

UCH-FC
DOC-EBE
O. 837
C.1

**Descomposición de hojarasca en sistemas
fragmentados de Chile central: Factores bióticos vs.
abióticos**



Tesis

entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para otorgar al grado de

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Daniel Osorio Domínguez

Marzo 2014

Director de Tesis

Dr. Javier A. Simonetti

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DOCTORADO**

Se informa a la escuela de postgrado de la facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

DANIEL OSORIO DOMINGUEZ

Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva en el examen de Defensa de Tesis rendido el 8 de Enero de 2014.

Director de Tesis

Dr. Javier A. Simonetti

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Martín Carmona Ortiz

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Rodrigo Ramos Jiliberto



The image shows handwritten signatures for the Director of Thesis and the members of the Evaluation Commission. A circular stamp is located in the upper right area, containing the text: "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL", and "U. DE CHILE".

Los animales del suelo existen.

Me gustan los animales del suelo.

Ellos respiran muy poco.

Ergo, ¡Ellos deben CONTROLAR algo!

Olof Andrén, 1987.

... ..

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a todas las personas e instituciones que hicieron posible mi llegada a estas instancias. Teniendo en cuenta que el doctorado es el máximo título académico al que se puede aspirar y el cual ni en mis sueños juveniles más alocados imagine alcanzar, tengo que empezar por agradecer a mis padres quienes me apoyaron completamente aún sabiendo que mi elección no nos sacaría de pobres. De igual manera quiero agradecer a Leonor Valenzuela, mi compañera incondicional en esta aventura y una de las razones por las cuales llegue hasta aquí (¡Oh contingencia!). Agradezco a mi tutor Javier Simonetti por la paciencia y confianza, la inspiración, la oportunidad y la amistad de todos estos años. También quiero agradecer a Ronny Zuñiga por su invaluable ayuda, Fernando Campos por su hospitalidad, Paula Giraldo, Robert Márquez, Gabriel Castaño, Renzo Vargas, Alejandra Troncoso, Andrea Najera, Jimena Guerrero y Annia Rodríguez por su compañía y amistad. No puedo olvidarme de mis profesores, compañeros de clase y laboratorio por enriquecer mi vida académica y personal. Por último y no menos importante, quiero agradecer a la beca Conicyt para estudiantes latinoamericanos, la beca de la Red Latinoamericana de Botánica, la profesora Amy Austin de la Universidad de Buenos Aires, La Universidad de Chile y al Fondecyt N° 1095046 por financiar parcialmente el proyecto. A todos, gracias totales.

INDICE DE CONTENIDO

	Página
INTRODUCCION GENERAL.....	1
Capítulo I	
Funciones ecosistémicas en ambientes fragmentados: ¿Qué tanto sabemos?	
INTRODUCCIÓN.....	5
LITERATURACITADA.....	9
TABLAS Y FIGURAS.....	11
Capítulo II	
Cascadas tróficas y descomposición de hojarasca: ¿es la fragmentación del hábitat suficiente para inducir las?	
RESUMEN.....	13
INTRODUCCIÓN.....	14
MATERIALES Y METODOS.....	17
Área de estudio.....	17
Diseño experimental.....	18
Medición de la descomposición de la hojarasca.....	20
Reciclaje de nutrientes.....	21
RESULTADOS.....	22
DISCUSIÓN.....	23
Implicancia de los resultados.....	27
LITERATURA CITADA.....	28
TABLAS Y FIGURAS.....	32

Capítulo III

Fragmentos, estructura y disposición espacial y sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca.

RESUMEN.....	37
INTRODUCCIÓN.....	38
MATERIALES Y METODOS.....	40
Área de estudio.....	40
Metodología.....	40
RESULTADOS.....	41
DISCUSIÓN.....	42
LITERATURA CITADA.....	47
TABLAS Y FIGURAS.....	49
DISCUSIÓN GENRAL.....	57
LITERATURA CITADA.....	62

Anexo I

Artrópodos de hojarasca en un paisaje fragmentado de Bosque Maulino.

INTRODUCCIÓN.....	66
MATERIALES Y METODOS.....	67
RESULTADOS.....	68
DISCUSIÓN.....	70
LITERATURA CITADA.....	72
TABLAS Y FIGURAS.....	74

LISTA DE TABLAS

Página

Capítulo I

Funciones ecosistémicas en ambientes fragmentados: ¿Qué tanto sabemos?

Tabla 1. Investigaciones realizadas en procesos ecosistémicos en sistemas fragmentados	11
----------------------------------------------------------------------------------------------	----

Capítulo II

Cascadas tróficas y descomposición de hojarasca: ¿es la fragmentación del hábitat suficiente para inducir las?

Tabla 1. Efecto de los cuatro factores estudiados y sus interacciones sobre la descomposición de hojarasca.....	32
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Capítulo III

Fragmentos, estructura y disposición espacial y sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca.

Tabla 1. Valores promedio para la tasa de descomposición (K) y las variables explicativas (transformadas a logaritmo).....	49
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 2. Correlaciones de pearson entre las variables estudiadas (transformadas a logaritmo).....	50
---------------------------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 3. Modelos de regresión múltiple para la descomposición de hojarasca.....	51
---------------------------------------------------------------------------------	----

Tabla 4. Mejor modelo de regresión múltiple para la descomposición de hojarasca	
---------------------------------------------------------------------------------	--

Anexo I

Artrópodos de hojarasca en un paisaje fragmentado de Bosque Maulino.

Tabla 1. Abundancia promedio de artrópodos por remanente.....	74
---------------------------------------------------------------	----

Tabla 2. Diferencias entre las abundancias de artrópodos por taxa entre la exclusión de vertebrados y el control.....75

Tabla 3. Diferencias entre los ensambles de artrópodos de cada remanente.....76

Tabla 4. Diferencias entre los ensambles de artrópodos de cada remanente, teniendo en cuenta las contribuciones de cada taxa.....77

LISTA DE FIGURAS

	Página
Capítulo I	
Funciones ecosistémicas en ambientes fragmentados: ¿Qué tanto sabemos?	
Figura 1. Número de publicaciones (acumulado) sobre procesos ecosistémicos en sistemas fragmentados.....	12
Capítulo II	
Cascadas tróficas y descomposición de hojarasca: ¿es la fragmentación del hábitat suficiente para inducir las?	
Figura 1. Zona de estudio.....	33
Figura 2. Esquema de la disposición del experimento de exclusión en cada uno de los sitios de muestreo.....	34
Figura 3. Efecto del tratamiento (exclusión de vertebrados, exclusión de artrópodos y control) sobre las tasas de descomposición.....	35
Figura 4. Efecto de las interacciones entre el origen de la hojarasca, tipos de remanente y año, sobre la tasa de descomposición.....	36
Capítulo III	
Fragmentos, estructura y disposición espacial y sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca.	
Figura 1. Zona de estudio.....	53
Figura 2. Efecto de la amplitud de la radiación solar sobre la tasa de descomposición.....	54
Figura 3. Efecto del contenido hídrico sobre la tasa de descomposición (<i>K</i>).....	55
Figura 4. Efecto del área sobre la tasa de descomposición para los fragmentos y el bosque continuo.....	56

Anexo I

Artrópodos de hojarasca en un paisaje fragmentado de Bosque Maulino.

Figura 1. Curvas de acumulación de especies.....81

Figura 2. Análisis canónico de correspondencia.....82

INTRODUCCION GENERAL

Las actividades humanas han aumentado en los últimos 150 años traduciéndose en que los biomas del mundo pierdan entre el 20 y el 50% de sus coberturas originales (Millennium Ecosystem Assessment 2005). La transformación de dichos biomas en tierras de cultivo, plantaciones forestales, sistemas de pastoreo y urbanización tiene como consecuencia la fragmentación de los biomas originales (Collinge 2009). Farigh (2003) define la fragmentación como un proceso donde una extensión de hábitat es transformado en varias áreas de menor tamaño, incrementando el aislamiento entre los remanentes resultantes.

La fragmentación modifica la composición y abundancia de las especies, alterando por esta vía los diferentes procesos ecológicos en los que estas especies intervienen, tales como el parasitismo, la herbivoría y la depredación (Kattan & Murcia 2003, Didham 2010, Klein 1998, Didham 1998, Silva & Simonetti 2009), las que se propagarían a través de cascadas tróficas (Terborgh *et al.* 2001). Por otra parte, la fragmentación también altera las condiciones abióticas facilitando una mayor penetración del viento junto con un aumento en la exposición de los bordes al sol, incrementando la temperatura y disminuyendo la humedad tanto en el interior de los fragmentos como en sus bordes (Murcia 1995, Kapos *et al.* 1997).

La fragmentación, por lo tanto, al generar cambios en la composición de especies y en los procesos ecológicos, así como cambios en las condiciones abióticas, podría modificar, al menos teóricamente, procesos ecosistémicos como la descomposición y el reciclaje de nutrientes (Chapin 2000, Loreau 2000, Tilman *et al.* 1996, Tilman *et al.* 2002). Diferentes aspectos de la fragmentación del hábitat han sido abordados en los últimos 30 años (Didham 2010, Didham *et al.* 2011), sin embargo, es poco lo que se sabe de cómo

estos cambios afectan procesos a nivel ecosistémico como la descomposición de la hojarasca y el reciclaje de nutrientes.

La descomposición así como la liberación de elementos inorgánicos que se encuentran en la materia orgánica muerta (i.e. mineralización) son críticos para la productividad de los ecosistemas terrestres (Seastedt 1984, Seastedt & Crossley 1984). Cerca del 80% de la productividad primaria en ecosistemas de bosques templados es descompuesta como materia orgánica en forma de detritus (Cebrian 1999, Aerts 1997). En este contexto, es importante entender cómo la fragmentación afecta la descomposición y reciclaje de nutrientes.

La densidad de los invertebrados en la hojarasca, su riqueza y composición de especies son afectadas por la fragmentación de los bosques (Klein 1989, Souza & Brown 1994, Didham *et al.* 1997, Didham *et al.* 1998, Barbosa & Marquet 2002, Bustamante-Sanchez *et al.* 2004, Vasconcelos & Bruna 2012). Esto sugiere que procesos ecosistémicos como la descomposición de hojarasca, la cual está controlada en parte por algunos artrópodos del suelo (Didham *et al.* 1997), puede afectarse por los cambios en la composición e interacciones de las especies. En este sentido los cambios en la abundancia de depredadores de artrópodos, como las aves insectívoras, pueden afectar abundancia de estos artrópodos en un efecto "Top-Down" (Srivastava *et al.* 2009). Sin embargo, estos argumentos están basados en un sumario cualitativo de estudios llevados a cabo en tramas tróficas "verdes", las cuales son sostenidas por plantas vivas. Aunque actualmente no hay equivalentes para hipótesis de tramas de descomposición, las cuales son sostenidas por detritus, se espera que los efectos "Top-Down" de la diversidad de los consumidores sean muy similares a los de las tramas tróficas "verdes" (Srivastava *et al.* 2009).

Otro aspecto menos estudiado relacionado con la descomposición de la hojarasca es el efecto de la herbivoría sobre la calidad de la hojarasca. La herbivoría induce cambios en las propiedades químicas de las hojas incrementando significativamente las concentraciones de nitrógeno y disminuyendo las relaciones de lignina:nitrógeno y carbono:nitrógeno (Chapman *et al.* 2003), modificando con ello las tasas de descomposición (Choudhury 1988, Hunter 2001). Además, la herbivoría afecta la colonización microbial de la superficie de las hojas, permitiendo un aumento en la colonización de la microflora que participa en la descomposición (Kikuzawa & Lechowicz 2011). De igual manera, la herbivoría puede generar la abscisión prematura del follaje, impidiendo con ello la reabsorción de nutrientes por parte de la planta, produciendo hojarasca con altas concentraciones de nutrientes, acelerando las tasas de descomposición (James & Pritchard 1988, Kahn & Cornell 1989, Karban & Niilo 1995). Este efecto también se puede producir por una caída mecánica de las hojas por efecto del viento (Kikuzawa & Lechowicz 2011).

De igual manera, aparte de los efectos bióticos, variables abióticas como la humedad y la temperatura también podrían afectar la descomposición de la hojarasca (Aerts 1997). En este sentido, la disposición espacial, el área y la forma de los fragmentos en el paisaje pueden modificar su exposición a la radiación solar y al viento entre otros factores (Swanson *et al.* 1988), incidiendo sobre la temperatura y humedad del suelo y aire, cambiando las condiciones para la descomposición y reciclaje de nutrientes (Laurance *et al.* 2002, Lovejoy *et al.* 1986, Klein 1989). Estos factores suelen interactuar entre sí. Por ejemplo la humedad de fragmentos ubicado en valles pueden retener mayor humedad de suelo que fragmentos en las cimas de las cuencas (Saunders 1991). También la disposición espacial y la heterogeneidad estructural de los fragmentos altera la cantidad de radiación

que recibe el suelo, teniendo efectos sobre la descomposición de la hojarasca por medio de la fotodegradación (Song *et al.* 2011), la cual es la degradación de moléculas causadas por la absorción de fotones presentes en la luz solar como la radiación infrarroja, la luz visible y la luz ultravioleta.

A nivel global, la investigación de los efectos de la fragmentación sobre los procesos ecosistémicos ha sido escasa, la duración de los experimentos ha sido corta y se han realizado principalmente en los bosques tropicales de Suramérica. Esto imposibilita un entendimiento de como un fenómeno que ocurre a lo largo de todos los biomas del mundo afecta procesos vitales para el funcionamiento de dichos fragmentos (Capítulo 1). En Chile, el Bosque Maulino ha sufrido un proceso de fragmentación trayendo como consecuencia cambios en las variables bióticas como la composición y abundancia de las especies al interior de los remanentes, así como cambios en sus condiciones abióticas como la entrada de luz, temperatura, entrada de viento y la humedad (Bustamante *et al.* 2005, Echeverría *et al.* 2006). Estos cambios tendrían efectos sobre procesos ecosistémicos como la descomposición de la hojarasca y su posterior reciclaje de nutrientes. En este contexto, pusimos a prueba mediante un experimento manipulativo repetido durante dos años, hipótesis de nivel comunitario, haciendo predicciones de los efectos del cambio en la abundancia de especies insectívoras que forrajean en la hojarasca y las tasas de herbivoría sobre las tasas de descomposición y reciclaje de nutrientes (Capítulo 2). Finalmente a través de una aproximación a nivel de paisaje determinamos como algunas variables abióticas tendrían efecto sobre las tasas de descomposición en fragmentos de bosque Maulino (Capítulo 3).

CAPITULO I

Funciones ecosistémicas en ambientes fragmentados: ¿Qué tanto sabemos?

El Millenium Ecosystem Assessment ha reconocido la pérdida de hábitat como una de las principales amenazas a la biodiversidad (Millennium Ecosystem Assessment 2005, Sala *et al.* 2000), siendo la fragmentación del hábitat el principal vector de dichos cambios (Didham 2010). Los paisajes fragmentados han generado un número importante de investigaciones y las consecuencias biológicas de la fragmentación han sido consideradas detalladamente en contextos biogeográficos, pérdida de hábitat y de especies siendo uno de los temas más abordados por los biólogos de la conservación (Grez & Galetto 2011). Sin embargo, la fragmentación también resulta en cambios en los procesos ecosistémicos (Hobbs 1993). Por esta razón, la rápida disminución de biodiversidad a lo largo de los biomas del mundo ha empezado a generar investigación orientada a entender los efectos de dicha pérdida sobre los procesos ecosistémicos y sus servicios asociados (Sirivastava & Velled 2005, Gonzales *et al.* 2009, Cardinale *et al.* 2012).

Desde mediados de los años 80's el número de investigaciones que aborda las consecuencias de la fragmentación sobre la biodiversidad ha aumentado (Figura 1). Las investigaciones realizadas a la fecha han mostrado una alta variabilidad en los resultados, donde las riquezas y abundancias aumentan o disminuyen según el grupo taxonómico, grupo funcional o tipo de hábitat (Grez y Galetto 2011), llegando a diferentes conclusiones con respecto a la dirección y la magnitud de sus efectos (Fahrig 2003, Didham 2010). Por otra parte, es poco lo que se ha avanzado en el entendimiento del efecto que tendría la fragmentación sobre procesos ecosistémicos, entendidos estos como el flujo de energía y nutrientes a través del ambiente (e.g. productividad primaria, reciclaje de nutrientes y la

descomposición; Tabla 1). Esto es aún más importante si se consideran los efectos que poseen estos procesos ecosistémicos en el bienestar humano, lo cual se refleja en propuestas como la lista roja de ecosistemas amenazados (Rodríguez *et al.* 2011, Keith *et al.* 2013), donde las reducciones en los procesos ecosistémicos son un criterio para evaluar el estado de dichos ecosistemas.

En este contexto, nuestro objetivo fue examinar el estado del arte con respecto al efecto de la fragmentación sobre los procesos ecosistémicos. Esto se realizó mediante la revisión de las publicaciones que hacen referencia a la fragmentación y pérdida de hábitat, así como sus efectos en los procesos ecosistémicos. Nos centramos en los procesos asociados con productividad, descomposición, reciclaje de nutrientes y regulación hídrica. Para tal fin utilizamos la base de datos ISI Web of Knowledge teniendo en cuenta las publicaciones entre 1990 y 2011, utilizando las siguientes secuencias de palabras en la búsqueda: *ecosystem function** AND (*habitat fragmentation OR landscape fragmentation OR forest fragmentation*). Adicionalmente se realizó una búsqueda combinando las siguientes palabras: *descomposición, nutrient cycling, productivity* combinadas con la secuencia antes mencionada. En las publicaciones recopiladas se determinó el proceso ecosistémico, el tipo de ecosistema y la duración de los estudios, esto con el fin de determinar cuáles han sido los procesos más estudiados y en qué tipo de sistemas.

Se encontraron aproximadamente 6.000 artículos sobre sistemas fragmentados publicados hasta la fecha, siendo la polinización uno de los procesos ecológicos más evaluados (e.g. Aizen & Feinsinger 1994, Cunningham 2000, Krishnan *et al.* 2012; Figura 1). Según la base de datos ISI Web of Knowledge, desde 1990 hasta el 2011 se han publicado 582 artículos que mencionan los procesos ecosistémicos relacionados a fragmentación (e.g. *descomposición, reciclaje de nutrientes, retención hídrica*). Sin embargo, tan solo el 3.4% de estas publicaciones evaluaron empíricamente dichos

procesos. Así mismo, el número de hábitats donde se han realizado dichos estudios se encuentran subrepresentados. La mitad de los estudios se han llevado a cabo en la Amazonia y los efectos de la fragmentación sobre los procesos ecosistémicos medidos son heterogéneos, teniendo efectos positivos, negativos o neutros en procesos tales como la descomposición (Tabla 1). En estos estudios, la diversidad biológica estimada se limitó a la diversidad taxonómica, ignorando otros aspectos como la diversidad genética o funcional. Al mismo tiempo, existe un sesgo en los grupos taxonómicos estudiados, donde los escarabajos estercoleros fueron el grupo funcional más estudiado (Tabla 1). Todos estos sesgos limitan las conclusiones con respecto efecto de la fragmentación sobre el proceso de descomposición.

