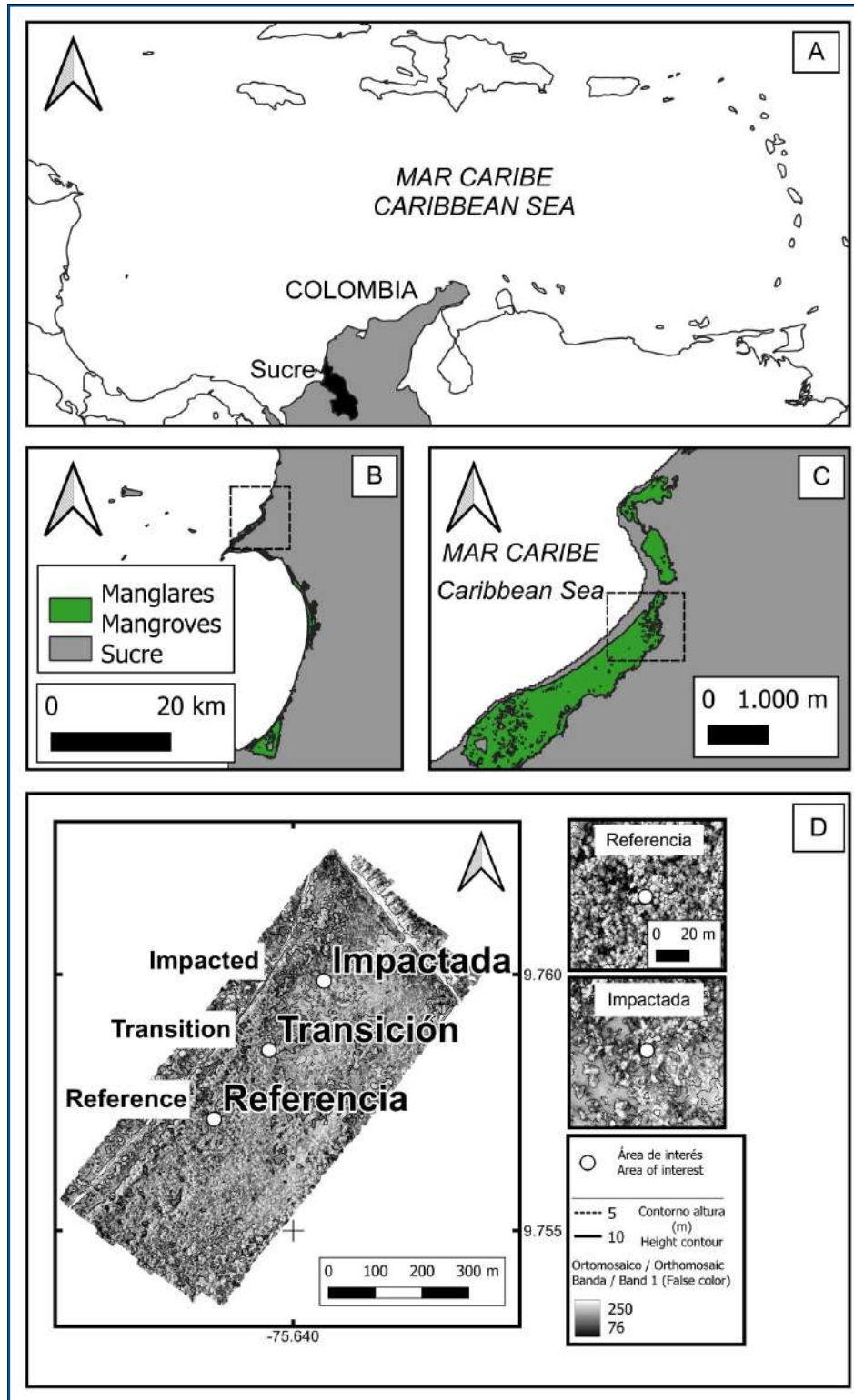


Figura 1. (A) Ubicación de Colombia y el departamento de Sucre en el mar Caribe. Ubicación de los manglares en Sucre (B) y en Boca de Balsilla, corregimiento de Rincón del Mar, municipio de San Onofre (C). (D). Ortomosaico de 40 ha de la parte nororiental del parche de manglar estudiado dentro del Condominio Balsillas en el que se indican las áreas de interés (AI). Se representó la banda 1 (rojo) en escala de grises para indicar el dosel alto y cerrado (blanco) y el suelo o los claros (negro). Se superpusieron las curvas de nivel extraídas del modelo digital de superficie para indicar la altura de los árboles aislados o el dosel. Las AI se encuentran dentro de una parcela de monitoreo de 10 ha. Se muestra el detalle de las AI en los recuadros.

Figure 1. (A) Location of Colombia and the department of Sucre in the Caribbean Sea. Location of the mangroves in Sucre (B) and Boca de Balsilla, Rincón del Mar township, municipality of San Onofre (C). 40 ha orthomosaic (D) of the northeastern part of the studied mangrove patch in the Balsillas Condominium, indicating the areas of interest (AI). Band 1 (red) was represented in grayscale to indicate the tall, closed canopy (white) and the ground or clearings (black). The contour lines extracted from the digital surface model were superimposed to indicate the height of the isolated trees or the canopy. The AI are located within a 10 ha monitoring plot. Details of the AI are shown in the boxes.

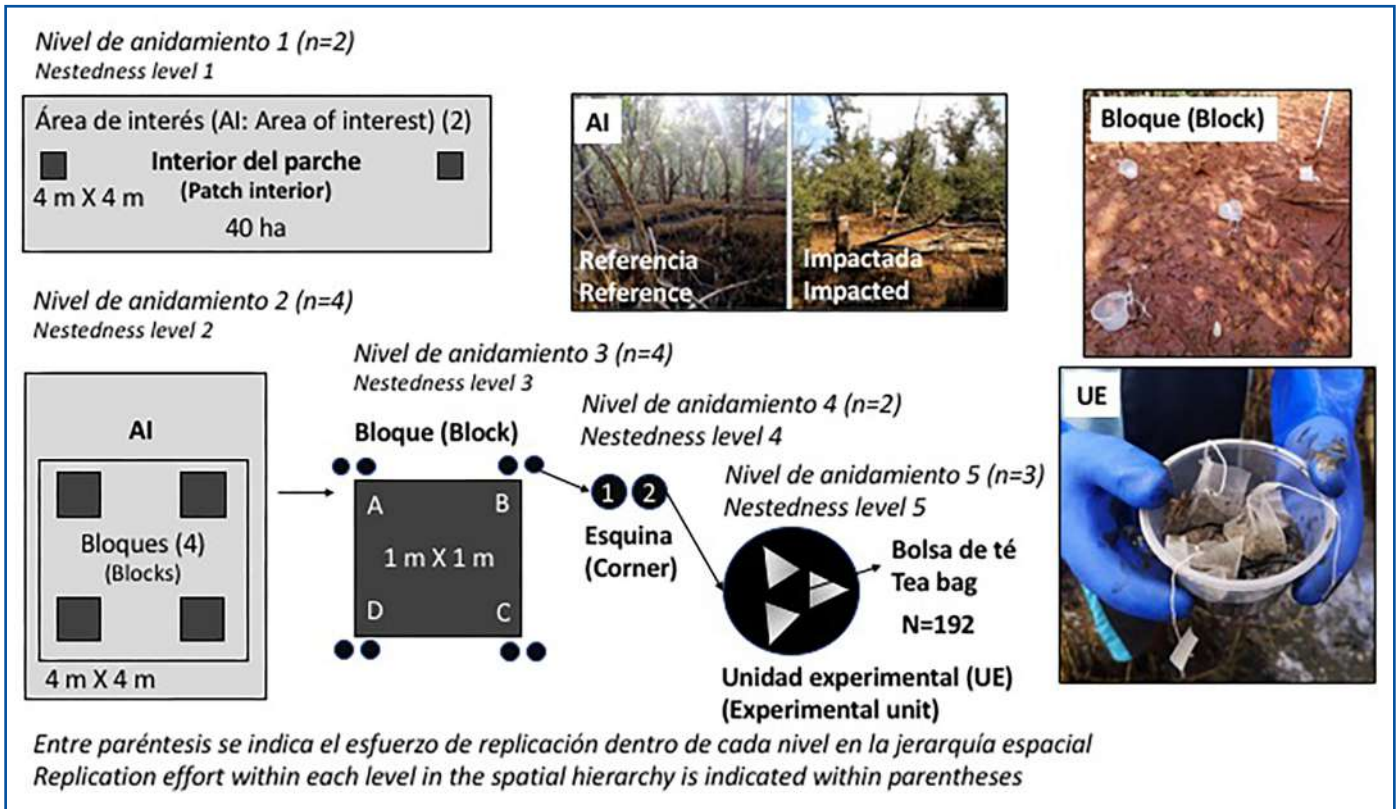


Figura 2. Arreglo espacial del experimento de 90 días. Se indican cinco niveles de anidamiento: dentro del parche, dentro del área de interés, dentro del bloque, dentro de las esquinas y dentro de la unidad experimental o microcosmos. En el diagrama y la foto del bloque la posición central corresponde a la réplica E, utilizada para comparar los experimentos de 90 y 180 días de duración.

