

**COMPARACIÓN DE FACTORES ABIÓTICOS RELACIONADOS CON LA
DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA ENTRE FRAGMENTOS Y NO
FRAGMENTOS DE BOSQUE ALTOANDINO NUBLADO
(SABANA DE BOGOTÁ, COLOMBIA)**

COMPARISON OF ABIOTIC FACTORS RELATED TO LITTERFALL
DECOMPOSITION BETWEEN FRAGMENTS AND CONTINUOUS AREAS OF HIGH
ANDEAN CLOUD FORESTS (SABANA DE BOGOTA, COLOMBIA)

Amanda Varela¹, Pablo Barriga² y Jorge A. Ahumada³

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), y ²Unidad de Biotecnología Vegetal Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Cra. 7 # 43 82, Ed. 53. Bogotá, Colombia.

Fax: (571) 3208320 ext. 4056. E-mail: avarela@javeriana.edu.co.

³USGS/Wildlife Health Center, 6006 Schroeder Rd., Madison, WI 53711, EE.UU..

RESUMEN

En Colombia sólo queda 24% del bosque andino y se desconoce el efecto de fragmentación de este sobre la descomposición de hojarasca. Los objetivos del estudio fueron: 1) Determinar diferencias entre dos fragmentos y dos no fragmentos de bosque alto-andino respecto a la temperatura, humedad, calidad (relación C:N) y porcentaje de descomposición de la hojarasca. 2) Establecer diferencias para estas mismas variables entre bordes e interiores. La temperatura, humedad y la relación C:N de la hojarasca se midieron mensualmente. El porcentaje de descomposición se determinó mediante dos experimentos de seis meses cada uno, con el método de bolsas. Se encontró que solamente en el fragmento de menor tamaño, para ambos experimentos, la humedad ($p=0,01$), la temperatura ($p<0,05$) y la relación C:N ($p=0,02$) de la hojarasca fue diferente entre borde y centro. También hubo diferencias entre fragmentos y no fragmentos para la temperatura ($p<0,01$) y la relación C:N de la hojarasca ($p<0,05$). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre fragmentos y no fragmentos ni entre borde y centro para el porcentaje de descomposición de la hojarasca ($p>0,05$ en todos los casos). De acuerdo a los resultados, parece haber una zona de borde y una de interior en el fragmento de menor tamaño para algunas variables, pero las diferencias fueron pequeñas y no afectaron el porcentaje de descomposición. Se sugiere que el proceso de descomposición no está alterado en estos fragmentos. Es importante definir la existencia de un efecto de borde para este proceso en estos y otros fragmentos de bosque alto-andino nublado.

Palabras clave: fragmentación, descomposición, bosque altoandino húmedo y de niebla, factores abióticos, Colombia.

ABSTRACT

It only remains a 24% of high mountain Andean forest in Colombia and it is not known the fragmentation effects on litterfall decomposition in this type of forest. The main objectives were: 1) To determine differences among two fragments and two control areas of Andean montane forest with respect to temperature, humidity, quality (C:N relationship) and percentage of decomposition of litterfall. 2) To establish differences for the same variables between edges and interiors of these sites. Temperature, humidity and C:N relationship of litter was measured monthly. Percentage of decomposition was determined by two decomposition experiments of six months using the litterbag method. It were found differences between edge and centers, in both experiments, for litter humidity ($p=0.01$), its temperature ($p<0.05$) and the C:N relationship ($p=0.02$). Also, there were differences between fragments and controls for temperature ($p<0.01$) and for litter C:N relationship ($p<0.05$). However, there were any difference for litter decomposition percentage ($p>0.05$ in all cases). According to these results, it seems to be an edge and an interior zones in the smallest fragment for some variables. However, these differences are not enough for change the percentage of decomposition. It is suggested that the decomposition process is not altered in these fragments. It is important to define the existence of an edge effect for this process in these and other fragments of high Andean cloud forest.

Key words: fragmentation, decomposition, upperAndean cloud forest, abiotic factors, Colombia.

INTRODUCCIÓN

Los bosques de montaña son uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Gentry 1995, Hamilton *et al.* 1995) y en Colombia sólo queda el 24,5% de los mismos (Etter y van Wyngaarden 2000). Adicionalmente, este ecosistema ha venido sufriendo un fuerte proceso de fragmentación en el último siglo, debido a diferentes causas (Cavelier y Etter 1995, Jullien y Thiollay 1996).

Se han realizado varios estudios que describen los efectos más importantes de la fragmentación sobre las poblaciones y comunidades de organismos y sobre procesos ecológicos, como el cambio o reemplazo de poblaciones, la predación o la dispersión de semillas y la herbivoría (Arango-Vélez y Kattan 1997, Kuter 1986, Murcia 1995), pero aún es bastante desconocido el efecto de la fragmentación al nivel de procesos tales como la descomposición de hojarasca y la productividad (Didham 1998, Didham y Lawton 1999, Sizer *et*

al. 2000). La descomposición de la hojarasca es un proceso vital en los ecosistemas boscosos, pues permite el retorno de los nutrientes a las plantas y organismos edáficos, al determinar la acumulación de carbono y nutrientes, así como la tasa y la frecuencia de la liberación de los mismos (Harmon *et al.* 1999).