En cuanto al tiempo de duración de los estudios, la mayoría de los experimentos tuvieron tiempos de duración menores a un año (Tabla1). Esto contrasta de alguna manera con los estudios que se han realizado sobre biodiversidad y procesos ecosistémicos en sistemas no fragmentados (e.g. Cedar Creek) cuya duración ha sido de varios años (Reich *et al.* 2012). Esto es importante si se tiene en cuenta que procesos como la descomposición de hojarasca tiene dinámicas diferentes según el tipo de hábitat donde este se lleve a cabo. Un ejemplo son los bosques templados, cuyas tasas de descomposición suelen ser más lentas con respecto a los bosques tropicales (Lukac & Godbold 2011). En este mismo sentido, la extensiva literatura que asocia la biodiversidad y procesos ecosistémicos (Solan *et al.* 2009) es de valor limitado para abordar preguntas en ambientes fragmentados, más aún si se tiene en cuenta que la mayoría de los experimentos evalúan como proceso ecosistémico la productividad primaria utilizando especies vegetales de praderas (Sirivastava & Vallan 2005, Naeem *et al.* 2012), lo cual carece de realismo al momento de extrapolar resultados a otros sistemas y otras escalas como los bosques tropicales o templados (Sirivastava & Velled 2005).

Típicamente, los experimentos sobre biodiversidad y procesos ecosistémicos son realizados a pequeñas escalas espaciales y temporales (ver Naeem 2012, Reich *et al.* 2012), donde los efectos de la biodiversidad en las funciones ecosistémicas en algunos casos puede ser pequeña o nula o se puede estar enmascarada por otros efectos (Loreau *et al.* 2003), por lo tanto, experimentos a largo plazo realizados a escala de paisaje serian los más indicado para mostrar eventuales efectos significativos (Loreau *et al.* 2003, Cardinale *et al.* 2007). Atendiendo la relevancia de la pérdida y fragmentación del hábitat como amenazas a la biodiversidad, entender el efecto en procesos ecosistémicos en dichos sistemas es de vital importancia más aún si se tiene en cuenta que estos determinan los servicios ecosistémicos.

LITERATURA CITADA

- Aizen M.A. & P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Cardinale, B.J., J.E. Duffy, A. Gonzales, D.U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G.M. Mace, D. Tilman, D.A. Wardle, A.P. Kinzig, G.C. Daily, M. Loreau, J.B. Grace, A. Larigauderie, D. Srivastava & S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59- 67.
- Cardinale, B.J., J.P. Wright, M.W. Cadotte, I.T. Carroll, A. Hector, D.S. Srivastava, M. Loreau & J.J. Weis. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementary. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104: 18123-18128.
- Cunningham, S.A. 2000. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Series* 267: 1149-1152.
- Didham, R.C. 2010. Ecological consequences of habitat fragmentation *en: Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons Ltda, Chichester.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Grez, A.A. & L. Galetto. 2011. Fragmentación del paisaje en America Latina: ¿en que estamos? *en: J.A. Simonetti & R. Dirzo (eds.) Conservación biológica desde America Latina*. Editorial Universitaria, Santiago. pp 63-78.
- Gonzales A., N. Mouquet & Michael Loreau. 2009. Biodiversity as spatial insurance: the effects of habitat fragmentation and dispersal on ecosystem functioning *en: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.) Biodiversity, ecosystem functioning, and Human Wellbeing and ecological and economic perspective*. Oxford University Press.
- Grez, A. & L. Galetto. 2011. Fragmentación del paisaje en America Latina: ¿en que estamos? *en: J. Simonetti & R. Dirzo (eds.) Conservación biológica: perspectivas desde América Latina*. Editorial Universitari, Santiago de Chile. pp 63-78.
- Hobbs, R.J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australia wheatbelt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Keith D.A., J.P. Rodríguez, K.M. Rodríguez-Clark, E. Nicholson, K. Aapala, A. Alonso, M. Asmussen, S. Bachman, A. Basset, E.G. Barrow, J.S. Benson, M.J. Bishop, R. Bonifacio, T. M. Brooks, M.A. Burgman, P. Comer, F.A. Comín, F. Essl, D. Faber-Langendoen, P.G. Fairweather, R.J. Holdaway, M. Jennings, R.T. Kingsford, R.E. Lester, R. MacNally, M. MacCarty, J. Moat, M.A. Oliveira-Miranda, P. Pisanu, B. Poulin, T.J. Regan, U. Riecken, M.D. Spalding, S. Zambrano-Martínez. 2013. Scientific foundations for an IUCN red list of ecosystems. *PLoS ONE* 5: e62111.

- Krishnan, S., C.G. Kushalapa, R.U. Shaanker & J. Ghazoul. 2012. Status of pollinators and their efficiency in coffee fruit set in a fragmented landscape mosaic in South India. *Basic and Applied Ecology* 13: 277-285.
- Loreau, M., N. Mouquet & A. Gonzales. 2003. Metaecosystems: a theoretical framework for spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673-679.
- Lukac, M & D.L. Godbold. 2011. *Soil ecology in northern forest: a belowground view of a changing world*. Cambridge University Press, New York.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Naeem, S., J.E. Duffy & E. Zavaleta. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336: 1401-1406.
- Reich P.B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S.E. Hobbie, D.F.B. Flynn & N. Eisenhauer. 2012. Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science* 336: 589-592.
- Rodriguez J.P., K.M. Rodriguez-Clark, J.E.M. Baillie, N. Ash, J. Benson, T. Boucher, C. Brown, N.D. Burgess, B. Collen, M. Jennings, D.A. Keith, E. Nicholson, C. Revenga, B. Reyes, M. Rouget, T. Smith, M. Spalding, A. Taber, M. Walpole, I. Zager & T. Zamin. 2011. Establishing IUCN red list criteria for threatened Ecosystems. *Conservation Biology* 25: 21-29.
- Sala, E.O., F.S. Chapin III, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloysfield, R. Dirzo, E. Huber-Sandwald, L. Huenneke, R.B. Jackson, A. Kinzing, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N. LeRoy Poff, M.T. Skyes, B.H. Walker, M. Walker & D.W. Hall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Solan, M, J.A. Godbold, A. Symstad, D.F.B. Flynn & D. Bunker. 2009. Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: Early bird catches the worm or a day late and a dollar short? *en*: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.) *Biodiversity and human impacts: ecological and societal implications*. Oxford University Press, Oxford.
- Srivastava, D. & M. Vellend. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Evolution and Systematics* 36: 267-294.

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Investigaciones realizadas en procesos ecosistémicos en sistemas fragmentados desde 1989 hasta 2010, teniendo en cuenta el tipo de ambiente en el que se realizó y la duración.

Año	Autores	Proceso Ecosistémico	Tipo de ecosistema	duración
1989	Klein	Descomposición (escarabajos)	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	3 meses
1993	Hobbs	Descomposición de hojarasca	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	3 meses
1998	Didham	Ciclo de nutrientes	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	4 meses
2001	Gibbs & Stanton	Descomposición de hojarasca	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	15 días
2004	Nascimento & Laurence	Descomposición (invertebrada)	Gradiente urbano (EEUU)	Un año
2004	Stevenson	Descomposición y ciclo del carbono	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	> 10 años
2004	Vasconcelos & Luizao	Ciclo de nutrientes	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	3 años *
2004	Bustamante et al.	Descomposición (escarabajos)	Bosque templado (Chile)	3 meses
2005	Vasconcelos & Laurence	Producción de biomasa/ciclo de nutrientes	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	4 meses
2005	Rubinstein & Vasconcelos	Descomposición de hojarasca	Bosque lluvioso tropical (Brasil)	un año
2005	Feeley & Terborgh	Nutrientes disponibles	Bosque tropical (Venezuela)	6 meses
2007	Kotze & Lawes	Descomposición de hojarasca y heces	Bosque afroamericano (Sur África)	3 meses
2008	Rosenlew & Robins	Descomposición (escarabajos)	Microcosmos	49 días
2008	Billing & Gaydoss	Ciclo de nutrientes	Bosque decíduo (EEUU)	6 meses
2008	Schessi et al.	Dinámica de hojarasca	Mata Atlántica (Brasil)	2 años
2008	Rantalainen	NA	Microcosmos	un año
2009	Benett et al.	Descomposición	Planicie aluvial (Brasil)	NA
2010	Staddon et al.	Dinámica de nitrógeno y carbono	Microcosmos	1 mes
2010	Barbosa et al.	Ciclo hídrico	Bosque lluvioso templado (Chile)	2 años

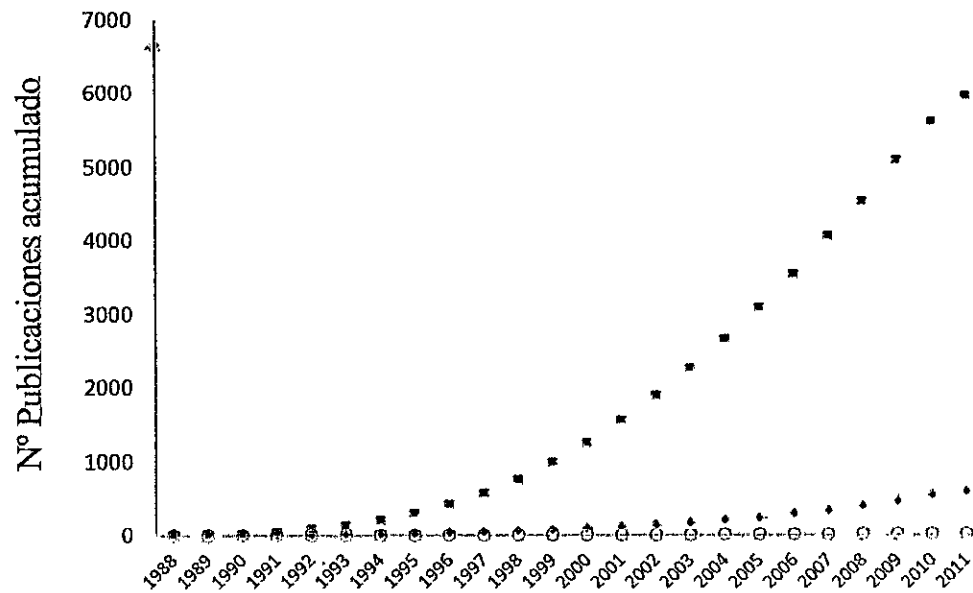


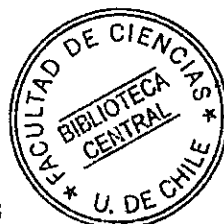
Figura 1. Número de publicaciones (acumulado) sobre procesos ecosistémicos en sistemas fragmentados. Publicaciones sobre sistemas fragmentados (cuadrados). Publicaciones sobre procesos ecosistémicos (diamantes) y publicaciones sobre procesos ecosistémicos en sistemas fragmentados (círculos). La información de esta grafica proviene de los artículos encontrados en la base de datos ISI Web of Science.

Capítulo II

Cascadas tróficas y descomposición de hojarasca: ¿es la fragmentación del hábitat suficiente para inducir las?

RESUMEN

La fragmentación del hábitat y su consecuente disminución del área de los ecosistemas afecta la estructura y funcionamiento de estos gracias a los cambios en la diversidad de las especies. Esto repercute en funciones ecosistémicas como la descomposición de la hojarasca depositada en el suelo de los bosques y el respectivo reciclaje de nutrientes. Junto con los cambios en la estructura y composición de la diversidad de los remanentes de hábitat, existen otros cambios asociados como los cambios en las condiciones microclimáticas y la calidad de los nutrientes que entran en el ciclo, lo cual tiene efecto en la calidad de la hojarasca. En este trabajo se evaluó mediante un experimento manipulativo el efecto que tiene la supresión de los vertebrados forrajeadores de hojarasca sobre la descomposición de la misma así como el reciclaje de nutrientes. Los experimentos se repitieron durante dos años consecutivos en siete remanentes de bosque Maulino en la región central de Chile. Nuestros resultados indican que la tasa de descomposición de la hojarasca tiene un comportamiento idiosincrático para esta zona, donde la tasa de descomposición fue más alta en los fragmentos con relación al bosque continuo, lo cual no se ajusta a estudios realizados en otras regiones ni para los realizados anteriormente para la misma zona. Esto indica que existe una alta variabilidad interanual en los procesos de descomposición. Al mismo tiempo, las exclusiones de forrajeadores de hojarasca no tuvieron un efecto final sobre la descomposición de la hojarasca. Estos resultados parecen ser consistentes con un efecto de fotodescomposición y al mismo tiempo con la variación de la calidad de la hojarasca que cae al suelo. De la misma manera el efecto de la exclusión no parece ser suficiente para detectar un efecto de cascada trófica que repercute en la descomposición de la hojarasca.



INTRODUCCIÓN

Los biomas del mundo han experimentado una pérdida entre el 20% y el 50% de su cobertura original en los últimos 50 años (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Esta pérdida es resultado de la conversión de dichos biomas en campos de cultivo, plantaciones forestales y sistemas de pastoreo, trayendo como consecuencia la fragmentación de sistemas naturales (Collinge, 2009). Esta fragmentación del hábitat genera cambios en la composición y riqueza de las especies, modificando los procesos ecosistémicos, en los que esta biodiversidad participa (Turner, 1992; Guiller & O'Donovan 2002). Un ejemplo de esto es la reducción en las abundancias de especies forrajeadoras en la hojarasca, lo cual, al menos teóricamente llevaría a cambios en la abundancia de sus presas -los artrópodos de suelo-, alterando las cascadas tróficas en las que estos organismos participan, con potenciales efectos ecosistémicos (Ponsard *et al.* 2000, Beard 2002, Srivastava *et al.* 2009, Gessner *et al.* 2010). Pequeños cambios en la biomasa de grupos como los artrópodos descomponedores pueden tener un marcado efecto en la descomposición y mineralización de nutrientes (Moore *et al.* 1988, Hunt & Wall 2002). Así la fragmentación afectaría algunas funciones ecosistémicas (Dunham 2008), ya sea a través de interacciones directas con el ambiente como los cambios en la humedad, la temperatura y la radiación solar, o a través de efectos de segundo orden como los efectos de cascadas tróficas (Turner 1992).

Otro aspecto relacionado con la descomposición de la hojarasca es la herbivoría. La herbivoría modifica la calidad de la hoja a descomponer cambiando las concentraciones de lignina, C y N, afectando con ello las tasas de descomposición (Choudhury 1988). En este sentido, los insectos herbívoros alteraran las propiedades químicas de la hojarasca, siendo un efecto más pronunciado cuando la herbivoría produce una abscisión prematura del follaje, limitando la reabsorción de nutrientes por

parte de la planta, originando hojarasca con altas concentraciones de nutrientes (Faeth *et al.* 1981, Williams & Whitman 1986, James & Pritchard 1988, Kahn & Cornell 1989, Karban & Niiho 1995). Por otra parte, el daño físico provocado en las hojas por parte de los herbívoros facilita la acción microbiana, debido al aumento de la superficie de contacto con los organismos descomponedores (Kikuzawa & Lechowicz 2001). Lo anterior se ha denominado como la 'hipótesis de aceleración', dado el aumento en las tasas de descomposición resultado de los cambios en la calidad química de la hojarasca (Chapman *et al.* 2003).

Un ejemplo son las aves insectívoras en paisajes fragmentados de la región central de Chile., las cuales son hasta 2,5 veces más abundantes en los fragmentos que en los bosques continuos (Vergara & Simonetti 2003, Vergara & Simonetti 2004, González-Gómez *et al.* 2006). Este grupo trófico depreda tanto insectos herbívoros (Vasquez *et al.* 2006, De la Vega *et al.* 2012), como una amplia variedad de artrópodos de suelo (Correa *et al.* 1990), incluidos los que participan en la degradación de la hojarasca, así como los que depredan sobre otros artrópodos. Un aumento en la depredación por parte de las aves insectívoras disminuiría la abundancia o riqueza de artrópodos descomponedores e insectos herbívoros. Estos cambios podrían alterar de manera indirecta la descomposición de hojarasca y posteriormente el reciclaje de nutrientes (Sekercioglu 2006). Sin embargo, algunos estudios han demostrado que debido a la redundancia funcional de algunos artrópodos, el efecto de los depredadores se amortiguaría (Strong 1992, Lopes-Vendrami *et al.* 2012). Por lo tanto, el efecto de la fragmentación sobre la descomposición podría ser muy variable.

La habilidad de algunos vertebrados de afectar procesos ecosistémicos como la descomposición a través de cascadas tróficas es aún un tema poco abordado (Gessner *et al.* 2010). Algunos autores han propuesto que la baja biomasa y las apariciones

esporádicas de vertebrados forrajeadores en la hojarasca en el bosque podrían tener un bajo efecto sobre procesos como la descomposición debido al escaso potencial que tendrían de regular organismos cerca de la base de las tramas tróficas en ambientes estructuralmente complejos (Setälä *et al.* 1998). Otros autores como Turner (1992) recalcan que la influencia de altos niveles tróficos es desproporcionada en relación con su biomasa, haciendo que el papel de los vertebrados sea relevante para los procesos ecosistémicos, más aun si se tienen en cuenta que el proceso de fragmentación genera cambios sobre la biodiversidad.

Bajo este contexto el bosque Maulino es un sistema idóneo para poner a prueba los efectos de las cascadas tróficas en sistemas fragmentados sobre la descomposición de la hojarasca y su relación con el reciclaje de nutrientes. Debido a que la fragmentación del bosque Maulino afecta las abundancias de aves insectívoras siendo estas más abundantes en los fragmentos con respecto al bosque continuo (Vergara & Simonetti 2004). Estos cambios en las abundancias de las aves insectívoras conllevan a una menor herbivoría en los fragmentos (González-Gómez *et al.* 2006, De la Vega *et al.* 2012) y posiblemente a un mayor consumo de artrópodos de suelo. En este contexto nos planteamos las siguientes preguntas ¿se alteran las tasas de descomposición de hojarasca por los cambios en las abundancias de artrópodos descomponedores debido a los cambios en las abundancias de aves insectívoras forrajeadoras en el suelo inducidas por la fragmentación?, ¿Cambios en las tasas de herbivoría afectan las tasas de descomposición? Y por ultimo ¿estos cambios en las tasas de descomposición tienen efecto sobre el reciclaje de nutrientes?

Para evaluar el efecto de los cambios en las abundancias de aves insectívoras sobre la tasa de descomposición se realizó un experimento durante los años 2011 y 2012 mediante la exclusión de aves y artrópodos en bosques fragmentos y bosque continuo.

La tasa de descomposición en las exclusiones de aves insectívoras debería aumentar producto de un aumento en las abundancias de los artrópodos descomponedores. Al mismo tiempo la descomposición debería disminuir en las exclusiones de artrópodos descomponedores. Para determinar el efecto de la herbívora realizamos un experimento de trasplantes recíprocos de hojarasca (fragmentos vs bosque continuo) para determinar si el origen de la hojarasca tiene algún efecto sobre las tasas de descomposición, esperando encontrar un aumento en la tasa de descomposición en la hojarasca proveniente del bosque continuo por un efecto de aceleración, dado que sufren mayor herbivoría.

La descomposición de la hojarasca es un proceso clave de los ecosistemas, conectando todos los niveles tróficos a través de la actividad de los descomponedores y sus depredadores (Gessner 2010), así como la transferencia trófica de nutrientes que la hacen aprovechable a los productores primarios (Wardle et al. 2004). Para determinar como la descomposición de la hojarasca repercute en el reciclaje de nutrientes como el N, se realizó un experimento de incubación de suelo para medir la mineralización y nitrificación, midiendo adicionalmente la actividad enzimática sobre el C y el P (β -glucosidasa y fosfatasa).