Figure 2. Spatial arrangement of the 90-day experiment. Five nesting levels are indicated: within the patch, within the AI, within the block, within the corners, and within the EU or micro-cosmos. In the diagram and the picture of the block, the central position corresponds to replica E, which is used to compare the 90- and 180-day experiments.

que contenían té verde vaporizado de la marca Bitaco (producido por Agrícola Himalaya). El resto del volumen fue rellenado con sedimentos sin compactar para no alterar la densidad aparente de la muestra. Se descartaron las áreas con raíces y neumatóforos y se seleccionaron aquellas dominadas por sedimentos o materia orgánica particulada (necromasa de restos de raíces y hojas). Este fue un diseño completamente anidado. En el primer nivel, las AI estuvieron anidadas dentro de las 10 ha al interior del gran parche de manglar. En el segundo nivel los cuatro bloques de 1 m² estuvieron anidados en un cuadro de 4 m x 4 m o AI. En el tercer nivel, cada bloque anidó cuatro réplicas (esquinas). En el cuarto nivel, en cada esquina se anidaron las dos unidades experimentales (UE) dentro de un área rectangular de aproximadamente 300 cm². Finalmente, en el quinto nivel, equivalente al error experimental, se anidaron las tres pirámides o micro-sitios, dentro de cada UE (150 cm²). Cada pirámide tiene un peso total de 2.75 ± 0.12 g (promedio ± desviación estándar; n = 50), el cual corresponde a 2.45 ± 0.13 g de contenido de material vegetal. Aunque en otros experimentos se han realizado pesajes de cada bolsa antes de ser

sample. The areas with roots and pneumatophores were avoided, and those dominated by sediments or particulate organic matter (necromass of root and leaf remains) were selected. This was a fully nested design. At the first level, the AI were nested in the 10 ha inside the great mangrove patch. At the second level, the four 1 m² blocks were nested in a 4 m x 4 m square or AI. At the third level, each block nested four replicas (corners). At the fourth level, two experimental units (EUs) were nested within a rectangular area of approximately 300 cm² in each corner. Finally, at the fifth level, corresponding to the experimental error, the three pyramids or micro-sites were nested within each EU (150 cm²). Each pyramid had a total weight of 2.75 ± 0.12 g (average ± standard deviation; n = 50), which corresponded to 2.45 ± 0.13 g of plant material content. Although other experiments have weighed each bag before subjecting it to decomposition, this method can become tedious when dealing with large sample sizes. In a previous work, no significant differences were found between the estimated decomposition rates *Rhizophora mangle* litter disks when using individual values and the average of many

sometida a descomposición, es un método dispendioso cuando se tiene un tamaño de muestra grande. En un trabajo previo no se encontraron diferencias significativas entre la estimación de la tasa de descomposición de discos de hojarasca de *Rhizophora mangle* fuera que se utilizara el valor individual o el promedio de muchos discos (Riascos y Blanco-Libreros, 2019). A la misma conclusión llegaron otros autores de estudios previos (e.g. Twilley *et al.*, 1997; Ashton *et al.*, 1999). Los contenidos de carbono, nitrógeno, fósforo, celulosa, hemicelulosa y lignina de una muestra de té verde se estimaron en el laboratorio de química analítica del Grupo de Investigación en Estudios Moleculares (GIEM) de la Universidad de Antioquia. El té verde utilizado en el experimento tiene las siguientes características químicas: carbono 43.9 %, nitrógeno 0.48 %, fósforo total 0.11 %, hemicelulosa 4.7 %, celulosa 8.1 % y lignina 2.9 %.

Para el experimento de 90 días, las pirámides fueron enterradas entre el 6 y 8 de febrero y se retiraron entre el 4 y 5 de mayo de 2023. Después de desenterrar cada pirámide se retiró el exceso de sedimentos y agua, y cada tripleta se introdujo en una bolsa de papel previamente rotulada. Las bolsas de papel se dejaron secar al sol durante dos días en el campo y luego se trasladaron al Taller del Herbario de la Universidad de Antioquia en Medellín donde se secaron a 50 - 60 °C durante tres días o hasta alcanzar peso constante. Las bolsas de papel se retiraron del horno y se dejaron enfriar a temperatura ambiente dentro de un laboratorio. Las pirámides se retiraron de la bolsa de papel y se les sacudió el exceso de sedimentos secos que permanecían en la superficie. Cada pirámide se pesó en una balanza analítica (0.0001 g) marca Shimadzu modelo AUY 220.

Para el experimento de 180 días, se enterraron pirámides en dos UE ubicadas en el centro de cada bloque entre el 6 y 8 de febrero de 2023. Una de las UE fue retirada entre 4 y 5 de mayo y otra fue retirada el 7 de agosto, lo cual permitiría la comparación pareada de la masa remanente entre 90 y 180 días, respectivamente.

Análisis de datos

La masa remanente (*MR*) de cada pirámide a los 90 días se expresó en términos porcentuales con respecto a la masa inicial. Se siguió el protocolo de análisis de exploración de datos propuesto por Zuur *et al.* (2010). Se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro) y homogeneidad de varianza (Levene). Dado que los datos no cumplieron con los requisitos para el uso de métodos paramétricos se utilizaron pruebas no paramétricas. En primer lugar se realizó una prueba de Mann-Whitney (MW) para comparar las muestras de *MR*

disks (Riascos and Blanco-Libreros, 2019). The same conclusion was reached by the authors of other previous studies (e.g., Twilley *et al.*, 1997; Ashton *et al.*, 1999). The carbon, nitrogen, phosphorous, cellulose, hemicellulose, and lignin contents of a green tea sample were estimated at the Analytical Chemistry Laboratory of the Molecular Studies Research Group (GIEM) of Universidad de Antioquia. The green tea used in the experiment had the following chemical characteristics: carbon: 43.9 %; nitrogen: 0.48 %; total phosphorous: 0.11 %, hemicellulose: 4.7 %; cellulose: 8.1 %; and lignin: 2.9 %.

For the 90-day experiment, the pyramids were buried between February 6th and 8th, and they were withdrawn between May 4th and 5th, 2023. After each pyramid was unearthed, excess sediment and water were removed, and each triplet was placed in a previously labeled paper bag. The paper bags were left to dry in the sun for two days in the field and then transferred to the workshop of Universidad de Antioquia's Herbarium (Medellín, Colombia), where they were dried at 50 - 60 °C for three days or until constant weight was reached. The paper bags were removed from the oven and allowed to cool to room temperature in a laboratory. The pyramids were withdrawn from the paper bags, and the excess dry sediments that remained on the surface was shaken off. Each pyramid was weighed in a Shimadzu AUY 220 analytical balance (0.0001 g).

For the 180-day experiment, pyramids were buried in two EUs located at the center of each block between February 6th and 8th, 2023. One of the EUs was withdrawn between May 4th and 5th, and the other on August 7th, thereby enabling the paired comparison of the remaining mass after 90 and 180 days, respectively.

Data analysis

Each pyramid's remaining mass (*RM*) after 90 days was expressed in percentage terms with respect to the initial mass. The data exploration analysis protocol proposed by Zuur *et al.* (2010) was followed. Normality (Shapiro) and variance homogeneity (Levene) tests were performed. Since the data did not meet the requirements for the use of parametric methods, non-parametric tests were conducted. Firstly, a Mann-Whitney test was performed to compare the *RM* samples between AI. Secondly, a Kruskal-Wallis test was conducted to compare the *RM* differences between the four blocks within each AI. Thirdly, we planned to apply a Friedman test (the non-parametric equivalent of the two-way analysis of variance) in order to analyze whether the four corners

entre AI. En segundo lugar se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (KW) para comparar las diferencias de *MR* entre los cuatro bloques dentro de cada AI. En tercer lugar se planeó realizar una prueba de Friedman (equivalente no-paramétrico al Análisis de Varianza de dos vías) para analizar si las cuatro esquinas dentro de los bloques provenían de la misma muestra; sin embargo, debido a las altas diferencias observadas entre bloques, cada uno se trató de manera independiente. En cada uno se realizó una prueba de MW para comparar las medianas entre esquinas. Finalmente, se realizó una prueba pareada de Wilcoxon para establecer si existían diferencias significativas entre las UE dentro de cada esquina. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete *ggstatsplot* en R Studio (Patil, 2021) y las funciones básicas *shapiro.test*, *var.test* y *wilcox.test*.

Para comparar la *MR* entre 90 y 180 días se calculó inicialmente la diferencia pareada del valor promedio de cada fecha y UE:

$$\Delta MR = MR_{90} - MR_{180}$$

No se sometió a prueba estadística la hipótesis que la diferencia era mayor que cero debido a que solamente se recuperaron seis de las ocho UE a los 180 días. Para incrementar el tamaño de muestra y el poder estadístico se compararon las *MR* de las pirámides de las UE pareadas del punto E entre 90 y 180 días ($n = 18$, en ambos casos) utilizando la prueba MW.