Los estudios realizados hasta el momento han demostrado que se presentan cambios en algunas variables microclimáticas ambientales y edáficas, como la temperatura y la humedad (Kapos 1989, Williams-Linera 1990). Esto sugiere que la descomposición de hojarasca puede verse alterada por modificaciones en el microclima de la hojarasca, lo que a su vez afectaría la fauna edáfica y los microorganismos involucrados en el proceso. Tales modificaciones pueden determinar cambios en la dinámica de nutrientes y productividad de los fragmentos de bosque.

El objetivo de este estudio fue comparar fragmentos y no fragmentos, y bordes y centros de bosque altoandino nublado con el fin de determinar si existen cambios en algunos factores abióticos implicados en la descomposición de hojarasca como la humedad, temperatura y calidad de la hojarasca (en términos de la relación C:N), y en el porcentaje de descomposición de la misma.

MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en dos fragmentos y en dos áreas control (no fragmentos) de bosque altoandino húmedo y de niebla (Etter 1998) de la Cordillera Oriental de Colombia, Falla Occidental de la Sabana de Bogotá, en un rango altitudinal comprendido entre los 2700 y 2900 m. Los fragmentos se encuentran a 04°45'82" N, 74°23'71" W (Miralejos) y 04°36'72" , 74°18'21" W (El Silencio); las áreas control se ubicaron dentro de una franja de más o menos 80 km de longitud, que se encuentra a lo largo de la Falla: 04°52'19" N, 74°22'49" W (La Selva) y 04°37'44" N, 74°18'49" W (San Cayetano) (Figura 1). En general, en las áreas de estudio el clima es frío semihúmedo, con una temperatura ambiental que oscila entre los 12-18°C, y una precipitación anual promedio de aproximadamente 1000–2000 mm (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales 1999, Instituto Geográfico Agustín Codazzi 1999). Existe un patrón bimodal de precipitación, con meses lluviosos entre abril-mayo y octubre-

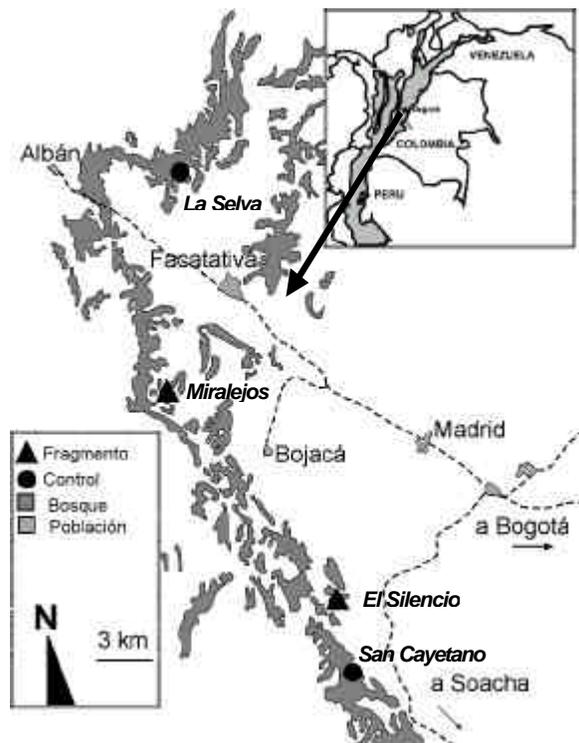


Figura 1. Localización geográfica de los fragmentos y los no fragmentos (áreas control) al suroccidente de Bogotá, en la Cordillera Oriental colombiana.

noviembre (Mendoza 1999).

Para efecto de todo el estudio, en los fragmentos se consideró como borde una franja comprendida desde el límite físico del fragmento (determinado por el cambio de vegetación boscosa a pastizal) hasta 5 m hacia el interior y como centro, una zona de 90 x 150 m en la parte central del mismo. Dentro de la franja continua de bosque se demarcó un área de tamaño similar a la de los fragmentos y usando el mismo diseño que en estos, pero considerando el límite como la demarcación imaginaria, y como el centro, una zona central del mismo tamaño que en los fragmentos. Las mediciones de las variables se realizaron entre octubre de 1998 y octubre de 1999.

Humedad de la hojarasca.

Se determinó gravimétricamente por diferencia de peso. Mensualmente se recolectaron 10 muestras de hojarasca en cuadrantes de 40 x 40 cm, en puntos escogidos al azar en el borde/límite y 18 muestras en el centro de las áreas de estudio. Las muestras fueron llevadas al laboratorio, secadas a 80°C durante 48 h y pesadas en una balanza con una precisión de 0.01 g, según Brower *et al.* (1984).

Temperatura

Los registros de temperatura se hicieron automáticamente cada media hora durante los seis meses de estudio de los dos experimentos, mediante la ubicación de registradores continuos de temperatura, al nivel de la hojarasca. Se colocaron dos registradores (StowAway™ XTI) en los bordes/límites y dos en los centros de cada uno de los sitios, en puntos escogidos al azar.

Calidad química

Se midió a través de la relación C:N de la hojarasca, con hojarasca recolectada mensualmente tanto en el borde/límite como del centro de cada área de estudio. Las muestras (48 en total) se enviaron al Laboratorio de Suelos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (Bogotá, Colombia), donde se midió el carbono orgánico mediante análisis de espectrofotometría infrarroja y el nitrógeno total por espectrofotometría por conductividad térmica (Skoog y West 1983).

