

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA EN CHACO SERRANO: EFECTOS DE LA  
FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT Y EL ROL DE LOS INSECTOS**

por

**Biol. María Laura Moreno**

**Director/a: Dra. Graciela Valladares**

**Co-Director/a: Dra. Natalia Pérez-Harguindeguy**

**Lugar de Trabajo**

**Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC)  
Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET)**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2014**



## COMISIÓN ASESORA

Nombre y Apellido: Dr. Enrique Chaneton, Lugar de Trabajo: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA-CONICET), Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

Nombre y Apellido: Dr. Daniel Renison, Lugar de Trabajo: Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIBYT-CONICET), Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

Nombre y Apellido: Dr. Ramiro Aguilar, Lugar de Trabajo Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET), Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

## DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma: .....

Aclaración:

Firma: .....

Aclaración:

Firma: .....

Aclaración:



## AGRADECIMIENTOS

No hubiera sido posible llegar a esta instancia sin la ayuda y colaboración de distintas personas e instituciones.

En primer lugar quiero agradecer a mis directoras, Graciela Valladares y Natalia Pérez-Harguindeguy, por guiarme durante estos años de formación. Por estar siempre predisuestas a responder mis dudas. Su aporte desde la concepción inicial de esta Tesis es invaluable. Gracias por corregir minuciosamente cada parte de este manuscrito.

A los miembros de la comisión asesora, Enrique Chaneton y Daniel Reninson que durante estos años realizaron aportes muy valiosos que han contribuido a mejorar sustancialmente esta Tesis. También a Ramiro Aguilar, quien se incorporó en la última etapa de evaluación, realizando reflexiones y sugerencias que contribuyeron a la elaboración del manuscrito final.

Quiero agradecer especialmente a mi familia. A mis padres y hermanas, por el apoyo constante durante todos estos años. A mi nona y a mis sobrinos. Gracias por ser tan linda familia, por estar siempre. Las ausencias de estos últimos meses en los asados domingueros están teniendo sus frutos.

A Jaby, mi compañero, a quien va dedicada esta Tesis. Por su profundo amor y compañerismo. Gracias por la inmensa paciencia durante estos años, y en particular en estos últimos meses de redacción del manuscrito. Por ayudarme a no perder la alegría en los momentos más difíciles. Por estar siempre predispuesto a ayudarme en las tareas de campo. Gracias por compartir la aventura loca de vivir unos meses juntos en Portugal.

Un agradecimiento especial a Silvi Fenoglio, por estar siempre predispuesta a responder mis inquietudes estadísticas. A Rousis por compartir gran parte de los viajes de campo y las actividades de laboratorio que muchas veces hicieron muy divertidas las jornadas laborales. A Cele porque a través de sus colectores de semillas, me permitieron estimar el aporte de hojarasca. A Laurita B. por colaborar en las tareas de campo y en el experimento de invertebrados. A Angela Lomba por colaborar en los análisis multivariados. A Martin y Lucho, porque siempre estuvieron predispuestos ante alguna que otra consulta ecológica. A Viqui Vaieretti por explicarme pacientemente el funcionamiento de la mufla. A Juli T. por ayudarme con algunas imágenes de esta Tesis.

A Leonardo Ontivero, más conocido como chofi, por su ayuda en todos los experimentos de campos. Por su buena predisposición y su buen humor.

A todos aquellos con los cuales a lo largo de estos años compartí el box de trabajo que hicieron, a través del mate, risas y charlas más ameno los días: Mari, Silvi, Rousis, Marisa, Juli y Nico.

A todos los miembros del CIEC, por compartir el día a día durante estos años: Magda, Hernán, Eli, Walter, Andres, Gra, Adri, Eze, Laurita, Nico, Juli, Marisa, Lucho, Martin y Silvi.

A los amigos, por estar siempre: Anita F., Juli A., Cele, Euge H., Moni, Silvi F., Mari M., Juli T., Santi, Rousis, Gabi F., Nati A.

A CONICET por brindarme la beca con la cual realicé esta tesis. FONCYT y CONICET los cuales otorgaron subsidios con los que este estudio se pudo llevar a cabo. Al programa ERASMUS-MUNDUS, que a través de su programa ARCOIRIS, financió mi estadía en Portugal.

A los dueños de la Estancia Santo Domingo que desde hace años nos permiten realizar los experimentos.

### Listas de publicaciones derivadas de esta Tesis:

- **Moreno, María Laura;** Bernaschini, María Laura; Pérez-Harguindeguy, Natalia; Valladares, Graciela. Area and edge effects on leaf-litter decomposition in a fragmented Subtropical Dry Forest. 2014. *Acta Oecologica* **60**: 26-29.
- **Moreno María Laura,** Pérez-Harguindeguy Natalia, Valladares, Graciela. El tamaño del fragmento y los invertebrados de suelo: ¿afectan la descomposición inicial de hojarasca en el Chaco Serrano. 2011. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología del Paisaje* **2**: 4-14.
- **Moreno, M.L.,** Rossetti, M.L., Pérez-Harguindeguy, N., Valladares, G.R. Decomposability of leaf-litter from forest edge or interior is differentially affected by herbivory. *En preparación*



## ÍNDICE

<b>Abreviaturas y Glosario de términos</b>	<b>1</b>
<b>Resumen</b>	<b>3</b>
<b>Summary</b>	<b>4</b>
<b>CAPÍTULO 1. Introducción General</b>	
1.1. El cambio ambiental global	5
1.2. La fragmentación del hábitat	6
1.3. Componentes de la fragmentación que aborda esta Tesis	9
1.4. El proceso de descomposición de la hojarasca y sus controles	10
1.5. La fragmentación del hábitat y el proceso de descomposición	13
1.6. La fragmentación del hábitat en la provincia de Córdoba	15
1.7. Objetivo General	18
1.8. Objetivos Específicos	18
1.9. Materiales y Métodos	19
1.10. Anexo	25
<b>CAPÍTULO 2. Patrones de caída y calidad química de la hojarasca en fragmentos de bosque del Chaco Serrano</b>	
2.1. Introducción	
2.1.1. La calidad y cantidad de la hojarasca y su efecto regulador en la descomposición	30
2.1.2. La calidad química, cantidad y descomponibilidad de hojarasca en bosques fragmentados	31
2.2. Hipótesis y Predicciones	33
2.3. Objetivo General	34
2.4. Objetivos Específicos	34
2.5. Materiales y Métodos	35
2.5.1 Descripción de los fragmentos estudiados	35
2.5.2 Calidad de la hojarasca	35
2.5.3 Aporte de la hojarasca	36
2.5.4. Descomponibilidad de la hojarasca	36
2.5.5. Análisis de datos	37
2.6. Resultados	
2.6.1 Calidad química de la hojarasca	38
2.6.2. Aporte de la hojarasca	42
2.6.3. Descomponibilidad de la hojarasca	43
2.7. Discusión	45
2.8. Anexo	48
<b>CAPÍTULO 3. Factores abióticos y descomposición: ¿Afecta la fragmentación los factores abióticos que regulan la descomposición?</b>	
3.1. Introducción	
3.1.1. Los controles del microambiente y su efecto regulador de la descomposición a escala local.	50
3.1.2. El microclima y los nutrientes del suelo y su efecto regulador de la descomposición en bosques fragmentados	51
3.2. Hipótesis y Predicciones	54
3.3. Objetivo General	55

3.4. Objetivos Específicos	55
3.5. Materiales y Métodos	
3.5.1 Descripción de los fragmentos estudiados	57
3.5.2. Características del microambiente del suelo	57
3.5.2. Descomposición del sustrato común	58
3.5.3. Análisis de datos	59
3.6. Resultados	
3.6.1. El microambiente del suelo	60
3.6.2. Descomposición de un sustrato común.	63
3.6.3. Descomposición de un sustrato común y sus factores reguladores	64
3.7. Discusión	65
<b>CAPÍTULO 4. Invertebrados de suelo y descomposición: ¿Cómo afecta la fragmentación del bosque a la fauna edáfica y cuáles son las consecuencias sobre la descomposición?</b>	
4.1. Introducción	
4.1.1. Invertebrados de suelo y su efecto regulador en la descomposición	72
4.1.2. Los invertebrados del suelo y su efecto regulador de la descomposición en ambientes fragmentados	74
4.2. Hipótesis y Predicciones	77
4.3. Objetivo General	78
4.4. Objetivos Específicos	78
4.5. Materiales y Métodos	
4.5.1. Descomposición del sustrato común	78
4.5.2 Invertebrados de suelo	79
4.5.3. Análisis de datos	80
4.6. Resultados	
4.6.1. Abundancia y riqueza de invertebrados del suelo en fragmentos de bosque	81
4.6.2. Descomposición de la hojarasca, invertebrados detritívoros y fragmentación del bosque	87
4.7. Discusión	91
4.8. Anexo	97
<b>CAPÍTULO 5. Interacciones entre procesos que ocurren en el dosel y el suelo: efecto del borde y de la herbivoría en la descomponibilidad</b>	
5.1. Introducción	
5.1.1. Herbivoría por insectos y su efecto regulador en la descomposición	102
5.1.2. Efecto del borde sobre la herbivoría por insectos y descomponibilidad de la hojarasca	103
5.1.3. Evidencias en el Chaco Serrano fragmentados	105
5.2. Hipótesis y Predicciones	106
5.3. Objetivo General	107
5.4. Objetivos Específicos	107
5.5. Materiales y Métodos	
5.5.1. Recolección de la hojarasca y tratamientos	107
5.5.2. Cama de descomposición	108
5.5.3. Análisis de datos	108

5.6. Resultados	
5.6.1. Efectos del borde y de la herbivoría sobre la calidad de la hojarasca	109
5.6.2. Efectos del borde y de la herbivoría sobre la descomponibilidad de la hojarasca	111
5.7. Discusión	113
<b>CAPÍTULO 6. Discusión General</b>	
6.1. Introducción	118
6.2. Síntesis de los principales resultados obtenidos	120
6.3. Cómo se relacionan los controles de la descomposición con la descomposición de la hojarasca tal cual se deposita en el suelo en fragmentos de bosque?	126
6.4. Consideraciones finales	129
6.5. Anexo	132
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	137



## Abreviaturas y Glosario de términos

**MO:** Materia Orgánica

**P:** Fósforo

**N:** Nitrógeno

**C:** Carbono

**C/N:** relación carbono/nitrógeno

**Descomponibilidad:** se denomina descomponibilidad a la variación intrínseca en las tasas de descomposición de la hojarasca, atribuible a la calidad química del material incubado (Cornelissen *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)

**Descomposición de sustrato común:** se denomina así a la descomposición asociada a la incubación de un sustrato de la misma calidad. La descomposición de este material excluye sólo a la calidad química, indicando así la influencia del microclima, los nutrientes del suelo y los organismos descomponedores sobre este proceso ecosistémico (Piene & Van Cleve 1978; Orwin *et al.*, 2006; Vaieretti *et al.*, 2010;).

**Descomposición in situ-in situ:** se denomina así a la descomposición de la hojarasca en el mismo sitio donde fue colectada. La descomposición de esta hojarasca indica la influencia de los tres controles de la descomposición (calidad química, microclima y organismos descomponedores y detritívoros) (Vaieretti *et al.*, 2013), y es la estimación más cercana a la descomposición tal como ocurre naturalmente en el ecosistema (Quested *et al.*, 2005; Poca *et al.*, 2015).

**Organismos descomponedores:** son aquellos organismos encargados de degradar químicamente algunos compuestos de las células vegetales, como celulosa, hemicelulosa o lignina (Adl, 2003; Berg & Laskowski 2006).

**Organismos detritívoros:** son aquellos que ingieren micro y macro detritos de la hojarasca a través de su fragmentación y trituración (macroinvertebrados detritívoros) o que se alimentan de hongos y bacterias que crecen en la hojarasca, facilitando así, la acción de los organismos descomponedores (Adl, 2003)

**Mesoinvertebrados detritívoros:** también llamados microartrópodos detritívoros, habitan en la superficie del suelo (en la capa de hojarasca) y en los intersticios del mismo (hasta 10-15 cm de profundidad). Usualmente el tamaño corporal varía entre 100  $\mu\text{m}$ –2mm. Los grupos más dominantes en términos numéricos y de biomasa son Colémbola y Acarina (Lavelle & Spain 2001).

**Macroinvertebrados detritívoros:** habitan principalmente sobre la superficie del suelo, en la cubierta de hojarasca que lo recubre, debido a que su capacidad para moverse a través de los intersticios del suelo mineral es limitada. Usualmente el tamaño corporal es mayor a 2 mm. Los grupos más importantes incluyen a los macroartrópodos (Coleoptera, Isopoda, larvas de Diptera y Formicidae, entre otros) y Mollusca (Lavelle & Spain 2001).

## RESUMEN

La fragmentación del paisaje es considerada una amenaza para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas. La descomposición de la hojarasca es un proceso ecosistémico fundamental cuyos controles (calidad de hojarasca, microambiente y descomponedores) pueden ser afectados por la fragmentación. En esta Tesis evalué cómo, y a través de qué mecanismos, el área del fragmento y el efecto del borde del mismo afectan la descomposición de la hojarasca en fragmentos de Bosque Serrano en Córdoba (Argentina). Observé cambios de pequeña magnitud en la calidad de la hojarasca proveniente de fragmentos de distinto tamaño y de distinta posición dentro de los mismos, pero no observé diferencias en la descomponibilidad de esa hojarasca. De los controles del microclima y los nutrientes del suelo que analicé, sólo la pérdida de humedad del suelo en los fragmentos pequeños explicó la menor descomposición de un sustrato común en estos fragmentos. Por otra parte, la abundancia de detritívoros fue mayor en los bordes, explicando, en conjunto con la humedad del suelo, la descomposición del sustrato común. Adicionalmente, encontré que la herbivoría por insectos aumentó la descomponibilidad de la hojarasca, particularmente en los bordes. En resumen, observé algunos efectos de los componentes de la fragmentación en los controles de la descomposición, sin embargo los cambios fueron de pequeña magnitud y no afectaron el proceso de descomposición *in situ*, es decir, la descomposición real tal como ocurre naturalmente en el ecosistema.