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El bosque Maulino costero se encuentra ubicado en la costa de la región central de Chile (35° 59'S, 72°41'W), y comprende elevaciones que van desde los 200 a los 500 msnm. Son bosques dominados por *Nothofagus glauca*, *Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana*, *Cryptocarpa alba* y *Gomortega keule* (Bustamante et al. 2005). Este tipo de

bosque se encuentra fragmentado a lo largo de su distribución incluyendo la Reserva Nacional Los Queules, la cual consta de 154 ha de bosque protegido, inmerso en 600 ha de bosque nativo rodeado por plantaciones forestales de pino Monterrey (*Pinus radiata*). En la zona también existen remanentes de bosque nativo dispersos a través del paisaje con tamaños que van entre las 0.5 y las 10 ha. (González-Gómez *et al.* 2006, Vergara *et al.* 2006, Ramos *et al.* 2008). Para realizar este estudio se escogieron seis fragmentos de diferente tamaño y se utilizó la Reserva Nacional Los Queules como el bosque continuo (Figura 1).

En cuanto a las aves insectívoras de estos bosques, son cinco las especies más comunes: el Huet-huet (*Pterotochos castaneus*); Chucao (*Scelorchilus rubecula*); Tapaculo Andino (*Scytalopus magellanicus*); Tapaculo ocre flanqueado (*Eugralla paradoxa*) y el Mirlo Austral (*Turdus falklandii*) (Vergara & Simonetti 2003, González-Gómez *et al.* 2006). Estas especies presentan una mayor abundancia tanto en los fragmentos como en la matriz de pino con respecto al bosque continuo (Vergara & Simonetti 2003, Vergara & Simonetti 2004, González-Gómez *et al.* 2006).

Diseño Experimental

Para determinar el efecto de la fragmentación sobre las tasas de descomposición de hojarasca y el reciclaje de nutrientes realizamos un experimento con cuatro factores: tipo de remanente, efecto de la cascada trófica, herbivoría y año. El tipo de remanente contiene dos niveles, bosque continuo y fragmento. En el bosque continuo establecimos cuatro puntos de muestreo y un punto de muestreo en cada uno de los seis fragmentos. Para determinar si existe efecto de la cascada trófica sobre la descomposición se implemento en cada uno de los puntos de muestreo, un tratamiento con tres niveles: exclusión de artrópodos, exclusión de vertebrados y un control. Por cada nivel había seis réplicas. La exclusión de artrópodos se realizó mediante fumigación mensual con

un insecticida piretroide el cual a pesar de ser soluble en agua es resistente al lavado de las lluvias (Mageo, Basf ®, 35 g/ 100 L de agua), con propiedades repelentes para los artrópodos sin afectar hongos y bacterias. Cada vez que se aplicó del insecticida sobre las exclusiones de artrópodos con bombas aspersoras de fumigación, se aplicó la misma cantidad de agua potable tanto en las exclusiones de vertebrados como en los controles esto con el objetivo de evitar un sesgo en la tasas de descomposición por efecto de un aumento de la humedad.

La exclusión de aves se realizó mediante un cono de malla metálica con un volumen aproximado de un 1m^3 (Figura 2). Teniendo en cuenta que en la zona de estudio hay una mayor herbivoría en el bosque continuo que en los fragmentos (Vasques et al. 2007, De la Vega 2012), para establecer si el origen de la hojarasca tendría algún efecto sobre la tasa de descomposición y poder tener una comparación cruzada que permita observar los efectos del origen de la hojarasca realizamos trasplantes recíprocos de hojarasca en cada una de las exclusiones. Este trasplante recíproco consistió en aparejar en cada uno de los sitios de muestreo bolsas de descomposición con hojarasca obtenidas en el bosque continuo con bolsas de descomposición con hojarasca obtenida en los fragmentos (Figura 1). De cumplirse nuestra predicción, las hojas provenientes del bosque continuo presentarían una mayor descomposición que las hojas provenientes de los fragmentos. El experimento tuvo una duración de 12 meses empezando en el mes de Septiembre de 2011 y para observar si había variación interanual, este se repitió al año siguiente utilizando exactamente los mismos puntos de muestreo del primer año.

El análisis de datos se efectuó mediante una ANDEVA de cuatro vías para evaluar los efectos del tipo de remanente, efecto de la cascada trófica, herbivoría y año y sus posibles interacciones, donde los tratamientos fueron analizados como efectos

fijos. Posteriormente se realizaron comparaciones pareadas a posteriori para analizar los factores significativos utilizando la prueba de Holm-Sidak (Zar 2010). Se hizo un análisis de regresión para determinar si existe una relación entre el área del remanente y del tamaño del efecto de la exclusión de vertebrados y la exclusión de artrópodos. Este tamaño de efecto se midió como $\ln(X_e/X_c)$, donde X_e corresponde a la media de la tasa de descomposición de las exclusiones y X_c corresponde al promedio del control.

Medición de la descomposición de la hojarasca

Las tasas de descomposición fueron estimadas usando el método confidente de las bolsas de descomposición (Bocock & Gilbert 1957). Aunque este método puede subestimar las tasas de descomposición actuales, este es el más recomendado para propósitos comparativos (Weider & Lang 1982). Se escogió la hojarasca de *Nothofagus glauca* por ser una especie caducifolia presente en todos los remanentes y de esta manera evitar la variabilidad en las tasas de descomposición debida a los cambios de composición florística en la hojarasca propia de cada uno de los remanentes. Se colectaron tanto del suelo de la Reserva Nacional Los Queules como de los fragmentos hojas senescentes de *N. glauca* en el otoño de los años 2010 y 2011 las cuales fueron secadas durante dos días a 80°C.

Se fabricaron bolsas de descomposición de 16x16 cm. con anejo plástico y se rellenaron con 6 g de hojarasca seca de *N. glauca* sin mezclar su procedencia (fragmentos o bosque continuo). Un total de 360 bolsas de descomposición fueron “sembradas” en cada uno de los años. Al cabo de un año calendario, las bolsas fueron recolectadas y llevadas al laboratorio donde se limpiaron manualmente de partículas de suelo para posteriormente ser secadas nuevamente a 80°C durante dos días. Finalmente para hacer las comparaciones entre los diferentes sitios de muestreo, se estandarizaron los datos calculando la tasa de descomposición anual (K), como $K = -\ln(X_0/X_1)/T$,

donde X_0 = peso seco inicial de la hojarasca (g), X_1 = peso seco final (g) y T = tiempo de descomposición (un año). Se utilizó esta aproximación para medir la tasa de descomposición ya que es una de las más utilizadas (Palacios 2002, Caldentey *et al.* 2001, Hernández 2000).

Reciclaje de Nutrientes

La capacidad de transformar el nitrógeno orgánico presente en la materia orgánica del suelo en nitrógeno inorgánico es utilizada como índice de la disponibilidad de nitrógeno para las plantas en ecosistemas terrestres (Robertson *et al.* 1999). Para evaluar si el cambio de abundancia de las aves insectívoras que forrajean en la hojarasca y sus efectos sobre la trama trófica influyen sobre las tasas de mineralización (producción de amonio y nitrato) y nitrificación (nitrato) de N en el suelo, se hicieron pruebas de incubación *in situ* de muestras del suelos colectadas acordes a uno de los métodos descritos por Robertson *et al.* (1999). Para determinar la actividad enzimática se extrajeron muestras de suelo a 10cm de profundidad en cada sitio de muestreo, las cuales fueron posteriormente tamizadas. Se midió la actividad enzimática de la β -glucosidasa y la fosfatasa. La primera es una enzima predominante en el suelo, la cual juega un papel importante en la catalización y biodegradación de celulosa en la hojarasca. La segunda enzima juega un papel importante en el ciclo del fosforo siendo un buen indicador de fertilidad de suelo (Kumar & Varma 2011). Los ensayos para medir la actividad enzimática se realizaron según lo descrito por Sinsabaugh *et al.* (1999) y las comparaciones se hicieron utilizando la absorbancia en nanómetros. Para comparar las tasas de nitrificación y mineralización entre fragmentos y reserva así como la actividad enzimática se realizaron pruebas de t-Student.

RESULTADOS

Hubo diferencias interanuales significativas para las tasas de descomposición (K) entre los tipos de remanente de bosque Maulino ($P < 0,001$; Tabla 1), siendo más altas en los fragmentos que en el bosque continuo (Figura 3). Por otra parte, los diferentes tratamientos no mostraron diferencias significativas en las tasas de descomposición ($P = 0,13$; Tabla 1), aunque la tasa de descomposición en el bosque continuo, tiende a ser más alta para la exclusión de vertebrados ($K = 0,19$ vs $K = 0,17$ para la exclusión de artrópodos y el control; Figura 3). De igual manera, tampoco se encontraron relaciones significativas entre el tamaño de efecto de la exclusión de vertebrados ($R^2 = 0.09$, $P = 0.5$) y de la exclusión de artrópodos con el área del remanente ($R^2 = 0.25$, $P = 0.25$). En cuanto a las interacciones, existe una interacción estadísticamente significativa entre el año, el tipo de remanente y el origen de la hojarasca ($P = 0,037$; Tabla 1) indicando que el efecto de cada uno de los factores es variable para todas las combinaciones de los otros dos factores. El efecto de la interacción tipo de remanente por origen de la hojarasca depende del año del experimento, ya que para el año 2011 hay una interacción significativa ($P < 0,001$), mientras que para el año 2012 no es significativa ($P = 0,88$; Figura 4). Así mismo, la interacción entre tipo de remanente y año depende del origen de la hojarasca, siendo estadísticamente significativo solamente cuando la hojarasca procede de los fragmentos ($P < 0,001$; Figura 3). Sin embargo, la tasa de descomposición de la hojarasca proveniente de fragmentos puesta a descomponer dentro de los mismos fragmentos, fue 0,64 veces más grande que la tasa de descomposición de la hojarasca proveniente del bosque continuo ($P = 0,02$), para los dos años consecutivos.

En cuanto a los valores de nitrificación, no se encontraron diferencias significativas entre los tipos de remanentes ($t = -1,249$, $df = 8$, $P = 0,247$) aunque esta tiende a ser 1.9 veces más alta en los fragmentos. Lo mismo sucede para la

mineralización ($t = -1,054$ $df = 8$, $P = 0,323$), siendo la tasa de mineralización de los fragmentos 1.4 veces mayor que la del bosque continuo. Debido a que en ambos casos el poder de la prueba es muy bajo (0,01), es probable que las diferencias sean biológicamente significativas. Aunque la actividad enzimática de la β -glucosidasa medida mediante espectrometría es mayor en los fragmentos que en el bosque continuo (0,507 nm vs 0,376 nm) no se presentaron diferencias significativas entre los dos tipos de remanente ($t = 1,058$, $P > 0,05$). Las lecturas espectrométricas fueron más parecidas para la fosfatasa con 0,3811 nm para los fragmentos y 0,4057 nm para el bosque continuo ($t = -0,1851$, $P > 0,05$).

DISCUSIÓN

Algunos estudios han detectado la importancia de los cambios de biodiversidad en procesos ecosistémicos como la descomposición y el reciclaje de nutrientes en sistemas terrestres (Wardle *et al.* 1997, Gartner & Cardon 2004, Sekercioglu *et al.* 2004, Hättenschwiler *et al.* 2005). Estos estudios permiten hacerse una idea de las posibles consecuencias que tiene la abundancia de las aves en fragmentos de bosque sobre la biota descomponedora a través de la modificación de las cascadas tróficas, lo cual afecta un proceso ecosistémicos como la descomposición de la hojarasca.

Sin embargo, para el bosque Maulino, la exclusión de aves insectívoras en los fragmentos de bosque no parece influir en las tasas de descomposición de la hojarasca, aunque esta es temporalmente variable. En efecto, la mayor tasa de descomposición en los fragmentos con respecto al bosque continuo, es opuesta a lo reportado por Palacios (2003) para la misma localidad. Palacios (2003) reportó una mayor pérdida de biomasa de la hojarasca en términos generales (Pérdida de biomasa = 32%) en comparación a la estimada en este estudio (pérdida de biomasa = 20%). A su vez la tasa de

descomposición reportada en el año 2002 es más elevada en el bosque continuo que en los fragmentos, lo cual constituye un resultado contrario al encontrado en nuestro estudio. Lo anterior constituye no solo un resultado contrario a lo observado por Palacios (2002), sino para lo hallado en otras latitudes, donde se reportan mayores tasas de descomposición en los fragmentos de mayor tamaño como resultado de una mayor humedad de los suelos propia de los fragmentos de mayor área (Didham 1998, Barbosa 2005). De igual manera, los resultados reportados en años anteriores con respecto a los nuestros para esta zona de estudio se verían afectados por efectos de la matriz que rodea dichos fragmentos (plantaciones de *P. radiata*), la cual estaría presente en los años anteriores a nuestro estudio, actuando como una barrera que amortigua los efectos de la fragmentación disminuyendo la desecación, la temperatura, la exposición a los vientos y la radiación solar.

La fragmentación del hábitat en el bosque Maulino ha modificado las densidades de aves insectívoras que forrajean en el suelo del bosque, siendo 2.5 veces más abundantes y activas en los fragmentos que en el bosque continuo (Vergara & Simonetti 2004, González-Gómez *et al.* 2006). Si bien la exclusión de aves no generó cambios significativos en las tasas de descomposición en el bosque continuo, la tasa de descomposición en las exclusiones de vertebrados tiende a ser más alta (Figura 2-b), sugiriendo que la abundancia de aves insectívoras forrajeadoras de hojarasca conllevaría a un cambio en la estructura comunitaria de los artrópodos descomponedores en el bosque continuo (Dunham 2008, Schleuning *et al.* 2011, ver Anexo 1).

Por otra parte, los ensambles de artrópodos a pesar de su heterogeneidad en el ambiente (Anexo 1), se logran restaurar en los diferentes fragmentos hasta niveles observados en el bosque continuo, explicando por qué no se encuentran tasas de descomposición más elevadas que el bosque continuo, concordando con estudios en

bosques tropicales de la Amazonia (Lopes-Vendrami *et al.* 2012) y Kenya (Schleuning *et al.* 2011), donde las tasas de descomposición fueron más elevadas en los fragmentos y bosques secundarios con respecto al bosque maduro. Schleuning *et al.* (2011) explican la mayor tasa de descomposición en los fragmentos por una disminución en la actividad de forrajeo de las aves insectívoras de suelo y no por cambios en sus abundancias (Kremen *et al.* 2007, Schleuning *et al.* 2011). Por lo tanto, un aumento en las abundancias de aves insectívoras en los fragmentos de bosque Maulino (Vergara & Simonetti 2004) no se traducen necesariamente en un mayor forrajeo y por lo tanto en una disminución en las tasas de descomposición.

Otro factor determinante en las tasas de descomposición es la calidad de la hojarasca (Robertson *et al.* 1999, García-Palacios *et al.* 2013), sin embargo, dicha calidad parece ser un elemento cambiante en los fragmentos del bosque Maulino, donde el experimento de trasplante recíproco permitió observar un comportamiento idiosincrático para las tasas de descomposición de dichos bosques en cada uno de los años. Los resultados de este estudio muestran que la tasa de descomposición de la hojarasca proveniente de los fragmentos fue mayor en el año 2012 con respecto al año anterior.

Para el caso de los fragmentos de bosque Maulino la mejor calidad de la hojarasca estaría relacionada con el tiempo de senescencia de las hojas, donde el proceso de reabsorción de nutrientes como nitrógeno y fósforo por parte de las hojas senescentes se ve interrumpido por una caída prematura a causa de efectos mecánicos como el viento (Kikuzawa & Lechowicz 2011), ya que los fragmentos están expuestos a ráfagas de viento 10% más fuertes que el bosque continuo, aun en presencia de la matriz de pino (Murúa *et al.* 2011). Durante el año 2011, los fragmentos se encontraban rodeados de plantaciones por lo cual estaban menos expuestos al viento que para el año

2012 donde las plantaciones ya no estaban presentes, sugiriendo que estas actuarían como una barrera amortiguadora que disminuiría algunos de los efectos de la fragmentación como una mayor exposición a cambios abióticos como el viento (Denyer *et al.* 2006). Esto sienta las bases para proponer que la matriz puede modificar las tasas de descomposición en los fragmentos a través de cambios en las condiciones abióticas de los mismos y por lo tanto cambios en la matriz pueden generar variación inter-anual en las tasas de descomposición, reforzando el papel modulador que tienen las matrices en la estructura y funcionamiento de la biodiversidad remanente en los fragmentos de bosque (Lindenmayer & Fisher 2006). Adicionalmente, Silva *et al.* (2009) reportan diferencias en la anatomía de las hojas de *N. glauca* provenientes de la reserva y de los fragmentos, siendo más delgadas (con menor epidermis adaxial y parénquima esponjoso) en los fragmentos. Estas diferencias pueden contribuir por lo tanto a una mayor tasa de descomposición. Esto apoyaría en parte la hipótesis de aceleración (Chapman *et al.* 2003), aunque no como se espera en nuestra hipótesis por efecto de una mayor herbivoría en el bosque continuo, si no por una caída temprana de la hojarasca de los fragmentos, por un efecto mecánico de viento, lo cual cobra sentido si se tiene en cuenta que los fragmentos producen más hojarasca (Palacios 2002).

Por lo anterior, si el proceso de reabsorción de nitrógeno y fósforo de las hojas durante su proceso de senescencia (Kikusawa & Lechowicz 2011), se ve interrumpido por la caída de las hojas por los efectos de los temporales, estas se convertirán en hojarasca con un mayor contenido de nutrientes, que se descompondrá más rápido. Por lo tanto, esto provocaría una mayor nitrificación en los fragmentos. Aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las tasas de nitrificación de los fragmentos y el bosque continuo, si existe una tendencia en este sentido.

A pesar que los fragmentos se ven afectados tanto biótica como abióticamente, procesos ecosistémicos como la descomposición y reciclaje de nutrientes no parecen afectarse negativamente, indicando que en algunos casos, esta actividad tiene un comportamiento idiosincrático y compensatorio. No obstante, hay que ser cautelosos con esta conclusión, ya que la prueba de poder indican que se necesitan muchas más experimentos de incubación para obtener resultados consistentes en lo referente al reciclaje de nutrientes.

Implicancia de los resultados

Los cambios en las abundancias de las aves forrajeadoras en la hojarasca por efecto de la fragmentación no tuvieron un efecto en cascada evidente sobre la descomposición. Las cascadas tróficas por cambios en la comunidad de descomponedores no afectarían directamente los cambios en las tasas de descomposición observados, sino que esta se comportaría de manera más idiosincrática debido a cambios en la composición de artrópodos y en la calidad de la hojarasca del suelo producto de la caída prematura de las hojas y diferencias morfológicas. Por lo tanto, estudios futuros sobre el componente biótico deberían abarcar una mayor escala temporal, donde se pueda evaluar la variación interanual para tratar de determinar si los comportamientos idiosincráticos se mantienen en el tiempo. Por otra parte, dado el bajo efecto del componente biótico sobre las tasas de descomposición, es importante evaluar el aporte de los factores abióticos, intrínsecos a la estructura y disposición espacial de los fragmentos no considerados para las hipótesis planteadas en este capítulo (Ver capítulo 3).