Descomposición de hojarasca

Se realizaron dos experimentos de descomposición de seis meses de duración cada

uno (octubre 1998 – abril 1999 y abril 1999 – octubre 1999). Para cada experimento, se recolectó aproximadamente 8 kg de peso fresco de una mezcla de hojas de la superficie del suelo, recién caídas, en uno de los sitios de estudio. La mezcla incluyó hojas de: *Drymis granadensis*, *Clusia grandiflora*, *Clusia multiflora*, *Hedyosmum bonplandianum*, *Cavendishia nitida*, *Brunellia* sp. *Ladembergia* sp. El experimento se montó siguiendo el método de Cornejo *et al.* (1994) para estimar el peso seco de las muestras de campo, utilizando para cada muestra, 30 g de peso fresco de la mezcla de hojas, confinadas entre dos círculos de malla de 0,5 cm de orificio. En cada uno de los sitios, se colocaron al azar ocho de estas bolsas de malla, tanto en el borde/límite (a 5 m del límite imaginario o del borde físico, según el caso), como en el centro. A los seis meses se recogieron todas las bolsas del experimento en todos los sitios. Estas se llevaron al laboratorio con el fin de secarlas a 80°C durante 48 h y determinar el porcentaje de descomposición por pérdida de peso.

Análisis estadístico

La comparación del porcentaje de descomposición, humedad y calidad de la hojarasca entre bordes y centros se realizó mediante una prueba de Kruskal-Wallis. Como prueba a posteriori se realizó una comparación múltiple entre tratamientos (Siegel y Castellan 1995). La comparación entre borde/límite y centro en cada área de estudio, y la comparación entre fragmentos y áreas control, se realizó mediante una prueba U de Mann-Whitney. Se utilizó una función de autocorrelación (FAC) y posteriormente un proceso autorregresivo de primer orden (AR) para eliminar la estacionalidad de las series temporales de la temperatura de la hojarasca (Wei 1990, Brockwell y Davis 2002) mediante el programa R (Ihaka y Gentleman 1996); los residuales obtenidos se compararon mediante una prueba t con el programa Systat 8.0 (1998). Se usó la transformación angular para los datos del porcentaje de descomposición (Scheffler 1981). El nivel de significancia usado para todas las pruebas fue 0,05.

RESULTADOS

En las áreas de estudio, los porcentajes promedios de humedad de la hojarasca encontrados oscilaron entre 74 y 80% durante el primer experimento de descomposición y entre 77 y 79%

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN BOSQUE ALTOANDINO NUBLADO

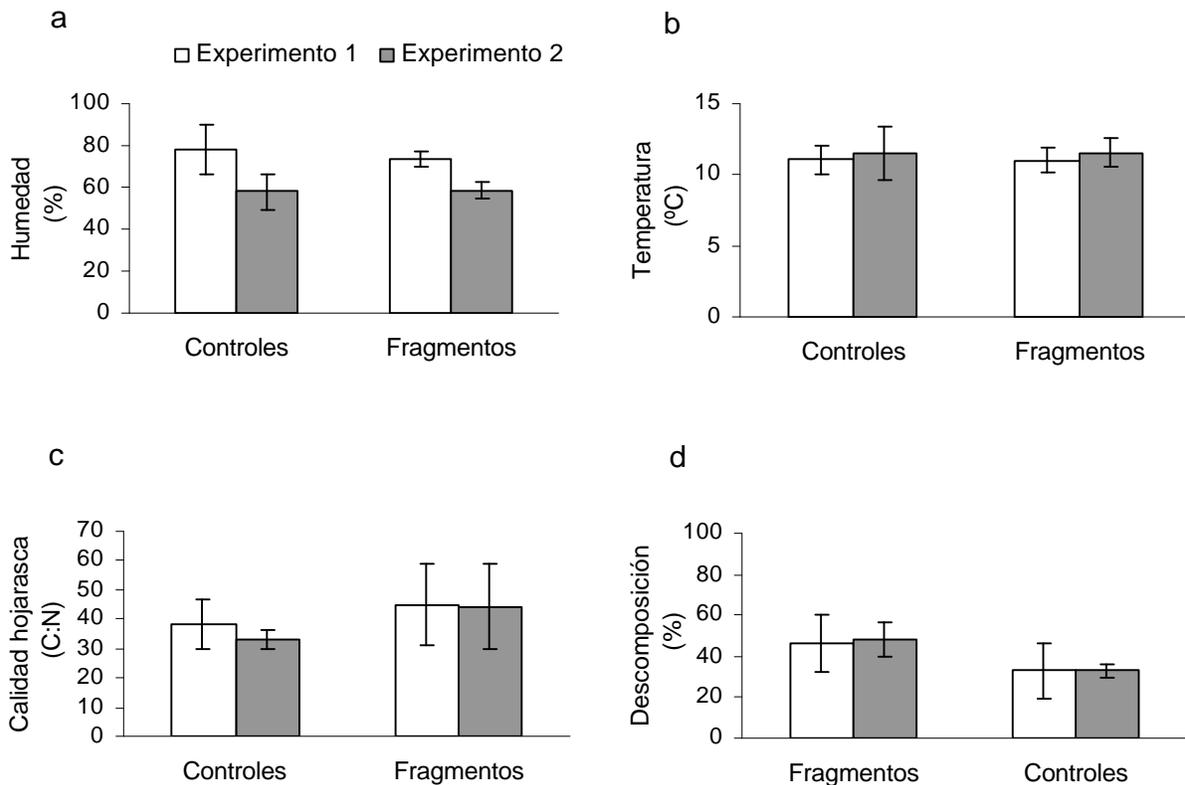


Figura 2. Promedios y desviaciones estándar de la humedad (a), temperatura (b) y calidad de la hojarasca (c), y porcentaje de descomposición (d), en los no fragmentos (áreas control) y los fragmentos, durante el período de primer experimento (octubre 1998 – abril 1999) y del segundo experimento (abril 1999 - octubre 1999).