## **ABSTRACT**

Landscape fragmentation is considered a threat to biodiversity and ecosystem functioning. Leaf-litter decomposition is a fundamental process whose drivers (leaf-litter quality, microenvironment and decomposers) can be affected by fragmentation. In this Thesis, I evaluated how and through what mechanisms, fragment area and edge effects affect leaf-litter decomposition in fragments of Chaco Serrano forest in Córdoba (Argentina). I observed subtle changes in leaf-litter quality from fragments of different size and edge or interior location within them, but I did not observe differences in leaf-litter decomposability. With regard to the microclimate and soil nutrients controls that I analyzed, only the loss of soil humidity in small fragments explained the lower decomposition of the common substrate in these fragments. On the other hand detritivores abundance was higher in edge habitat, explaining, together with soil humidity, decomposition of a common substrate. In addition, I found that insect herbivory affected litter decomposability, particularly at forest edges. In summary, I found effects of both components of fragmentation on the drivers of decomposition here considered, however, such effects were weak and not affected the process of real decomposition, ie, the closest estimate decomposition as occurs naturally in the ecosystem.

# CAPÍTULO 1

## Introducción General

### 1. Marco Teórico General

#### 1.1. El cambio ambiental global

En la actualidad, una de las mayores preocupaciones a nivel mundial es comprender cómo los cambios ambientales resultantes de las actividades antrópicas modifican el funcionamiento de los ecosistemas y cómo esto afectará a los bienes y servicios que las sociedades derivan de ellos (Lambin *et al.*, 2003, Mitchell *et al.*, 2014). Según la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA 2005) más de la mitad de los servicios ecosistémicos de los que la sociedad depende para su supervivencia y bienestar han sido degradados en el proceso de adquisición de los mismos. Entre los componentes del cambio ambiental global que mayores impactos ecológicos tendrá en los próximos años a escala global, se pueden mencionar el incremento en los niveles de CO<sub>2</sub>, el cambio climático, el cambio de uso de la tierra y las invasiones biológicas (Sala *et al.*, 2000; Luque *et al.*, 2013), los cuales además interactúan (Tylianakis *et al.*, 2008) y tienden a suceder en combinación, como ocurre con las invasiones de especies y el cambio de uso de la tierra (Ewers *et al.*, 2007).

Se ha reconocido que el cambio de uso de la tierra es uno de los componentes del cambio global que mayor impacto tendrá en la biodiversidad y en el funcionamiento del ecosistema a finales del siglo XXI, superando incluso a los efectos del cambio climático o el aumento en las concentraciones de dióxido de carbono (Sala *et al.*, 2000). Entre las consecuencias de este cambio de uso de la tierra podemos mencionar: cambios en el ciclo de carbono (Post & Kwon 2000) y en los ciclos hidrológicos (DeFries & Eshleman 2004), modificaciones en el ingreso de nutrientes debido al uso de fertilizantes y a los contaminantes atmosféricos (Bennett *et al.*, 2001), y disminución significativa en la biodiversidad como resultado de la pérdida, modificación y fragmentación del hábitat (Foley *et al.*, 2005). Se calcula que a nivel mundial el cambio en el uso de la tierra resultó en una transformación de 7-11 millones de km<sup>2</sup> de bosques en los últimos 300 años (Foley *et al.*, 2005 y bibliografía allí citada). En continentes como Europa, debido al abandono de

área cultivables por la migración de la población desde el campo a la ciudad, se está observando un proceso de reforestación de paisajes antiguamente agrícolas (Mather *et al.*, 2000; Mather, 2004). Sin embargo, en América Latina los ejemplos de reforestación son extremadamente escasos (Chazdon, 2008; Walker, 2012) y, en cambio, se sigue experimentando una pérdida de bosque preocupante (Morton *et al.*, 2006). A nivel mundial, las regiones tropicales y subtropicales secas de América Latina son las más amenazadas por la deforestación (Aide *et al.*, 2013), debido principalmente a la expansión agrícola (principalmente para el cultivo de soja) y el cultivo de pasturas para el ganado, como consecuencia de la creciente demanda global de alimento.

## **1.2. La fragmentación del hábitat**

La fragmentación del hábitat puede definirse como el proceso de transformación de paisajes extensivos en fragmentos o “remanentes” más pequeños y aislados, rodeados por una matriz antropizada con características diferentes (Saunders *et al.*, 1992; Fahrig, 2003). El proceso de fragmentación incluye distintos componentes que operan a variadas escalas espaciales y temporales, entre ellos: la disminución de la cantidad de hábitat total disponible para especies asociadas al ambiente nativo, la reducción del área continua de hábitat (área de los fragmentos), el incremento en su aislamiento, variaciones en su forma, el efecto borde y las características de la matriz (Fahrig, 2003; Didham, 2010).

Una de las teorías que más ha influido en los estudios sobre ambientes fragmentados es la teoría de equilibrio en biogeografías de islas (TEBI en adelante) desarrollada en 1968 por MacArthur & Wilson. Esta teoría afirma que la riqueza de especies de una isla está determinada por el balance de fuerzas opuestas, la inmigración y la extinción; la primera fundamentalmente determinada por el aislamiento de la isla, y la segunda por su tamaño (Collinge 1996; Anexo-Caja 1.1). Casi al mismo tiempo del desarrollo de esta teoría, Preston (1962) realizó la primera analogía entre islas y fragmentos de bosque. Así, la TEBI proporcionó un marco teórico que, conjuntamente con el aumento en la conciencia pública sobre los daños al medio ambiente resultantes de las actividades antrópicas (Haila & Haila, 2002), determinaron un incremento sustancial de los estudios abordando las consecuencias de la reducción del hábitat sobre la riqueza de especies (Quinn & Harrison, 1988; Andren, 1994; Davies *et al.*, 2001; Cook *et al.*, 2002; Fujita *et al.*, 2008).

Sin embargo, la TEBI, por ser un modelo altamente simplificado, presenta diversas limitaciones (Anexo-Caja 1.1) particularmente en su aplicación a los paisajes fragmentados (Watling & Donnelly, 2006; Laurance, 2008). Por ejemplo, los efectos de la fragmentación varían según los atributos de las especies (Henle *et al.*, 2004). Así, especies en niveles tróficos superiores, especialistas y/o con baja capacidad de desplazamiento responden más negativamente a la fragmentación de su hábitat que aquellas con las características opuestas (Henle *et al.*, 2004 y bibliografía allí citada; Cagnolo *et al.*, 2009). Otro punto cuestionado es el aislamiento efectivo, ya que en paisajes fragmentados la matriz no es totalmente impermeable ni homogénea, incluso puede constituir un hábitat alternativo y una fuente de recursos para algunas especies (Ricketts, 2001; Gascon *et al.*, 1999; Antongiovanni & Metzger, 2005; Laurance, 2008). También la existencia de corredores de vegetación entre fragmentos pueden influir en su aislamiento efectivo, tasas de inmigración y riqueza de especies (Diamond, 1975).

En la misma década en que se propuso la TEBI, Levins (1960) formuló la teoría de metapoblaciones (TMP en adelante) (Anexo-Caja 1.2). Según esta teoría, las poblaciones locales de organismos sufren extinciones y colonizaciones periódicas, pero la metapoblación (es decir, el conjunto de poblaciones locales de una determinada especie que están conectadas por la dispersión) persiste indefinidamente si las tasas de extinción están balanceadas por las tasas de colonización.

Aunque ambas teorías tienen semejanzas y esencialmente analizan las tasas de colonización y extinción, la TEBI se enfoca en la riqueza de especies, es decir, un parámetro comunitario. Por su parte, la TMP aborda la persistencia de una población de una determinada especie. Por otra parte, la TEBI considera que existe un continente que es la fuente fundamental de colonizadores, mientras que en TMP clásica cualquier parche de vegetación puede ser fuente de colonizadores (Collinge, 1996). La TMP fue utilizada como marco teórico en diversos estudios sobre fragmentación de hábitat a partir de la década del 90 (Gonzalez *et al.*, 1998; Tschardtke *et al.*, 2002 y bibliografía allí citada; Laaksonen *et al.*, 2008), aunque también presenta algunas dificultades en la aplicación a paisajes fragmentados. Por ejemplo, la TMP considera que la matriz no influye en la dispersión de los organismos y asume un número infinito de parches de vegetación con el mismo nivel de aislamiento, pero los paisajes reales poseen un número limitado de parches variablemente aislados (Tschardtke & Brandl, 2004). Con el transcurso de los

años, la TMP se fue complejizando en lo que actualmente es la teoría de metacomunidades (TMC), que incorpora la interacción entre múltiples especies dentro de parches de vegetación (Leibold *et al.*, 2004) por lo que, a diferencia de la TMP, puede proporcionar un marco referencial para estudios a nivel comunitario como esta tesis, habiendo sido también muy utilizada en el estudio de paisajes fragmentados (Helm *et al.*, 2006; Joshi *et al.*, 2006; Chisholm *et al.*, 2011).

Mucho tiempo antes del desarrollo de la TEBI y la TMP, cerca de principios del siglo XX, Clements (1905) y Leopold (1933) definieron el término “ecotono” como una zona donde se yuxtaponen dos ecosistemas diferentes, en la cual que existen características ambientales estocásticas y donde están presentes especies de ambas comunidades adyacentes. A principios de los años 70, Odum (1971), describió el efecto borde como el incremento en la riqueza de especies encontradas en estos ecotonos, como consecuencia de la yuxtaposición de especies de los ecosistemas adyacentes.

En el contexto de fragmentación de hábitat, el efecto borde se refiere a los cambios físicos y bióticos asociados con los abruptos límites artificiales de los fragmentos y sus consecuencias para los organismos (Murcia, 1995; Cadenasso *et al.*, 2003). El cambio en la estructura de la vegetación que genera, por ejemplo, la creación de una matriz agrícola, implica cambios en la insolación que llega al borde del fragmento, en la circulación de los vientos, en la humedad y la temperatura de la vegetación, el aire y del suelo, etc. (Saunders, 1992; Murcia, 1995). Estos cambios en factores abióticos pueden incidir en la identidad, abundancia y estructura de la vegetación en los bordes del fragmento, lo cual puede a su vez retroalimentar positiva o negativamente los cambios en los factores abióticos. El borde del fragmento puede tener características bióticas y abióticas intermedias entre la matriz y el interior del fragmento, o puede presentar características únicas diferentes de las de ambos (Ries *et al.*, 2004). A su vez, la magnitud de las diferencias en la estructura de la vegetación entre la matriz y los fragmentos determina cuan abruptos son los cambios entre un hábitat y otro, limitando el intercambio de organismos entre ambos sistemas (Rand *et al.*, 2006).

Los marcos teóricos anteriores apuntan fundamentalmente al efecto de la fragmentación sobre poblaciones y comunidades, que a su vez pueden derivar en efectos sobre procesos ecosistémicos. Existen evidencias de que la fragmentación del hábitat afecta la identidad y abundancia de especies (Didham *et al.*, 1998; Crockatt, 2012),

desencadenando modificaciones en los procesos de interacción biológica entre esas especies (Aizen & Feisinger, 1994; Laurance *et al.*, 2002; van Nouhuys, 2005; Valdivia 2011; Valladares *et al.*, 2012). También existe evidencia de las consecuencias de la fragmentación sobre distintas variables ambientales a escala local, tales como temperatura, humedad, y radiación solar, entre otras (Kapos, 1989; Matlack, 1993; Didham & Lawton 1999). Finalmente, se ha demostrado que diferentes procesos y servicios ecosistémicos se ven efectivamente afectados por la fragmentación del hábitat (Hobbs, 1993; Weathers *et al.*, 2001; Billings & Gaydoss, 2008), aunque los estudios que evalúan propiedades ecosistémicas en ambientes fragmentados son escasos (Grez & Galetto, 2011). La falta de estudios empíricos que vinculen los componentes de la fragmentación y su efecto sobre poblaciones y comunidades, con los procesos ecosistémicos asociados a ellas, constituye una fuerte limitación en el conocimiento de las consecuencias funcionales de la fragmentación.

### **1.3. Componentes de la fragmentación que aborda esta Tesis**

En esta tesis se abordan los efectos de los dos componentes de la fragmentación que han demostrado influencias más marcadas tanto sobre la riqueza, abundancia y composición de las comunidades como sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Fahrig, 2003; Ewers & Didham, 2006; Watling & Donnelly, 2006; Didham *et al.*, 2012): el área de los fragmentos y el efecto borde.

En general, fragmentos más pequeños de bosque presentan menor abundancia, riqueza y una composición más homogénea de diversos grupos de organismos (p. ej. Didham *et al.*, 1998; Cagnolo *et al.*, 2006; Echeverría *et al.*, 2007), lo cual puede afectar los procesos de interacción biológica y ecosistémicos en que esos organismos se hallan involucrados (Laurance *et al.*, 2002). Por ejemplo, los fragmentos de bosque de la selva amazónica poseen menor riqueza de especies y poblaciones más reducidas de escarabajos coprófagos (aquellos que entierran estiércol para el desarrollo de sus larvas) en comparación con los bosques intactos (Klein, 1989). Esta disminución de los escarabajos coprófagos en los fragmentos, puede reducir la supervivencia y germinación de semillas de algunas especies de plantas, ya que a menudo el estiércol que entierran contiene gran número de semillas (Andresen, 2001). Con respecto a los procesos ecosistémicos, en fragmentos de bosques de selva amazónica en comparación con sus

bosques intactos o continuos, se demostró que la velocidad del reciclado de carbono puede aumentar (Laurance *et al.*, 2002). Esta aceleración en el reciclado del carbono se debe a que en los bosques intactos o continuos el carbono queda almacenado durante períodos de tiempo más prolongados en los árboles grandes, algunos de los cuales pueden vivir más de mil años (Chambers *et al.*, 1998). En los fragmentos de bosque, los árboles longevos poseen una elevada mortalidad como consecuencia del incremento del hábitat de borde (y en particular del aumento en la circulación del viento en el borde), por lo que el tiempo de residencia del carbono disminuye a medida que las plantas más pequeñas y de vida más corta reemplazan a los árboles longevos.