LITERATURA CITADA

- Barbosa-Prieto, O.A. 2005. Efectos del área de fragmentos de bosque de olivillo sobre procesos ecosistémicos relacionados al ciclo de nitrógeno: tamaño del ecosistema versus función ecosistémica. Tesis Doctoral. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Beard, H., A.V. Kristiina & A. Kulmatiski. 2002. Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia* 133: 583-593.
- Bockock, L. & O.J.W. Gilbert. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9: 179-185.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti, A.A. Grez & J. San Martín. 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras *en*: Smith-Ramírez C, J.J. Armesto & C. Valdovinos (eds.) Historia biodiversidad y ecología de los bosques de la cordillera de la costa. Editorial Universitaria, Santiago: 555-564.
- Collinge, S.K. 2009. Ecology of fragmented landscape. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Correa, A., J.J. Armesto, R.P. Schlatter, R. Rozzi, J.C. Torres-Mura. La dieta del chucao (*Scerophilus rubecula*) un passeriforme terrícola endémico del bosque templado húmedo de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*. 63: 179-202.
- Chapman, S.K., S.H. Hart, N.S. Cobb, T.G. Whitham & G.W. Koch. 2003. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology* 84: 2867-2876.
- Choudhury, D. 1988. Herbivore induced changes in leaf-litter resource quality: a neglected aspect of herbivory in ecosystem nutrient dynamics. *Oikos* 51: 389-393.
- De la Vega, X., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2012. Is top-down control by predators driving insect abundance and herbivory rates in fragmented forests? *Austral Ecology* 37: 836-844.
- Denyer, K., B. Burns & J. Ogden. 2006. Buffering of native forest edge microclimate by adjoining tree plantations. *Austral ecology* 31: 478-489.
- Didham, R.K. 1998. Altered leaf litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- Dunham, A.E. 2008. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. *Oikos* 117: 571-579.
- Faeth, S.H., E.F. Connor & D.S. Simberloff. 1981. Early leaf abscission: a neglected source of mortality for folivores. *American Naturalist* 117: 409-415.

- Garcia-Palacios, P., F.T. Maestre, J. Kattge & D.H. Wall. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomas. *Ecology Letters* 16:1045-1053.
- Gartner, T.B. & Z.G. Cardon. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.
- Giller, P.S. & G. O'Donovan. 2002. Biodiversity and ecosystem function: do species matter? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 102: 129-139.
- Gessner, M., C.S. Swan, C.K. Dang, B.G. McKie, R.D. Bardget, D.H. Wall & S. Hättenschwiler. 2010. Diversity metes decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 372-380.
- González-Gómez, P.L., C.F. Estades & J.A. Simonetti. 2006. Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148: 137-143.
- Hättenschwiler, S., A.V. Tiunov & S. Scheu. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 191-218.
- Hunt, H.W. & D.H. Wall. 2002. Modelling the effects of loss of soil biodiversity on ecosystem function. *Global Change Biology* 8:33-50.
- James, R. & I.M. Pitchard. 1988. Influence of the holly leaf miner, *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae), on leaf abscission. *Journal of Natural History* 22: 395-402.
- Kahn, D.M. & H.V. Cornell. 1989. Leafminners, early leaf abscission, and parasitoids: a trophic interaction. *Ecology* 70: 1219-1226.
- Karban, R. & C. Nilho. 1995. Induced resistance and susceptibility to herbivory: plant memory and altered plant development. *Ecology* 76: 1220-1225.
- Kikuzawa, K. & M.J. Lechowicz. 2011. Ecology of leaf longevity. *Ecological Research Monographs*. Springer, Tokyo.
- Kremen, C., N.M. Williams, M.A. Aizen, B. Germmill-Herren, G. LeBuhn, R. Minckley, L. Packer, S.G. Potts, T. Roulston, I. Steffan-Dewenter, D.P. Vásquez, R. Winfree, L. Adams, E.E. Crone, S.S. Greenleaf, T.H. Keitt, A.M. Klein, J. Regetz & T.H. Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299-314.
- Kumar, S. & A. Varma. 2011. Role of enzymes in maintaining soil health *en*: G. Shukla & A. Varma (eds.) *Soil Enzymology*. Springer-Verlag, Berlin. pp 25-42.
- Lindenmayer, D. & J. Fischer. 2006. Habitat fragmentation and landscape change an ecological and conservation synthesis. Island Press, Washington.

- Lopes-Vendrami, J., C.F. Jurinitz, C.T. Castanho, L. Lorenzo & A.A. Oliveira. 2012. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the atlantic plateau of the state of Sao Paulo, Brazil. *Biota Neotropical* 12: 136-143.
- Murúa, M.M., A.A. Grez & J.A. Simonetti. Changes in wing length in the pollinator *Bombus dalhousii* occurring with the fragmentation of the Maulino forest, Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 38: 391-396.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Moore, J.C., D.E. Walter & H.W. Hunt. 1988. Arthropod regulation of micro and meso biota in Below-ground detrital food webs. *Annual Review of Entomology* 33: 419-439.
- Palacios, P.A. 2003. Producción y descomposición de hojarasca en un bosque maulino fragmentado. Seminario de Título. Universidad de Chile, Santiago de Chile.
- Ponsard, S., R. Arditi & C. Jost. 2000. Assessing top-down and bottom-up control in a litter-based soil macroinvertebrate food chain. *Oikos* 89: 524-540.
- Robertson P.G., D.C. Coleman, C.S. Bledsoe & P. Sollis. 1999. *Soil Methods for long-term ecological research*. Oxford University Press.
- Schleuning, M., N. Farwig, M.K. Peters, T. Bergsford, B. Bleher, R. Blandl, H. Dalitz, G. Fischer, W. Freund, M.G. Gikungu, M. Hagen, F.H. Garcia, G.H. Kagezi, M. Kaib, M. Kraemer, T.Lung, C.M. Naumann, G. Schaab, M. Templin, D. Uster, J.W. Wägele & K. Böhning-Gaese. 2011. Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem process in atropical forest. *PlosOne* 11: e27785.
- Sekercioglu, C.H., G.C. Daly & P.R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of birds decline. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 101: 18042-18047.
- Setälä H., J. Laakso, J. Mikola & V. Huhta. 1998. Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production. *Applied Soil Ecology* 9:25-31.
- Silva, C.A & J.A. Simonetti. Inquiring into the causes of depressed folivory in a fragmented temperate forest. *Acta Oecologica* 35: 458-461.
- Sinsabaugh, R.L., M.J. Klug, H.P. Collins, P.E. Yeagers & S.O. Petersen. 1999. Characterizing soil microbial communities *en*: G.P. Robertson, D.C. Coleman, C.S. Bledsoe & P. Sollis (eds.) *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, New York, pp 318-348.
- Srivastava, D.S., B.D. Cardinale, A.L. Downing, J.E. Duffy, C. Jouseau, M. Sankaran & J.P. Wright. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. *Ecology* 90: 1073-1083.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose systems. *Ecology* 73:747-754.

- Turner, I.M. 1992. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- Vasques, P.A., A.A. Grez, R.O. Bustamante & J.A. Simonetti. 2007. Herbivory, foliar survival and shoot growth in fragmented populations of *Aristolelia chilensis*. *Acta Oecologica*. 31:48-53.
- Vergara, P.M. & J.A. Simonetti. 2003. Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central Chile. *Acta Oecologica* 24:285-288.
- Vergara, P & J.A. Simonetti. 2004. Avian responses to fragmentation of the Maulino Forest in central Chile. *Orix* 38: 1-6.
- Wardle, D.A., O. Zsckrisson, G. Hörnberg & C. Gallet. 1997. The influence of island area in ecosystem properties. *Science* 277: 1296-1299.
- Wardle, D.A., R.D. Bardgett, R.N. Klironomos, H. Setälä, W.H. Van der Putten & D. Wall. 2004. Ecological linkage between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Weider, R.K. & G.E. Lang. 1982. A critique of analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1635-1642.
- Williams, A.G. & T.G. Whitman. 1986. Premature leaf abscission: an induced plant defense against gall aphids. *Ecology* 67: 1619-1627.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*, fifth edition. Prentice Hall, New Jersey.

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Efecto de los cuatro factores estudiados y sus interacciones sobre la descomposición de hojarasca. Tipo de remanente (Tipo: bosque continuo y fragmentos), tratamiento de exclusión (Tratamiento: exclusión de vertebrados, exclusión de artrópodos y control), origen de la hojarasca (Origen: bosque continuo y fragmentos) y año de estudio (Año: 2011 y 2012).

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Año	1	0.01	0.01	0.01	1.03	0.31
Tipo	1	0.48	0.48	0.48	44.54	<0.001
Origen	1	0.11	0.12	0.12	10.93	<0.001
tratamiento	2	0.03	0.04	0.02	2.02	0.13
Año*Tipo	1	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
Año*Origen	1	0.09	0.06	0.06	5.51	<0.05
Año*tratamiento	2	0.02	0.01	0.01	0.48	0.62
Tipo*Origen	1	0.00	0.00	0.00	0.28	0.59
Tipo*tratamiento	2	0.03	0.03	0.01	1.36	0.26
Origen*tratamiento	2	0.04	0.02	0.01	1.02	0.36
Año*Tipo*Origen	1	0.05	0.05	0.05	4.71	<0.05
Año*Tipo*tratamiento	2	0.00	0.01	0.00	0.25	0.78
Año*Origen*tratamiento	2	0.02	0.02	0.01	0.80	0.45
Tipo*Origen*tratamiento	2	0.06	0.06	0.03	2.79	0.06
Año*Tipo*Origen*tratamiento	2	0.01	0.01	0.00	0.29	0.75
Error	570	6.09	6.09	0.01		
Total		593.00	7.04			

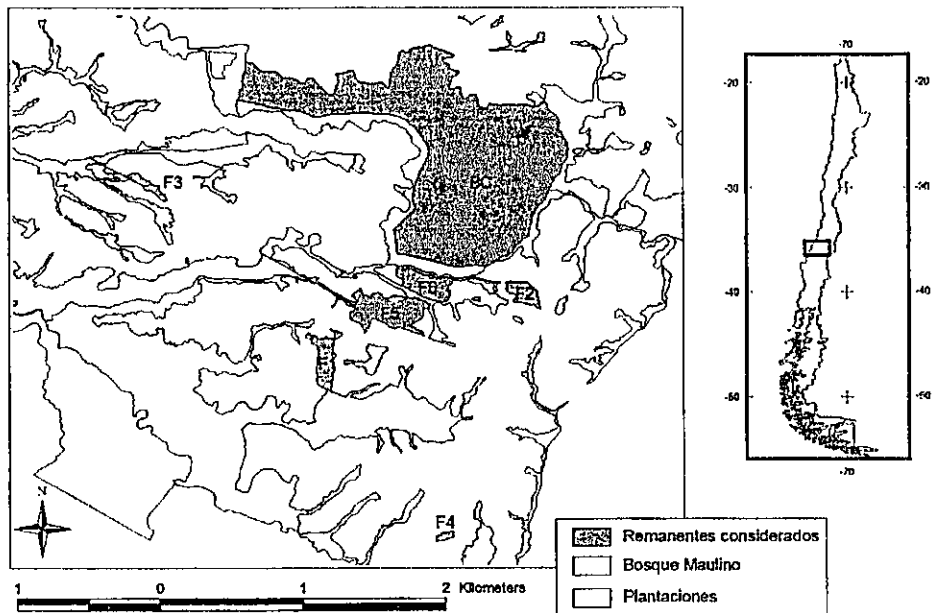


Figura 1. Zona de estudio donde se ven los diferentes remanentes de bosque maulino (gris) inmersos en una matriz de plantaciones (zona blanca). La reserva por su extensión fue considerada como un bosque continuo. En gris oscuro se muestran los remanentes considerados en este estudio. De F1 a F6 son los fragmentos y BC representa el bosque continuo.

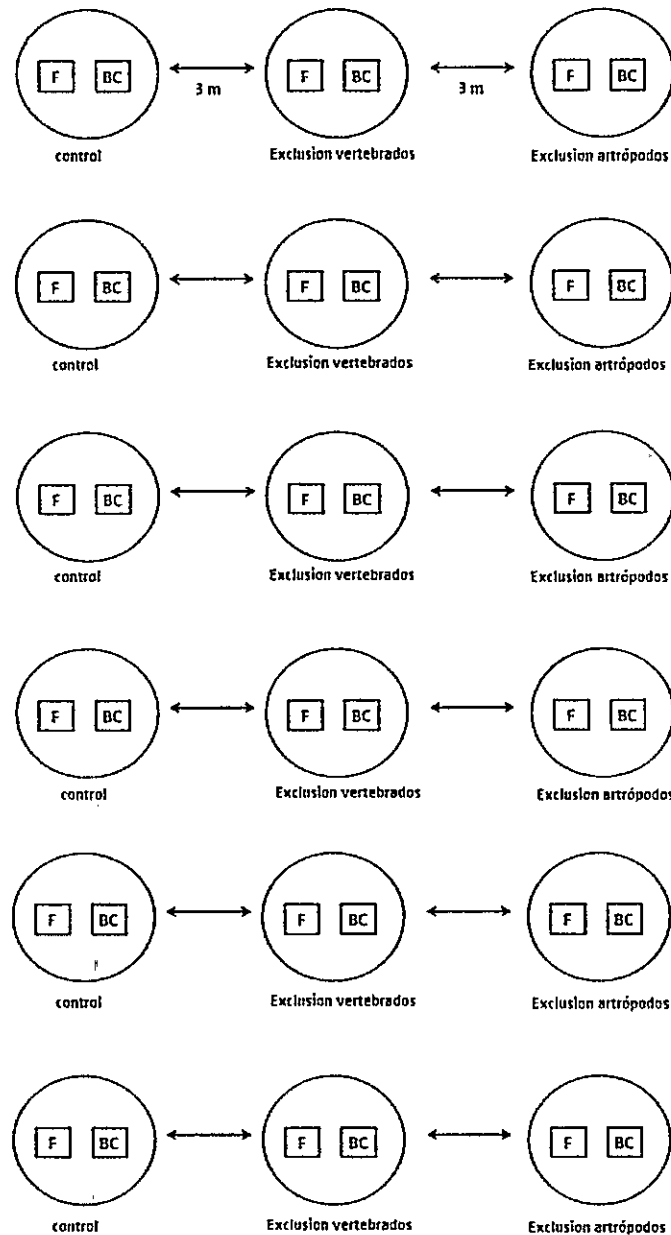


Figura 2. Esquema de la disposición del experimento de exclusión en cada uno de los sitios de muestreo. La exclusión de vertebrados consistió en un cono de malla de 1.1m^3 y La exclusión de artrópodos se hizo mediante fumigación. Dentro de cada exclusión se dispusieron bolsas de descomposición con hojarasca proveniente de los fragmentos (F) y del bosque continuo (BC).

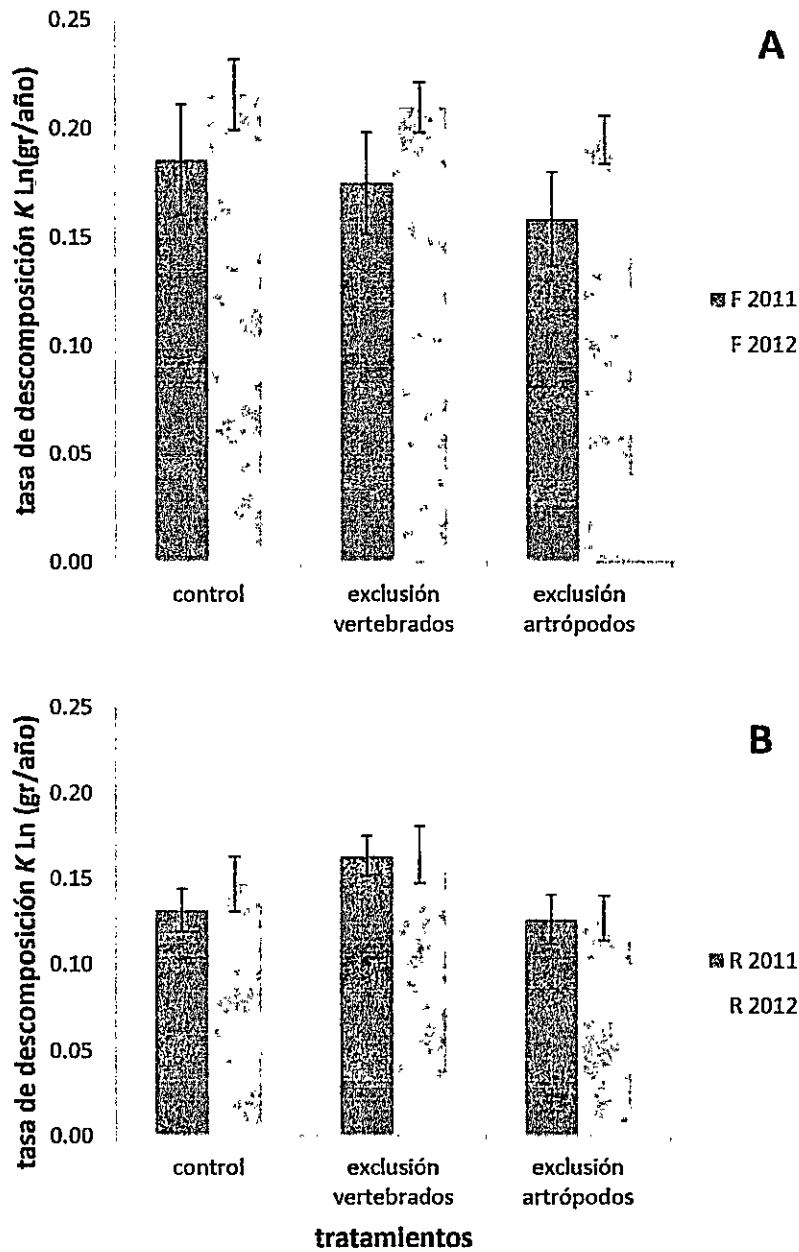


Figura 3. Efecto del tratamiento (exclusión de vertebrados, exclusión de artrópodos y control) sobre las tasas de descomposición Tanto para los fragmentos (A), como para el bosque continuo (B), en los dos años en que se realizó el experimento (2011, gris oscuro, 2012 gris claro).

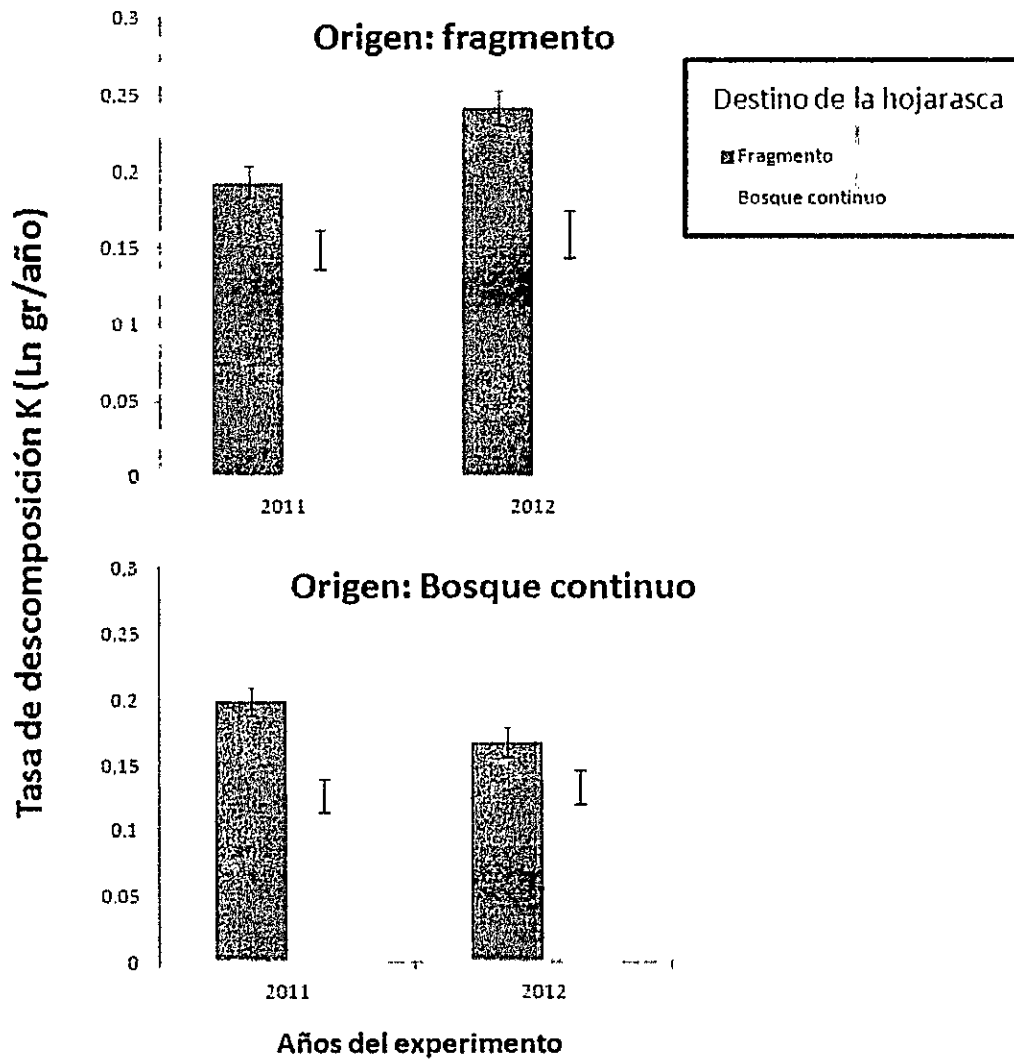


Figura 4. Efecto de las interacciones entre el origen de la hojarasca (fragmento vs bosque continuo), tipos de remanente y año, sobre la tasa de descomposición.