durante el segundo experimento. Aunque en general la humedad de la hojarasca fue mayor durante el primer experimento, no se encontraron diferencias significativas entre los períodos ($n=432$; $U=489960$, $p=0,19$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre fragmentos y controles para el período del primer experimento ($n=240$; $U=23$; $p=0,34$) ni del segundo ($n=240$; $U=23,5$; $p=0,6$) (Figura 2a). Sólo en Miralejos (fragmento de menor tamaño) se encontraron diferencias entre el borde y centro tanto en el período del primero ($U=6347$, $p=0,01$) como del segundo experimento ($U=6322$, $p=0,012$), siendo mayor en el centro en aproximadamente 4% (Figura 3a).

Los registros de la temperatura máxima y mínima diarias al nivel de la hojarasca mostraron una variación diaria de temperatura entre 5 y 9 °C (no se muestran los datos), estando el promedio entre 10,3 y 11,3 °C. Incluso con estas variaciones se encontraron diferencias en la temperatura entre

fragmentos y controles ($n=86400$; $t=9,00$; $p<0,001$), y entre el borde/límite y centro de cada área de estudio tanto en el primero (Cayetano: $t=17,01$, $p<0,05$; Selva: $t=13,75$, $p<0,05$; Miralejos: $t=7,06$, $p<0,05$; Silencio: $t=28,13$, $p<0,05$) como en el segundo experimento (Cayetano: $t=40,62$, $p<0,05$; Selva: $t=21,92$, $p<0,05$; Miralejos: $t=51,23$, $p<0,05$; Silencio: $t=28,10$, $p<0,05$) (Figura 2b). Además hubo diferencias en la temperatura de la hojarasca entre los dos períodos de los experimentos de descomposición, siendo ligeramente mayor durante el primer experimento que durante el segundo (Cayetano: $t=15,10$, $p<0,05$; Selva: $t=34,22$, $p<0,05$; Miralejos: $t=29,16$, $p<0,05$; Silencio: $t=20,21$, $p<0,05$), (entre 0,2 y 0,6 °C), con una máxima diferencia entre promedios de 0,2 °C (Figura 3b).

Con relación al análisis químico de la hojarasca, la relación C:N varió entre 8 y 43. La relación C:N fue ligeramente mayor en el centro de las áreas (promedio=44,09) que en los bordes/