RESULTADOS

A los 90 días el valor promedio de la *MR* fue 63.6 % (desviación estándar, d.e.: 11.8 %, rango: 42 - 96 %, $n = 192$). La distribución de *MR* estuvo sesgada a la izquierda y existieron valores extremos altos (> 80 %), por lo tanto, no se ajustó a una distribución normal (Prueba de Shapiro: $W = 0.97$, $p < 0.0001$). Las dos AI presentaron homogeneidad de varianza ($F = 0.04$, grados de libertad del numerador y denominador son iguales: 191; $p < 0.0001$) y, de acuerdo con la prueba no-paramétrica de MW, sus medianas no presentaron diferencias significativas (Figura 3A; $W = 4327$; $p = 0.47$; $n = 192$). Por el contrario, los bloques dentro de cada AI no presentaron homogeneidad de varianza y sus medianas fueron significativamente diferentes (Figura 3B; KW: AI 1: $X^2_{(3)} = 22.08$; $p < 0.001$; $n = 96$; AI 2 $X^2_{(3)} = 17.47$; $p < 0.001$; $n = 96$). En el AI 1 el bloque 4 mostró un valor de *MR* significativamente más alto, mientras que los otros tres no presentaron diferencias significativas entre ellos (Figura 3B). En el AI 2 el bloque 1 y el 3 mostraron diferencias significativas (Figura 3B). Debido a la ausencia de diferencias

within the blocks stemmed from the same sample. However, given the large differences observed between the blocks, each of them was handled independently. In each block, a MW test was conducted in order to compare the means among corners. Finally, a paired Wilcoxon test was performed to determine whether there were significant differences between the EUs within each corner. All analyses were conducted using the *ggstatsplot* package in R Studio (Patil, 2021) and the basic functions *shapiro.test*, *var.test*, and *wilcox.test*.

To compare the *RM* after 90 and 180 days, we initially calculated the paired difference of the average value for each EU:

$$\Delta RM = RM_{90} - RM_{180}$$

The hypothesis that the difference was greater than 0 was not subjected to statistical testing because only six out of the eight UEs were recovered after 180 days. To increase the sample size and statistical power, we compared the *RM* of the pyramids in the paired EUs of point E after 90 and 180 days ($n = 18$ in both cases) using the MW test.

RESULTS

After 90 days, the mean *RM* value was 63.6 % (standard deviation, SD: 11.8 %, range: 42 - 96 %, $n = 192$). The *RM* distribution was skewed to the left, and there were high extreme values (> 80 %), which is why it did not fit a normal distribution (Shapiro test: $W = 0.97$, $p < 0.0001$). The two AI exhibited variance homogeneity ($F = 0.04$; the degrees of freedom of the numerator and the denominator are equal: 191; $p < 0.0001$), and, according to the non-parametric MW test, their medians showed no significant differences (Figure 3A; $W = 4327$; $p = 0.47$; $n = 192$). On the contrary, the blocks within each AI did not exhibit variance homogeneity, and their medians were significantly different (Figure 3B; KW: AI 1: $X^2_{(3)} = 22.08$; $p < 0.001$; $n = 96$; AI 2 $X^2_{(3)} = 17.47$; $p < 0.001$; $n = 96$). In AI 1, block 4 reported a significantly higher *RM* value, while the other three exhibited no significant differences between each other (Figure 3B). In AI 2, blocks 1 and 3 showed significant differences (Figure 3B). Given the lack of significant differences between AI, a unified comparison of the eight blocks was made, finding significant differences between six pairs (Figure S1; KW: $X^2_{(7)} = 37.61$; $p < 0.001$; $n = 192$). Within five out of the eight blocks, there was also significant variation between corners (Figure S2). In the three blocks where the difference was

significativas entre AI, se realizó una comparación unificada de los ocho bloques y se encontraron diferencias significativas entre seis pares (Figura S1; KW: $\chi^2_{(7)} = 37.61$; $p < 0.001$; $n = 192$). Dentro de cinco de los ocho bloques también existió una variación significativa entre las esquinas (Figura S2). En los tres bloques en los que la diferencia no fue significativa hubo una alta variabilidad dentro de las esquinas (Figura S2). La variabilidad dentro ellas fue dependiente del bloque. Aunque no hay diferencias significativas entre unidades de muestreo, sea en general o dentro de cada AI (Figura S3), las diferencias pareadas entre UE dentro de las esquinas fueron significativamente mayores que cero y fueron levemente mayores en el AI de referencia (Prueba de Wilcoxon; AI 1: mediana = 7.0 %; $V = 120.0$; $p < 0.0001$; $n = 16$; AI 2: mediana = 6.2 %; $V = 136.0$; $p < 0.0001$; $n = 16$; Figura S4). La diferencia general obtenida por el método de *bootstrap* fue de 6.9 % (Figura S5).

not significant, there was high variability within the corners (Figure S2). This variability depended on the block. Although there were no significant differences between sampling units, be it in general or within each AI (Figure S3), the paired differences between EUs within the corners were significantly greater than 0 and slightly higher in the reference AI (Wilcoxon test; AI 1: median = 7.0 %; $V = 120.0$; $p < 0.0001$; $n = 16$; AI 2: median = 6.2 %; $V = 136.0$; $p < 0.0001$; $n = 16$; Figure S4). The general difference obtained via the bootstrap method was 6.9 % (Figure S5).

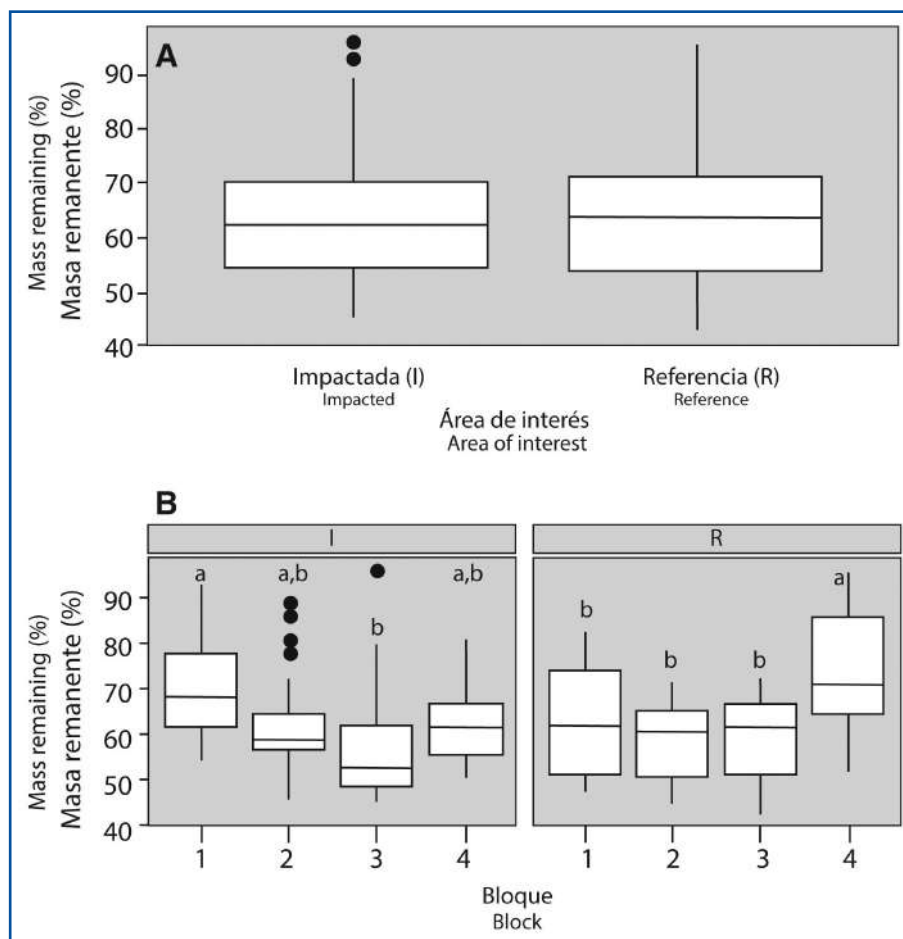


Figura 3. Diagrama de cajas y bigotes mostrando las diferencias en las distribuciones la masa remanente entre y dentro de AI. Se observan las medianas, los intercuartiles y los valores extremos (las líneas representan 1.5 veces el tamaño del intercuartil). Nótese que aunque no existen diferencias significativas entre AI (arriba), si existen diferencias significativas entre bloques dentro de cada una (abajo). El uso de una misma letra sobre la caja indica ausencia de diferencias estadísticamente significativas.

Figure 3. Box and whisker plot showing the differences in the distributions of remaining mass within and between AI. The medians, interquartiles, and extreme values are shown (the lines represent 1.5 times the size of the interquartile). Note that, even though there are no significant differences between AI (above), there are indeed significant differences between the blocks within each one. The use of the same letter above the box indicates a lack of statistically significant differences.

A los 180 días el promedio de *MR* fue 51.0 % ($n = 6$; d.e. = 7.8 %; **Figura S6**). Esto fue un 9.7 % menos que lo observado a los 90 días para las bolsas dentro de las UE replicadas en el punto central de cada cuadro ($MW = 246$, $p < 0.0001$, $n = 36$). No se encontraron dos UE porque fueron vandalizadas. Dado que una UE presentó un valor anormalmente alto (AI 2, bloque 2: 60.8 %), se excluyó de la estimación y el valor promedio corregido de *MR* para los 180 días fue 49.0 % (d.e. = 6.9 %). Aunque el tamaño de muestra de UE fue muy pequeño, se observaron diferencias de las tendencias centrales de *MR* a los 180 entre las áreas de interés (AI 1: 48.4 %; AI 2: 53.4 %; $n = 6$). Si se consideran todas las bolsas dentro de cada UE, para incrementar el tamaño de muestra, la diferencia entre los dos tiempos de duración del experimento no fue significativa en el AI 2 ($MW = 48$; $p = 0.54$; $n = 18$), pero si en la de AI 1 ($MW = 78$; $p < 0.0001$; $n = 18$).