Capítulo III

Fragmentos, estructura y disposición espacial y sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca.

RESUMEN

La descomposición de hojarasca es una función ecosistémica relevante para el ciclo de nutrientes. Esta función podría alterarse en ambientes fragmentados por cambios en las condiciones bióticas y abióticas. Para determinar el efecto de la fragmentación sobre la tasa de descomposición de hojarasca realizamos un experimento en el bosque Maulino para calcular las tasas de descomposición en fragmentos de diferente tamaño utilizando bolsas de descomposición con hojas senescentes de *Notofagus glauca* durante un año. Al mismo tiempo medimos para cada fragmento la humedad del suelo, el porcentaje de cobertura del dosel y determinamos los ensamblajes de artrópodos descomponedores. De igual manera, calculamos métricas de paisaje como la relación perímetro área de los fragmentos para determinar si la forma tenía algún efecto sobre la descomposición y se estimó la intensidad de la radiación solar. Encontramos que las variables que mejor explican las tasas de descomposición en los fragmentos fueron el área, la diversidad de artrópodos y en mayor medida el rango de radiación solar, siendo esta más constante en los fragmentos de menor tamaño contrastando con estudios de descomposición realizados en otras regiones. Nuestros resultados indican que el proceso de descomposición puede tener varias vías de regulación incluida la fotodegradación, la cual no ha sido muy explorada en sistemas boscosos. Esto tendría repercusiones en los ciclos de nutrientes como el carbono donde se perdería una sustancial fracción de carbono fijado directamente en la atmósfera.

INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat es el proceso donde una extensión de hábitat es transformado en varias áreas de menor tamaño, incrementando el aislamiento entre los remanentes resultantes trayendo generalmente consecuencias deletéreas para la biota y los procesos asociados a esta (Fahrig 2003). Al mismo tiempo, la fragmentación modifica las características físicas de estos ambientes (Saunders 1991, Murcia 1995). Las consecuencias ecológicas de la fragmentación pueden diferir dependiendo del tamaño, la forma y la disposición espacial y temporal de los remanentes (Armenteras *et al.* 2003, Ite & Adams 1998). Por lo tanto, procesos ecosistémicos como la descomposición podrían verse afectados tanto por los cambios en la riqueza y/o abundancia de descomponedores de hojarasca como por cambios en las variables abióticas como el incremento de la temperatura, pérdida de la humedad y aumento de la radiación solar que llega al suelo (Saunders *et al.* 1991, Song *et al.* 2011).

Los efectos del tamaño de los remanentes junto con la disposición espacial de los fragmentos y las interacciones con la matriz circundante se han estudiado principalmente sobre la composición de especies y es poco lo que se sabe de como estas características espaciales y estructurales afectan procesos a nivel ecosistémico como la descomposición de hojarasca (ver Cap. 1). La disposición espacial de los fragmentos en el paisaje también afecta la penetración del viento, la cantidad y el tiempo de exposición a la radiación solar (Swanson *et al.* 1988, Song *et al.* 2011). En este sentido, fragmentos en las cimas de las cuencas se verían escasamente afectados por cambios en el flujo de agua, mientras que remanentes en las laderas o en valles serian más afectados por efecto de la escorrentía, aumentando el flujo hídrico al interior de los remanentes (Saunders *et al.* 1991). Estos cambios alterarían la humedad del suelo, afectando eventualmente el ensamble de las especies descomponedoras (Saunders *et al.* 1991).

Así mismo, al haber una mayor penetración del viento en los fragmentos, habría un aumento en la caída de hojarasca (Didham 1998). Los cambios en la estructura del dosel (e.g. cambios de las especies vegetales) aumenta la entrada la radiación solar en el suelo de los fragmentos (Bustamante *et al.* 2005). La descomposición de hojarasca por su parte es más rápida en condiciones de alta humedad en el suelo (Coleman *et al.* 2004, Chapin III *et al.* 2011), Por lo tanto, la cambios microclimáticos en los remanentes de bosque afectan la producción y descomposición de hojarasca haciendo que las tasas de descomposición sean más lentas en los fragmentos con respecto a los bosques continuos por un aumento de la temperatura y una disminución en la humedad (Didham 1998, Rubinstein & Vasconcelos 2005).

Por otra parte, un aumento de la radiación solar que llega al suelo de los remanentes potenciaría la fotodegradación de la hojarasca la cual juega un papel predominante en sistemas áridos y semiáridos (Austin & Vivanco 2006, Vivanco & Austin 2008). No obstante, su papel en otros sistemas como los bosques templados o tropicales se ha abordado muy poco y sus resultados aun no son claros (Day 2001). De igual manera el papel que juega la radiación UV-B en la descomposición en sistemas fragmentados es menos conocida, donde la radiación que alcanza el suelo de los remanentes podría ser mayor (Song *et al.* 2011) y su accionar podría tener un efecto en la descomposición de la hojarasca del suelo al interior de los fragmentos.

Teniendo en cuenta lo anterior, es de esperar que los cambios en los atributos espaciales de los fragmentos tales como la ubicación, el área y la forma se conjuguen con características estructurales como la cobertura vegetal del dosel y afecten las características abióticas de los remanentes, tales como el contenido hídrico, la entrada de luz y la radiación solar. En este capítulo se analizó el efecto de estas variables bióticas y abióticas sobre la tasa de descomposición en un paisaje fragmentado de

bosque Maulino en la región central de Chile. Específicamente se busca responder si los atributos del paisaje afectan las tasas de descomposición por medio de los cambios en variables tales como la humedad, la entrada de luz y la exposición a la radiación solar.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El bosque costero Maulino se encuentra localizado en el centro de Chile, entre los 35°20' y 37°20'. Está dominado por *Nothofagus glauca*, *Aetoxicon punctatum*, *Gevuina avellana*, *Cryptocarpa alba* y pequeños rodales de *Gomortega keule* (Bustamante *et al.* 2005, Grez *et al.* 2003). El estudio se realizó en una de las mayores extensiones de este tipo de bosque la cual se encuentra en La Reserva Nacional Los Queules, con un área protegida de 154 ha. A sus alrededores se hallan remanentes de este bosque con tamaños que oscilan entre las 0.5 ha y las 5 ha, envueltos en una matriz de plantaciones forestales de pino Monterrey (*Pinus radiata*).

Metodología

Para determinar el efecto sobre la descomposición de de las siguientes variables abióticas: contenido hídrico, entrada de luz y radiación solar (rango y promedio), variables espaciales como el área y la forma y variables bióticas como la diversidad de artrópodos sobre la tasa de descomposición (K), se realizó una regresión múltiple en el programa R. Para evitar la colinealidad se incluyeron solo variables con $r \leq 0.7$. Se escogió el mejor modelo de regresión en base al criterio de Akaike (AIC), y se consideraron igualmente explicativos modelos con $\Delta AIC < 2$ (Burnham & Anderson 2002).

Las tasas de descomposición se midieron en seis fragmentos y un bosque continuo (Reserva Natural Los Queules; Figura 1), utilizando bolsas de descomposición de 16x16 cm con 6gr de hojas senescentes secas de *Nothofagus glauca*. La tasa de descomposición K fue estimada mediante la siguiente ecuación $K = -\ln(X_0/X_1)/T$ donde X_0 = peso seco inicial de la hojarasca (g), X_1 = peso seco final de la hojarasca (g), T = tiempo de descomposición (años; Tabla 1). El contenido hídrico del suelo se estimó mediante el método gravimétrico y la entrada de luz mediante fotografías del dosel en cada uno de los sitios, calculando la cantidad de área sin cobertura vegetal con el programa ArcGis 9.2 (Tabla 1). Utilizando la extensión Solar Radiation del Spatial Analyst Tools del ArcGis y un modelo de elevación se calculó el ángulo y tiempo de exposición solar de cada uno de los remanentes a lo largo del año, obteniendo así la radiación solar promedio anual y la amplitud de variación (máximo radiación solar anual menos el mínimo). De igual manera, se calculó el tamaño de cada uno de los fragmentos y la relación perímetro área. Todas las estimaciones espaciales se hicieron utilizando ArcGis 9.2 (Tabla 1).

RESULTADOS

El bosque continuo presenta un mayor contenido hídrico en el suelo, una menor entrada de luz y radiación solar, aunque existe una tendencia, estas variables no presentan una correlación significativa con el tamaño de los remanentes ($P = 0,1$; Tabla 2). Con respecto a la diversidad de artrópodos el bosque continuo presenta valores intermedios con respecto a los fragmentos y no existe correlación entre la diversidad de artrópodos y el área (Tabla 2).

La amplitud de variación de la radiación solar presentó una correlación positiva y significativa con el área de los remanentes ($r = 0,84$, $P < 0,05$; Tabla 2) y una

correlación negativa y significativa con la forma (relación perímetro área) de cada uno de los fragmentos ($r = -0,97$, $P < 0,05$) y con la radiación promedio ($r = -0,99$, $P < 0,05$). A su vez existe una correlación negativa entre el rango de radiación solar y la forma ($r = -0,77$, $P < 0,05$) y entre la radiación solar promedio y su rango de variación ($r = -0,84$, $P = 0,02$), Así mismo una correlación negativa entre la entrada de luz y el contenido hídrico ($r = -0,76$, $P < 0,05$; Tabla 2).

El mejor modelo explicativo para la tasa de descomposición (K) es aquel que incluye el rango de radiación solar, la diversidad de artrópodos y el contenido hídrico ($R^2 = 0,996$, $AIC = -40,09$; Tabla 3, Tabla 4). La amplitud de radiación tiene un efecto negativo y significativo sobre la tasa de descomposición explicando un 95% de la varianza (Figura 3, Tabla 4), es decir que la tasa de descomposición es mayor donde la radiación solar es más constante a lo largo del año. La diversidad de artrópodos y el porcentaje de contenido hídrico afectan positivamente a la tasa de descomposición. La diversidad de artrópodos ($P = 0,04$) sin embargo explica solo el 6% de la tasa de descomposición, mientras que el contenido hídrico ($P = 0,02$) explica un 22% (Figura 4, Tabla 4).

Aparte de las variables ya mencionadas, el área también presenta una relación negativa y estadísticamente significativa con la tasa de descomposición, aunque su valor de AIC y R^2 son menores a los del modelo explicado anteriormente (Tabla 3).

DISCUSIÓN

La fragmentación altera las condiciones bióticas y abióticas de los remanentes (Collinge 2009) y se espera que estas alteraciones afecten procesos ecosistémicos. Sin embargo, la tasa de descomposición en fragmentos de bosque sugiere que existe una clara relación

con el área de los fragmentos mediada por las condiciones abióticas, que varían con el área pero no así las condiciones bióticas. Así, la tasa de descomposición en el Bosque Maulino, tiene una relación negativa con el área. Estos resultados contrastan con lo esperado, donde el área del fragmento tendría un efecto positivo, esto debido a que un fragmento de menor tamaño tendría menor humedad y mayor temperatura lo cual disminuiría la tasa de descomposición (K) mediada por factores bióticos como hongos y bacteria (Coleman et al. 2004).

Sin embargo, el área de los remanentes no es el principal determinante de la descomposición. La tasa de descomposición se ve afectada por la amplitud de la radiación solar y la humedad del suelo. La amplitud de la radiación solar es el factor con mayor poder explicativo de K . Sin embargo, su efecto es contrario a lo esperado, ya que presenta una relación negativa con la tasa de descomposición (K). Al controlar el efecto de la amplitud de la radiación solar, un aumento en la humedad del suelo conlleva a una mayor tasa de descomposición, confirmando que esta variable es un factor importante para este proceso ecosistémico en los bosques templados (Hättenschwiler et al. 2005).

En este estudio, los fragmentos de bosque Maulino presentaron una mayor tasa de descomposición con respecto al bosque continuo asociada a una exposición más constante de radiación solar. La radiación UV-B controla las tasas de descomposición en ambientes áridos y semiáridos (Austin & Vivanco 2006). No obstante, el papel de la fotodegradación en otros tipos de ecosistemas permanece aún desconocido (Smith et al. 2010, Song et al. 2013, Brandt et al. 2010). Teniendo en cuenta que los años en que se llevó a cabo este estudio son años secos debido a una prolongada sequía, la fotodegradación podría jugar un papel más relevante en la descomposición de la

hojarasca que en años de mayor humedad, donde las variables temperatura+humedad jugarían un papel más relevante en la descomposición (Coleman *et al.* 2004).

Aunque no contrastamos experimentalmente el efecto de la fotodegradación, el hecho que la menor variabilidad en radiación solar experimentada por los fragmentos, los cuales reciben además mayor radiación en su interior por tener una mayor penetración de luz y bordes más expuestos, sugiere que la fotodegradación jugaría un papel relevante en la descomposición de la hojarasca en temporadas de menor precipitación y por consiguiente de menor nubosidad. Nuestros resultados coinciden con los reportados por Song *et al.* (2011), donde la fotodegradación tuvo efectos positivos en la descomposición de la hojarasca en bosques subtropicales de China, los cuales a pesar que la cobertura del dosel atenúa la cantidad de radiación solar que llega a la capa del suelo, los claros creados en el dosel por efecto de la cosecha, fuego, y mortalidad de árboles efecto de la intervención de estos bosques, permite que la radiación UV-B llegue al suelo (Song *et al.* 2012, 2013).

Aunque la fotodegradación no ha sido evaluada en sistemas templados como el bosque Maulino, esta podría jugar un papel importante en ecosistemas de bajas latitudes y caracterizados por una precipitación media anual baja (King *et al.* 2012), tal como sucedió durante los dos años en los que se llevó a cabo este estudio, cobrando mayor importancia debido a la alta estacionalidad de lluvia durante los años muy secos (King *et al.* 2012). Sin embargo, la humedad del suelo sigue jugando un papel en la descomposición, lo que lleva a pensar que es una conjugación de factores que pueden alterar sus contribuciones relativas dependiendo de las condiciones climáticas. Es por esto que se hace necesario profundizar en este tema y tener en cuenta variables como la fotodegradación, que tradicionalmente se han asociado a sistemas áridos y semiáridos, sobre todo si se tiene en cuenta que la pérdida de carbono a través de mineralización

fotoquímica representaría un circuito corto en el ciclo de carbono, esto debido a que elementos como el carbono o el nitrógeno no serían mineralizados, donde se perdería una sustancial fracción de carbono fijado directamente en la atmósfera, evitando así el ciclo a través de los ciclos de materia orgánica del suelo (Austin & Vivanco 2006).

Si la foto gradación es el mecanismo que domina la descomposición de la hojarasca en diferentes ambientes fragmentados del mundo, esto conlleva una pérdida sustancial de carbono en los sistemas terrestres por una liberación directa de carbono a la atmósfera. Esto tendría tres consecuencias sobre el ambiente. Primero los fragmentos dejarían de funcionar como reservorios de carbono, disminuiría las concentraciones de nutrientes en el suelo de estos sistemas y constituiría una nueva fuente de C atmosférico que contribuiría en forma sinérgica al cambio climático.

LITERATURA CITADA

- Armenteras, D., F. Gast & H. Villareal. 2003. Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113: 245-256.
- Austin, A.T. & L. Vivanco. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442: 555-558.
- Barbosa, O. & P.A. Marquet. 2002. Effects of forest fragmentation on beetle assemblage at the relict forest Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- Brandt, L.A. J.Y. King, S.E. Hobbie, D.G. Milchunas & R.L. Sinsabaugh. 2010. The role of photodegradation in surface litter decomposition across a grassland ecosystem precipitation gradient. *Ecosystems* 13: 1-17.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer. New York.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti, A.A. Grez & J. San Martín. 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras *en*: Smith-Ramírez C, J.J. Armesto & C. Valdovinos (eds.) *Historia biodiversidad y ecología de los bosques de la cordillera de la costa*. Editorial Universitaria, Santiago: 555-564.
- Bustamante-Sánchez, M.A., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 107-120.
- Coleman, D.C., D.A.J Crossley & P.F. Hendrix. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology* Second. ed. Elsevier Academic Press, Burlington.
- Collinge, S.K. 2009. *Ecology of fragmented landscape*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Chapin III, F.S., P.A. Matson, P.M. Vitousek. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, second edition. Springer, New York.
- Day, T.A. 2001. Ultraviolet radiation and plant ecosystems *en*: Cockell, C.S & A.R. Blaustein (eds). *Ecosystems, evolution, and ultraviolet radiation*. Springer, New York: 80-117.
- Didham, R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork & A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Didham, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- Dunham, A.E. 2008. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. *Oikos* 117: 571-579.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.

- García-Palacios P, F.T. Maestre, J.Kattge & D.H. Wall. 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology Letters* 16:1045-1053.
- Grez, A.A., P. Moreno & M. Elgueta. 2003. Coleópteros (insecta: coleóptera) epigeos asociados al bosque Maulino y plantaciones de pino aladañas. *Revista Chilena de Entomología* 29: 9-18.
- Hättenschwiler, S., A.V. Tuinov & S. Scheu. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 191-218.
- Ite, U.E. & Adams, W.M. 1998. Forest conversion, conservation and forestry in Cross River State, Nigeria. *Applied Geography* 18: 301-314.
- King, J.Y., L.A. Brandt & E.C. Adair. 2012. Shedding light on plant litter decomposition: advances, implications and new directions in understanding the role of photodegradation. *Biogeochemistry* 111: 57-81.
- Klein, B.C. 1989. Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance, & E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Lopes-Vendrami, J., C.F. Jurinitz, C.T. Castanho, L. Lorenzo & A.A. Oliveira. 2012. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different sucesional phases on the atlantic plateau of the state of Sao Paulo, Brazil. *Biota Neotropical* 12: 136-143.
- Lovejoy, T.E., Bierregaard Jr., R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown Jr., K.S., Powell, A.H., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R., Hays, M.B. 1986. Edge effects and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *en*: M.E. Soulé (eds.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp 257-285.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Rubinstein A. & H.L. Vasconcelos. 2005. Leaf-litter decomposition in amazonian forest fragments. *Journal of Tropical Ecology* 21: 699-702.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Smith, W.K., W. Gao, H. Steltzer, M.D. Wallenstein & R. Tree. 2010. Moisture availability influences the effect of ultraviolet-B radiation on leaf-litter decomposition. *Global Change Biology* 16:484-495.
- Song, X.Z., H.L. Zhang, S.X.Chang, H. Jiang, C.H. Peng & S.Q. Yu. 2011. Elevated UV-B radiation increased the decomposition of *Cinnamomum camphora* and

Cyclobalanopsis glauca leaf litter in subtropical China. *Journal of Soils and Sediments* 12:307-311.