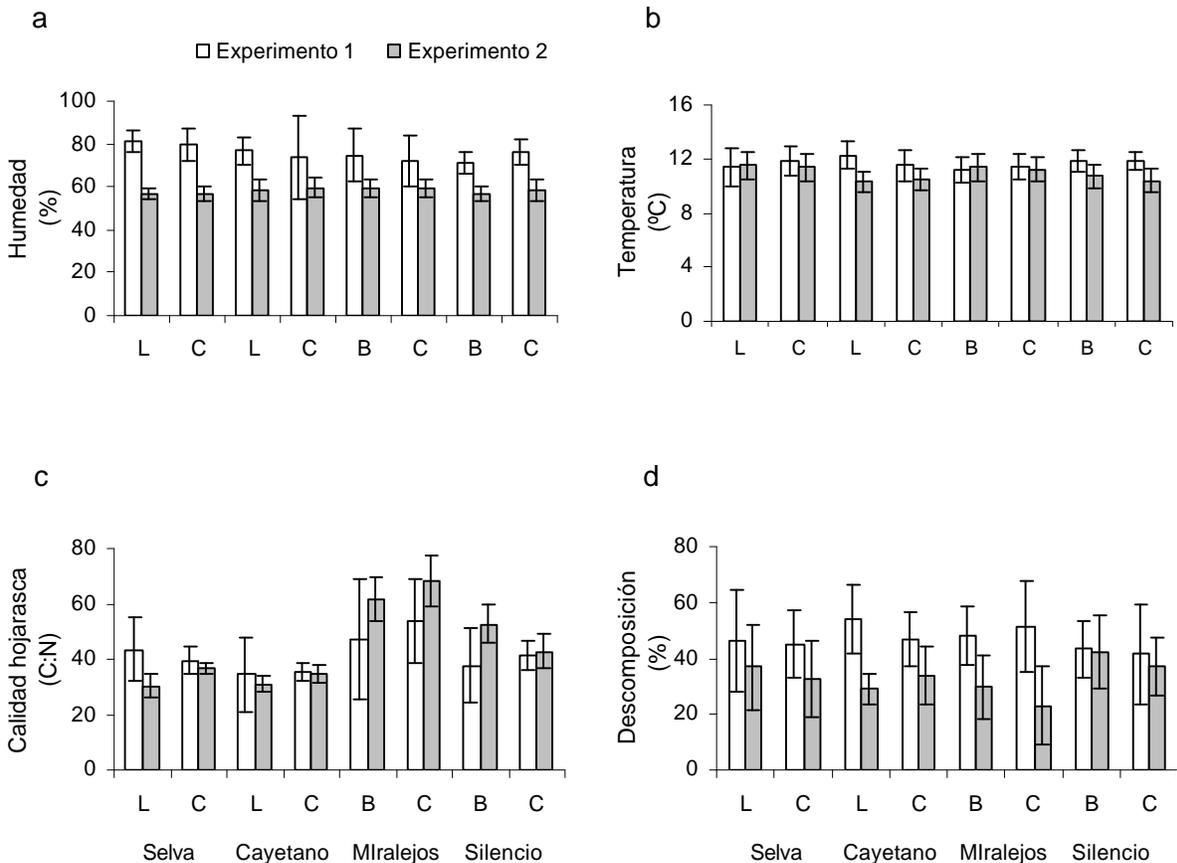


Figura 3. Promedios y desviaciones estándar de la humedad (a), la temperatura (b), la calidad (c) y el porcentaje de descomposición de la hojarasca (d), en los bordes (B), límites (L) e interiores (I) de cada área de estudio, durante el período de primer experimento (octubre 1998 – abril 1999) y del segundo experimento (abril 1999 - octubre 1999). La Selva y Cayetano son los controles y Silencio y Miralejos los fragmentos.

límites (promedio=42,37). Sin embargo, solamente en uno de los fragmentos (Miralejos) fue significativamente mayor en el centro (aproximadamente 1,25 veces) que en el borde ($U=4,00$, $n=8$, $p=0,02$). En términos generales, la comparación entre fragmentos y controles mostró que la relación C:N fue baja en las áreas continuas y alta en los fragmentos (1,2 veces mayor) (Figura 3c), de manera significativa ($U=121$, $n=24$, $p<0,05$). Esta diferencia se mantuvo durante el período del segundo experimento (Figura 2c).

El promedio del porcentaje de descomposición de la mezcla de hojarasca para el primer experimento fue de 47%, mientras que para el segundo fue de 33%, siendo estas diferencias altamente significativas ($n=64$; $U=4,1$; $p=0,0001$). Sin embargo, entre fragmentos y áreas control considerando los dos experimentos por separado

(Figura 2d) no se encontraron diferencias significativas para el porcentaje de descomposición de la hojarasca después de seis meses, en ninguno de los dos experimentos ($n=32$; $U=2041$; $p=0,97$ para el primero y $n=32$; $U=1973$; $p=0,72$ para el segundo). Por otra parte, la comparación entre borde/límite y centro de cada área de estudio (Figura 3d) tampoco mostró la existencia de diferencias para ninguno de los dos experimentos (primer experimento: $H=4,41$, $n=64$, $p=0,73$; segundo experimento: $H=13,07$, $n=64$, $p=0,07$).

DISCUSIÓN

El total de precipitación en los sitios de estudio durante el primer experimento fue de 545 mm y de 480 mm, durante el segundo (no se muestran los datos). Sin embargo, la humedad de la hojarasca

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN BOSQUE ALTOANDINO NUBLADO

medida, aunque ligeramente mayor durante el primer experimento no fue significativamente distinta de la del segundo. El hecho de que sólo uno de los fragmentos haya mostrado una alta humedad de la hojarasca en su centro, permite definir la existencia de un interior en este fragmento respecto a esta variable. Este resultado es similar al registrado por Didham y Lawton (1999) al encontrar una humedad edáfica 5% mayor en el interior de fragmentos con bordes abiertos. Esto podría sugerir que este fragmento en su mayor parte posee un borde de tipo abierto. Por otra parte, estudios realizados sobre el efecto del aislamiento de los hábitats sobre variables microclimáticas ambientales usando fragmentos de bosque de otros tipos (bosque húmedo bajo y bosque premontano húmedo), indican que existe un efecto de borde respecto a la temperatura ambiental y la radiación fotosintéticamente activa que se extiende hasta 40 - 50 m hacia el interior de los fragmentos y un efecto sobre la humedad del suelo, que se extendería hasta los 20 m hacia el interior (Kapos 1989, Williams-Linera 1990). En este sentido, se podría suponer una distancia de penetración del efecto de borde sobre la humedad de la hojarasca similar o menor a la del suelo, considerando la edad del fragmento (entre 40 y 50 años) y el tipo de bosque (bosque nublado).

Las variaciones diarias en la temperatura de la hojarasca, características de los ecosistemas tropicales, reflejan las variaciones en la temperatura ambiental, que probablemente se amortiguan en las capas inferiores de la hojarasca que se acumula en este tipo de bosque. A pesar de encontrar variaciones en la temperatura de la hojarasca, y de que esta fue diferente tanto entre fragmentos y áreas control como entre borde/límite y centro de las áreas de estudio, estas diferencias fueron mínimas (entre 0,2 y 0,8 °C). Considerando que una variación de 10°C lleva a un incremento en la tasa de descomposición entre 2 y 3 veces, dependiendo de la zona y el rango de temperatura (Swift y Anderson 1989, Wagner y Wolf 1998), se requieren variaciones de varios grados para incrementar la actividad de la fauna y microorganismos involucrados en el proceso de descomposición, la máxima diferencia encontrada, de 0,8 °C, no tendría un efecto importante en la velocidad del proceso. Adicionalmente, las variaciones diarias en la temperatura (similares en borde y centro) podrían tener efectos compensatorios sobre la actividad microbiana,

favoreciendo esta durante el día y reduciéndola durante la noche. De esta manera tampoco habría un efecto diferencial sobre la tasa de descomposición entre borde y centro de los fragmentos. Esto se refleja en la similitud de los porcentajes de descomposición hallados.