DISCUSIÓN

Comparaciones con otros estudios e implicaciones para el estudio del funcionamiento ecosistémico

Aunque la calidad química del té verde predice una baja masa remanente a los 90 días, producto de una rápida descomposición, el presente estudio encontró un valor alto. Esto podría estar más influenciado por factores extrínsecos como las condiciones hidrológicas durante el periodo de estudio, más que por factores intrínsecos como la calidad química del tejido vegetal. La calidad química de las hojas de té verde colombiano fue consistente con la registrada previamente para material de otros orígenes geográficos ($C = 49$ %, $C:N = 12.2$; Keuskamp *et al.*, 2013; Duddigan *et al.*, 2020). Este contenido de C también se encuentra dentro del espectro observado en las especies de mangle presentes en el Caribe colombiano (Riascos y Blanco-Libreros, 2019). Finalmente, la concentración de C en las hojas de té verde colombiano es similar al encontrado en hojas de diferentes especies del género *Rhizophora* de todo el mundo (41 - 44 %), pero superior al encontrado en otras especies de mangle (Quadros y Zimmer, 2017; Quadros *et al.*, 2021). Por lo tanto, se puede concluir que la calidad química del té verde se encuentra dentro del espectro observado en los manglares de Colombia y el mundo.

El valor promedio de *MR* fue 64 % a los 90 días y de 49 % a los 180 días, lo cual implica que la descomposición fue muy lenta en el área durante tiempo de estudio. El valor de los 90 días fue

After 180 days, the average *RM* was 51.0 % ($n = 6$; $SD = 7.8$ %; **Figure S6**), 9.7 % lower than that observed after 90 days in the bags within the EUs replicated at the central point of each box ($MW = 246$, $p < 0.0001$, $n = 36$). Two EUs were not found because they were vandalized. Since one EU exhibited an anomalously high value (AI 2, block 2: 60.8 %), it was excluded from the estimation, and the corrected average *RM* value after 180 days was 49.0 % ($SD = 6.9$ %). Although the EU sample size was very small, differences between AI were observed in the central *RM* trends after 180 days (AI 1: 48.4 %; AI 2: 53.4 %; $n = 6$). If all the bags in each EU are considered to increase the sample size, the difference between the two experiment durations was not significant in A2 ($MW = 48$; $p = 0.54$; $n = 18$), unlike that of AI 1 ($MW = 78$; $p < 0.0001$; $n = 18$).

DISCUSSION

Comparison with other studies and implications for the study of ecosystem functioning

Although the chemical quality of green tea predicts a low *RM* after 90 days, as a result of rapid decomposition, this study found a high value. This could be influenced by extrinsic factors such as the hydrological conditions of the studied period, rather than by intrinsic factors such as the chemical quality of plant tissue. The chemical quality of Colombian green tea leaves was consistent with that previously recorded for material from other geographical origins ($C = 49$ %, $C:N = 12.2$; Keuskamp *et al.*, 2013; Duddigan *et al.*, 2020). This C content is also within the spectrum observed in the mangrove species present in the Colombian Caribbean (Riascos and Blanco-Libreros, 2019). Finally, the concentration of C in Colombian green tea leaves is similar to that found in leaves from different species of the genus *Rhizophora* around the world (41 - 44 %), but higher than that found in other mangrove species (Quadros and Zimmer, 2017; Quadros *et al.*, 2021). Therefore, it can be concluded that the chemical quality of green tea is within the spectrum observed in the mangroves of Colombia and the world.

The average *RM* values were 64 % after 90 days and 49 % after 180 days, implying a very slow decomposition in the area during the studied time. The value after 90 days was similar to that observed in a simultaneous experiment conducted in an urbanized mangrove near the study area (average \pm SD : 64.0 ± 10.3 %

similar al observado en un experimento simultáneo llevado a cabo en un manglar urbanizado cerca al área estudio (promedio \pm d.e.: 64.0 ± 10.3 % $n = 24$; datos sin publicar). Esto sugiere que el efecto de la temporada seca podría ser prevalente en toda la subregión norte del departamento de Sucre. Adicionalmente, el valor observado fue mayor que en un pastizal, también cercano, documentado durante un experimento simultáneo (promedio y d.e.: 40.6 ± 4.1 % $n = 24$; datos sin publicar), lo que sugiere un posible efecto de las condiciones de mayor salinidad y la menor oxigenación del sedimento en el manglar. Los valores observados de *MR* en el presente estudio también fueron mayores a los observados en manglares inundados durante la mayor parte de la duración de los experimentos en la Florida (Keuskamp *et al.*, 2013: 19 y 27 %), Australia (Trevathan-Tackett *et al.*, 2021: promedio: 30 %) y, en general, a nivel global (Djukic *et al.*, 2018: promedio: 37 %; rango: 11 - 63 %, $n = 6$). De hecho, Djukic *et al.* (2018) en su estudio global de comparación entre climas y biomas, encontraron que el mayor efecto en la baja descomposición se debe a la aridez climática, independientemente de la variación relacionada con el ecosistema.

La masa remanente observada a los 90 días en el presente estudio también superó la observada en experimentos con hojas de especies de mangle en Colombia y las Américas. Por ejemplo, Sierra-Rozo *et al.* (2009) encontraron 15 % de masa remanente al cabo de 15 semanas (3.8 meses) durante la temporada de lluvia en San Andrés. Sin embargo, ésta fue altamente variable entre localidades y entre especies (Cove: *R. mangle* 10 %; Smith Channel: *R. mangle* y *L. racemosa*: 45 %, Bahía Hooker: *R. mangle*: 25 %, *L. racemosa*: 10 %, *A. germinans*: 7 %). El efecto temporal sobre la descomposición de hojas de mangle ha sido informado en varios estudios. Loria-Naranjo *et al.* (2019) encontraron que *R. racemosa* alcanzó una masa remanente de 25 % al cabo de 90 días y encontró claras diferencias entre temporadas seca y lluviosa en dos sitios del Humedal Nacional Terraba-Sierpe en Punta Arenas, Costa Rica. Twilley *et al.* (1997), estuario del río Guayas, Ecuador y Aké-Castillo *et al.* (2006), Laguna La Mancha, Veracruz, México encontraron mayores tasas de descomposición de *R. mangle* durante la temporada de lluvia que durante la seca. Aké-Castillo *et al.* (2006) hallaron una masa remanente de 30 - 50 % al cabo de 150 días en *R. mangle*. Finalmente, Pradisty *et al.* (2021) encontraron una masa remanente de 5 - 60 % al cabo de 60 días en diferentes especies de mangles en Malasia. Los anteriores estudios demuestran que la descomposición de hojas de mangles es altamente variable, influenciada por las condiciones climáticas

$n = 24$; unpublished data). This suggests that the effect of the dry season could be prevalent throughout the northern sub-region of the department of Sucre. In addition, the observed value was higher than that of a nearby pasture, also documented during a simultaneous experiment (mean and SD: 40.6 ± 4.1 %, $n = 24$; unpublished data), suggesting a possible effect of higher salinity conditions and lower oxygenation of the sediment in the mangrove. The *RM* values observed in this study were also higher than those in other mangroves that were flooded during most of the experiments in Florida (Keuskamp *et al.*, 2013: 19 and 27 %), Australia (Trevathan-Tackett *et al.*, 2021: average: 30 %), and, in general, at a global level (Djukic *et al.*, 2018: average: 37 %; range: 11 - 63 %, $n = 6$). In fact, in their global study comparing climates and biomes, Djukic *et al.* (2018) found that the greatest effect on low decomposition was caused by climatic aridity, regardless of ecosystem-related variation.

The *RM* observed after 90 days in this study also exceeded that of experiments with leaves of mangrove species in Colombia and the Americas. For example, Sierra-Rozo *et al.* (2009) found 15 % *RM* after 15 weeks (3.8 months) during the rainy season in San Andrés, albeit with high variability between localities and species (Cove: *R. mangle* 10 %; Smith Channel: *R. mangle* and *L. racemosa*: 45 %, Hooker Bay: *R. mangle*: 25 %, *L. racemosa*: 10 %, *A. germinans*: 7 %). The temporal effect on mangrove leaf decomposition has been reported in several studies. Loria-Naranjo *et al.* (2019) found that *R. racemosa* achieved a *RM* of 25 % after 90 days, as well as clear differences between the dry and rainy seasons in two sites of the Terrabá-Sierpe National Wetland in Puntarenas, Costa Rica. Twilley *et al.* (1997), estuary of the Guayas River, Ecuador and Aké-Castillo *et al.* (2006), La Mancha Lagoon, Veracruz, Mexico found higher *R. mangle* decomposition rates during the rainy season, in comparison with the dry one. Aké-Castillo *et al.* (2006) found a *RM* of 30 - 50 % after 150 days in *R. mangle*. Finally, Pradisty *et al.* (2021) found a *RM* of 5 - 60 % after 60 days in different mangrove species of Malaysia. The aforementioned studies demonstrate that the decomposition of mangrove leaves is highly variable and influenced by climatic and hydrological conditions as well as by the mangrove species

e hidrológicas y la especie de mangle (*i.e.* calidad química y otros rasgos). Por lo tanto, la utilización de bolsas de té verde ayuda a la estandarización de la calidad para los estudios interesados en evaluar los factores extrínsecos, sea en el espacio o el tiempo.