Song, X., C. Peng, H. Jiang, Q. Zhu & W. Wang. 2013. Direct and indirect effects of UV-B exposure on litter decomposition: a meta-analysis *PlosOne* 8: e68858.

Swanson, F.J., T.K. Krantz, N. Caine & R.G. Woodmansee. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience* 38: 92-98.

Vivanco, L & A.T. Austin. 2006. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96: 727-736.

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Valores promedio para la tasa de descomposición (K) y las variables explicativas (transformadas a logaritmo).

Remanente	K	Área	Forma	Cont. Hídrico	Entrada Luz	Radiación prom.	Amp. Radiación
F1	-0.81	0.67	-1.52	-0.47	0.80	-0.43	4.54
F2	-0.62	0.44	-1.56	-0.50	0.89	0.07	4.35
F3	-0.69	0.19	-1.29	-0.83	0.92	-0.05	4.37
F4	-0.57	-0.25	-1.23	-0.51	0.68	0.66	4.30
F5	-0.85	1.03	-1.63	-0.43	0.61	-0.62	4.59
F6	-0.78	0.75	-1.71	-0.42	0.68	-0.38	4.57
BC	-0.86	2.16	-2.26	-0.34	0.54	-1.85	4.62

Tabla 2. Correlaciones de Pearson entre las variables estudiadas (transformadas a logaritmo). Los valores por encima de la diagonal corresponden a los valores de significancia (*P*), mientras que los valores bajo la diagonal corresponden al coeficiente de correlación (*r*).

<i>P</i> value/ <i>r</i>	Área	Forma	Cont. Hídrico	Entrada Luz	Radiación prom.	Amp. Radiación
Área		0.00	0.14	0.12	0.00	0.02
Forma	-0.97		0.08	0.11	0.00	0.04
Cont. Hídrico	0.61	-0.69		0.05	0.24	0.14
Entrada Luz	-0.64	0.65	-0.76		0.17	0.13
Radiación prom.	-0.99	0.94	-0.51	0.59		0.02
Amp. Radiación	0.84	-0.77	0.62	-0.63	-0.84	

Tabla 3. Modelos de regresión múltiple para la descomposición de hojarasca, se presentan solo los modelos significativos ($P < 0.05$), los cuales incluyen la amplitud de radiación solar (A.Rad), la diversidad de artrópodos (Artró), el contenido hídrico (C.hidri), la entrada de luz (E.Luz) y el área.

Variables	R2	AIC	Δ AIC	p	Coef. significativos
A.rad + C.hidri	0.98	-31.14	0.0	0.0004	A.rad
A.rad + C.hidri+ Forma	0.98	-29.25	-1.9	0.0044	A.rad
A.rad + C.hidri+ E.luz	0.98	-29.14	-2.0	0.0045	A.rad
A.rad + C.hidri+ Forma+ E.luz	0.98	-27.25	-3.9	0.0378	A.rad
A.rad	0.95	-26.70	-4.4	0.0002	A.rad
A.rad + E.luz	0.96	-26.54	-4.6	0.0014	A.rad
A.rad + Forma	0.96	-25.94	-5.2	0.0017	A.rad
A.rad + Forma+ E.luz	0.97	-25.17	-6.0	0.0106	A.rad
Rad.prom	0.70	-14.05	-17.1	0.0183	Rad.prom
Área	0.66	-13.06	-18.1	0.0266	Área

Tabla 4. Mejor modelo de regresión múltiple para la descomposición de hojarasca, el cual incluye la amplitud de radiación solar (A.Rad), la diversidad de artrópodos (Artro) y el contenido hídrico (C.hidri). Se presentan los coeficientes de regresión, con sus significancias y coeficiente de determinación (R^2).

	Coefficiente	Error estandar	t	P	R^2
Constante	3.54	0.2	17.93	0	
A.Rad	-0.95	0.04	-23.28	0	0.95
C.hidri	0.16	0.03	4.69	0.02	0.22

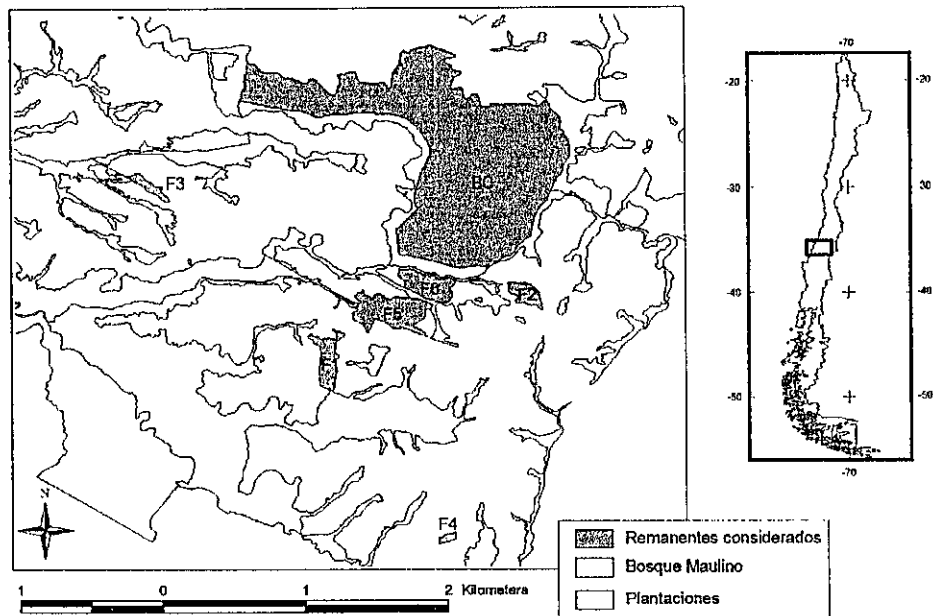


Figura 1. Zona de estudio donde se ven los diferentes remanentes de bosque maulino (gris) inmersos en una matriz de plantaciones (zona blanca). La reserva por su extensión fue considerada como un bosque continuo. En gris oscuro se muestran los remanentes considerados en este estudio. De F1 a F6 son los fragmentos y BC representa el bosque continuo.

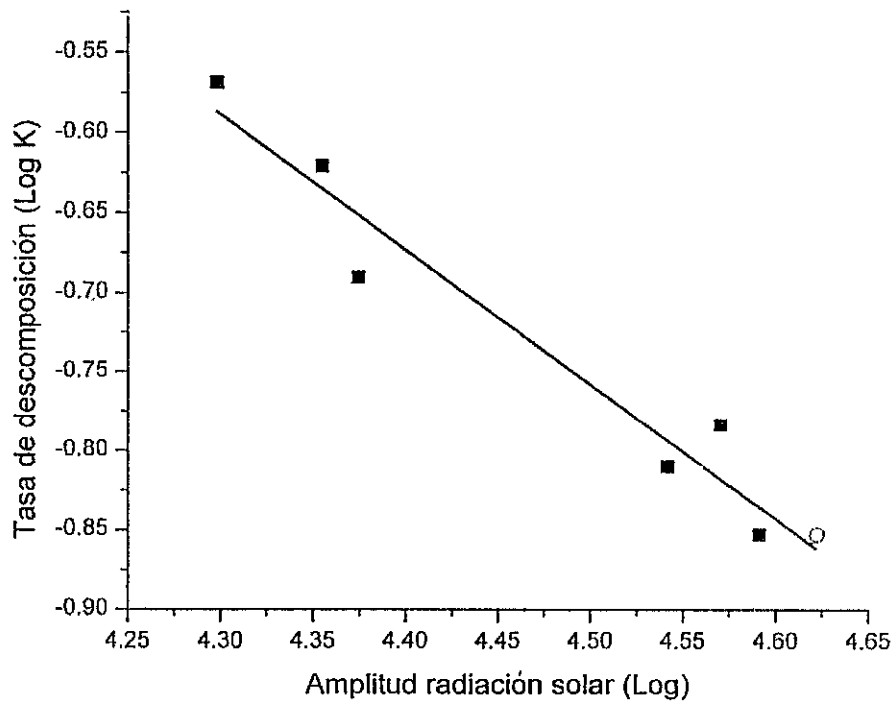


Figura 2. Efecto de la amplitud de la radiación solar sobre la tasa de descomposición (K) para los fragmentos (cuadrados negros) y el bosque continuo (circulo blanco).

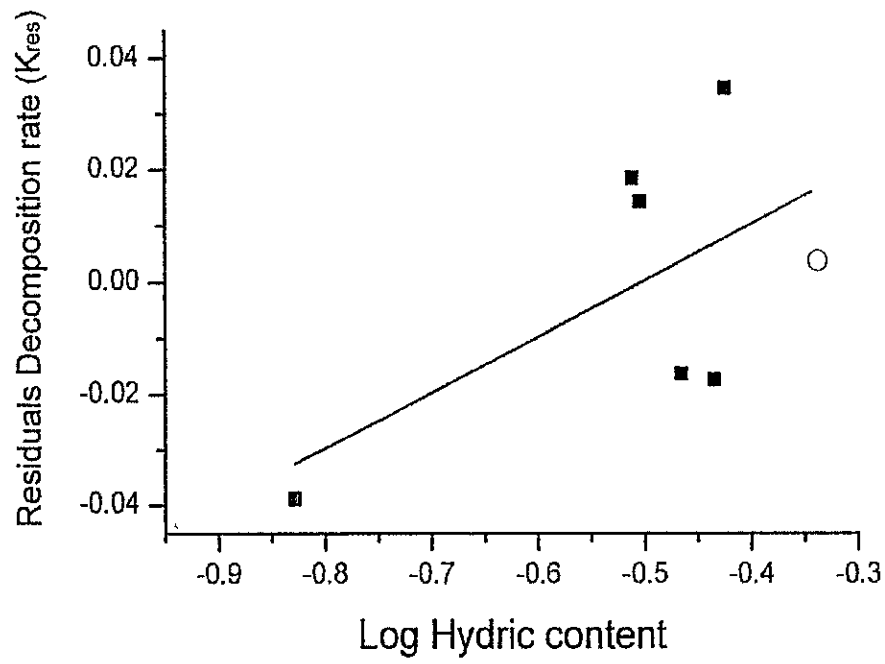


Figura 3. Efecto del contenido hídrico sobre la tasa de descomposición (K) para los fragmentos (cuadrados negros) y el bosque continuo (circulo blanco).

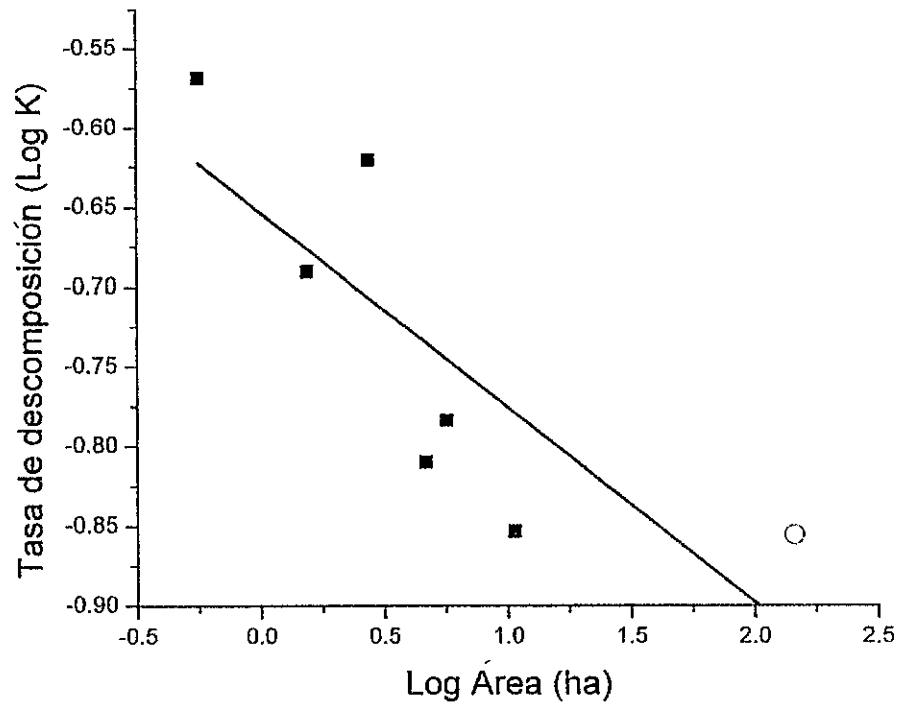


Figura 4. Efecto del área sobre la tasa de descomposición (K) para los fragmentos (cuadrados negros) y el bosque continuo (círculo blanco).

DISCUSIÓN GENERAL



La investigación en ambientes fragmentados ha cobrado interés desde los años 80's, expresado en más de 6000 publicaciones, siendo este tema uno de los más abordados por los biólogos de la conservación (Grez & Galetto 2012). Sin embargo, los procesos ecosistémicos, entendidos estos como el flujo de materia y energía (Díaz 2000) han sido escasamente abordados en ambientes fragmentados (Capítulo 1). En los bosques templados, más del 80% de la productividad primaria ingresa a las tramas tróficas a través de la descomposición de materia orgánica vía la trama trófica marrón, más que a través del consumo directo en las vías tróficas verdes (Cebian & Lartige, 2004), haciendo de este un proceso ecosistémico relevante para entender la dinámica actual y futura de los fragmentos de bosque.

La descomposición de la hojarasca es un proceso que conecta todos los niveles tróficos a través de la actividad de los descomponedores y sus depredadores (Gessner 2010), transfiriendo nutrientes que los hacen aprovechables a los productores primarios (Wardle et al. 2004). Los cambios en la biodiversidad – riqueza y abundancia de especies- repercuten en diferentes procesos ecosistémicos (Wardle *et al.* 1997, Gartner & Cardon 2004, Sekercioglu *et al.* 2004, Hättenschwiler *et al.* 2005). Dichos cambios permiten pensar en las posibles consecuencias que tiene la abundancia de las aves insectívoras sobre las abundancias de la biota descomponedora, afectando procesos ecosistémicos como la descomposición de la hojarasca.

Aunque teóricamente se espera que las diferentes interacciones tróficas como la depredación sobre artrópodos del suelo tengan efectos sobre la descomposición de la hojarasca (Sekercioglu et al. 2002, Dudham 2008, Gessner et al. 2010), los efectos de la

supresión experimental de aves insectívoras en los diferentes remanentes de bosque Maulino no influye en las tasas de descomposición de la hojarasca no obstante se esperaba que aumentasen los descomponedores. Por lo tanto, las tasas de descomposición difieren entre los fragmentos y el bosque continuo, presentando además variabilidad interanual en dichas tasas (capítulo 2). Las tasas de descomposición observadas en este estudio difieren de las observadas en la misma zona una década antes (Palacios 2002). Esta diferencia podría emerger de cambios estructurales en la matriz circundante. En el estudio de Palacios (2002), los fragmentos estaban rodeados de plantaciones adultas de *P. radiata*, en tanto en este estudio, las plantaciones habrían sido cosechadas, por lo que los fragmentos estaban expuestos a mayor radiación solar y penetración del viento. Así, las plantaciones de *P. radiata* actuarían como una barrera que amortiguaría los efectos de la fragmentación disminuyendo la desecación, la temperatura, la exposición a los vientos y la radiación solar.

La herbivoría tampoco parece ser una variable que afecte las tasas de descomposición. La hipótesis de aceleración, la cual predice un aumento en las tasas de descomposición por cambios en la calidad de la hojarasca por efecto de la herbivoría (Chapman *et al.* 2003) no se cumple en la descomposición de hojas del bosque Maulino. Sin embargo, la escisión de la hojarasca por efecto de una mayor penetración del viento en los fragmentos jugaría un papel importante en la descomposición ya que la caída prematura de la hojarasca retorna diez veces más nitrógeno a la hojarasca que lo que reporta la caída de hojas normal Schowalter *et al.* (1986), siendo esta la causa de la variación intra-anual en las tasas de descomposición donde la matriz de *P. radiata* jugaría una vez más un papel importante en la descomposición, esta vez como barrera contra el viento. Para el caso de los fragmentos de bosque Maulino la mejor calidad de la hojarasca estaría relacionada con el tiempo de senescencia de las hojas, donde el

proceso de reabsorción de nutrientes como nitrógeno y fósforo por parte de las hojas senescentes se ve interrumpido por una caída prematura a causa de efectos mecánicos como el viento (Kikuzawa & Lechowicz 2011), ya que los fragmentos están expuestos a ráfagas de viento 10% más fuertes que el bosque continuo, aun en presencia de la matriz de pino (Murúa *et al.* 2011).

No obstante, en los fragmentos de bosque Maulino, el factor que controlaría la descomposición de la hojarasca es la radicación solar por efecto de la fotodegradación, habiendo una mayor descomposición en los sitios donde la radiación solar a lo largo del año es más constante (Capítulo 3). La fragmentación además de alterar las condiciones bióticas también cambia las condiciones abióticas de los remanentes (Collinge 2009). Los resultados muestran un comportamiento idiosincrático para la descomposición a nivel de fragmento. Sin embargo, a escala de paisaje, la tasa de descomposición parece estar gobernada por condiciones abióticas como la radiación solar que llega al suelo de los fragmentos, donde los fragmentos con una radiación solar más constante (menor variabilidad) presentan tasas de descomposición más altas. Esto coincide con algunos estudios que muestran como la topografía puede crear diferentes condiciones ambientales que retardan o aceleran la descomposición de la hojarasca a través de efectos negativos o positivos donde la pendiente es un factor topográfico importante que principalmente debido a que este determina la cantidad de radiación solar recibida (Sariyildiz *et al.* 2005). Esto es importante sobre todo si se tiene en cuenta que no solo la radiación UV-B (280-320 nm) es la única responsable de la fotodegradación, ya que hay suficiente evidencia que sugiere que existen otras longitudes de onda, particularmente en el rango del UV-A que juega un papel sino igual más grande en la descomposición (Austin & Vivanco 2006, Austin & Ballaré 2010). Aunque para áreas más sombreadas por efecto de una mayor cobertura del dosel como el bosque continuo

el efecto puede ser atenuado o discontinuo (Song *et al.* 2012), los fragmentos de bosque Maulino por su propia dinámica de recambio de especies vegetales presentan una mayor entrada de luz, permitiendo que la radiación llegue al suelo del bosque.

La respuesta de la descomposición de la hojarasca en bosques fragmentados sugiere que efectos abióticos como la radiación solar tendría un mayor efecto sobre las tasas de descomposición, algo no previamente propuesto. Por ello, es necesario entender mejor el papel de la fotodegradación en los bosques fragmentados sobre todo considerando que la pérdida a través de mineralización fotoquímica puede representar un circuito corto en el ciclo del carbono, con una sustancial fracción de carbono fijado en la biomasa de las plantas perdiéndose directamente a la atmósfera (Austin & Vivanco 2006).

En estudios futuros sobre el componente biótico deberían abarcar una mayor escala temporal, donde se pueda evaluar la variación interanual para tratar de determinar si los comportamientos se mantienen en el tiempo. De la misma manera y dado el bajo efecto del componente biótico sobre las tasas de descomposición, es importante evaluar el aporte de los factores abióticos, intrínsecos a la estructura y disposición espacial de los fragmentos controlando variables como la radiación solar en el suelo de los bosques, lo cual permitiría entender mejor el papel que juega cada una de estas variables y si actúan de manera sinérgica o independiente. Por lo pronto, es posible proponer que la variación de la tasa de descomposición de hojarasca en bosques fragmentados implica consecuencias sobre la conservación de la biota remanente en los fragmentos así como en el cambio climático. En tanto se pierdan nutrientes en el suelo, las condiciones para reclutar serán afectadas, modificándose potencialmente la composición futura de los bosques fragmentados. Al mismo tiempo, en la medida que el carbono se pierda en la atmósfera podría contribuir al efecto invernadero, afectando con ello las condiciones

climáticas para la biota futura de los fragmentos. De esta forma, la fragmentación genera efectos sinérgicos entre diferentes factores que afectan la biodiversidad y deberían considerarse en la futura gestión de la biodiversidad de los ambientes fragmentados.