La pequeña variación en la temperatura de la hojarasca encontrada puede deberse al efecto amortiguador de la capa de hojarasca que junto con el de la vegetación harían que al nivel de la superficie del suelo no haya diferencias importantes de temperatura. Dichas diferencias fueron similares a las reportadas por Didham (1998) en fragmentos de bosque húmedo tropical bajo.

Una mayor relación C:N indica la existencia de una mayor cantidad de carbono respecto a la del nitrógeno y se ha propuesto que esto se relaciona con una menor calidad del sustrato (Swift *et al.* 1979, Swift y Anderson 1989) y por ende, con una descomposición más lenta. Los valores de la relación C:N encontrado para la hojarasca de estos bosques indican una baja calidad en los fragmentos, posiblemente debida a una mayor inversión por parte de las hojas en carbono y compuestos secundarios como taninos y polifenoles (Bruijnzeel y Veneklaas 1998), que sirven a las plantas como defensa contra la herbivoría, daño mecánico, plagas y enfermedades. La existencia de diferencias significativas en la calidad de la hojarasca solamente en el fragmento Miralejos, con una mayor calidad en el centro del mismo de nuevo refuerza la existencia de un borde y un interior también para esta variable. Sin embargo, en principio estas diferencias en la calidad de la hojarasca no parecen afectar el porcentaje de descomposición. Es posible que la mezcla de hojas usada con diferentes calidades genere un efecto compensatorio que no permitió establecer diferencias en el porcentaje de descomposición. En este sentido, sería importante evaluar directamente la calidad química de la hojarasca usada en el experimento. Además, hay que tener en cuenta las posibles diferencias entre borde y centro de la calidad física o en la misma calidad química de las hojas, considerando esta última con base en otros indicadores como la relación lignina: nitrógeno y lignina+polifenoles: nitrógeno (Thomas y Asakawa 1993). Por otra parte, de acuerdo con algunos autores, una relación C:N mayor que 20:1 o 25:1 sugiere el predominio de procesos de inmovilización de nitrógeno, sobre los de mineralización (Lambers *et al.* 1998, Singer y Munns 1999, Swift y Anderson 1989). Esto

contribuiría, en combinación con las bajas temperaturas ambientales, a reducir, por lo menos inicialmente, la velocidad de descomposición.

El mayor promedio en el porcentaje de descomposición en el primer experimento (47%) respecto al primero (33%), pudo deberse, en parte, a la prevalencia de mayores precipitaciones durante ese período, que favorecerían el lavado y la actividad microbiana de descomposición. El no encontrar diferencias entre los bordes/límites y los centros en cuanto al porcentaje de descomposición evidencia que no existe un efecto en el borde a la distancia utilizada, y que en los fragmentos el proceso de descomposición no parece estar alterado. Sin embargo, hay que aclarar que es posible que sí haya un efecto de borde que se evidencie a distintas distancias de las evaluadas en este experimento. En este sentido, es posible que existan efectos de borde más complejos que una relación lineal, en cuanto a la manera en que cambian con respecto a la distancia del borde, lo cual ya fue planteado para plantas, hongos y epífitas (Luczaj y Sadowska 1997) para variables microclimáticas (Kapos 1989, Camargo y Kapos 1995, Murcia 1995). Por otra parte, si se tiene en cuenta que el proceso de descomposición es complejo con una amplia gama de factores involucrados que no se están controlando en experimentos de campo, es posible que se presenten efectos compensatorios que no permitan ver diferencias en el porcentaje de descomposición entre el borde y centro de fragmentos. Lo anterior puede estar ligado a la orientación y características puntuales de los sitios en el borde de los fragmentos, referentes estas a la topografía, cantidad de cobertura vegetal y profundidad de la capa de hojarasca, entre otros.

En todo caso, aunque se pudo definir la existencia de una zona de borde y una de interior en uno de los fragmentos (Miralejos) para la humedad, temperatura y C:N de la hojarasca, las diferencias entre borde e interior no tienen la suficiente magnitud para ejercer un efecto importante en la tasa de descomposición, la acumulación de hojarasca ni en la dinámica de nutrientes.

El efecto de amortiguación de la hojarasca y de la cobertura vegetal sobre las variaciones microclimáticas al nivel de descomposición pueden de la misma manera estar reduciendo el efecto de la fragmentación sobre este proceso en estos

bosques. Como lo sugieren Restrepo y Vargas (1999) y Toran *et al.* (2002), los bosques de montaña poseen peculiaridades que pueden cambiar los patrones esperados debido a fragmentación y que se han encontrado en bosques de tierras bajas y templados. Adicionalmente, la edad de los fragmentos (entre 40 y 50 años) puede haber permitido la regeneración de la cobertura boscosa en la mayor parte de su borde, lo cual ha minimizado los efectos de borde. Como este efecto puede estar manifestándose con mayor fuerza a otras distancias diferentes a la usada es necesario realizar experimentos de descomposición que involucren transectos borde-centro en un mayor número de fragmentos y de diferentes edades. Esto permitiría definir la existencia o no de un efecto de borde sobre descomposición, que ya se ha demostrado en bosque húmedo bajo tropical (Didham 1998), y el cual debería existir según algunos autores (Lovejoy *et al.* 1986, Noss y Csuti 1997) en cualquier hábitat fragmentado como consecuencia del proceso de fragmentación.