El valor de MR a los 180 días fue menor que a los 90 días, según lo esperado, pero esto pudo ser acelerado debido a que llovió anómalamente entre junio y julio, sugiriendo el efecto de la lixiviación y la reactivación del metabolismo microbiano. Sin embargo, no fue una diferencia tan alta como la esperada, lo cual sugiere que la descomposición redujo la masa a un punto significativamente bajo aun durante los primeros 90 días predominantemente secos. Esto también sugiere que la fase lenta se alcanzó o que el efecto de la aridez es persistente sobre la microbiota del sistema estudiado. El valor de MR probablemente esté por debajo de 49 % (valor corregido observado a los 180 días); sin embargo, para estimarlo se recomienda llevar a cabo experimentos a lo largo de más de dos años como lo sugiere el protocolo de *TeaComposition Initiative* (Djukic *et al.*, 2018; Trevathan-Tackett *et al.*, 2021). Adicionalmente, se recomienda diseñar experimentos para registrar el efecto de la inundación durante el período de lluvia y también comparar entre años El Niño y La Niña dada la importancia de la Oscilación del Sur en la regulación de procesos ecológicos en los manglares del Caribe colombiano (Riascos y Blanco-Libreros, 2019).

En el área de estudio de Rincón del Mar se hipotetiza que las condiciones semi-áridas promueven no solo una baja tasa de descomposición sino una alta incorporación de C a los sedimentos y eventualmente su captura o secuestro. Se podría afirmar conservativamente que la MR_{180} del té verde contiene un 44 % de C, lo que daría cuenta del orden de magnitud que potencialmente se incorpora a los sedimentos (21.6 % de la masa inicial). Sin embargo, dada la recalcitrancia de la materia orgánica remanente (Cragg *et al.*, 2020), el valor podría ser superior. Se recomienda hacer mediciones de C en el material remanente a los 90 y 180 días.

Adicionalmente, asumiendo que la tasa anual de caída de hojarasca sea similar a la observada en manglares de bahía Chengue (Magdalena) dominados por *A. germinans* (Rodríguez *et al.*, 2004; 5.2 Mg ha⁻¹ año⁻¹ con un 66 % de contribución de las hojas), se estima que se incorporarían a los sedimentos entre 0.59 y 0.72 MgC ha⁻¹ año⁻¹ (asumiendo 0.43 de factor de contenido de C foliar y un rango de 0.40 a 0.49 de factor de material detrítico remanente a los 12 meses, valores equivalentes a los encontrados en el presente estudio). Se recomienda realizar experimentos

(*i.e.*, chemical quality and other traits). Therefore, the use of green tea bags aids in quality standardization for studies interested in evaluating extrinsic factors, be it in space or over time.

The RM value after 180 days was lower than that after 90 days, as expected, but this could be accelerated by anomalous rainfall between June and July, suggesting the effect of leaching and the reactivation of microbial metabolism. However, it was not as large a difference as expected, which suggests that decomposition reduced the mass to a significantly low point even during the first 90 predominantly dry days. This also suggest that the slow phase was reached, or that the effect of aridity is persistent on the microbiota of the studied system. The RM value is likely below 49 % (corrected value, as observed after 180 days). However, in order to estimate it, we recommend conducting experiments lasting more than two years, as suggested by the *TeaComposition Initiative's* protocol (Djukic *et al.*, 2018; Trevathan-Tackett *et al.*, 2021). Furthermore, we recommend designing experiments to record the effect of flooding during the rainy periods and make comparisons between El Niño and La Niña years, given the importance of the Southern Oscillation in the regulation of ecological processes in the mangroves of the Colombian Caribbean (Riascos and Blanco-Libreros, 2019).

In the study area of Rincón del Mar, we hypothesize that the semi-arid conditions not only promote decomposition rate, but also a high incorporation of C into the sediments, and eventually its capture or sequestration. It could be conservatively stated that the RM_{180} of green tea contains approximately 44 % C, which would attest to the order of magnitude that is potentially incorporated into the sediments (21.6 % of the initial mass). However, given the recalcitrance of the remaining organic matter (Cragg *et al.*, 2020), the value could be higher. We recommend performing measurements of C in the remaining material after 90 and 180 days.

In addition, assuming that the annual litterfall rate is similar to that observed in mangroves of the Chengue Bay (Magdalena), which are dominated by *A. germinans* (Rodríguez *et al.*, 2004; 5.2 Mg ha⁻¹ year⁻¹, with a 66 % contribution of leaves), it is estimated that 0.59 - 0.72 MgC ha⁻¹ year⁻¹ could be incorporated into the sediments (assuming a 0.43 foliar C content factor and a range between 0.40 and 0.49 for the remaining detrital material factor after 12 months – these values are equivalent to those found in this study). We recommend conducting foliar decomposition experiments while simultaneously using green

de descomposición foliar utilizando simultáneamente té verde y especies de mangles observados en la zona (*A. germinans*, *R. mangle*, *L. racemosa* y *C. erectus*), junto con estimaciones de caída de hojarasca para cuantificar la incorporación potencial de C a los sedimentos, y no asumir tasas de caída de otras regiones climáticas del Caribe colombiano (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2004; 2010; Riascos y Blanco-Libreros, 2019; Adame *et al.*, 2024).

Variación espacial y el potencial papel de la microbiota

El presente estudio permitió establecer que existe una alta variabilidad espacial de *MR* dentro de *AI* y una ausencia de diferencias entre ellas, contrario a lo esperado debido a los contrastes en cobertura de dosel. Al interior de algunos bloques también existió una alta variabilidad espacial, lo que demuestra que la variación de grano fino (centímetros dentro de 1 m²) es significativa. Variables independientes como la topografía, presencia de raíces, densidad aparente, y físico-químicas (salinidad, concentración de oxígeno disuelto, pH, potencial de óxido-reducción, contenido de nutrientes, particularmente N, y concentración de hierro) son algunas variables que afectan las tasas de descomposición mediadas por la actividad microbiana, particularmente el papel relativo de hongos y bacterias (Holguín *et al.*, 2001; Keuskamp *et al.*, 2015; Cragg *et al.*, 2020). La descomposición de la hojarasca de cualquier bioma está influenciada por factores que operan a diferentes niveles de la jerarquía espacial desde la extensión global hasta la local, lo que se conoce como el modelo jerárquico de la descomposición (Lavelle *et al.*, 1993; Aerts, 1997; Bradford *et al.*, 2017; Canessa *et al.*, 2020). El clima es el principal modulador a escalas globales y regionales, mientras que la química del material vegetal (tipo de hojarasca o sustrato) y la biota descomponedora son los principales factores a escala local. En los manglares no se ha sometido a prueba el modelo jerárquico. El estudio de Trevathan-Tackett *et al.* (2021) ha sido el de mayor extensión geográfica pero la falta de replicación a lo largo del gradiente latitudinal y una baja replicación dentro de cada localidad (dos bloques y dos bolsas por bloque) impidieron someter a prueba las contribuciones de factores en diferentes niveles de la jerarquía espacial. Los resultados del presente estudio demuestran que es importante replicar entre y dentro de bloques, incluyendo unidades experimentales replicadas y seudoréplicas debido a que ayuda a parametrizar el error experimental, para poder evaluar dicho modelo jerárquico.

Los diseños experimentales anidados podrían ayudar a someter a prueba el modelo jerárquico de la descomposición en manglares y

tea and mangrove species observed in the area (*A. germinans*, *R. mangle*, *L. racemosa*, and *C. erectus*), together with litterfall estimations, in order to quantify the potential incorporation of C into the sediments and avoid assuming litterfall rates from other climatic regions of the Colombian Caribbean (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2004; 2010; Riascos and Blanco-Libreros, 2019; Adame *et al.*, 2024).

Spatial variation and the potential role of microbiota

This study allowed determining that there is a high spatial variability in *RM* within the *AI*, as well as a lack of differences between them, contrary to expectations given the contrasts in canopy cover. Within some blocks, there was also high spatial variability, demonstrating that the variations in fine grain (centimeters within 1 m²) are significant. Independent variables such as topography, root presence, apparent density, and physicochemical characteristics (salinity, dissolved oxygen concentration, pH, oxidation-reduction potential, nutrient content – particularly N –, and iron concentration) are among the variables that affect the decomposition rate, driven by microbial activity, highlighting the relative role of fungi and bacteria (Holguín *et al.*, 2001; Keuskamp *et al.*, 2015; Cragg *et al.*, 2020). Litter decomposition in any biome is influenced by factors operating at different levels of the spatial hierarchy, from the global to the local, in what is known as the hierarchical decomposition model (Lavelle *et al.*, 1993; Aerts, 1997; Bradford *et al.*, 2017; Canessa *et al.*, 2020). Climate is the main modulator on global and regional scales, while the chemistry of plant material (litter type or substrate) and the decomposer biota are the main factors on the local scale. The study by Trevathan-Tackett *et al.* (2021) has been the most geographically extensive, but the lack of replication within each locality (two blocks and two bags per block) prevented testing the contributions of factors at different levels of the spatial hierarchy. The results of this study demonstrate that it is important to replicate between and within blocks, including replicated EUs and pseudo-replicas, as this helps to parameterize the experimental error, in order to enable the evaluation of said hierarchical model.

Nested experimental designs could help to test the hierarchical model for decomposition in mangroves as well as the role of microorganisms. For example, Riascos and Blanco-Libreros (2019) found a high variability in the mass loss of *R. mangle* senescent leaf disks between and within geofoms in a bay

el papel de los microorganismos. Por ejemplo, [Riascos y Blanco-Libreros \(2019\)](#) encontraron una alta variabilidad de la pérdida de masa de discos de hojas senescentes de *R. mangle* entre y dentro de geoformas en una bahía en el delta del río Atrato. Adicionalmente, encontraron diferencias entre tratamientos de tamaño de ojo de malla anidados en el nivel más fino de la jerarquía espacial, es decir la posición superficial o enterrada, lo que sugirió una modulación de la descomposición microbiana por el potencial de óxido-reducción del medio, en ambientes donde los macroinvertebrados no juegan un papel importante. Todo esto sugiere que en el mediano plazo (3 - 12 meses), tiempo relevante para la incorporación de carbono en los sedimentos, debe comprenderse mejor el papel de los microorganismos, tales como hongos y bacterias. De hecho, [Loría-Naranjo et al. \(2019\)](#) encontraron que durante 120 días de observación, las hojas de *R. racemosa* incrementaron su contenido de N sugiriendo la colonización microbiana, alcanzando una asíntota a los 60 días.