El último ejemplo muestra algunas de las características más frecuentes del efecto borde en bosques fragmentados: por un lado, cambios en las condiciones microclimáticas, con incremento en la exposición a los vientos y a la radiación solar, y consecuentemente mayor temperatura y menor humedad, en comparación con el interior del bosque y, por otra parte, cambios en los elementos bióticos, como la estructura de la vegetación. (Saunders *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 1999). Además, el mismo ejemplo revela otro aspecto importante para la comprensión de los efectos de la fragmentación: una interacción entre el área del bosque y el efecto borde.

Los efectos del área de los fragmentos y los efectos del borde sobre poblaciones, comunidades y ecosistemas han sido mayormente abordados de manera independiente, a pesar de que ambos componentes de la fragmentación tienden a covariar en el paisaje y están mecanísticamente relacionados (Fletcher *et al.*, 2007). En una revisión reciente Didham *et al.* (2012) señalan la necesidad de considerar explícitamente las relaciones entre estos dos componentes de la fragmentación del hábitat, considerando asimismo la existencia de relaciones jerárquicas, por ejemplo bordes dentro de fragmentos de distinto tamaño, a fin de capturar la complejidad de los efectos de este proceso.

#### **1.4. El proceso de descomposición de la hojarasca y sus controles**

La descomposición de la hojarasca representa el principal aporte de materia orgánica al suelo y de nutrientes para el crecimiento de las plantas (Wardle *et al.*, 2002; Bardgett, 2005). Durante el proceso de descomposición, la hojarasca que llega al suelo sufre una serie de transformaciones mediante las cuales los nutrientes inorgánicos que se liberan van a estar disponibles para las plantas. Al mismo tiempo, los compuestos

orgánicos pasan a formar parte de la materia orgánica del suelo y el CO<sub>2</sub> se libera a la atmósfera. Por lo tanto, la descomposición es un proceso clave en el ciclado de nutrientes en los ecosistemas. Además, la descomposición es un proceso en el que intervienen todos los niveles tróficos: productores primarios, consumidores y descomponedores (Gessner *et al.*, 2010). La descomposición de la hojarasca está regulada por distintos factores, actuando en un orden jerárquico: 1) las condiciones físicas del medio, como temperatura y humedad (Coûteaux *et al.*, 1995), 2) la calidad foliar del material en descomposición (Cornelissen *et al.*, 1999) y 3) la estructura y abundancia de los organismos descomponedores (p. ej. bacterias y hongos) y detritívoros (p.ej. invertebrados del suelo) (Gonzalez & Seastedt, 2001).

Con relación a las condiciones físicas del medio, a escala regional el clima ejerce un control directo en la descomposición a través de cambios en la temperatura y humedad, determinando así el potencial de descomposición del ecosistema (Swift *et al.*, 1979). Se ha postulado que el índice de evapotranspiración es un buen indicador de ese efecto directo del clima sobre la descomposición (Meentener *et al.*, 1978; Aerts, 1997; Zhou *et al.*, 2008). Además de estos efectos directos, el clima ejerce un control indirecto sobre la descomposición, a través de su influencia sobre la composición de las comunidades de plantas y sobre la calidad de la hojarasca que esas comunidades producen (Gholz *et al.*, 2000; Aerts, 2006). A escala local, el microambiente físico-químico del suelo (p. ej. microclima y nutrientes del suelo) ejerce una influencia directa sobre la actividad metabólica de los organismos descomponedores (Parsons & Congdon, 2008) y una influencia indirecta sobre la composición de dichas comunidades (Tsiafouli *et al.*, 2005). En particular, la temperatura y la humedad cumplen un papel crítico en la regulación de este proceso (Meetenmeyer, 1978; Berg *et al.*, 1993; Hobbie, 1996). Estudios experimentales y a campo en distintos tipos de bosques (desde tundra hasta subtropicales) evidencian que una mayor temperatura del suelo acelera la descomposición de un sustrato común (Hobbie, 1996; He *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2010) y la descomposición de las especies dominantes o comunes (Salinas *et al.*, 2011). A su vez, se ha observado que un mayor contenido de humedad del suelo incrementó la descomposición de la hojarasca producida en el lugar (Pandey *et al.*, 2007). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que a mayor temperatura se incrementa la evaporación, por lo

que puede disminuir la humedad disponible en el suelo, y así disminuir las tasas de descomposición.

La calidad química de la hojarasca es otro de los factores fundamentales que regulan la descomposición. Este factor no sólo ejerce un control directo sobre las tasas de descomposición (Cornelissen *et al.*, 1999), sino también indirecto, al afectar los nutrientes del suelo (Ehrenfeld *et al.*, 2005) y por su intermedio las comunidades de descomponedores y detritívoros (Vos *et al.*, 2012). A partir de la recopilación de datos de más de 70 estudios realizados en todo el mundo, desde bosques templados hasta tropicales, Zhang y colaboradores (2008) concluyen que los dos factores más influyentes en las tasas de descomposición son la relación C/N y el contenido total de nutrientes de la hojarasca. Así, mayor contenido de N, menor relación C/N y menor contenido de lignina en la hojarasca se asocian con altas tasas de descomposición (Cornelissen, 1996; Vaieretti *et al.*, 2005; Cornwell *et al.*, 2008). Los cambios en la vegetación, es decir en la identidad y abundancia relativa de distintas especies de plantas, pueden afectar la cantidad y la calidad de la hojarasca que llega al suelo (Quested *et al.*, 2007; Bakker *et al.*, 2011). En bosques de Bolivia, el cambio de uso de la tierra generó un cambio en la identidad y abundancia de la vegetación que a su vez afectó la calidad de la hojarasca. Aquellas comunidades de plantas que experimentaron un disturbio intenso pasaron a estar dominadas por especies de menor descomponibilidad y mayor calidad del material (en particular, mayor contenido de N en las hojas verdes) (Bakker *et al.*, 2011). Esto concuerda con resultados encontrados en pastizales europeos, donde los sitios que experimentaron un disturbio intenso también presentaron mayor descomponibilidad y una hojarasca con bajo contenido de lignina (Fortunel *et al.*, 2009). En general, se ha postulado que en los hábitats que presentan un disturbio intenso, dominan especies de crecimiento más rápido que producen una hojarasca de mayor calidad (p. ej. más contenido de N), que consecuentemente se descompone más rápido, en comparación con aquellos hábitats menos perturbado (Fortunel *et al.*, 2009 y bibliografía allí citada).

La calidad química de la hojarasca puede verse afectada no sólo por los cambios en la composición de plantas en una comunidad, sino también por cambios en el microambiente o por el efecto de los herbívoros que consumen sus hojas. Se ha postulado que cuando las plantas crecen en lugares con mayor insolación tienen hojas con mayor contenido de carbono en general y de fenoles en particular, así como menor

contenido de nitrógeno (Muth *et al.*, 2008; Barber & Marquis, 2011). Finalmente, tanto los insectos como los grandes herbívoros pueden afectar las tasas de descomposición, vía cambios en la calidad y cantidad de hojarasca que llega al suelo (Bardgett, 1998; Hunter, 2001; Chapman *et al.*, 2003; Mazía *et al.*, 2012).

Por último, tanto la identidad como la abundancia y actividad de los organismos del suelo ejercen un control fundamental sobre la descomposición, ya que este proceso es el reflejo directo de sus actividades metabólicas (Seastedt, 1984; Barajas-Guzmán & Alvarez-Sánchez, 2003; Kampichler & Bruckner, 2009). Se ha postulado que gran parte del papel de estos organismos en la descomposición es ejercido por los microorganismos descomponedores como bacterias y hongos (Swift, 1979). Sin embargo, el efecto de las comunidades de invertebrados detritívoros puede ser de igual magnitud, o incluso mayor, dependiendo del ecosistema o del contexto de estudio (Bradford *et al.*, 2002). La contribución de los invertebrados detritívoros en la descomposición puede ser directa a través de la fragmentación e ingestión de la hojarasca (Lavelle *et al.*, 1993), pero además, a través de esta fragmentación los detritívoros pueden estimular la actividad microbiana al aumentar la disponibilidad o calidad de la hojarasca (Swift *et al.*, 1979; Petersen & Luxton, 1982; Lavelle, 1996). Existe evidencia de que en bosques tropicales y subtropicales (Gonzalez *et al.*, 2001; Yang & Chen, 2009; Meyer *et al.*, 2011; Castanho *et al.*, 2012), bosques y pastizales secos (Santos *et al.*, 1981; Xin *et al.*, 2012) y pastizales templados (Bradford *et al.* 2002) la exclusión de invertebrados del suelo disminuye las tasas de descomposición.

### **1.5. La fragmentación del hábitat y el proceso de descomposición**

Existe consenso acerca del impacto de la fragmentación del hábitat como componente del cambio global (Foley *et al.*, 2005). También se reconoce que la fragmentación podría afectar no sólo la abundancia, riqueza y composición de especies, sino también los procesos ecosistémicos asociados (Laurance *et al.*, 2002; Billings & Gaydess, 2008; Fenoglio *et al.*, 2012). En particular en el caso de la descomposición, la fragmentación tiene el potencial de afectar a los tres controles principales de este proceso (Fig. 1.2). Por un lado, el *área del fragmento* podría afectar la estructura y composición de las comunidades, que a su vez podrían determinar el microclima del fragmento, así como la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo (Noble, 2013).

Esos cambios microclimáticos y en cantidad y calidad de material en descomposición podrían a su vez afectar la actividad, riqueza, composición y abundancia de los organismos descomponedores y detritívoros (Didham *et al.*, 1998; Trumbo & Bloch, 2001; Götmark *et al.*, 2008). A su vez, fragmentos de distintos tamaños tienen distinta proporción de *hábitat borde*, y en ese hábitat de transición con la matriz circundante pueden ocurrir cambios físicos como aumento de insolación, circulación de los vientos y temperatura, junto con disminución de humedad, como ya se mencionó (Gehlhausen *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2010). Estos cambios pueden desencadenar, a su vez, cambios en la composición y estructura de las comunidades bióticas en el borde, incluyendo cambios en la vegetación que pueden retroalimentar positiva o negativamente aquellos cambios físicos (Didham & Lawton 1999). Finalmente, tanto los cambios microclimáticos como aquellos asociados a la estructura de la vegetación pueden generar variaciones en la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo, y todos ellos afectar a las comunidades de detritívoros y descomponedores (Sizer *et al.*, 2000; Schessl *et al.*, 2008).

Ante el creciente avance de la fragmentación, es imprescindible identificar y comprender sus efectos sobre procesos ecosistémicos como la descomposición, que a su vez tiene el potencial de afectar la estructura de las comunidades, otros procesos ecosistémicos y así los bienes que la sociedad obtiene de ellos. Por ejemplo, la disminución en las tasas de descomposición (resultantes de alteraciones de los distintos controles, como se describió arriba), podría disminuir la disponibilidad de nutrientes en el sistema y el contenido de materia orgánica del suelo, afectando negativamente el crecimiento de todas o algunas especies, y quizás favoreciendo el de otras. Estos cambios en la comunidad vegetal y en los nutrientes disponibles podrían afectar directamente las comunidades de descomponedores y detritívoros y algunas de las características del suelo (p.ej. la capacidad de retención de agua; pH). Alternativamente, aumentos en las tasas de descomposición podrían generar los efectos contrarios.

Hasta el momento, son escasos los trabajos que evalúan los efectos de la fragmentación sobre la descomposición, y más raros aún los trabajos que evalúan la interacción entre distintos componentes de la fragmentación en relación a este proceso. Por ejemplo, en bosques templados se encontró menor descomposición de sustratos comunes asociada a menor humedad del suelo en el borde en comparación con el interior de los fragmentos (Riutta *et al.*, 2012), mientras que en bosques tropicales de la selva

amazónica, los bordes presentaron mayor temperatura y tasas de evapotranspiración, y consecuentemente menor humedad de la hojarasca (Didham & Lawton, 1999). Sin embargo, estos cambios observados por Didham & Lawton (1999) en bosques tropicales no se relacionaron con la descomposición de un sustrato común incubado en los mismos ambientes (Didham, 1998). Otros autores sugirieron que, en los mismos bosques tropicales de la selva amazónica, la descomposición estaría controlada esencialmente por cambios bióticos, vía el efecto de la reducción del área del fragmento sobre la composición vegetal y la calidad de la hojarasca. Así, en fragmentos de la selva amazónica de Brasil, la descomposición de la hojarasca producida en los bordes y en los fragmentos más pequeños (en general proveniente de especies de árboles de bosques secundarios), presentó menor tasa de descomposición, y mayor relación C/N que aquella producida en el interior y en fragmentos más grandes (Vasconcelos & Laurance, 2005). En otros fragmentos de bosques tropicales, pero de Costa Rica, Cuke (2012) halló que la descomposición de la hojarasca de un sustrato común fue menor en fragmentos de bosques en comparación con los bosques continuos. El autor atribuye este patrón a una menor actividad de los macroinvertebrados en los fragmentos, ya que la abundancia de los mismos no fue diferente. Sin embargo, en un estudio posterior en los mismos fragmentos de Costa Rica, Noble (2013) encontró que tanto los cambios microambientales como la presencia de macroinvertebrados no afectaron la descomposición del mismo sustrato común utilizado por Cuke (2012). En este último trabajo también se muestra que la descomposición de la hojarasca incubada en el mismo lugar donde es producida fue mayor en los fragmentos en comparación con los bosques continuos. Noble atribuye estas diferencias a cambios en la calidad de la hojarasca producida, como consecuencia de cambios en la composición de especies vegetales, sin embargo la autora no mide la calidad de hojarasca. Por último, en bosques secos de Australia el área del fragmento no afectó las tasas de descomposición, y la disminución de las tasas de descomposición en los bordes respecto al interior dependió de la orientación cardinal de los bordes (Hastwell & Morris, 2013).