Sin embargo, es importante señalar que los estudios realizados del efecto de la fragmentación sobre la descomposición de hojarasca han mostrado resultados poco claros. Didham (1998) encontró una mayor descomposición de la hojarasca en el borde de fragmentos de 100 ha de la Amazonía brasileña, y una reducción de la tasa de descomposición en los fragmentos en relación con áreas continuas. Pero Rubinstein (2001) en el mismo sitio, reportó que la fragmentación no afecta el proceso de descomposición en fragmentos de 1, 10 y 100 ha, ni es diferente en estos con respecto a áreas continuas. Estos resultados contradictorios señalan la necesidad de realizar más estudios del efecto de la fragmentación sobre el proceso de descomposición en distintos tipos de ecosistemas, pues variaciones climáticas y metodológicas parecen conducir a conclusiones distintas.

CONCLUSIONES

De acuerdo al estudio realizado, podríamos sugerir que la tasa y el porcentaje de descomposición de hojarasca no se ven afectados como proceso en sí, en los fragmentos de bosque andino trabajados, en comparación con las áreas control. Parece existir lo que podríamos llamar un efecto en el borde del fragmento pequeño (alrededor de 3 ha), con respecto a la humedad, temperatura y calidad química (C:N) de la

DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN BOSQUE ALTOANDINO NUBLADO

hojarasca. Sin embargo, esto no parece influir en la tasa de descomposición de la hojarasca debido a las pequeñas variaciones encontradas. Además, es posible que el efecto de borde en el otro fragmento se de a distancias diferentes de la evaluada, debido a su mayor tamaño. Dentro de este marco, el siguiente paso sería una determinación del efecto de borde y la distancia de su penetración sobre el proceso de descomposición en un transecto borde-centro. Adicionalmente, debería considerarse usar fragmentos de diferentes edades sobre todo menores a la usada en este estudio, para determinar el peso de la edad respecto al de características particulares de este tipo de bosque como la alta humedad ambiental debida a la neblina.

Los resultados encontrados sugieren que la conservación de fragmentos de bosque alto-andino húmedo y de niebla es importante, en caso de poder generalizarlos, pues significaría que se mantiene la integridad de los procesos que permiten, al menos en principio, el mantenimiento de las comunidades vegetales y animales en estos ecosistemas. Dado que en el país la mayor parte de este tipo de bosque permanece como fragmentos, y al parecer estos mantienen sus condiciones en algunos aspectos funcionales es necesario protegerlos para evitar la erosión, regular el abastecimiento hídrico y como refugio de algunos elementos vegetales y faunísticos en las regiones donde se encuentran.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Fundación para la Promoción de la Investigación de la Ciencia y la Tecnología del Banco de la República (proyecto No. 864) por la financiación parcial de esta investigación. A la Pontificia Universidad Javeriana por el apoyo logístico. A los miembros del Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades por el apoyo técnico y logístico, en particular a Mauricio Romero. A Jairo Pérez-Torres y Luis Alberto Acosta profesores de la Unidad de Ecología y Sistemática por los comentarios sobre el manuscrito. A los dos árbitros anónimos por sus pertinentes sugerencias sobre el texto.

LITERATURA CITADA

- ARANGO-VÉLEZ, N. y G. KATTAN. 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in Andean Cloud Forest. *Biological Conservation* 81: 137-143.
- BROCKWELL, P.J. y R.A. DAVIS. 2002. Introduction to time series and forecasting. Second edition. Springer-Verlag. New York, U.S.A.
- BROWER, J.E., J.H. ZAR y C.N. VON ENDE. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. Third edition. Wm. C. Brown Publishers.
- BRUIJNZEEL, I. A. y E. J. VENEKLAAS. 1998. Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology* 79(1): 3-9.
- CAMARGO, J. L.C. y V. KAPOV. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11:205-221.
- CAVELIER, J. y A. ETTER. 1995. Deforestation of Montane Forest in Colombia as a result of illegal plantations of Opium (*Papaver somniferum*). Pp. 541-549, in Churchill, S., H. Baslev, E. Forero y J. Luteyn (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. New York.
- CORNEJO, F.H., A. VARELA y J.S. WRIGHT. 1994. Tropical forest litter decomposition under seasonal drought: nutrient release, fungi and bacteria. *Oikos* 70: 183-190.
- DIDHAM, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- DIDHAM, R.K. y J.H. LAWTON. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17-30.
- ETTER, A. 1998. Mapa general de ecosistemas de Colombia (1:1.500.000). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997. Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA y Ministerio de Medio Ambiente. 3 vol. Bogotá, D.C., Colombia.
- ETTER, A. y W. VAN WYNGAARDEN. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29(7): 432-438.
- GENTRY, A.L. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forests. In: Churchill, S., H. Baslev, E. Forero y J. Luteyn (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. Proceedings of the Neotropical Montane Forest Biodiversity and Conservation Symposium, The New York Botanical Garden, 21-26 June 1993. New York. USA. 702 pg.
- HAMILTON, L.S., J.O. JUVIK y F.N. SCATENA. 1995. The Puerto Rico Tropical Cloud Forest Symposium: Introduction and Workshop Synthesis. Pp. 1-37, in Hamilton, L.S., J.O. Juvik y F.N. Scatena (eds.): Tropical Montane Cloud Forest. Springer-Verlag New York, Inc.
- HARMON, M. E., K. J. NADELHOFFER y J.M. BLAIR. 1999. Measuring decomposition, nutrient turnover and