Las bolsas de té han sido un modelo para el estudio de microorganismos en el suelo y en sedimentos. Por ejemplo, [Keuskamp et al. \(2015\)](#), en un estudio realizado en manglares de Belice y Florida, encontraron que los microorganismos detritívoros están limitados por N aun en sitios donde el crecimiento de los árboles está limitado por P. Adicionalmente, el té verde sometido a descomposición también puede ser objeto de estudios metagenómicos para establecer la identidad de las comunidades microbianas. Aunque solamente existe un solo estudio en manglares ([Trevathan-Tackett et al., 2021](#)), esta técnica ha sido ampliamente utilizada en ecosistemas terrestres ([Sapp et al., 2019](#); [Daebeler et al., 2022](#)). Finalmente, la medición de tasas de descomposición y factores de estabilización a la par de la determinación de la composición y estructura de comunidades microbianas en experimentos con bolsas de té mejora la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas mediante el uso de análisis de ruta o modelos de ecuaciones estructurales ([Wang et al., 2019](#); [Fanin et al., 2020](#); [Trevathan-Tackett et al., 2021](#); [Pingel et al., 2022](#)).

Colaboración científica y ciencia ciudadana

El método de las bolsas de té también ha demostrado la importancia de la colaboración entre científicos y entre éstos y ciudadanos. Por ejemplo, [Fanin et al. \(2020\)](#) dispersaron bolsas en 99 bosques de Francia. *TeaComposition* y *Teatime4Science* son dos consorcios globales que han demostrado el valor de la colaboración internacional utilizando las bolsas de té ([Djukic et al.,](#)

of the Atrato River delta. In addition, they found differences between mesh eye size treatments nested at the finest level of the spatial hierarchy, *i.e.*, the superficial or buried position, suggesting a modulation of microbial decomposition due to the oxidation-reduction potential of the medium, in environments where macro-invertebrates do not play an important role. All this suggests that, in the medium term (3 - 12 months), a relevant time for the incorporation of carbon into sediments, the role of microorganisms such as fungi and bacteria must be better understood. In fact, [Loría-Naranjo et al. \(2019\)](#) found that, over 120 days of observation, *R. racemosa* leaves increased their N content, suggesting microbial colonization, reaching an asymptote after 60 days.

Tea bags constitute a model for studying microorganisms in the soil and sediments. For example, in a study conducted in mangroves of Belize and Florida, [Keuskamp et al. \(2015\)](#) found that detritivorous microorganisms are limited by N even at sites where tree growth is limited by P. In addition, green tea undergoing decomposition can also be the subject of metagenomic studies aimed at determining the identity of microbial communities. Although there is only one study in mangroves ([Trevathan-Tackett et al., 2021](#)), this technique has been widely used in terrestrial ecosystems ([Sapp et al., 2019](#); [Daebeler et al., 2022](#)). Finally, measuring decomposition rates and stabilization factors while determining the composition and structure of microbial communities in experiments with tea bags enhances the understanding of ecosystem functioning by means of path analysis or structural equation models ([Wang et al., 2019](#); [Fanin et al., 2020](#); [Trevathan-Tackett et al., 2021](#); [Pingel et al., 2022](#)).

Scientific collaboration and citizen science

The tea bag method has also demonstrated the importance of collaboration between scientists as well as between them and citizens. For example, [Fanin et al. \(2020\)](#) dispersed bags in 99 forests of France. *TeaComposition* and *Teatime4Science* are two global consortia that have demonstrated the value of international collaboration using tea bags ([Djukic et al., 2018, 2021](#); [Sarneel et al., 2024](#)). The urban realm has also been a setting for international scientific collaboration (*e.g.*, [Pouyat et al., 2017](#)). Finally, in several countries, there are examples of citizen

2018, 2021; Sameel *et al.*, 2024). El ámbito urbano también ha sido un escenario de colaboración científica internacional (e.g. Pouyat *et al.*, 2017). Finalmente, existen ejemplos de ciencia ciudadana y escolar basadas en el método de las bolsas de té en varios países (Duddigan *et al.*, 2020; Sandén *et al.*, 2020, 2021; Pino *et al.*, 2021; Daebeler *et al.*, 2022).

El gradiente latitudinal es el más importante a nivel global en la determinación de las tasas de descomposición (Powers *et al.*, 2009, Ostergard *et al.*, 2021), lo cual también aplica a los manglares (Simpson *et al.*, 2023), por lo tanto es necesaria la colaboración científica para estudiarlo. A pesar de encontrarse dentro la zona tropical, el gradiente latitudinal observado a lo largo de las costas de Colombia es útil para someter a prueba las hipótesis existentes sobre los controles intrínsecos y extrínsecos de la descomposición y la incorporación de C en los sedimentos (e.g. Stagg *et al.*, 2017; Vinh *et al.*, 2020; Adame *et al.*, 2024; Anderson *et al.*, 2024). Por ejemplo, en el Caribe colombiano los manglares se encuentran dispersos a lo largo de un gradiente climático que se extiende desde condiciones semi-húmedas (Urabá) hasta áridas (La Guajira) (Riascos y Blanco-Libreros, 2019; Blanco-Libreros *et al.*, 2022; Hernández-Escobar *et al.*, 2022). El estudio de Trevathan-Tackett *et al.* (2021) en los manglares de Australia encontró que las tasas de descomposición varían en función de la temperatura media anual, de la salinidad y del régimen de inundación. En el Caribe colombiano también existe un potencial para involucrar a los ciudadanos (incluyendo comunidades escolares) en el monitoreo y estudio de manglares urbanos. Finalmente, se espera que este método pueda promover los estudios sobre descomposición en ecosistemas de manglar en el país, el cual es un área geográfica con déficit de información, tal como lo demuestra una revisión bibliográfica reciente (Simpson *et al.*, 2023), pero ello no significa abandonar los estudios de descomposición de hojas de especies de mangle, sino armonizarlos con este estándar, tal como se ha hecho en bosques terrestres (Didion *et al.*, 2016).

En conclusión, el método de descomposición de bolsas de té verde captura la dinámica de la materia foliar del manglar, permite estimar la condición promedio de manera robusta y es útil para establecer los patrones de variabilidad espacial. Se estimó que el valor de masa remanente a los 90 días fue 63.6 ± 11.8 % (promedio \pm d.e.), sin diferencias estadísticas entre áreas de interés (AI 1: 64.1 ± 12.1 %; AI 2: 63.2 ± 11.6 %) pero con una gran variabilidad al interior (entre y dentro de los bloques; rango total: 42 - 96 %; n = 192). Esto

and school science based on the tea bag method (Duddigan *et al.*, 2020; Sandén *et al.*, 2020, 2021; Pino *et al.*, 2021; Daebeler *et al.*, 2022).

At the global level, the latitudinal gradient is the most important in determining decomposition rates (Powers *et al.*, 2009, Ostergard *et al.*, 2021), which also applies to mangroves (Simpson *et al.*, 2023). Therefore, scientific collaboration is necessary for further study. Despite being within the tropical zone, the latitudinal gradient observed along the coasts of Colombia is useful for testing the existing hypotheses regarding the intrinsic and extrinsic controls of decomposition and C incorporation in sediments (e.g., Stagg *et al.*, 2017; Vinh *et al.*, 2020; Adame *et al.*, 2024; Anderson *et al.*, 2024). For example, in the Colombian Caribbean, mangroves are scattered along a climatic gradient that ranges from semi-humid (Urabá) to arid (La Guajira) conditions (Riascos and Blanco-Libreros, 2019; Blanco-Libreros *et al.*, 2022; Hernández-Escobar *et al.*, 2022). In the study by Trevathan-Tackett *et al.* (2021) on the mangroves of Australia, it was found that decomposition rates vary as a function of the mean annual temperature, salinity, and the flooding regime. In the Colombian Caribbean, there is also potential to involve citizens (including school communities) in the monitoring and study of urban mangroves. Finally, it is expected that this method is able to promote studies on decomposition in the country's mangrove ecosystems, which are geographic areas with an information deficit, as demonstrated by a recent bibliographic review (Simpson *et al.*, 2023). This, however, does not mean abandoning studies on mangrove species leaf decomposition, but rather harmonizing them with this standard, as has been done in terrestrial forests (Didion *et al.*, 2016).