### **1.6. La fragmentación del hábitat en la provincia de Córdoba**

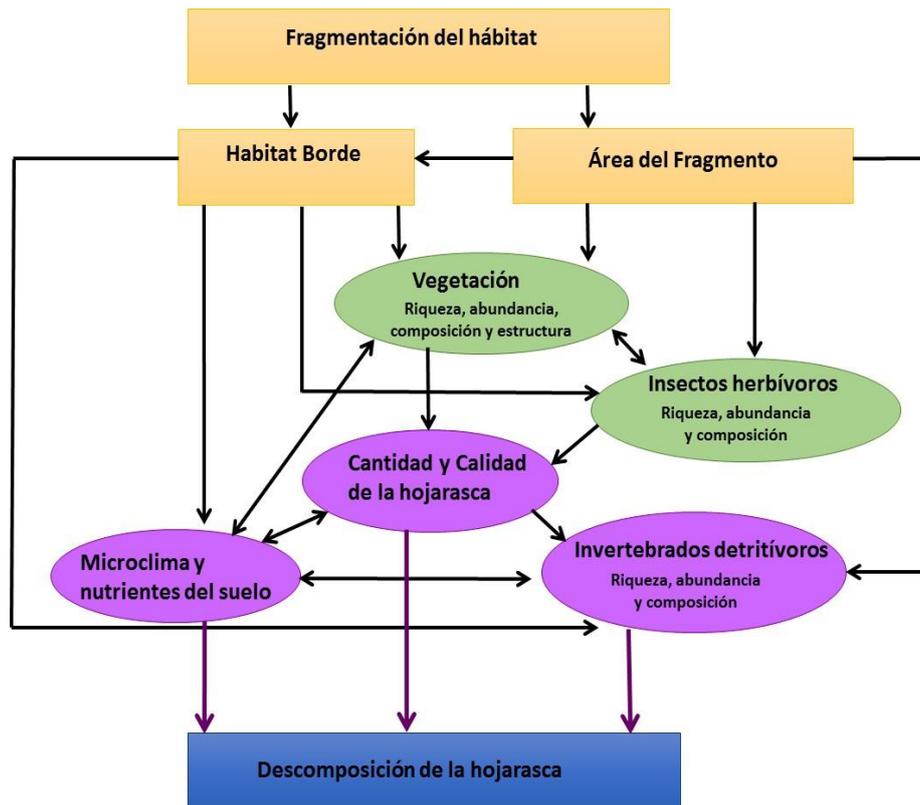
En la provincia de Córdoba, el bosque chaqueño serrano se está deteriorando a una tasa sin precedente como consecuencia del avance de la frontera agrícola y de las

urbanizaciones sobre las zonas serranas. Se estima que en la actualidad más del 95 % de este sistema se ha perdido (Zak *et al.*, 2004), y el área de bosques remanente está principalmente representada por un mosaico de fragmentos aislados de bosque y matorral, alternando con áreas urbanas y tierras cultivadas. Estudios previos en la zona de estudio, revelaron efectos de la fragmentación del Bosque Serrano sobre diversos aspectos de la diversidad y del funcionamiento del sistema. Muchos de esos factores podrían tener relevancia para el proceso de descomposición.

Por ejemplo, la pérdida de área de los fragmentos afectó negativamente la riqueza de especies de árboles, arbustos y hierbas (Cagnolo *et al.*, 2006), la diversidad de micorrizas del suelo (Grilli *et al.*, 2011) y las tasas de herbivoría (Valladares *et al.*, 2006), mientras que afectó positivamente a la abundancia (Moreno *et al.*, 2013), la diversidad y la riqueza de especies de insectos de suelo (Molina *et al.*, 2006). Al mismo tiempo, se encontró que la mayor riqueza y cobertura en el borde de los fragmentos correspondió a pastos (Cagnolo *et al.*, 2006). Por su parte, la diversidad de insectos de suelo también fue mayor en los bordes (Molina *et al.*, 2006), mientras que la herbivoría fue mayor en el interior de los fragmentos (Valladares *et al.*, 2006, Rossetti *et al.*, 2009).

Podríamos preguntarnos entonces si estos cambios en riqueza, diversidad y composición de la vegetación, y de las comunidades de detritívoros y de herbívoros, se traducen en cambios en las tasas de descomposición de fragmentos de distintos tamaños, a través de alteraciones en la calidad de la hojarasca producida, o a través de efectos en las comunidades de descomponedores y detritívoros.

En este contexto, la presente tesis se propone el desafío de evaluar cómo y a través de qué mecanismos (microambiente del suelo, calidad/cantidad de la hojarasca y fauna del suelo; Fig. 1.1) algunos componentes de la fragmentación del bosque chaqueño serrano -en particular el área de los fragmentos y el efecto borde -- podrían estar afectando la descomposición de la hojarasca. El abordaje simultáneo de más de un control de la descomposición, permite evaluar posibles interacciones entre los mismos y obtener una visión más realista de lo que está sucediendo en el sistema. De este modo se espera contribuir al conocimiento de las consecuencias funcionales de la fragmentación de bosques, proporcionando evidencias para comprender y predecir el impacto de la fragmentación sobre este proceso ecosistémico clave.



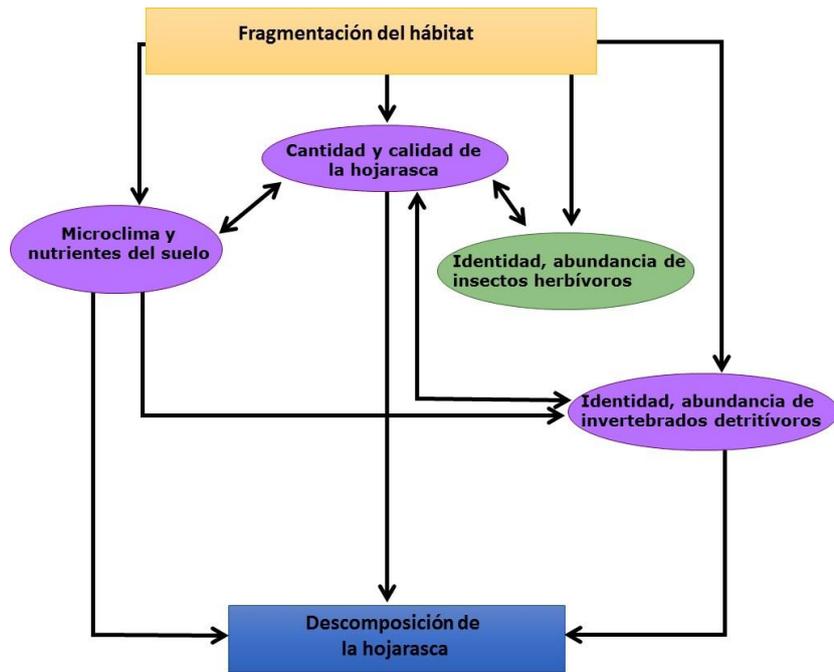
**Figura 1.1. Esquema conceptual de la Tesis.** Relaciones entre los componentes de la fragmentación evaluados y los controles directos e indirectos de la descomposición de la hojarasca. El área del fragmento, al limitar el tamaño de las poblaciones que en él habitan puede influir en la riqueza, composición y abundancia de las comunidades de plantas, herbívoros y detritívoros. Las alteraciones en el hábitat de borde (en contacto con la matriz) pueden afectar la riqueza, composición y abundancia de estos organismos directamente, y también indirectamente a través de los cambios en el microclima y nutrientes del suelo que se producen en ese borde. A su vez, los cambios en la estructura de la vegetación en el hábitat de borde pueden retroalimentar los cambios en el microclima y en los nutrientes del suelo del borde. Por otro lado, el tamaño del fragmento está relacionado con el efecto borde, ya que la proporción de borde aumenta al disminuir el área. Las diferencias en la composición y abundancia de la vegetación pueden determinar diferencias en la calidad y la cantidad de hojarasca que se deposita sobre el suelo, la cual también puede ser afectada por la riqueza, composición, abundancia y actividad de los herbívoros (a través de su efecto sobre la vegetación viva), así como por el microclima y los nutrientes del suelo. Finalmente, las características del microclima y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la cantidad y calidad de hojarasca y la composición y abundancia de las comunidades de detritívoros, determinan la descomposición de la hojarasca que se deposita en el suelo.

### 1.7. Objetivo General

Conocer los efectos del área de fragmentos de Bosque Serrano y de la posición (borde/interior) dentro de los mismos, sobre los controles de descomposición de la hojarasca (calidad/cantidad de hojarasca, microambiente y comunidades de organismos detritívoros), la descomposición de la hojarasca en sí y las relaciones entre los distintos controles (Fig. 1.2).

### 1.8. Objetivos Específicos

- Analizar la descomponibilidad de la hojarasca asociada a cambios en la calidad química de la hojarasca (incubada en una cama de descomposición o jardín común) en fragmentos de bosque de Chaco Serrano **(Capítulo 2)**.
- Conocer cómo la fragmentación del Bosque Serrano afecta directa e indirectamente las características microambientales del suelo y, a su vez, cómo tales características pueden afectar la descomposición de un sustrato común **(Capítulo 3)**.
- Evaluar los efectos del área y del borde, sobre la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de invertebrados del suelo en Chaco Serrano fragmentado, y sus consecuencias sobre la descomposición de un sustrato común **(Capítulo 4)**.
- Analizar el efecto de la herbivoría y de la posición de origen (borde/interior) en fragmentos de Chaco Serrano, sobre la calidad foliar y la descomponibilidad de hojas de una especie modelo **(Capítulo 5)**.
- Analizar el patrón de descomposición *in situ* (descomposición de la hojarasca en el mismo sitio donde fue colectada) y su relación con los controles de la descomposición (microambiente, calidad química y fauna del suelo) en relación al área del fragmento y posición borde/interior **(Capítulo 6)**.



**Figura 1.2. Esquema representativo del objetivo general de la presente Tesis.** Para más detalle consultar el texto.

## 1.9. Materiales y Métodos

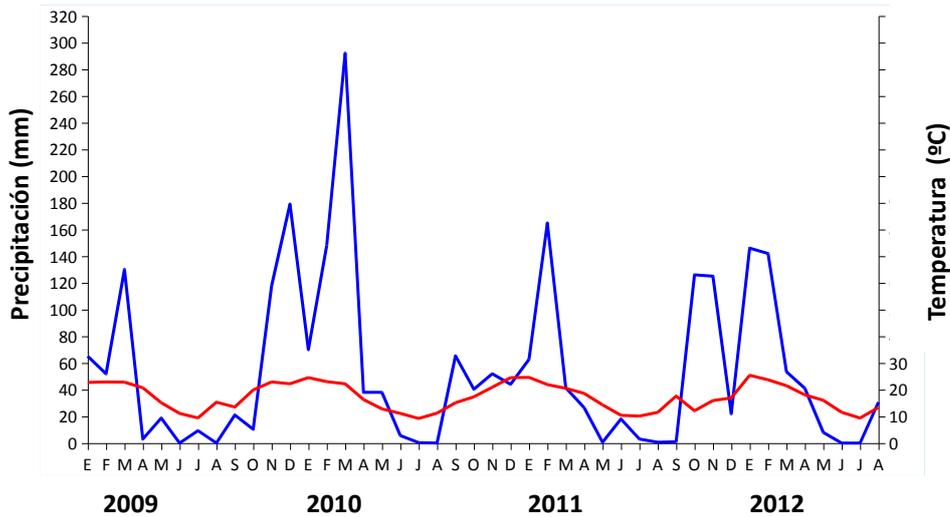
### 1.9.1. Área de Estudio

Esta Tesis se llevó a cabo en la provincia de Córdoba, Departamento de Punilla, sobre el faldeo oriental de las Sierras Chicas, entre los 500 y 600 msnm, en un área correspondiente al distrito serrano de la provincia fitogeográfica chaqueña (31° 4' a 31° 17' S y 64° 11' a 64° 26' O) (Luti et al. 1979). El clima de la región es templado de tipo monzónico, con temperatura media anual de 17,5 °C y precipitaciones principalmente concentradas en la estación cálida (octubre-febrero). Las variaciones interanuales de precipitación son además considerables, entre 611 a 1506,5 mm (J. J. Filardo, comunicación personal; Fig. 1.3).

La vegetación característica del área es un bosque bajo y abierto con un estrato arbóreo (8-12 m de altura) dominado por: *Prosopis* spp., *Fagara coco* Engl. *Celtis enherbergiana* y *Lithrea molleoides* (Vell.) Engl. Existe también un estrato arbustivo importante así como presencia de hierbas, pastos, numerosas enredaderas y bromeliáceas epífitas (Cabido et al., 1991). Ésta vegetación nativa se halla actualmente restringida a remanentes de bosque de distinta área inmersos en una matriz de cultivo.

Se seleccionaron 12 fragmentos a lo largo de un gradiente de tamaño de 0,43 ha a más de 1000 ha, en los cuales el resto de los componentes de la fragmentación se

mantuvo tan homogéneo cómo fue posible: distancia promedio al fragmento más cercano ( $884\pm 84$  m), tiempo de aislamiento ( $>30$  años), altitud promedio ( $634\pm 4$  msnm) y composición de la matriz (predominantemente soja y maíz en verano y trigo en invierno). Los fragmentos mismos fueron seleccionados a través de imágenes digitales satelitales (Landsat Thematic Mapper) y corroboración en terreno (Fig. 1.4; Fig. 1.5).



**Figura 1.3.** Temperatura (°C) y Precipitación (mm) registrados en la zona de estudio para los años en que se desarrolló este estudio (2009, 2010, 2011 y 2012). Datos suministrados por el Servicio Meteorológico Nacional.



**Figura 1.4.** Ubicación de los fragmentos de bosque chaqueño serrano estudiados. Por tamaño de los fragmentos ver Tabla 1.1.



**Figure 1.5.** Fragmentos de estudio rodeados por matriz de cultivo.

**Tabla 1.1.** Área y ubicación geográfica (coordenadas) de los 12 remanentes de bosque estudiados. Se incluyen dos sitios (11 y 12) representativos del bosque continuo.