- stores in plant litter. Pp. 202-239, in G.P. Robertson, D. Coleman, C. S. Bledsore y P. Sollins (ed.): Standard soil methods for long term ecological research. New York, U.S.A.
- IHAKA, R. y R. GETLEMAN. 1996. R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5: 299-314.
- INSTITUTO DE HIDROLOGÍA, METEOROLOGÍA Y ESTUDIOS AMBIENTALES (IDEAM). 1999. Datos de precipitación y temperatura de la estación Acapulco. Bogotá, D.C., Colombia.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). 1999. Datos de precipitación y temperatura de la estación Tribuna. Bogotá, D.C., Colombia.
- JULLIEN, M. y J. THIOLLAY. 1996. Effect of rainforest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human – made gradients in French Guyana. *Journal of Biogeography* 23: 7-25.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5:173-185.
- KUTER, G.A. 1986. Microfungal populations associated with the decomposition of sugar maple leaf litter. *Mycologia* 78(1):114-126
- LAMBERS, H. , F.S. CHAPIN y T.L. PONS. 1998. Plant physiological ecology. Second edition. Springer-Verlag, New York, U.S.A.
- LOVEJOY, T.E., R.O. BIERREGARD, A.B. RYLANDS, J.R. MALCOM, C.E. QUINTELA, L.H. HARPER, K.S. BROWN, A.H. POWELL, G.V.N. POWELL, H.O.R. CHUBART y M.B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp. 257-285, in Soule, M.E. (ed.): *Conservation Biology: The science of scarcity and biodiversity*. First edition. Sinauer Association Press. Sunderland. U.S.A.
- LUCZAJ, L. y B. SADOWSKA. 1997. Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest- grassland border. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 32: 343-353.
- MENDOZA, J.E. 1999. Análisis multitemporal (1940-1996) del cambio de la cobertura vegetal en dos áreas del borde suroccidental de la Sabana de Bogotá, Cundinamarca, Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- NOSS, R.F. y B. CSUTI. 1997. Habitat fragmentation. Pp. 269-304, in Meffe, G.K., C.R. Carroll (eds.): *Principles of Conservation Biology*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, U.S.A.
- RESTREPO, C. y A. VARGAS. 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119:419-426.
- RUBINSTEIN, A. 2001. Efeito da fragmentação florestal sobre a decomposição da liteira na Amazônia Central, Manaus, AM. Tesis para obtener el título de Master en Ciências Biológicas. Universidade do Amazonas – UA. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA. Manaus, Brasil.
- SCHEFFLER, W. 1981. Bioestadística. Primera edición. Fondo Educativo Interamericano, S.A. México, México.
- SIEGEL, S. y N.J. CASTELLAN. 1995. Estadística no paramétrica, aplicada a las ciencias de la conducta. Cuarta edición. Editorial Trillas. México, México.
- SINGER, M.J. y D.N. MUNNS. 1999. Soils an Introduction. Fourth edition. Prentice Hall. Upper Saddle River. U.S.A.
- SIZER, N.C., E.V.J. TAÑER y I.D.K. FERAZ. 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16: 853-863.
- SKOOG D.A. y D.M. WEST. 1983. Análisis instrumental. Nueva editorial Interamericana. México, D.F., México.
- SWIFT, M.J., O.W. HEAL y J.M. ANDERSON. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press. Berkley. U.S.A.
- SWIFT, M.J. y J.M. ANDERSON. 1989. Decomposition. Pp. 547-567, in Lieth, H. y M.J.A. Werger (eds.): *Tropical Rain Forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological Studies*. Elsevier. New York, U.S.A.
- THOMAS, R.J. y N.M. ASKAWA. 1993. Decomposition of leaf litter from tropical forage grasses and legumes. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 1351-1361.
- TORAN, E., P. FEINSINGER y M.L. CRUMP. 2002. Frogs and a cloud forest-edge in Ecuador. *Conservation Biology* 16 (3): 735-744.
- WAGNER, G.H. y D.C. WOLF. 1998. Carbon transformations and soil organic matter formation. Pp. 218-258, in Sylvia, D.M., J.J. Fuhrmann, P.G., Hartel, D.A. Zuberer (eds.): *Principles and Applications of Soil Microbiology*. First edition. Prentice Hall. Upper Saddle River, U.S.A.
- WEI, W. W.S. 1990. Time series analysis. Univariate and multivariate methods. First edition. Addison-Wesley Publishing Company, Inc. Redwood City, U.S.A.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 78: 356-373.

Recibido 15 abril 2002; revisado 30 mayo 2003; aceptado 18 julio 2003.