LITERATURA CITADA

- Aérts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Austin, A.T. & L. Vivanco. 2006. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442: 555-558.
- Austin, A.T. & C. Ballaré. 2010. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of National Academy of Science of America* 107: 4618-4622.
- Barbosa, O. & P.A. Marquet. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- Bustamante-Sánchez, M.A., A.A. Grez & J.A. Simonetti. 2004. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 107-120.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *American Naturalist*. 154: 449- 468.
- Coleman, D.C., D.A. Crossley & P.F. Hendrix. 2004. *Fundamentals of soil ecology*. Elsevier academy press. Oxford, UK.
- Collinge, S.K. 2009. *Ecology of fragmented landscape*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack & S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Chapman, S.K., S.H. Hart, N.S. Cobb, T.G. Whitham & G.W. Koch. 2003. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology* 84: 2867-2876.
- Choundhury, D. 1988. Herbivore induced changes in leaf-litter resource quality: a neglected aspect of herbivory in ecosystem nutrient dynamics. *Oikos* 51: 389-393.
- Didham, R.K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia, p. 55-70. In: W.F. Laurence & R.O. Bierregaard Jr (eds.) *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. Chicago, University of Chicago Press.
- Didham, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oikos* 116: 397-406.
- Didham, R. K. 2010. *Ecological Consequences of Habitat Fragmentation en: Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

- Didham, R.K., V. Kapos & R.M. Ewers. 2011. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121:160-171.
- Dunham, A.E. 2008. Above and below ground impacts of terrestrial mammals and birds in a tropical forest. *Oikos* 117: 571-579.
- Echeverria, C., D. Coomes, J. Salas, J.M. Rey-Benayas, A. Lara & A. Newton. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forest. *Biological Conservation* 130: 4814-494.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Evolution and Systematic* 34: 487-515.
- Gartner, T.B & Z.G. Cardon. 2004. Decomposition dynamics in mixed –species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.
- González-Gómez, P.L., C.F. Estades & J.A. Simonetti. 2006. Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148: 137-143.
- Hättenschwiler, S., A.V. Tiunov & S. Scheu. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 191-218.
- Hunter, M.D. 2001. Insect population dynamics metes ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural and Forest Entomology* 3:77-84.
- James, R. & I. M. Pritchard. 1988. Influence of the holly leaf miner, *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae), on leaf abscission. *Journal of Natural History* 22:395–402.
- Kahn, D. M. & H. V. Cornell. 1989. Leafminers, early leaf abscission, and parasitoids: a tritrophic interaction. *Ecology* 70:1219–1226.
- Kapos, V., E. Wandelli, J.L. Camargo & G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environment y plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia *en*: W. F. Lawrence & O. Bierregaard Jr. (eds.). *Tropical Forest Remnants: ecology, management y conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press. EE.UU. pp. 33-44
- Karban, R. & C. Niiho. 1995. Induced resistance and susceptibility to herbivory: plant memory and altered plant development. *Ecology* 76: 1220-1225.
- Kattan, G. H., & C. Murcia. 2003. A Review and Synthesis of Conceptual Frameworks for the Study of Forest Fragmentation *en*: G. A. Bradshaw & P. A. Marquet (eds.). *Ecological Estudios*, Vol 162. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp 183-200.
- Kikuzawa, K. & M.J. Lechowicz. 2011. Ecology of leaf longevity. *Ecological Research Monographs*. Springer, Tokyo.
- Klein, B.T. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.

- Laurence, W.F., T.E. Lovejoy, H.L. Vasconcelos, E.M. Bruna, R.K. Didham, P.C. Stouffer, C. Gaston, R.O. Bierregaard, S.G. Laurence & E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.
- Lopes-Vendrami, J., C.F. Jurinitz, C.T. Castanho, L. Lorenzo & A.A. Oliveira. 2012. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the atlantic plateau of the state of Sao Paulo, Brazil. *Biota Neotropical* 12: 136-143.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Lovejoy, T.E.; R.O. Bierregaard Jr, A.B. Rylands, J.R. Malcom, C.E. Quintella, L.H. Harper, K.S. Brown Jr, A.H. Powell, G.V.N Powell, H.O.R. Schubart & M. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: M. Soulé (eds.). *Conservation Biology*. Sunderland, Sinauer Associates. pp 257-285.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Murúa, M.M., A.A. Grez & J.A. Simonetti. Changes in wing length in the pollinator *Bombus dalhombii* occurring with the fragmentation of the Maulino forest, Chile. *Ciencia e Investigación Agraria* 38: 391-396.
- Ostertag, R., E. Marin-Spiotta, W.L. Silver & J. Schulten. 2008. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* 11: 330-228.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Sariyildiz, T., J.M. Anderson & M.Kucuk. 2005. Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality, and decomposition in Northeast Turkey. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1695-1706.
- Schowalter, T.D., W.W. Hargrove & D.A. Crossley Jr. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology* 31: 177-196.
- Seastedt, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29: 25-46.
- Seastedt, T.R. & D.A. Crossley Jr. 1984. The influence of arthropods on ecosystems. *BioScience* 34: 157-161.
- Sekercioglu, C.H., G.C. Daly & P.R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of birds decline. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 101: 18042-18047.
- Silva, C.A & J.A. Simonetti. Inquiring into the causes of depressed folivory in a fragmented temperate forest. *Acta Oecologica* 35: 458-461.

- Song, X.Z., H.L. Zhang, S.X.Chang, H. Jiang, C.H. Peng & S.Q. Yu. 2011. Elevated UV-B radiation increased the decomposition of *Cinnamomum camphora* and *Cyclobalanopsis glauca* leaf litter in subtropical China. *Journal of Soils and Sediments* 12:307-311.
- Souza, O.F.F. & V.K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10: 197-206.
- Swanson, F.J., T.K. Kratz, N. Caine & R.G. Woodmansee. 1988. Landform Effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience* 38: 92-98.
- Terborgh, J., L Lopez, P. Nuñez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G.H. Adler, T.D. Lambert & L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294: 1923-1926.
- Tilman, D.G., D. Wedin & J.Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- Tilman, D.G., J. Knops, D. Wedin & P. Reich. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grassland *en*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.) *Biodiversity and ecosystem functioning, synthesis and perspectives*. Oxford University Press. pp 21-35.
- Vasconcelos, H.L. & F.J. Luizao. 2004. Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications* 14: 884-892.
- Vasconcelos, L.H. & E.M. Bruna. 2012. Arthropod response to the experimental isolation of Amazonian forest fragments. *Zoologia* 29: 515-530.
- Wardle, D.A., O. Zackrisson, G. Hörnberg & C. Gallet. 1997. The influence of island area on ecosystem properties. *Science* 277: 1296-1299.
- Wardle, D.A., R.D. Bardgett, R.N. Klironomos, H. Setälä, W.H. Van der Putten & D. Wall. 2004. Ecological linkage between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.

ANEXO I

Artrópodos de hojarasca en un paisaje fragmentado de Bosque Maulino

INTRODUCCIÓN

Los artrópodos juegan un papel fundamental en las dinámicas de la hojarasca mediante la reducción de material en descomposición a pequeñas partículas y por facilitar el ciclo de nutrientes a través de la actividad de los microorganismos. Pequeños cambios en la comunidad de artrópodos del suelo puede tener efectos mayores en la dinámica de nutrientes locales (Heneghan & Bolger 1998). Adicionalmente, los artrópodos de hojarasca forman redes tróficas complejas y diversas (Pfeiffer 1996, Barberena-Arias & Aide 2002, 2003) y proveen recursos para otros predadores como son las aves terrestres. Además, los artrópodos de hojarasca juegan un papel importante en la dinámica de suelos y en su cobertura es una parte crucial de la reforestación de los bosques (Heneghan & Bolger 1998, Longcore 2003, Kattan *et al.* 2006).

El bosque Maulino costero se encuentra distribuido a lo largo de la Séptima y Octava región, el cual presenta un alto grado de fragmentación (Echeverría *et al.* 2006). Estos fragmentos tienen una dinámica propia donde experimentan entrada de materia orgánica al suelo por la senescencia de las hojas de las especies vegetales presentes, así como las dinámicas propias de los remanentes al ser sometidos a regímenes de viento y luz.

Dada la importancia de los artrópodos en la dinámica de la descomposición de la hojarasca, consideramos importante estimar su diversidad en un paisaje fragmentado así como las variables que los afectan, ya que los recursos como la diversidad de hojas, la profundidad de la hojarasca y la forma y tamaño de los fragmentos podrían afectar la

diversidad, en términos de abundancia y riqueza de la fauna del suelo. De lo anterior se puede deducir que la profundidad y diversidad de la hojarasca así como los tipos de microhábitat proporcionados por esta, junto con la disminución de depredadores hará que la riqueza y abundancia de los artrópodos del suelo aumenten y por el contrario la disminución de estos recursos conllevará a una disminución de la diversidad de los habitantes del suelo (Eisenbeis & Wichard 1987).

MATERIALES Y METODOS

Para los muestreos se eligió la Reserva Nacional Los Queules y seis fragmentos de bosque Maulino en sus inmediaciones (35° 59'S, 72°41'W) VII región, estos remanentes de bosque son fragmentos con áreas entre los 0.5 hasta las 10 hectáreas y el bosque de la Reserva que comprende 145 hectáreas. Las especies dominantes son: *Nothofagus glauca*, *Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana*, *Cryptocarpa alba* y *Gomortega keule* (Bustamante 2005). Los remanentes se encuentran inmersos en una matriz compuesta de plantaciones de *Pinus radiata*.

Los artrópodos del suelo se muestrearon mediante trampas de caída. En cada sitio de muestreo se dispusieron 12 trampas de caída de manera pareada, fuera y dentro de exclusiones de vertebrados forrajeadores de artrópodos, las cuales simulan la ausencia de forrajeadores dentro de los remanentes. Los artrópodos fueron separados en clases y ordenes y cuando fue posible en familia (e.g. Staphilinidae). Dentro de cada grupo se asignaron los individuos a morfoespecies.

Para determinar la diversidad de la hojarasca, en cada uno de los sitios se utilizó como unidad de muestreo un cuadrante de 1m² y se colectó toda la hojarasca que había dentro de este. De igual manera se calculó la profundidad de hojarasca en cada uno de

los sitios midiendo con una regla la profundidad en cada uno de los ángulos del cuadrante para luego sacar un promedio de la profundidad de la hojarasca por sitio. Tanto la toma de muestras de hojarasca como los datos de profundidad se repitieron cinco veces por punto de muestreo.

Con los datos de riqueza y abundancia de los artrópodos se estimaron la diversidad de Shannon-Wiener (H') y la equidad (J') y las curvas de diversidad con Estimate S (Colwell 1997). De igual manera se calculó mediante una prueba de Wilcoxon si había diferencias significativas entre los ensambles de artrópodos en las exclusiones y fuera de ellas y finalmente mediante una prueba Simper y complementada con un análisis de similaridades (ANOSIM) para determinar la significancia de las diferencias (Clarke 1993), se determinó cuales eran los taxones que diferenciaban los ensambles de artrópodos en cada uno de los remanentes.

Para determinar la diversidad de hojarasca en cada uno de los sitios, se identificó las especies a las que pertenecía cada una de las hojas y se estimó el índice de Shannon-Wiener (H') para la hojarasca. Finalmente mediante un análisis de correlación de Spearman se determinó si existe una relación de la diversidad de artrópodos con la diversidad de hojarasca y la profundidad del suelo. Adicionalmente se realizó un análisis de correspondencia para determinar si existen asociaciones entre las especies de plantas y la profundidad de hojarasca con los taxa de artrópodos.

RESULTADOS

De las 96 muestras tomadas en los diferentes remanentes se obtuvo un total de 17 taxones de artrópodos del suelo, cuyas abundancias por taxon y remanente se detallan en la Tabla 1. En el bosque continuo, se registraron 13 taxones en el control y 11 en las

exclusiones de vertebrados, mientras que en los fragmentos se registraron 15 y 16 taxones (Figura 1). Para todos los casos se logró estimar el 100% de los taxones según el estimador Chao 2.

No existen diferencias en la abundancia de los taxones entre en control y la exclusión de vertebrados para ninguno de los puntos de muestreo en los diferentes remanentes (Tabla 2). Sin embargo, los ensambles de artrópodos de hojarasca son diferentes entre remanentes, presentando en términos generales una similitud por debajo del 50% (Tabla 3). Estas diferencias existen tanto entre los fragmentos, como entre los fragmentos y el bosque continuo para ocho de las quince comparaciones (Tabla 3) y se deben a cambios en las abundancias de Collembola, Staphilinidae principalmente con contribuciones menores de Isopoda, Formicidae, Acari y Aranea (Tabla 4).

No existen correlaciones significativas entre la diversidad de artrópodos de suelo y la diversidad de especies vegetales que conforman la hojarasca ($r_s' = -0,02$, $P = 0,97$), de igual modo tampoco se encontró una correlación con la profundidad de hojarasca ($r_s' = 0,05$, $P = 0,93$). Sin embargo, el análisis canónico de correspondencia indica que existen algunas asociaciones entre las abundancias de especies vegetales y las abundancias de artrópodos. Collembola, Formicidae, Orthoptera y Acari están asociados al Olivillo, Avellanillo, Voqui, Corcolén, Arrayán y Bolen, especies más abundantes en la hojarasca del bosque continuo, mientras que Staphilinidae y Coleóptera aumentan con la profundidad de hojarasca y la abundancia de Peumo y Quillay. Por último, las abundancias de Araneae y Diplopoda se correlacionan con las abundancias de Maqui y Roble (Figura 2).

DISCUSIÓN

En general, nuestros resultados mostraron que no existe un efecto de la remoción de depredadores sobre la diversidad (abundancia y riqueza) de artrópodos del suelo. Esto puede deberse a que el impacto de la depredación en estos sistemas no es lo suficientemente fuerte como para afectar notablemente los ensambles de especies en el suelo del bosque Maulino, ofreciendo poco potencial para regular los organismos cerca de la base de la trama trófica que viven en un entorno estructuralmente complejo (Setälä *et al.* 1998).

Sin embargo, existe un efecto de los remanentes en la riqueza, abundancia y composición de artrópodos de la hojarasca. Este efecto no se puede asociar claramente a una dicotomía bosque continuo-fragmentos, ya que entre fragmentos se observan diferencias en los ensambles de artrópodos similares a las diferencias con el bosque continuo. Esto sugiere que los artrópodos no se distribuyen de manera homogénea en el paisaje generando variabilidad entre los ensambles de especies en los diferentes remanentes. Las asociaciones entre especies vegetales de la hojarasca con algunos grupos taxonómicos de artrópodos, apoyan que la mezcla de artrópodos, y la cantidad de hojarasca, se rechazan la hipótesis propuesta. Sin embargo, se encontraron diferencias entre las abundancias de algunos grupos asociadas a la diversidad de especies vegetales que componen la hojarasca así como con la profundidad de la misma coincidiendo con Seastedt (1984), el cual propone que las densidades están limitadas por la calidad del sustrato, determinada por la composición vegetal. Especies en que conforman dicha hojarasca podría generar un detritus de diferente calidad y cantidad como se ha reportado en otros sistemas como la Amazonia (Wardel & Lavelle 1997). De igual manera, al no haberse encontrado una correlación entre las diversidades totales de plantas y

La respuesta de los artrópodos de la hojarasca no es homogénea. Por ejemplo, algunos grupos como los Staphillinidae y otros Coleoptera se ven favorecidos por una mayor profundidad de la hojarasca, mientras que otros disminuyen sus abundancias esto debido a que la acumulación de materia orgánica puede llevar a la compactación, reducir el espacio del hábitat y aumentar la cantidad de compuestos fenólicos que pueden actuar como repelentes de artrópodos, haciendo del suelo un hábitat inapropiado (Sayer 2006).

Este estudio, representa una contribución al entendimiento del efecto de los vertebrados forrajeadores de la hojarasca sobre los ensambles de artrópodos y su relación con la composición y cantidad del detrito. En particular, se encontró que los ensamblajes de artrópodos no se ven significativamente afectados por las aves forrajeadoras de la hojarasca. Sin embargo, responden de manera diferencial a la composición y profundidad de la hojarasca.

LITERATURA CITADA

- Barberena-Arias, M.F. & T.M. Aide. 2002. Variation in species and trophic composition of insects communities in Puerto Rico. *Biotropica* 34: 357-367.
- Barberena-Arias, M.F. & T.M. Aide. 2003. Species diversity and trophic composition of litter insect during plant secondary succession. *Caribbean Journal of Science* 39: 161-169.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti, A.A. Grez & J. San Martín. 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras *en*: C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos (eds.) *Historia biodiversidad y ecología de los bosques de la cordillera de la costa*. Editorial Universitaria, Santiago, Santiago de Chile. pp 555-564.
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples *en*: Department of Ecology and evolutionary Biology, University of Connecticut, Usa, Connecticut.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Echeverría, C., A. Newton, A. Lara, J.M. Rey-Benayas & D. Coomes. 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426-439.
- Eisenbeis, G. & W. Wichard. 1987. Atlas on the biology of soil arthropods. Springer-Verlag, Berlin.
- Heneghan, L. & T. Bolger. 1998. Soil microarthropod contribution to forest ecosystem processes: the importance of observational scale. *Plant and Soil* 205: 113-124.
- Kattan, G.H., D. Correa, F. Escobar & C. Medina. 2006. Leaf-litter arthropods in restored forest in the Colombian Andes: a comparison between secondary forest and tree plantations. *Restoration Ecology* 14: 95-102.
- Longcore, T. 2003. Arthropods as indicators of restoration success in coastal sage scrub (California, U.S.A.). *Restoration Ecology* 11: 397-409.
- Pfeiffer, J.M. 1996. Litter invertebrates, *en*: P. Reagan & R.B. Waide. (Eds.) *The food web of a tropical rainforest*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sayer, A.J., E.V.J. Tanner & A.L. Lacey. 2006. Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropods abundance in a tropical forest. *Forest Ecology and Management* 229: 285-293.
- Seastedt, T.R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29: 25-46.
- Setälä, H., J. Laakso, V. Miko & V. Huhta. 1998. Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production. *Applied Soil Ecology* 9: 25-31.

Wardle, D.A. & P. Lavelle. 1997. Linkage between soil biota, plant litter quality and decomposition *in*: G. Cadisch & K.E. Giller (Eds.) Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB International, London. pp107-124.

TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Abundancia promedio de artrópodos por remanente.

Taxa	F1	F2	F3	F4	F5	Bosque continuo
Isopoda	0.75	5.25	1.08	0.75	2.28	1.83
Orthoptera	0.13	0.17	0.00	1.25	0.00	0.26
Diplopoda	1.88	1.58	1.33	1.00	5.58	1.21
Larvas	0.13	1.58	2.18	0.50	0.88	1.15
Acaros	1.25	3.50	1.68	0.50	7.40	10.80
Gastropoda		0.08		0.25		
araneae	3.38	7.67	9.50	3.25	7.58	5.05
Scorpionida	1.38	4.75	0.85	0.75	2.90	2.22
Chilopoda		0.25			0.13	0.13
Coleoptera	3.63	2.25	1.98	2.00	2.68	3.82
Staphilinidae	20.63	5.50	15.68	5.00	12.63	16.16
Carabidae	0.13					
Formicidae	1.38	1.67	0.10	1.00	5.75	3.27
Opilionida	0.13	1.00				0.04
Pseudoescorpiona	0.13					
Collembola	20.00	19.42	10.33	22.00	45.50	31.42

Tabla 2. Diferencias entre las abundancias de artrópodos por taxa entre la exclusión de vertebrados y el control. Prueba de Wilcoxon pareada (*W*) para cada muestreo realizado en los fragmentos (F1-F5) y en el bosque continuo (BC1-BC4).