In conclusion, the green tea bag decomposition method captures the dynamics of mangrove foliar material, allows for a robust estimation of average conditions, and is useful in determining spatial variability patterns. We estimated the RM value after 90 days to be 63.6 ± 11.8 % (average \pm SD), with no statistical differences between AI (AI 1: 64.1 ± 12.1 %; AI 2: 63.2 ± 11.6 %) but with high variability within them (between and within the blocks; total range: 42 - 96 %; n = 192). This reveals the need for greater efforts in reducing the experimental error in mangrove decomposition studies by means of nested experimental designs involving a larger number of replicas. We observed a small but significant difference in the average RM after 90 and 180 days in the paired EUs (60.7 ± 5.9 % and 49.0 ± 6.9 %, respectively),

pone de manifiesto que es necesario hacer un mayor esfuerzo para acotar el error experimental en los estudios de descomposición en manglar, mediante el uso de diseños de experimentales anidados y con un mayor número de réplicas. Se observó una diferencia pequeña pero significativa de la masa remanente promedio entre 90 y 180 días en las unidades experimentales pareadas ($60.7 \pm 5.9\%$ y $49.0 \pm 6.9\%$, respectivamente), lo que sugiere que la descomposición de la materia entró en la fase lenta (no obstante una gran variación de micro-escala). Se sugiere realizar estudios de mediciones repetidas a mediano y largo plazo con suficientes réplicas para incrementar el poder estadístico y para compensar las pérdidas por factores no controlados (e.g. disturbios naturales y antropogénicos, y vandalismo). Finalmente, esta propuesta (tipo de bolsas de té y diseño de experimentos anidados) tiene el potencial de ampliarse a escalas espaciales desde la local hasta la nacional mediante proyectos de colaboración científica, ciencia ciudadana y ciencia escolar.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se realizó durante el año sabático del autor, quien agradece a Condominio Balsillas S.A., Agrícola Himalaya y al Taller del Herbario de la Universidad de Antioquia. También se agradece a Luis Guillermo Berrio-Ocón por el apoyo en el campo y a Erica Buitrago, Susana Ríos, Mariana Álvarez, Alejandro Grajales, Luis Fernando Franco y Edwin Mora de la Universidad de Antioquia por el apoyo en laboratorio y a Sara R. López-Rodríguez por la edición de las figuras. Se agradece la retroalimentación durante el *Sixth Mangrove Macrobenthos and Management Conference* (MMM6) y los comentarios de los dos evaluadores anónimos.

suggesting that the decomposition of matter entered the slow phase (despite a large micro-scale variation). We recommend conducting studies that involve repeated measurements in the medium and long term, with sufficient replicas, in order to increase statistical power and compensate for losses due to non-controlled factors (e.g., natural and anthropogenic disturbances as well as vandalism). Finally, this proposal (tea bag type and nested experiments design) has the potential to expand to local and national spatial scales through scientific collaboration, citizen science, and school science projects.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was conducted during the author's sabbatical year, who thanks the Balsillas Condominium S.A., Agrícola Himalaya, and the workshop of Universidad de Antioquia's Herbarium. He also thanks Luis Guillermo Berrio-Ocón for his field support; Erica Buitrago, Susana Ríos, Mariana Álvarez, Alejandro Grajales, Luis Fernando Franco, and Edwin Mora from Universidad de Antioquia for the support provided in the lab; and Sara R. López-Rodríguez for editing the Figures. He thanks the feedback received during the *Sixth Mangrove Macrobenthos and Management Conference* (MMM6), as well as the comments of the two anonymous reviewers.

REFERENCIAS / LITERATURE CITED

- Adame, M. F., N. Cormier, P. Taillardat, N. Iram, A. Rovai, T. M. Sloey, E. S. Yando, J. F. Blanco-Libreros, M. Arnaud, T. Jennerjahn, C. E. Lovelock, D. Friess, G. M. S. Reithmaier, C. A. Buelow, S. M. Muhammad-Nor, R. R. Twilley and R. A. Ribeiro. 2024. Deconstructing the mangrove carbon cycle: Gains, transformation, and losses. *Ecosphere*, 15: e4806. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4806>
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos*, 79: 439–449. <https://doi.org/10.2307/3546886>
- Aké-Castillo, J. A., G. Vásquez and J. López-Portillo. 2006. Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 559: 101–111. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-0959-x>
- Anderson, K. J., J. S. Kominoski and J. P. Sah. 2024. Intrinsic and extrinsic drivers of organic matter processing along phosphorus and salinity gradients in coastal wetlands. *J. Ecol.*, 112: 1313–1325. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14302>
- Ashton, E. C., P. J. Hogarth and R. Ormond. 1999. Breakdown of mangrove leaf litter in a managed mangrove forest in Peninsular Malaysia. *Hydrobiologia*, 413: 77–88.
- Bärlocher, F., M. O. Gessner and M. A. S. Graça. 2020. Methods to study litter decomposition. A practical guide. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-30515-4>
- Blanco-Libreros, J. F., S. R. López-Rodríguez, A. M. Valencia-Palacios, G. F. Pérez-Vega and R. Álvarez-León. 2022. Mangroves from rainy to desert climates: Baseline data to assess future changes and drivers in Colombia. *Front. For. Glob. Change*, 5: 772271. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.772271>
- Bradford, M. A., G. F. Veen, A. Bonis, E. M. Bradford, A. T. Classen, J. C. Cornelissen, T. W. Crowther, J. R. De Long, G. T. Freschet, P. Kardol, M. Manrubia-Freixa, D. S. Maynard, G. S. Newman, R. P. Logtestijn, M. Viketoft, D. A. Wardle, W. R. Wieder, S. A. Wood and W. H. van der Putten. 2017. A test of the hierarchical model of litter decomposition. *Nat. Ecol. Evol.* 1: 1836–1845. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0367-4>
- Canessa, R., L. van den Brink, A. Saldaña, R. S. Rios, S. Hattenschwiler, C. W. Mueller, I. Prater, K. Tieldborger and M. Y. Bader. 2020. Relative effects of climate and litter traits on decomposition change with time, climate and trait variability. *J. Ecol.*, 109: 447–458. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13516>
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *Am. Nat.*, 154: 449–68.
- Cragg, S. M., D. A. Friess, L. G. Gillis, S. M. Trevathan-Tackett, O. M. Terrett, J. E. M. Watts, D. L. Distel and P. Dupree. 2020. Vascular-plant detritus is a globally significant contributor to marine carbon fluxes and sinks. *Ann Rev Mar Sci.*, 12: 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095333>
- Daebeler, A., E. Petrová, E. Kinz, S. Grausenburger, H. Berthold, T. Sandén and R. Angel. 2022. Pairing litter decomposition with microbial community structures using the Tea Bag Index (TBI). *Soil*, 8: 163–176. <https://doi.org/10.5194/soil-8-163-2022>
- Dahdouh-Guebas, F., J. G. Kairo, R. De Bondt and N. Koedam. 2007. Pneumatophore height and density in relation to micro-topography in the grey mangrove *Avicennia marina*. *Belg. J. Botany*, 140: 213–221. <http://www.jstor.org/stable/20794640>
- Didion, M., A. Repo, J. Liski, M. Forsius, M. Bierbaumer and I. Djukic. 2016. Towards harmonizing leaf litter decomposition studies using standard tea bags: a field study and model application. *Forests*, 7: 167. <https://doi.org/10.3390/f7080167>
- DiNitto, D., F. Dahdouh-Guebas, J. G. Kairo, H. Declair and N. Koedam. 2008. Digital terrain modelling to investigate the effects of sea level rise on mangrove establishment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 356: 175–188.
- Djukic, I., S. Kepfer-Rojas, I. K. Schmidt, K. S. Larsen, C. Beier, B. Berg, K. Verheyen and TeaComposition. 2018. Early stage litter decomposition across biomes. *Sci. Total Environ.*, 628–629: 1369–1394. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.012>
- Djukic, I., S. Kepfer-Rojas, I. Kappel-Schmidt, K. Steenberg Larsen, C. Beier, B. Berg, K. Verheyen, S.M. Trevathan-Tackett, P.I. Macreadie, M. Bierbaumer, G. Patoine, N. Eisenhauer, C.A. Guerra, F.T. Maestre, F. Hagedorn, A. Oggioni, C. Bergami, B. Magagna, T.O. Kwon and H. Shibata. 2021. The TeaComposition initiative: unleashing the power of international collaboration to understand litter decomposition. *Soil organisms*, 93: 73–78. <https://doi.org/10.25674/so93iss1pp73>
- Duddigan, S., P. D. Alexander, L. J. Shaw, T. Sandén and C. D. Collins. 2020. The Tea Bag Index—UK: Using citizen/community science to investigate organic matter decomposition rates in domestic gardens. *Sustainability*, 12: 6895. <https://doi.org/10.3390/su12176895>
- Fanin, N., S. Bezaud, J. M. Sarneel, S. Cecchini, M. Nicolas and L. Augusto. 2020. Relative importance of climate, soil, and plant functional traits during the early decomposition stage of standardized litter. *Ecosystems*, 23: 1004–1018. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z>
- Friesen, S. D., C. Dunn and C. Freeman. 2018. Decomposition as a regulator of carbon accretion in mangroves: A review. *Ecol. Eng.*, 114, 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.06.069>
- Galeano-Galeano, E., J. E. Mancera-Pineda and J. H. Medina-Calderón. 2010. Efecto del sustrato sobre la descomposición de hojarasca en tres especies de mangle en la Reserva de Biosfera Seaflower, Caribe colombiano. *Caldasia*, 32: 411–424.
- Hernández-Escobar, L. A., C. Granados-Martínez y R. M. Fuentes-Reinés. 2022. Descomposición acuática de la hojarasca foliar en tres especies de mangle en la desembocadura del río Ranchería (Brazo Riño) y su relación con los macroinvertebrados en el municipio de Riohacha, Departamento de La Guajira. *Ciencia e Ingeniería*, 9: e6709388.
- Holguín, G., P. Vázquez P. and Y. Bashan. 2001. The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview. *Biol. Fertil. Soils*, 33: 265–78.
- Keuskamp, J. A., B. J. J. Dingemans, T. Lehtinen, J. M. Sarneel and M. M. Hefting. 2013. Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods Ecol. Evol.*, 4: 1070–1075. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12097>