Fragmento	Área (ha)	Coordenadas
1	0,43	31° 12' 37,65" S 64° 17' 01,54" O
2	0,86	31° 12' 58,98" S 64° 15' 35,27" O
3	0,92	31° 11' 46,06" S 64° 17' 0,72" O
4	1,59	31° 11' 39,95" S 64° 16' 48,75" O
5	1,9	31° 12' 22,74" S 64° 16' 14,50" O
6	3,6	31° 11' 48,20" S 64° 16' 14,33" O
7	4,15	31° 11' 36,20" S 64° 16' 26,15" O
8	9,85	31° 12' 59,36" S 64° 15' 13,23" O
9	14,3	31° 11' 35,15" S 64° 16' 06,06" O
10	21,2	31° 12' 31,49" S 64° 15' 44,41" O
11	1000	31° 10' 45,95" S 64° 15' 34,22" O
12	1000	31° 10' 43,83" S 64° 16' 04,13" O

### 1.9.2. Recolección de la hojarasca y confección del material

Para medir la descomposición se utilizó la metodología de “bolsitas de descomposición” propuesta por Bockock & Gilbert, 1957. Luego de la recolección de la hojarasca, según corresponde a cada uno de los objetivos y se describe en detalle en el capítulo correspondiente (sustrato común, descomponibilidad y patrón in situ), el material se llevó al laboratorio y se secó en bolsas de papel a temperatura ambiente. Posteriormente, se confeccionaron las bolsitas de descomposición de 20 x 24 cm (1 mm de malla en la parte superior; 0,3 mm en la parte inferior). La cara inferior de las bolsitas (malla de 0,3 mm) se colocó en contacto con el suelo y la cara superior (malla de 1 mm) se cubrió con hojarasca del lugar para simular las condiciones naturales de descomposición. La malla fina previene la pérdida de material en la parte inferior,

mientras que la malla gruesa permite el acceso de la micro y meso-fauna del suelo al tiempo que previene la colonización por macro-invertebrados (Bradford et al. 2002). Luego de cada período de incubación las muestras fueron recolectadas del campo y transportadas al laboratorio donde se incubaron a  $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta su procesamiento. En el caso del experimento de los invertebrados del suelo (Capítulo 4), previo al almacenamiento en frío de la hojarasca, se recolectaron los invertebrados de todas las bolsas utilizando el método de Berlese (Vasconcelos & Laurance, 2005; Paolucci *et al.*, 2012) durante 7 días. Posteriormente al almacenamiento en frío, el contenido de las bolsas incubadas fue limpiado de todo material externo y secado durante 3 días a  $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ , tras lo cual se calculó la pérdida de peso seco del material debida a la descomposición (Cornelissen, 1996; Cornelissen *et al.*, 1999). Para estimar el porcentaje de humedad que conserva la hojarasca secada al aire, se tomaron 5 submuestras de esta hojarasca y se las llevó a estufa para determinar peso seco. Esta diferencia se incorporó a los cálculos de pérdida de peso seco como factor de corrección.

### **1.9.3. Análisis de datos**

En general, para examinar las variaciones en las tasas de descomposición de la hojarasca (Capítulos 2, 3 y 4), así como en abundancia y riqueza de los invertebrados de suelo (Capítulo 5), en función del área del fragmento y de la posición en la que fue recolectado o incubado el material (borde/interior) se emplearon modelos lineales mixtos (software R, paquete estadístico lme) utilizando el programa R 2.12.0 (R Core Development Team 2010) (Pinheiro & Bates 2000). La tasa de descomposición y la abundancia y riqueza de invertebrados de suelo fueron consideradas las variables respuestas. El área del fragmento (ha), la posición (borde/interior) y el tiempo de incubación (días) fueron incorporados como efectos fijos y el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio para contemplar la falta de independencia entre el borde e interior del mismo fragmento. Se evaluaron también las interacciones entre los efectos fijos, y las interacciones no significativas fueron removidas a fin de obtener el modelo más parsimonioso. Luego de chequear la distribución de los datos, los valores fueron transformados a arco seno de raíz cuadrada (porcentaje de pérdida de peso seco), o log (área del fragmento, atributos foliares, nutrientes del suelo, abundancia y riqueza

de invertebrados de suelo) con el objetivo de cumplir los supuestos de la distribución normal. En cada capítulo se detalla análisis de datos particulares.

### 1.10. Anexo

**Caja 1.1.** Detalle de Teoría Biogeografías de Islas y sus modificaciones (Basado en Collinge, 1996).

#### **Teoría de Equilibrio de Biografía de Islas (MacArthur & Wilson 1967)**

La teoría de equilibrio en biogeografías de islas (TEBI) fue desarrollada originalmente para explicar el patrón de riqueza de especies de aves en islas oceánicas; desde los primeros estudios de biogeografía de islas se observaba una tendencia a que islas más grandes y más cercanas al continente tuvieran mayor número de especies. La TEBI propuesta por MacArthur & Wilson en 1968 se construyó como un modelo de equilibrio dinámico, en el cual la riqueza de especies en una isla es el resultado del balance de las fuerzas opuestas de colonización y extinción de esa isla. Este modelo tiene como supuesto que el área de la isla afecta principalmente a las tasas de extinción (ya que islas pequeñas sostienen poblaciones más pequeñas que son más propensas a la extinción), mientras que la distancia al continente afecta a la tasa de colonización (ya que islas más cercanas al continente tienen más posibilidades de recibir propágulos o individuos dispersantes). Como resultado de esas fuerzas opuestas, las islas más grandes y cercanas al continente tendrán mayor riqueza, mientras que las más pequeñas y alejadas tendrán menor riqueza. Otro supuesto del modelo de la TEBI es que todas las especies tienen iguales posibilidades de migración. Finalmente el modelo indica que debido a que la extinción y la colonización están ocurriendo constantemente en las islas, aunque el número de especies producto del balance de esas fuerzas se mantenga relativamente constante, la identidad de las especies en la isla cambiará, y la velocidad de ese cambio se denomina tasa de recambio.

La TEBI tuvo gran aceptación por su claridad y simplicidad, generó mucho entusiasmo por parte de los investigadores, y fundamentalmente motivó el desarrollo de numerosos estudios que la usaban como marco conceptual. Por supuesto, su simpleza también generó numerosas críticas, incluso por parte de los mismos autores que reconocían algunas falencias de este modelo. Entre las críticas se pueden mencionar:

**Diferencias interespecíficas e interacciones entre especies:** El modelo asume que la identidad y las características de las especies no deben ser consideradas, por lo que la inmigración y la extinción son consideradas procesos fundamentalmente estocásticos. Sin embargo, diversos autores han mostrado que la capacidad de inmigración o la 'resistencia' a la extinción, así como la capacidad de generar interacciones favorables o desfavorables con otras especies son fuertemente dependientes de las especies involucradas.

**Caja 1.1. Continuación**

**Interdependencia de la inmigración y la extinción: (Lomolino, Riddle & Brown 2006):** El modelo trata la inmigración y la extinción como procesos independientes, sin embargo, se sabe que la llegada (reclutamiento) de individuos adicionales de una especie ya presente en la isla puede rescatar a la población de la especie de la extinción. Así, la cercanía al continente que propicia la migración puede además disminuir la tasa de extinción. De manera similar, islas de área más grande pueden interceptar más exitosamente a los migrantes, y así el tamaño de la isla que afecta la extinción (a través de su efecto en el tamaño poblacional) también afectará la inmigración.

**Evaluación del aislamiento efectivo de la isla:** Aun siendo el mar una barrera relativamente homogénea, existen factores (como las corrientes marinas, la circulación de los vientos, la dirección de las tormentas más importantes e incluso la formación de puentes de tierra en tiempo geológico) que pueden haber favorecido o desfavorecido la migración. Es decir que pueden existir dificultades en la determinación del grado de aislamiento efectivo y en la homogeneidad de ese aislamiento en distintas islas.

**Evaluación del área efectiva de la isla:** El área total de la isla es una medida muy general, y a menudo indirecta de la capacidad de una isla de soportar una o más poblaciones. Aún dentro de un mismo archipiélago distintas islas pueden variar significativamente en los hábitats disponibles que se 'ofrecen' a los migrantes. A su vez, la cantidad de distintos hábitats suele ser mayor en islas de mayor tamaño, es decir que una asociación entre el número de especies y el tamaño de las islas sería en realidad una asociación al número de hábitats disponibles.

**Caja 1.2.** Detalle de la Teoría de Metapoblaciones y Metacomunidades (Basado en Collinge, 1996; Hanski & Gilpin 1991).

### **Teoría de Metapoblaciones (Levins 1969)**

El desarrollo de la teoría de metapoblaciones (TMP) fue contemporáneo al desarrollo de la TEBI, aunque surgió de otra inquietud ecológica. Hacia finales de la década del 60, Levins, ecólogo matemático, fue consultado por un grupo de entomólogos aplicados cuyo problema a resolver necesitaba de un abordaje ecológico. Los entomólogos querían saber cuál era la mejor manera de introducir poblaciones de insectos como agentes de control biológico (predadores o parasitoides) para controlar efectivamente las poblaciones de insectos plaga en cultivos agrícolas. Levins reconoció que los insectos plagas que atacan los cultivos se mueven en una amplia área geográfica, y que cualquier estrategia de manejo para el control biológico debería requerir múltiples poblaciones de estos agentes de control biológico. En su formulación matemática incluyó la extinción de poblaciones locales, luego de experimentar un breve tiempo de migración y recolonización desde otras poblaciones.

Sí las poblaciones se definen como un conjunto de individuos de una misma especie, con un ciclo de vida determinado, que interactúan en un espacio y tiempo determinado, las metapoblaciones son un conjunto de poblaciones que interactúan en un espacio y tiempo determinado, con un ciclo de vida determinado. El concepto de metapoblación está ligado con el proceso de recambio poblacional, es decir, con el balance de dos fuerzas opuestas de extinción y colonización de una nueva población: la extinción de poblaciones locales (el conjunto de individuos que habita un mismo parche) y el establecimiento de una nueva población en parches vacíos por organismos dispersores provenientes de otra población existente. Así, esta teoría plantea que las poblaciones locales de organismos experimentan tasas de colonización y extinción periódica, pero la metapoblación persiste indefinidamente si las tasas de extinción están balanceadas con las tasas de colonización.

Este modelo tiene como supuesto que todos los parches de vegetación son iguales en tamaño, aislamiento y calidad y que cada parche de vegetación tiene la misma probabilidad de experimentar extinción y recolonización. Sin embargo, estos supuestos raramente se cumplen en la naturaleza, y así, con el transcurso de los años se fueron planteando modificaciones a la teoría clásica de Levin. Entre ellas podemos mencionar:

**Metapoblación fuente-sumidero:** En esta nueva aproximación, la probabilidad de sufrir extinción difiere en cada parche, debido a que tanto el tamaño del parche como el de la población pueden variar. Así poblaciones de parches pequeños periódicamente experimentan extinción, pero las poblaciones de los fragmentos más grandes pueden persistir indefinidamente (Harrison *et al.*, 1988).

**Caja 1.2. Continuación.**

Además, se incorporó el concepto de metapoblaciones fuente-sumidero. Una población fuente es aquella que experimenta altas tasas de crecimiento y que es fuente de dispersores. Por otra parte, las poblaciones sumidero son aquellas que experimentan bajas tasas de crecimiento y que sustentan sólo por inmigración desde otras poblaciones fuentes.

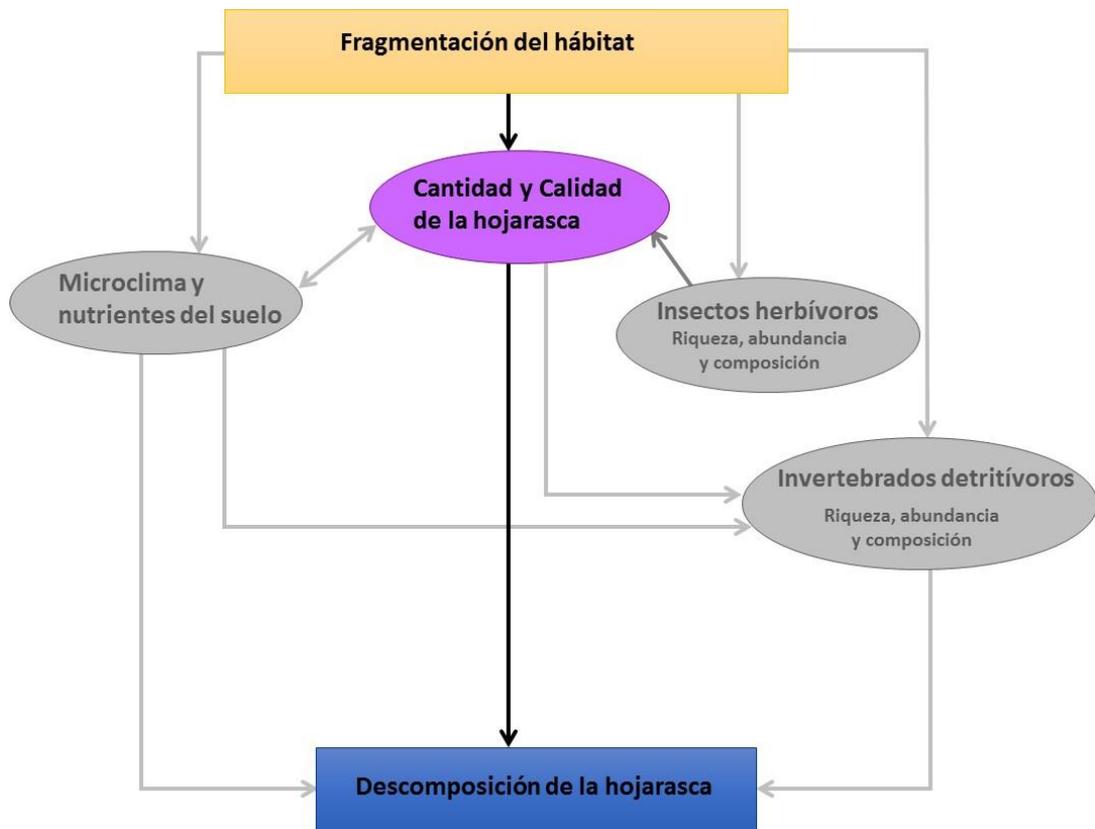
A pesar de la importante contribución de la TMP, estuvo prácticamente encapsulada por más de 20 años. Recién a los comienzos de 1980 se empezó a utilizar como marco teórico.