Remanente	<i>W</i>	<i>P</i>
F1	57	0.78
F2	53	0.60
F3	35.5	0.41
F4	37	0.72
F5	41.5	0.45
BC1	46	0.06
BC2	58	0.14
BC3	39	0.24
BC4	46	0.58

Tabla 3. Diferencias entre los ensambles de artrópodos de cada remanente. Se presentan los porcentajes de diferencia calculados con el Simper (bajo la diagonal) y los valores de significancia (P) calculados con el Anosim (sobre la diagonal).

P / % diferencia	F1	F2	F3	F4	F5	Bosque Continuo
F1		0.0169	0.0798	0.0968	0.0689	0.1743
F2	58.85		0.0196	0.0548	0.0347	0.0161
F3	50.88	56.38		0.019	0.0086	0.0082
F4	51.82	55.19	59.5		0.0261	0.3196
F5	45.82	51.56	53.34	45.34		0.8531
BC	48.93	54.6	57.78	47.2	40.21	

Tabla 4. Diferencias entre los ensambles de artrópodos de cada remanente, teniendo en cuenta las contribuciones de cada taxa.

Comparación	% de diferencia	Taxa	Contribución	% Acumulativo	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2
F1 vs F2	58.85	Staphilinidae	17.07	29.01	19.80	5.00
		Collembola	12.58	50.38	15.80	19.00
		Isopoda	5.98	60.55	0.40	6.50
		Coleoptera	4.27	67.80	5.00	1.83
		Scorpionida	3.96	74.52	2.00	5.17
		Formicidae	3.56	80.56	2.20	3.17
		araneae	3.04	85.73	4.00	6.33
		Acaros	2.94	90.72	1.20	4.00
		Diplopoda	1.95	94.03	1.00	2.50
		Larvas	1.77	97.04	0.00	1.67
		Oplionida	0.64	98.13	0.20	0.67
		Chilopoda	0.53	99.04	0.00	0.50
		Gastropoda	0.23	99.42	0.00	0.17
		Dermaptera	0.18	99.72	0.00	0.17
Orthoptera	0.17	100.00	0.20	0.00		
F1 vs F3	50.88	Staphilinidae	16.45	32.33	19.80	10.70
		Collembola	12.40	56.70	15.80	9.17
		araneae	6.41	69.31	4.00	8.50
		Coleoptera	4.02	77.22	5.00	2.33
		Acaros	2.39	81.92	1.20	1.33
		Diplopoda	2.32	86.48	1.00	1.17
		Formicidae	2.21	90.81	2.20	0.17
		Scorpionida	1.96	94.66	2.00	1.67
		Isopoda	1.49	97.59	0.40	1.33
		Larvas	0.64	98.86	0.00	0.50
		Oplionida	0.23	99.32	0.20	0.00
		Orthoptera	0.19	99.70	0.20	0.00
		Chilopoda	0.15	100.00	0.00	0.17
		F1 vs F4	51.82	Collembola	20.06	38.72
Staphilinidae	16.33			70.23	19.80	7.00
Coleoptera	3.93			77.82	5.00	3.00
Formicidae	2.02			81.72	2.20	0.00
araneae	1.70			85.00	4.00	2.75
Scorpionida	1.63			88.14	2.00	1.00
Diplopoda	1.45			90.94	1.00	1.25
Larvas	1.42			93.68	0.00	1.50
Acaros	1.28			96.15	1.20	0.50
Orthoptera	0.82			97.73	0.20	0.75
Isopoda	0.75			99.18	0.40	0.50
Gastropoda	0.22			99.61	0.00	0.25
Oplionida	0.20			100.00	0.20	0.00
F1 vs F5	45.82			Collembola	17.10	37.32
		Staphilinidae	8.30	55.43	19.80	16.40
		Diplopoda	4.56	65.38	1.00	7.60
		Formicidae	4.43	75.04	2.20	8.00
		araneae	3.43	82.54	4.00	7.60
		Coleoptera	2.55	88.11	5.00	3.60
		Acaros	1.99	92.45	1.20	3.60
		Scorpionida	1.51	95.73	2.00	2.60
		Isopoda	1.21	98.36	0.40	1.80
		Larvas	0.38	99.20	0.00	0.60
		Oplionida	0.14	99.51	0.20	0.00
		Orthoptera	0.13	99.79	0.20	0.00
		Chilopoda	0.09	100.00	0.00	0.20
		F1 vs BC	48.93	Collembola	16.76	34.25
Staphilinidae	9.75			54.18	19.80	14.20
Acaros	7.22			68.93	1.20	13.40
Formicidae	3.54			76.16	2.20	5.13
Coleoptera	3.19			82.68	5.00	4.17
araneae	2.45			87.68	4.00	4.65
Isopoda	1.79			91.33	0.40	2.30
Scorpionida	1.54			94.48	2.00	2.43
Diplopoda	1.20			96.93	1.00	1.83
Larvas	0.82			98.61	0.00	1.09
Orthoptera	0.32			99.25	0.20	0.30
Oplionida	0.23			99.72	0.20	0.09
Chilopoda	0.14			100.00	0.00	0.22

Continuación Tabla 4.

Comparación	% de diferencia	Taxa	Contribución	% Acumulativo	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2
F2 vs F3	56.38	Collembola	13.36	23.70	19.00	9.17
		Staphilinidae	11.01	43.23	5.00	10.70
		Isopoda	6.58	54.90	6.50	1.33
		araneae	4.85	63.50	6.33	8.50
		Scorpionida	4.81	72.03	5.17	1.67
		Acaros	4.29	79.64	4.00	1.33
		Diplopoda	3.19	85.30	2.50	1.17
		Formicidae	2.87	90.39	3.17	0.17
		Coleoptera	2.15	94.19	1.83	2.33
		Larvas	1.51	96.86	1.67	0.50
		Opilionida	0.64	98.00	0.67	0.00
		Chilopoda	0.63	99.12	0.50	0.17
		Gastropoda	0.29	99.63	0.17	0.00
		Dermaptera	0.21	100.00	0.17	0.00
F2 vs F4	55.19	Collembola	20.11	36.44	19.00	33.80
		Staphilinidae	6.96	49.05	5.00	7.00
		Isopoda	5.88	59.71	6.50	0.50
		Scorpionida	4.40	67.67	5.17	1.00
		Acaros	3.57	74.14	4.00	0.50
		araneae	3.53	80.54	6.33	2.75
		Formicidae	2.49	85.05	3.17	0.00
		Diplopoda	2.29	89.19	2.50	1.25
		Coleoptera	2.19	93.16	1.83	3.00
		Larvas	1.42	95.72	1.67	1.50
		Orthoptera	0.72	97.03	0.00	0.75
		Opilionida	0.56	98.04	0.67	0.00
		Chilopoda	0.54	99.03	0.50	0.00
		Gastropoda	0.36	99.68	0.17	0.25
Dermaptera	0.18	100.00	0.17	0.00		
F2 vs F5	51.56	Collembola	17.44	33.83	19.00	41.20
		Staphilinidae	9.72	52.69	5.00	16.40
		Formicidae	5.80	63.93	3.17	8.00
		Isopoda	3.83	71.35	6.50	1.80
		Diplopoda	3.58	78.29	2.50	7.60
		Scorpionida	2.80	83.72	5.17	2.60
		araneae	2.63	88.82	6.33	7.60
		Coleoptera	1.88	92.47	1.83	3.60
		Acaros	1.69	95.75	4.00	3.60
		Larvas	1.12	97.91	1.67	0.60
		Opilionida	0.42	98.73	0.67	0.00
		Chilopoda	0.38	99.46	0.50	0.20
		Gastropoda	0.15	99.76	0.17	0.00
		Dermaptera	0.13	100.00	0.17	0.00
F2 vs BC	54.60	Collembola	17.11	31.34	19.00	36.00
		Staphilinidae	9.22	48.22	5.00	14.20
		Acaros	6.64	60.38	4.00	13.40
		Formicidae	4.65	68.90	3.17	5.13
		Isopoda	4.19	76.58	6.50	2.30
		Scorpionida	3.13	82.30	5.17	2.43
		araneae	2.72	87.29	6.33	4.65
		Coleoptera	2.71	92.25	1.83	4.17
		Diplopoda	1.66	95.29	2.50	1.83
		Larvas	1.13	97.35	1.67	1.09
		Opilionida	0.49	98.25	0.67	0.09
		Chilopoda	0.41	99.01	0.50	0.22
		Orthoptera	0.23	99.43	0.00	0.30
		Gastropoda	0.17	99.75	0.17	0.00
Dermaptera	0.14	100.00	0.17	0.00		

Continuación Tabla 4.

Comparación	% de diferencia	Taxa	Contribución	% Acumulativo	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2		
F3 vs F4	59.50	Collembola	28.54	47.97	9.17	33.80		
		Staphilinidae	11.09	66.60	10.70	7.00		
		araneae	7.19	78.68	8.50	2.75		
		Diplopoda	2.55	82.97	1.17	1.25		
		Coleoptera	2.17	86.62	2.33	3.00		
		Acaros	2.01	90.00	1.33	0.50		
		Scorpionida	1.77	92.97	1.67	1.00		
		Isopoda	1.38	95.29	1.33	0.50		
		Larvas	1.32	97.51	0.50	1.50		
		Orthoptera	0.86	98.95	0.00	0.75		
		Gastropoda	0.26	99.39	0.00	0.25		
		Formicidae	0.21	99.74	0.17	0.00		
		Chilopoda	0.16	100.00	0.17	0.00		
		F3 vs F5	53.34	Collembola	22.75	42.65	9.17	41.20
Staphilinidae	7.68			57.05	10.70	16.40		
Formicidae	6.48			69.20	0.17	8.00		
Diplopoda	5.15			78.85	1.17	7.60		
araneae	3.65			85.69	8.50	7.60		
Acaros	2.59			90.54	1.33	3.60		
Scorpionida	1.79			93.90	1.67	2.60		
Coleoptera	1.37			96.47	2.33	3.60		
Isopoda	1.11			98.55	1.33	1.80		
Larvas	0.58			99.65	0.50	0.60		
Chilopoda	0.19			100.00	0.17	0.20		
F3 vs BC	57.78			Collembola	21.85	37.82	9.17	36.00
				Staphilinidae	8.35	52.27	10.70	14.20
				Acaros	8.14	66.36	1.33	13.40
		araneae	5.14	75.26	8.50	4.65		
		Formicidae	4.49	83.03	0.17	5.13		
		Coleoptera	2.55	87.45	2.33	4.17		
		Diplopoda	2.07	91.03	1.17	1.83		
		Isopoda	1.93	94.36	1.33	2.30		
		Scorpionida	1.81	97.48	1.67	2.43		
		Larvas	0.85	98.95	0.50	1.09		
		Orthoptera	0.27	99.42	0.00	0.30		
		Chilopoda	0.23	99.83	0.17	0.22		
		Oplionida	0.10	100.00	0.00	0.09		
		F4 vs F5	45.34	Collembola	13.85	30.54	33.80	41.20
Staphilinidae	8.93			50.24	7.00	16.40		
Formicidae	5.90			63.24	0.00	8.00		
Diplopoda	4.60			73.38	1.25	7.60		
araneae	3.83			81.84	2.75	7.60		
Acaros	2.08			86.43	0.50	3.60		
Coleoptera	1.78			90.36	3.00	3.60		
Scorpionida	1.67			94.03	1.00	2.60		
Isopoda	0.97			96.18	0.50	1.80		
Larvas	0.93			98.23	1.50	0.60		
Orthoptera	0.54			99.42	0.75	0.00		
Gastropoda	0.17			99.79	0.25	0.00		
Chilopoda	0.10			100.00	0.00	0.20		

Continuación Tabla 4.

Comparación	% de diferencia	Taxa	Contribución	% Acumulativo	Abundancia promedio 1	Abundancia promedio 2
F4 vs BC	47.20	Collembola	15.37	32.57	33.80	36.00
		Staphilinidae	8.73	51.06	7.00	14.20
		Acaros	7.38	66.70	0.50	13.40
		Formicidae	4.06	75.29	0.00	5.13
		Coleoptera	2.57	80.73	3.00	4.17
		araneae	2.32	85.65	2.75	4.65
		Scorpionida	1.61	89.07	1.00	2.43
		Isopoda	1.59	92.44	0.50	2.30
		Diplopoda	1.48	95.57	1.25	1.83
		Larvas	0.98	97.63	1.50	1.09
		Orthoptera	0.71	99.13	0.75	0.30
		Gastropoda	0.18	99.52	0.25	0.00
		Chilopoda	0.14	99.82	0.00	0.22
		Opiliona	0.09	100.00	0.00	0.09
F5 vs BC	40.21	Collembola	13.84	34.43	41.20	36.00
		Acaros	5.68	48.55	3.60	13.40
		Staphilinidae	5.19	61.46	16.40	14.20
		Diplopoda	3.51	70.18	7.60	1.83
		Formicidae	3.46	78.78	8.00	5.13
		araneae	3.07	86.42	7.60	4.65
		Coleoptera	1.94	91.23	3.60	4.17
		Scorpionida	1.36	94.61	2.60	2.43
		Isopoda	1.12	97.40	1.80	2.30
		Larvas	0.64	98.98	0.60	1.09
		Orthoptera	0.18	99.44	0.00	0.30
		Chilopoda	0.16	99.84	0.20	0.22
		Opiliona	0.06	100.00	0.00	0.09

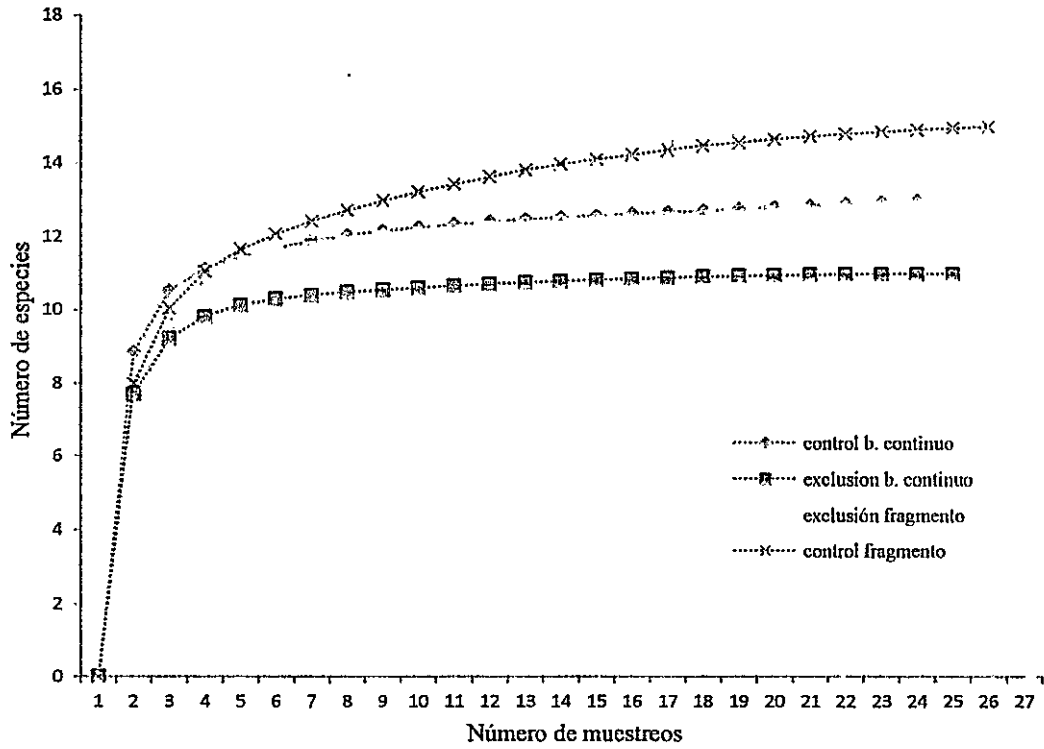


Figura 1. Curvas de acumulación de especies para los experimentos de exclusión de vertebrados en el bosque continuo (los diamantes son el control dentro del bosque continuo y los cuadros las exclusiones) y los fragmentos (las cruces son los controles dentro de los fragmentos y los triángulos las exclusiones de vertebrados).

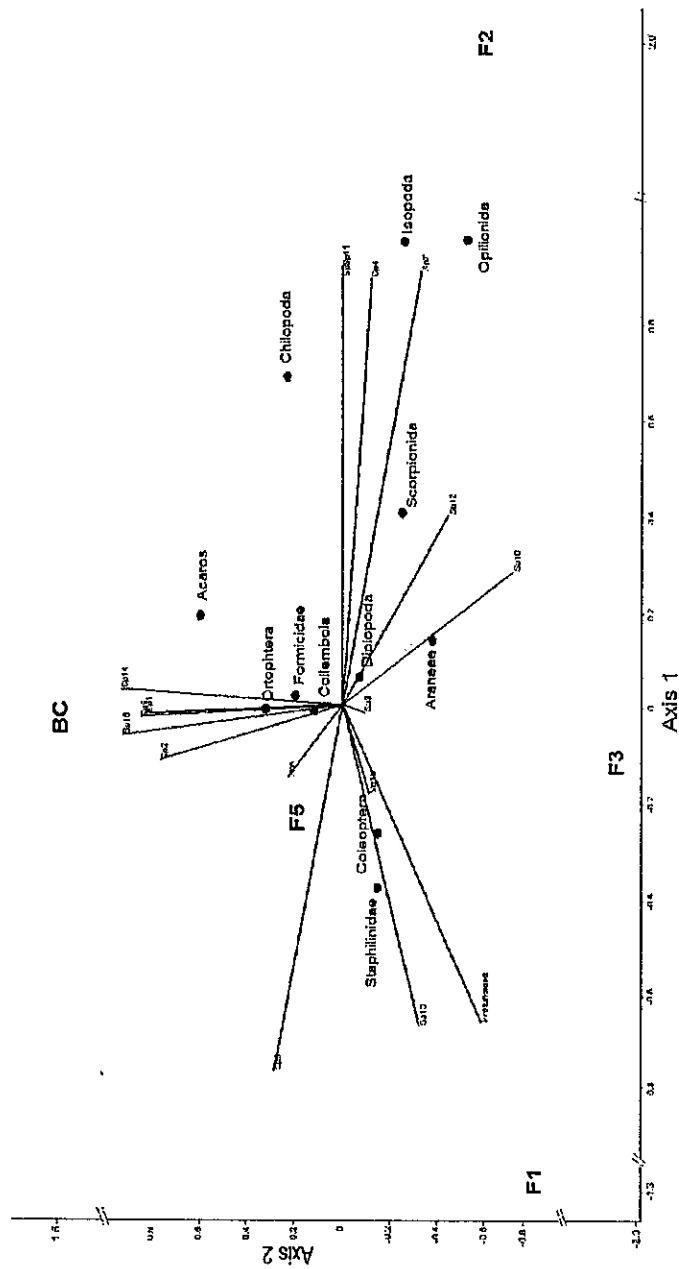


Figura 2. Análisis canónico de correspondencia (ACC), relacionando las abundancias de especies vegetales presentes en la hojarasca y la profundidad de la misma de cada remanente con los taxa de artrópodos.