- Keuskamp, J., M. M. Hefting, B. J. J. Dingemans, J. T. A. Verhoeven and I. C. Feller. 2015. Effects of nutrient enrichment on mangrove leaf litter decomposition. *Sci. Total Environ.*, 508: 402-410. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.11.092>
- Kwon, T., H. Shibata, S. Kepfer-Rojas, I. K. Schmidt, K. S. Larsen, C. Beier C, B. Berg, K. Verheyen, J-F. Lamarque, F. Hagedorn, N. Eisenhauer, I. Djukic and TeaComposition Network. 2021. Effects of climate and atmospheric nitrogen deposition on early to mid-term stage litter decomposition across biomes. *Front. For. Glob. Change* 4: 678480. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.678480>
- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin and A. Spain. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130–150. <https://doi.org/10.2307/2389178>
- Loría-Naranjo, M., J.A. Sibaja-Cordero and J. Cortés. 2019. Mangrove leaf litter decomposition in a seasonal tropical environment. *J. Coastal Res.*, 35: 122–129. <https://www.jstor.org/stable/26568599>
- Middleton, B.A. and K. L. McKee. 2001. Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *J. Ecol.*, 89: 818–828.
- Ostergard, R., C. Restrepo, J. W. Dalling, P. H. Martin, I. Abiem, S. Aiba, E. Alvarez-Dávila, R. Aragón, M. Ataroff, H. Chapman, A.Y. Cueva-Agila, B. Fadrique, R.D. Fernández, G. González, S.G. Gotsch, A. Häger, J. Homeier, C. Iñiguez-Armijos, L.D. Llambí, G.W. Moore, R. Reese-Næsberg, L.N. Poma-López, P. Vieira-Pompeu, J.R. Powell, J.A. Ramírez Correa, K. Scharnagl, C. Tobón and C.B. Williams. 2021. Litter decomposition rates across tropical montane and lowland forests are controlled foremost by climate. *Biotropica*, 54: 309-326. <https://doi.org/10.1111/btp.13044>
- Patil, I. 2021. Visualizations with statistical details: The 'ggstatsplot' approach. *JOSS*, 6: 3167. <https://doi.org/10.21105/joss.03167>
- Pingel, M., A. Reineke and I. Leyer. 2023. Disentangling the mixed effects of soil management on microbial diversity and soil functions: A case study in vineyards. *Sci. Rep.* 13, 3568. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30338-z>
- Pino, V., A. McBratney, E. O'Brien and W. Ng. 2021. Boosting soil citizen-science using Tea Bag Index method towards soil security in Australia. *Soil Secur.*, 5: 100016. <https://doi.org/10.1016/j.soisec.2021.100016>
- Pouyat, R.V., H. Setälä, I. D. Szlavecz, S. C. Yesilonis, H. Erzsébet, S. Yarwood, D.J. Kotze, M. Dombos, M.P. McGuire and T.H. Whitlow. 2017. Introducing GLUSEEN: a new open access and experimental network in soil ecology. *J. Urban Ecol.* 3: 1-10. <https://doi.org/10.1093/jue/jux002>
- Powers, J. S., R. A. Montgomery, E. C. Adair, F. Q. Brearley, S. J. Dewalt, C. T. Castanho, *et al.* 2009. Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study on the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *J. Ecol.*, 97: 801-811. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01515.x>
- Pradsty, N.A., A.A. Amir and M. Zimmer. 2021. Plant species- and stage-specific differences in microbial decay of mangrove leaf litter: the older the better? *Oecologia*, 195: 843-858. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04865-3>
- Quadros, A. F. and M. Zimmer. 2017. Dataset of "true mangroves" plant species traits. *Biodiver. Data J.*, 5: e22089. <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e22089>
- Quadros, A. F., V. Helfer, I. Nordhaus, H. Reuter and M. Zimmer. 2021. Functional traits of terrestrial plants in the intertidal: A review on mangrove trees. *Biol. Bull.*, 241: 123-139. <https://doi.org/10.1086/716510>
- Riascos, J. and J. F. Blanco-Libreros. 2019. Pervasively high mangrove productivity in a major tropical delta throughout an ENSO cycle (Southern Caribbean, Colombia). *Estuar. Coast. Shelf S.*, 227: 106301. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106301>
- Rodríguez-Ramírez, A., J. Nivia-Ruiz y J. Garzón-Ferreira. 2004. Características estructurales y funcionales del manglar de *Avicennia germinans* en la bahía de Chengue (Caribe colombiano). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 33: 223-244.
- Rodríguez-Ramírez, A., J. Garzón-Ferreira, A. Batista-Morales, D. L. Gil. D. I. Gómez-López, K. Gómez-Campo, T. López-Londoño, G. Navas-Camacho, M. C. Reyes-Nivia and J. Vega-Sequeda. 2010. Temporal patterns in coral reef, seagrass and mangrove communities from Chengue bay CARICOMP site (Colombia): 1993-2008. *Rev. Biol. Trop.*, 58: 45-62.
- Ruiz-Roldán, J. J., J. F. Blanco-Libreros y S. R. López-Rodríguez. 2023. Mapeo de manglares utilizando cómputo en la nube y un índice espectral específico para apoyar acciones de manejo: un caso del Caribe colombiano semiárido. *Ecosistemas* 32: 2599. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2599>
- Sandén, T., H. Spiegel, H. Wenng, M. Schwarz and J. M. Sarneel. 2020. Learning science during teatime: using citizen science approach to collect data on litter decomposition in Sweden and Austria. *Sustainability*, 12: 7745. <https://doi.org/10.3390/su12187745>
- Sandén, T., A. Wawra, H. Berthold, J. Miloczki, A. Schweinzer, B. Gschmeidler, H. Spiegel, M. Debeljak and A. Trajanov. 2021. TeaTime4Schools: Using data mining techniques to model litter decomposition in Austrian urban school soils. *Front. Ecol. Evol.*, 9: 703794. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.703794>
- Sapp, M., N. Tyborski, A. Linstädter, A. López-Sánchez, T. Mansfeldt, G. Waldhoff, G. Bareth, M. Bonkowski and L.E. Rose. 2019. Site-specific distribution of oak rhizosphere-associated oomycetes revealed by Cytochrome C Oxidase subunit II metabarcoding. *Ecol. Evol.*, 9: 10567–10581. <https://doi.org/10.1002/ece3.5577>
- Sarneel, J., M. Hefting, T. Sandén and J. Keuskamp. 2024. Global TBI data of woven bags, incubated 45-135 days under ambient conditions [Data set]. En: Reading tea leaves worldwide: decoupled drivers of initial litter decomposition mass-loss rate and stabilization. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10514225>
- Sierra-Rozo, O., J. E. Mancera-Pineda y A. Santos-Martínez. 2009. Velocidad de descomposición de la hojarasca en diferentes substratos de manglar durante la época de lluvias en San Andrés Isla, Caribe colombiano. *Bol. Inst. Mar. Cost.*, 38: 59-84.
- Simpson, L. T., S. K. Chapman, L. M. Simpson and J. A. Cherry. 2023. Do global change variables alter mangrove decomposition? A systematic review. *Global Ecol. Biogeogr.*, 32: 1874–1892. <https://doi.org/10.1111/geb.13743>
- Stagg, C. L., M. M. Baustian, C. L. Perry, T. J. B. Carruthers and C. T. Hall. 2017. Direct and indirect controls on organic matter decomposition in four coastal wetland communities along a landscape salinity gradient. *J. Ecol.*, 106: 655–670. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12901>
- TeaComposition Initiative. (2024). Global Litter Decomposition Study. <https://www.teacomposition.org/explore-data/>. 20/04/2024.

- Teatime4Science. (2024). Tea Bag Index. www.teatime4science.org. 20/04/2024.
- Trevathan-Tackett, S.M. S. Kepfer-Rojas, A.H. Engelen, P.H. York, A. Ola, J. Li, J.J. Kelleway, K.I. Jinks, E.L. Jackson, M.F. Adame, E. Pendall, C.E. Lovelock, R.M. Connolly, A. Watson, I. Visby, A. Trethowan, B. Taylor, T. N.B. Roberts, J. Petch, L. Farrington, I. Djukic and P.I. Macreadie. 2021. Ecosystem type drives tea litter decomposition and associated prokaryotic microbiome communities in freshwater and coastal wetlands at a continental scale. *Sci. Total Environ.*, 782: 146819. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146819>
- Twilley, R. R., M. Pozo, V. H. García, V. H. Rivera-Monroy, R. Zambrano and A. Boderó. 1997. Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary Ecuador. *Oecologia*, 111: 109–122.
- Vinh, T. V., M. Allenbach, K. T. V. Linh and C. Marchand. 2020. Changes in leaf litter quality during its decomposition in a tropical planted mangrove forest (can Gio, Vietnam). *Front. Environ. Sci.*, 8: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.00010>
- Wang, B., H. Blondeel, L. Baeten, I. Djukic, E. De Lombaerde and K. Verheyen, 2019. Direct and understory-mediated indirect effects of human-induced environmental changes on litter decomposition in temperate forests. *Soil Biol. Biochem.* 138: 107579. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107579>
- Zuur, A. F., E. N. Ieno and C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol. Evol.*, 1: 3-14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