**Teoría de Metacomunidades (Leibold *et al.*, 2004)**

Si la metapoblación ha sido definida como un conjunto de poblaciones locales conectadas por la dispersión, la metacomunidad es un conjunto de comunidades conectadas por la dispersión. Esta teoría se ha enfocado en estudiar las interacciones locales (p.ej. predación o competencia) para explicar la estructura de las comunidades. Por otra parte, esta teoría extiende las ideas de la teoría de metapoblaciones a múltiples especies, y sugiere que algunas dinámicas a escala regional como la dispersión, los disturbios y las extinciones pueden ayudar a explicar la distribución y coexistencia de especies.

# CAPÍTULO 2

## Calidad química y patrones de caída de la hojarasca en fragmentos de bosque del Chaco Serrano



## 2.1. Introducción

### 2.1.1. La calidad y cantidad de la hojarasca y su efecto regulador en la descomposición

La influencia de la calidad foliar en la descomposición y sus consecuencias para la fertilidad del suelo han sido reconocidas desde las primeras etapas de la agricultura experimental (Heal *et al.*, 1997). Si bien a escala global el clima ha sido indicado por muchos estudios como el principal determinante de la descomposición, la calidad química de la hojarasca ejerce uno de los controles más directos a escala local (Capítulo 1, Lavelle *et al.*, 1993; Couteaux *et al.*, 1995; Cornelissen, 1996; Cadish & Giller, 1997; Zhang *et al.*, 2008). En las últimas décadas, y teniendo en cuenta que la descomposición es un proceso clave en el funcionamiento ecosistémico, muchos estudios se han dedicado a analizar sus mecanismos y a encontrar caracteres que puedan predecir sus variaciones (Cadisch & Giller, 1997; Cornwell *et al.*, 2008; Freschet *et al.*, 2012). A lo largo de los años se han probado numerosos índices de calidad foliar como recurso para descomponedores y detritívoros, la mayoría de ellos referidos a la composición química inicial de las hojas senescentes. Por ejemplo, una mayor concentración de N (Taylor *et al.*, 1989; Aber *et al.*, 1990) o N y compuestos solubles (Berg & Ekbohm, 1991), así como una menor concentración de lignina (Meentemeyer, 1978; Berendse *et al.*, 1987), una menor concentración de lignina + celulosa (Aber *et al.*, 1990), se han asociado con tasas de descomposición más altas. Sin embargo, la mayor parte de estas relaciones se han analizado en floras templadas y en grupos de especies con características físicas y químicas similares (Gillon *et al.*, 1999). En contraste, estudios en regiones mediterráneas (Gallardo & Merino, 1993; Gillon *et al.*, 1994) y en ecosistemas áridos y semiáridos (Perez Harguindeguy *et al.*, 2000) mostraron que caracteres estructurales como dureza, espesor y masa foliar específica (área/peso seco) también podrían ser indicadores útiles de las tasas de descomposición (p. ej. menor dureza ha sido asociada con tasas de descomposición más bajas). Hoy en día, una de las principales inquietudes es comprender cómo el cambio ambiental global, a través de los cambios que induce en la identidad y atributos foliares de las especies vegetales dominantes de los ecosistemas, puede afectar el proceso de descomposición (Corwell *et al.*, 2008).

El efecto más directo de la cantidad de hojarasca que llega al suelo es el que genera en el microambiente de la interfase hojarasca/suelo, en la cual ocurre la descomposición. En este sentido, la capa de hojarasca contribuye a regular las condiciones

físico-químicas como la temperatura, humedad y pH del suelo (Sayer, 2006). Un reciente meta-análisis indica que el aporte de hojarasca fue más importante para la amortiguación de las fluctuaciones de la temperatura y humedad del suelo, en pastizales que en bosques subtropicales (Xun *et al.*, 2013). Además, una disminución en el aporte de hojarasca puede afectar negativamente la descomposición al disminuir la población de descomponedores y reducir los nutrientes disponibles en el suelo (Sayer *et al.*, 2006), o al reducir la abundancia y biomasa de invertebrados de suelo (Ashford *et al.*, 2013).

Es decir, tanto cambios en la calidad química de la hojarasca como en su cantidad pueden afectar los nutrientes disponibles en el suelo (Ehrenfeld *et al.*, 2005 y bibliografía allí citada, ver también Capítulo 3 de esta Tesis). Finalmente, los cambios microambientales generados por las variaciones en la cantidad de hojarasca, así como los cambios en los nutrientes disponibles en el suelo generados por cambios en calidad y cantidad de hojarasca, pueden afectar la estructura (riqueza taxonómica y funcional, abundancia, etc.) y actividad de los organismos descomponedores y detritívoros (Cadish & Giller, 1997; Wardle, 2006; Strickland *et al.*, 2009) y, consecuentemente, la descomposición.

### **2.1.2. La calidad química, cantidad y descomponibilidad de hojarasca en bosques fragmentados**

La fragmentación del bosque puede afectar directamente la composición y estructura de las comunidades vegetales como consecuencia de la reducción del hábitat y su efecto en los tamaños poblacionales y en las tasas de extinción local (Hill & Curran 2001; Mathhies *et al.*, 2004; Cagnolo *et al.*, 2006). También puede afectarse la composición de las comunidades vegetales a través del efecto del borde, sus condiciones microambientales y sus consecuencias en la salida, llegada y establecimiento de propágulos al fragmento (Harper *et al.*, 2005). Los cambios en la composición de la vegetación en los fragmentos en general y en los bordes en particular pueden a su vez afectar tanto la calidad como la cantidad de hojarasca que llega al suelo en los fragmentos (Sizer *et al.*, 2000; Billings & Gaydess, 2008; Schessl *et al.*, 2008). Pese a que numerosos trabajos demuestran cambios en la identidad de la vegetación asociados a distintos componentes de la fragmentación, no ha sido posible registrar algún trabajo que indique si esos cambios en el dosel del bosque generan cambios en la calidad y cantidad de

hojarasca que llega al suelo y si esto a su vez se traduce, o no, en cambios en la descomposición.

Se sabe que no todas las especies vegetales son igualmente susceptibles a la reducción del hábitat o la posición dentro del fragmento (más cercana o más lejana al borde). Por ejemplo, diferentes formas de crecimiento como árboles, hierbas, gramíneas, enredaderas, por ejemplo, pueden diferir en algunas de estas características y así dominar o ver reducida su abundancia en fragmentos de distintos tamaño o en distintas posiciones dentro de ellos (Cagnolo *et al.*, 2006; Rodríguez-Loinaz *et al.*, 2012). Por ejemplo, en bosques tropicales, la abundancia de gramíneas fue mayor en los bordes en comparación con el interior de los fragmentos (Laurance *et al.*, 2002). En general, las gramíneas producen hojarasca con alta concentración de celulosa y hemicelulosa, y menor concentración de nitrógeno, comparadas con las dicotiledóneas herbáceas y los árboles, y por consiguiente, se descomponen más lentamente que éstos (Cornelissen *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000; Cornwell *et al.*, 2008). Así, el cambio en abundancia de una u otra forma de crecimiento podría afectar la calidad de la hojarasca que llega al suelo (Prescott *et al.*, 2010).

Dentro de los árboles, por su parte, se ha postulado que en la selva amazónica los fragmentos pequeños están dominados por especies pioneras, que son más resistentes a la mayor exposición al viento que sufren estos fragmentos, en comparación con los fragmentos de mayor tamaño (Laurance, 2004, Laurance *et al.*, 2006; Tabarelli *et al.* 2010). Esas especies pioneras destinan una mayor proporción de los recursos al crecimiento y una menor proporción a las defensas (Coley *et al.*, 1985, 1988). Como resultado de lo anterior, la hojarasca producida por las especies pioneras tiene baja relación C/N, bajo contenido de compuestos recalcitrantes como la lignina y, consecuentemente, se descompone más rápidamente (Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003). Las especies de crecimiento lento, por su lado, que suelen dominar en los fragmentos de mayor tamaño (o en el interior de los fragmentos en general) invierten sus recursos en defensas, como fenoles y lignina y por lo tanto, pueden poseer tasas de descomposición más bajas (Coley, 1988).

Además de estos cambios en la calidad química de la hojarasca debido a cambios en la composición de las comunidades de plantas, la fragmentación del bosque puede generar cambios intra-específicos en los atributos foliares. Por ejemplo, en los bordes, las

condiciones predominantes como alta temperatura y alta intensidad lumínica (Saunders, 1991; Chen *et al.*, 1999) pueden inducir en las hojas un incremento en el contenido de C en general y de fenoles en particular, una disminución en el contenido de N, así como hojas más duras y gruesas (Barber & Marquis, 2011). Esos atributos foliares pueden persistir en la hojarasca y afectar su descomposición (Cornelissen *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000).

Todos los cambios en la composición de la vegetación descritos hasta aquí, también pueden afectar la cantidad de hojarasca que llega al suelo. Existe evidencia de que en fragmentos de bosques tropicales templados, la cantidad de biomasa vegetal no difirió entre fragmentos pequeños y fragmentos de mayor tamaño, a pesar de que la productividad primaria neta y la densidad de árboles se vieron afectados (Billings & Gaydess, 2008). Por otra parte, en otro bosque tropical pero de la selva amazónica se observó una mayor producción de hojarasca en el borde en comparación al interior (Vasconcelos & Luizão, 2004), la cual fue atribuida a la elevada tasa de reclutamiento, principalmente de especies pioneras, así como también a las condiciones microambientales del borde (p.ej. mayor influencia del viento y mayor aridez) en esos bordes, pese a lo cual no se encontraron cambios significativos en la calidad de la hojarasca. Acerca de la evidencia disponible respecto de la calidad de la hojarasca que llega al suelo en fragmentos de bosque y su subsecuente descomponibilidad, el presente trabajo adquiere gran relevancia ya que es el único estudio a nivel mundial que analiza los cambios en calidad química de la hojarasca producida en fragmentos de bosque y evalúa si estos cambios en calidad se traducen o no en cambios en descomponibilidad de la hojarasca (ver Vasconcelos & Laurance, 2005; Noble, 2013).

## 2.2. Hipótesis Específica

Tanto el área de los fragmentos como la posición dentro de los mismos pueden generar cambios en la composición de la vegetación y cambios intraespecíficos en los atributos foliares y de la planta en general. Luego, estos cambios en la vegetación afectarían la calidad (y descomponibilidad) y la cantidad de la hojarasca que llega al suelo.

En base a los antecedentes en el área de estudio y en bibliografía se predice que:

- Con respecto a la calidad y descomponibilidad de la hojarasca, como los bordes presentan una mayor cobertura de gramíneas, se espera que los mismos presenten

hojarasca con mayor contenido de celulosa y de hemicelulosa y menor contenido de nitrógeno. Como consecuencia de estos atributos, se espera menor descomponibilidad de la hojarasca proveniente del borde en comparación con aquella proveniente del interior. Debido a que los fragmentos pequeños se hallan dominados por hábitat de borde, se espera que en ellos el contenido de celulosa y hemicelulosa sea mayor, mientras que el nitrógeno mostrará el patrón opuesto. En consecuencia, también se espera que la descomponibilidad sea menor al disminuir el tamaño de los fragmentos.

- Con respecto al aporte de hojarasca, no existen estudios previos que reporten cambios en la vegetación que indiquen cambios significativos en la densidad de biomasa total de la vegetación, por esto se espera que no haya cambios en el aporte total de hojarasca.

### **2.3. Objetivo General**

El objetivo general de este capítulo es analizar cómo dos componentes de la fragmentación (el tamaño de los fragmentos y el hábitat de borde) en fragmentos de bosque Chaqueño Serrano, afectan la calidad, cantidad y descomponibilidad de la hojarasca producida en ellos.

### **2.4. Objetivos Específicos**

- Analizar la calidad de la hojarasca producida en relación al área del fragmento y a la posición borde/interior en términos de: N, C, C/N, L, Cel, Hemicel y LCH.
- Analizar la dinámica temporal del aporte de hojarasca y su composición en fragmentos de bosque del Chaco Serrano.
- Analizar la descomponibilidad de la hojarasca producida en distintos fragmentos (y en distintas posiciones dentro de esos fragmentos) a partir de su incubación en una cama de descomposición o jardín común.
- Evaluar si existe asociación entre la calidad química de la hojarasca y su descomponibilidad, y si existen diferencias en la calidad y descomponibilidad de la hojarasca proveniente de fragmentos de distintos tamaños, o de distintas posiciones en los mismos fragmentos.

## 2.5. Materiales y Métodos

### 2.5.1. Descripción los fragmentos estudiados

Para evaluar la calidad de la hojarasca se recolectó la hojarasca producida *in situ* en 10 fragmentos de Chaco Serrano seleccionados, así como del borde e interior (posiciones) de los mismos. De los 12 fragmentos descritos en la Introducción (Fig. 1.5; Tabla 1.1), no se utilizaron un fragmento pequeño (1,9 ha) y un fragmento mediano (14,3 ha). Para más detalle ver Anexo 2.1 (Fig. A.2.1 y Tabla A.2.1) donde se especifican los fragmentos en los cuales se evaluó la calidad de la hojarasca. Por otra parte, para la medición del aporte de hojarasca se realizó en el interior de los fragmentos solamente y sólo en algunos de ellos debido al intenso esfuerzo de muestreo requerido. En el Anexo 2.1 (Fig. A.2.2 y Tabla A.2.2) se detallan los fragmentos en los cuales se evaluó el aporte de la hojarasca.

En estos fragmentos del Chaco Serrano existe evidencia de que la pérdida de área de los fragmentos afectó negativamente la riqueza de especies de árboles, arbustos y hierbas, aunque no se evaluaron los efectos de la reducción del área en la abundancia de cada uno de estos grupos funcionales (Cagnolo *et al.*, 2006). Sin embargo, este trabajo observó que la cobertura de las especies comunes (cobertura > 0,1 % por sitio) disminuyó a medida que se redujo el área del fragmento. En relación a la posición dentro del fragmento, se observó que el grupo con mayor cobertura y una tendencia a mayor riqueza en el borde de los fragmentos fue el de los gramínoideos (Cagnolo *et al.*, 2006). Además, existe evidencia de que una especie de arbusto perenne (*Croton lachnostachyus*) presentó mayor contenido de C y N foliar en el borde respecto al interior de los fragmentos (Rossetti *et al.*, 2014).

### 2.5.2. Calidad de la hojarasca

Una vez que se recolectó la hojarasca producida *in situ*, se la llevó al laboratorio, donde se tomó una submuestra de aproximadamente un 1 g por cada uno de los fragmentos y posiciones y se llevó a la estufa a 60 °C hasta peso constante. Luego se colocó cada submuestra en bolsas de papel. Este material fue enviado al Laboratorio de Evaluación de Forrajes (INTA E.E.A. - Bariloche) donde se realizaron las siguientes determinaciones químicas: Nitrógeno (% N), mediante la técnica O'Neill & Webb (1970), Lignina (% L), Celulosa (% Cel) y Hemicelulosa (% Hemicelulosa) mediante la técnica de Goering & Van Soest (1970). El contenido de Carbono se estimó como el 50 % del peso

libre de cenizas (Gallardo & Merino 1993). También se consideró el contenido de fibras como la suma de L, Cel y Hemicel (LCH %) y la relación C/N como el cociente entre contenido de C y N.

### **2.5.3. Aporte de la hojarasca**

Para determinar el aporte de hojarasca se utilizaron trampas de caída de “voile” de 50x50 cm, sostenidos por cuatro estacas de 50 cm de altura y sujetadas centralmente al suelo mediante un elástico, para evitar pérdida de hojarasca. Se colocaron 12 trampas de caída de hojarasca en cada uno de los fragmentos seleccionados y las mismas se mantuvieron durante el período de mayor aporte de hojarasca en el sistema. Las trampas se colocaron en marzo y fueron retiradas en los meses de abril, mayo, junio y agosto. La hojarasca de cada recolección se llevó al laboratorio en bolsas de papel. Se pesó la hojarasca total aportada y también se separaron las distintas fracciones: hojas, ramas >1cm, ramas <1cm, frutos y flores.

### **2.5.4. Descomponibilidad de la hojarasca**

Con la hojarasca recolectada tal cual se detalla en el punto 2.5.1.2 se llenaron bolsitas de descomposición de 20 x 24 cm (1 mm de malla en la parte superior, 0,3 mm en la parte inferior) con  $1 \pm 0,02$  g de hojarasca. Las bolsitas de descomposición se incubaron conjuntamente durante el período estival 2009 en una cama de descomposición común (10 fragmentos x 2 posiciones x 3 tiempos x 3 réplicas; ver Anexo 2.1a). La cama de descomposición común se realizó en un cuadrado de 4 m x 3 m en uno de los bosques continuos. Para ello, se removieron los 5 primeros cm del suelo y se rellenó con una mezcla de suelos provenientes de todos los fragmentos y posiciones. La descomposición de las muestras incubadas bajo las mismas condiciones climáticas y un mismo tipo de suelo mixto, es un indicador de la descomponibilidad de la hojarasca debido a la calidad del material incubado (Cornelissen, 1996; Cornelissen & Thompson 1997; Cornelissen *et al.*, 1999; Berg & Laskowski 2005; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Luego de cada período de incubación (90, 160 y 180 días) se recolectaron 3 bolsas por sitio (fragmento x posición) y se llevaron al laboratorio donde se procesaron tal como se detalla en la Metodología General de esta Tesis, para determinar la pérdida de peso seco por descomposición (sección 1.8.2). Para los análisis estadísticos sólo se consideró la

descomponibilidad a los 180 días de incubación ya que el patrón de las tres fechas fue similar. Adicionalmente, para corregir la contaminación de la hojarasca por el suelo que pudiera haber ingresado a las bolsitas, se determinó el porcentaje de peso seco libre de cenizas de la hojarasca de cada bolsita. Para ello se incineró el material limpio a 550 °C por 4 h (Harmon & Lajtha, 1999). La pérdida de peso seco se calculó entonces como la diferencia entre peso seco inicial libre de cenizas y peso seco final libre de cenizas.

#### **2.5.5. Análisis de datos**

Para analizar el aporte de hojarasca en función del área del fragmento se utilizaron dos modelos lineales. En el modelo 1 se consideró como variable respuesta el aporte total acumulado desde abril a agosto, y como efecto fijo el área del fragmento. Como la vegetación de nuestro sistema de estudio se caracteriza por presentar especies con fenologías de caída de hojarasca cronológicamente separadas, y a fin de detectar posibles patrones en relación al área del fragmento, que se podrían enmascarar al analizar el patrón anual, se empleó el modelo 2 donde se consideró separadamente el aporte acumulado al principio de la época de caída (abril-mayo) y el aporte acumulado hacia el final de la época de caída (junio-agosto) como variables respuestas, y como efectos fijos el área del fragmento, el tiempo. Se evaluó la interacción entre los efectos fijos.

Para analizar la relación entre las características químicas de la hojarasca y el área de los fragmentos de bosque se utilizaron regresiones simples, considerando sólo los valores del interior de los fragmentos. Por otra parte, para analizar si estas variables diferían entre las posiciones (borde/interior) se realizaron Test t apareados. Las variables que se estudiaron fueron: C (%), N (%), relación C/N, L (%), Cel (%), Hemicel (%) y LCH (%). Además se calculó el coeficiente de variación (CV), para estimar el grado de variabilidad en los atributos de calidad química a través de todos los fragmentos, como el cociente entre la desviación estándar y la media muestral expresado en porcentaje. Valores altos de CV indican gran variabilidad en los valores de la variable medida, mientras que valores bajos de CV indican escasa variabilidad.

Por otra parte, para analizar si la descomponibilidad de la hojarasca estaba asociada al área del fragmento y si había diferencias en la descomponibilidad de la hojarasca proveniente del borde e interior de los mismos fragmentos se realizó un modelo lineal mixto. En este caso, se consideró al fragmento (sitio) como efecto aleatorio,

mientras que, la posición (borde/interior) y el área del fragmento se consideraron efectos fijos. Se evaluaron también las interacciones entre los efectos fijos, y las interacciones no significativas fueron removidas a fin de obtener el modelo más parsimonioso.

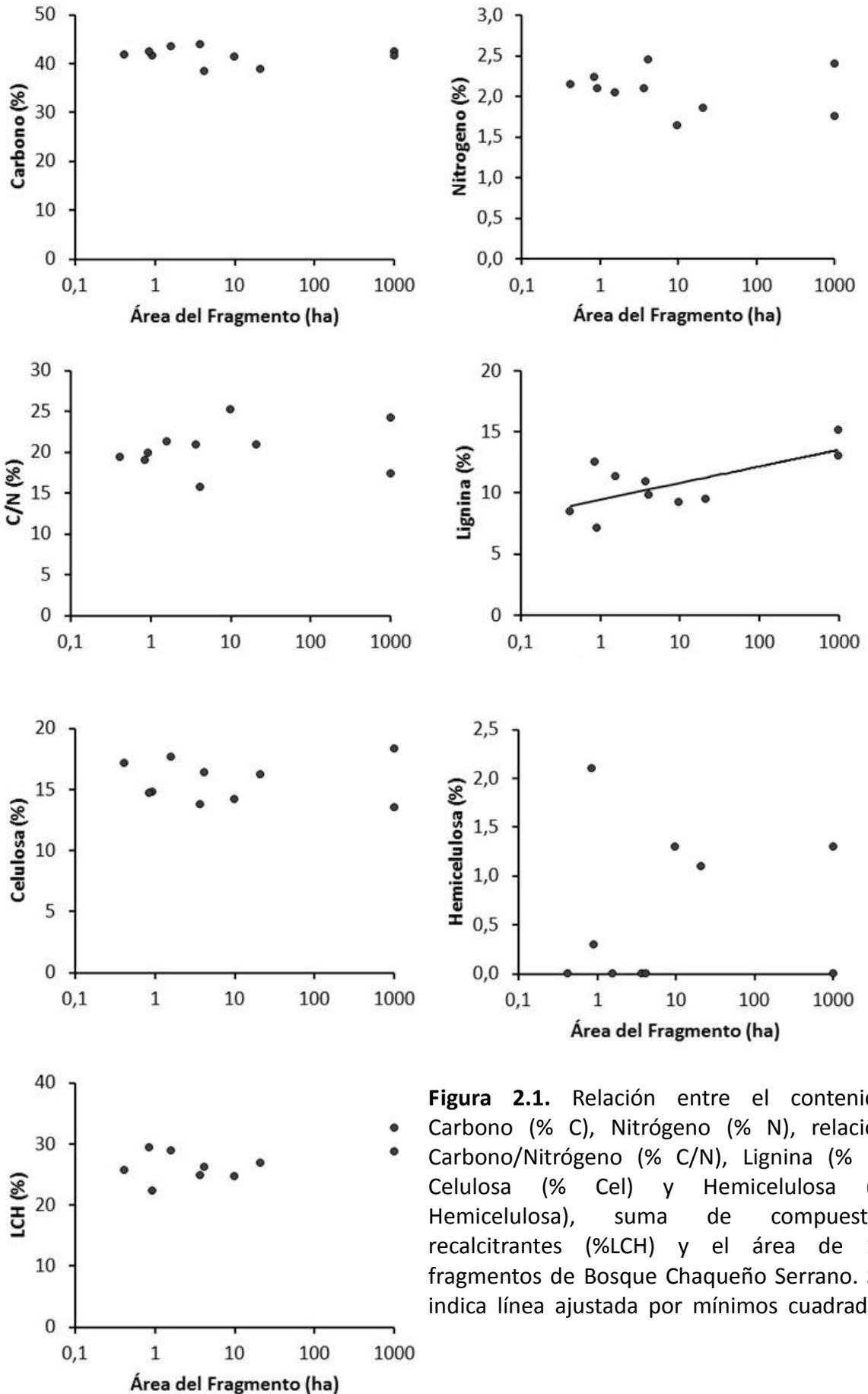
## 2.6. Resultados

### 2.6.1. Calidad química de la hojarasca

La hojarasca proveniente de los fragmentos de mayor tamaño presentó mayor contenido de lignina (Fig. 2.1; Tabla 2.1,  $CV_{Lig}=24,30$ ). El resto de los atributos foliares no mostró asociación con el área (Fig. 2.1; Tabla 2.1). En relación con la posición, sólo el contenido de celulosa fue un 2 % mayor en la hojarasca proveniente del borde ( $17,51\pm 0,48$ ; media $\pm$ ES;  $CV_{Cel}=11,02$ ) en comparación con el interior ( $15,66\pm 0,53$ ) (Figura 2.2; Tabla 2.2). El resto de los atributos foliares fueron similares para la hojarasca proveniente de las dos posiciones (Figura 2.2; Tabla 2.2).

**Tabla 2.1.** Resultados de regresión lineal para los atributos foliares de la hojarasca analizados con relación al área (ha) de 10 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. En negrita se indican asociaciones significativas ( $p<0,05$ ).

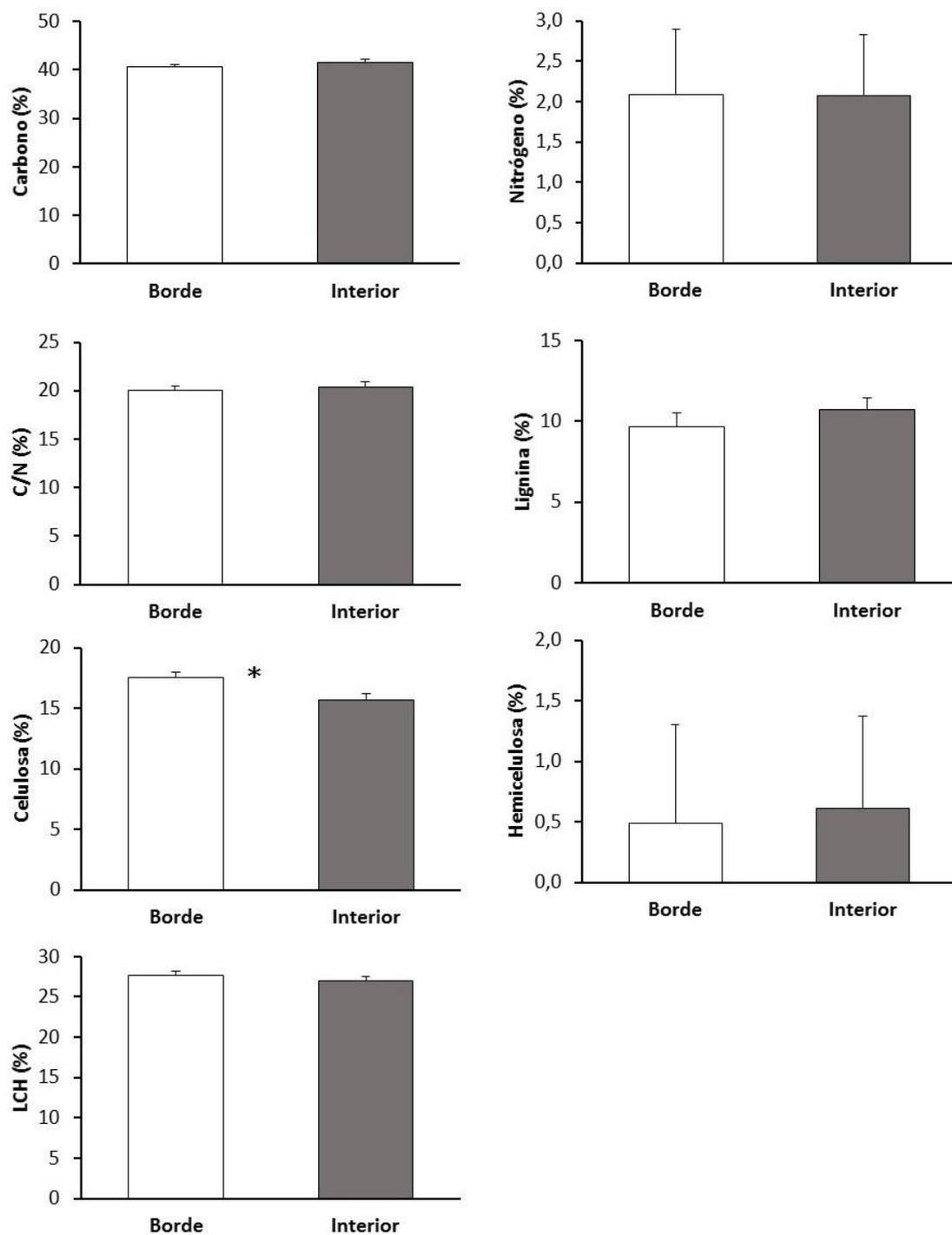
Variable	F	R <sup>2</sup>	p	Rango
Carbono (%)	0,04	0,005	0,84	38,79-43,83
Nitrógeno (%)	0,33	0,04	0,58	1,56-2,67
Relación C/N (%)	0,21	0,03	0,65	14,83-25,78
<b>Lignina (%)</b>	<b>6,03</b>	<b>0,43</b>	<b>0,04</b>	<b>7,10-15,20</b>
Celulosa (%)	0,01	0,0006	0,94	13,50-20,80
Hemicelulosa (%)	0,31	0,04	0,59	0-2,10
LCH (%)	3,77	0,32	0,08	22,20-37,10



**Figura 2.1.** Relación entre el contenido Carbono (% C), Nitrógeno (% N), relación Carbono/Nitrógeno (% C/N), Lignina (% L), Celulosa (% Cel) y Hemicelulosa (% Hemicelulosa), suma de compuestos recalcitrantes (%LCH) y el área de 10 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. Se indica línea ajustada por mínimos cuadrados

**Tabla 2.2.** Atributos foliares de la hojarasca recolectada (Media  $\pm$ ES) en relación a posición dentro del fragmento (borde/interior). Letras diferentes en la misma fila indican diferencias significativas entre las posiciones según los resultados de Test -t apareado ( $p < 0,05$ ). En negrita se indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

Variable	Borde	Interior
Carbono (%)	40,6 $\pm$ 0,41a	41,6 $\pm$ 0,5 <sup>a</sup>
Nitrógeno (%)	2,08 $\pm$ 0,12 a	2,07 $\pm$ 0,08a
Relación C/N	20 $\pm$ 1,09a	20,4 $\pm$ 0,9 a
Lignina (%)	9,7 $\pm$ 0,81 a	10,71 $\pm$ 0,75 a
<b>Celulosa (%)</b>	<b>17,51<math>\pm</math>0,48 a</b>	<b>15,66<math>\pm</math> 0,53 b</b>
Hemicelulosa (%)	0,5 $\pm$ 0,2a	0,61 $\pm$ 0,24 a
LCH (%)	27,7 $\pm$ 1,17 a	27 $\pm$ 0,9 <sup>a</sup>

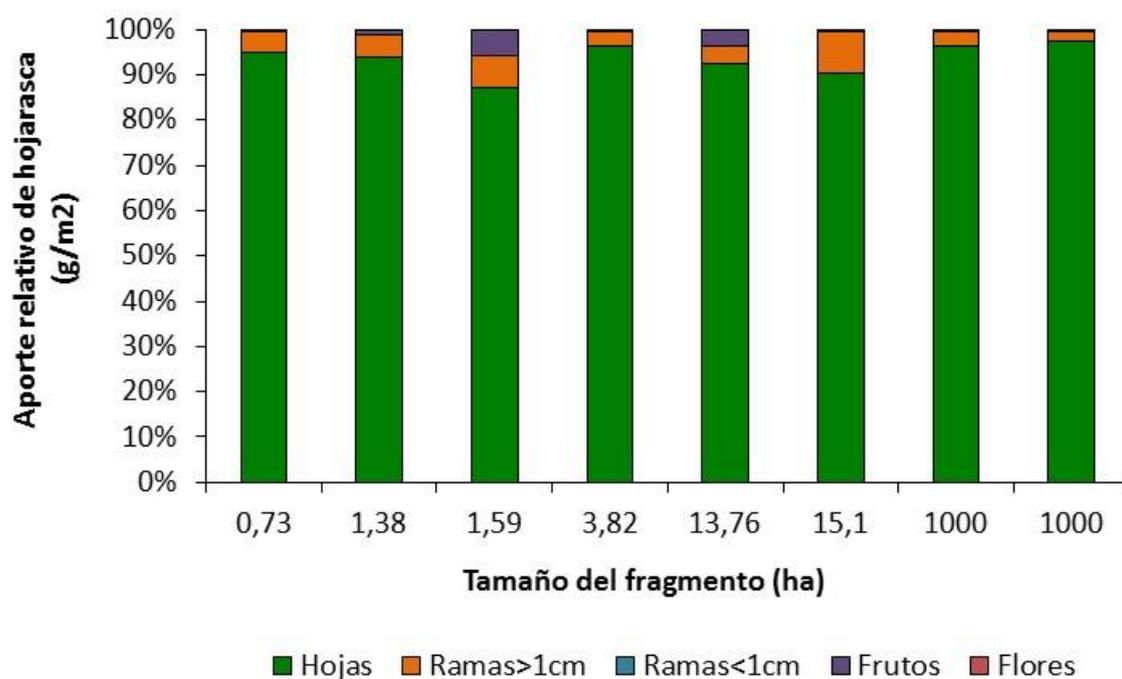


Serrano (ver Resultados y Tabla 2.2). En asteriscos se indican diferencias significativas. Barras indican promedios + E.E., y asteriscos señalan diferencias significativas.

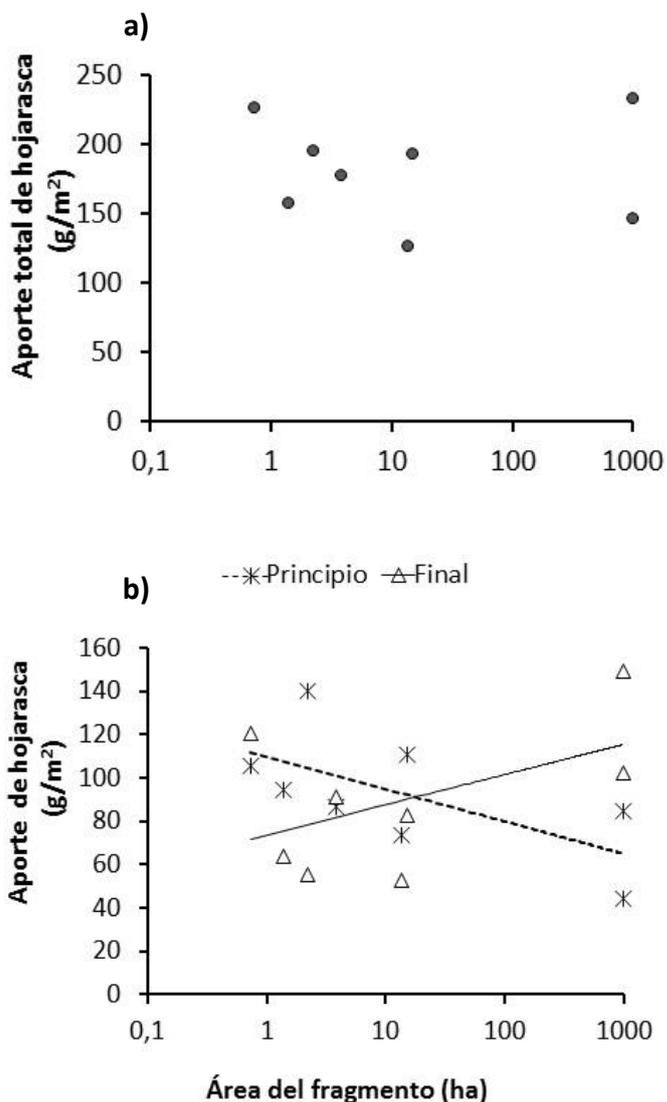
### 2.6.2. Aporte de la hojarasca

El aporte de hojarasca total promedio durante el período analizado (abril-agosto) fue de 1456 g/m<sup>2</sup>. La proporción de hojas, ramas y frutos fue similar en todos los fragmentos estudiados y estuvo siempre dominado en casi un 93% por hojas (Fig. 2.3).

El aporte acumulado total desde abril a agosto no se relacionó con el área del fragmento ( $F=0,02$ ;  $p=0,88$ ; Fig. 2.4a). En cambio, cuando se consideró el aporte en relación a las épocas de caída, la relación entre el área del fragmento y el aporte de hojarasca acumulado en cada momento, se hizo evidente dependiendo de la época de caída (interacción área\*tiempo;  $F=6,02$   $p=0,03$ ; Fig. 2.4b). El aporte acumulado al principio de la época de caída (abril-mayo) fue menor en los bosques continuos en comparación con los fragmentos de menor tamaño, invirtiéndose esta relación hacia el final de la temporada.



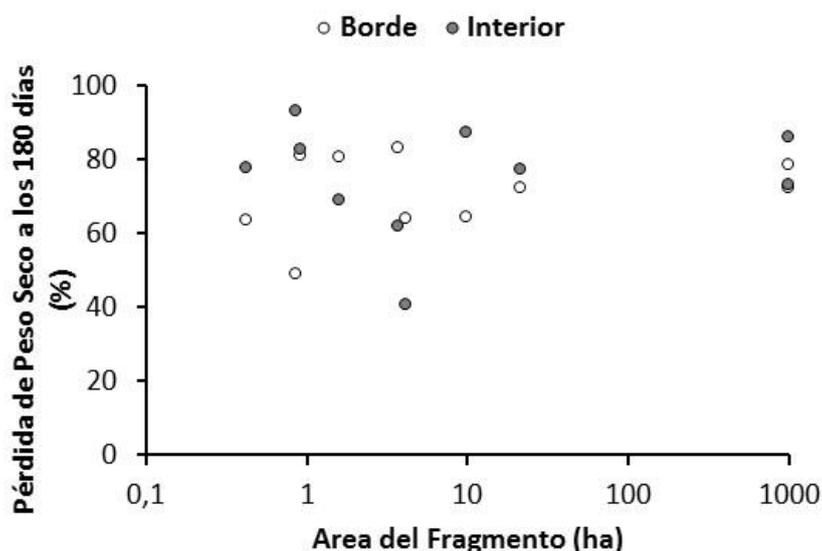
**Figura 2.3.** Porcentaje relativo de las distintas fracciones en las cuales se clasificó la hojarasca en fragmentos de hábitat del Chaco Serrano durante los meses de mayor caída de la hojarasca (desde abril hasta agosto).



**Figura 2.4.** Aporte total acumulado desde abril-octubre (a), y aporte acumulado al principio y al final de la temporada de caída (b) en 8 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. Solo a fin ilustrativo se muestran rectas ajustadas por mínimos cuadrados.

### 2.6.3. Descomponibilidad de la hojarasca

En promedio el porcentaje de pérdida de peso seco (%PPS) luego de 180 días de incubación en una cama de descomposición (procedente de todos los fragmentos y posiciones) fue de un  $73 \pm 2,9$  % (Media $\pm$ ES). La descomponibilidad de la hojarasca no se asoció con el área del fragmento y no se detectaron diferencias en relación a la posición de procedencia de la hojarasca, borde/interior, como así tampoco se observó una interacción significativa entre el área del fragmento y la posición (Fig. 2.5; Tabla 2.3;  $CV_D=22,19$ ). Por último, no se observaron correlaciones significativas entre la descomponibilidad de la hojarasca y ninguno de los atributos foliares analizados (Tabla 2.4).



**Figura 2.5.** Relación entre la descomponibilidad de la hojarasca al cabo de 180 días de incubación y el área de los 10 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano considerado la posición borde/interior dentro del mismo.

**Tabla 2.3.** Resultados del modelo lineal mixto examinando la relación entre área del fragmento, la posición (borde/interior) y la descomponibilidad de la hojarasca. Posición fue modelada como efecto fijo y el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio. Efecto aleatorio (sitio) ( $DE \pm$  Residuos  $1,69E-06 \pm 0,15$ )

	Estimador $\pm$ ES	DF	F	p
Intercepto	$1,05 \pm 0,06$		862,7165	<0,0001
Área del Fragmento	$0,006 \pm 0,04$	8	0,25	0,62
Posición	$-0,07 \pm 0,09$	8	0,58	0,46
Efecto aleatorio (sitio)				

**Tabla 2.4.** Coeficientes de correlación de Pearson para los atributos foliares de la hojarasca analizada y la descomponibilidad a los 180 días en 10 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. En todos los casos  $p > 0,05$ .

Variable	$r$
Carbono (%)	0,09
Nitrógeno (%)	-0,13
Relación C/N (%)	0,15
Lignina (%)	-0,06
Celulosa (%)	-0,19
Hemicelulosa (%)	0,07
LCH (%)	-0,02

## 2.7. Discusión

Los cambios en las comunidades vegetales producidos por la fragmentación del bosque, pueden afectar de manera directa (vía cambios en la calidad) o indirecta (vía cambios en la cantidad) la descomposición de la hojarasca. En este trabajo, la cantidad total de hojarasca aportada al suelo fue independiente de la reducción del área del fragmento, mientras que la cantidad de hojarasca al principio de la época de caída fue mayor en los fragmentos más pequeños, invirtiéndose la relación al finalizar la época de caída (mayor caída en los más grandes). Por otra parte, se observaron cambios de pequeña magnitud en la calidad de la hojarasca. Por último, y en línea con la baja variabilidad observada en la calidad de la hojarasca, la descomponibilidad de la misma fue poco variable y no estuvo asociada al área del fragmento y tampoco difirió en función de la posición de origen.

### 2.7.1. Calidad química y cantidad de hojarasca en fragmentos de bosques del Chaco Serrano

En base a los antecedentes previos en los fragmentos de estudio, la mayor cobertura de gramíneas en los bordes (Cagnolo *et al.*, 2006) podría haber implicado hojarasca con mayor contenido de celulosa y hemicelulosa, menor contenido de lignina y/o menor contenido de N en esos bordes y en fragmentos más pequeños, si en ellos las condiciones típicas del borde se hacen dominantes. Luego, como consecuencia de estos cambios en la calidad química, la descomponibilidad sería menor en los bordes, en comparación con el interior.

El ligero incremento de celulosa en los bordes, así como la disminución de lignina al reducirse el tamaño de los fragmentos, corroboraron al menos parcialmente las expectativas referidas a la calidad de la hojarasca. Por otra parte, es posible que el aumento en la cobertura de especies como *Geoffroea decorticans* registrado también por Cagnolo *et al.*, (2006) en los bordes de estos fragmentos, haya contribuido a suavizar los efectos del borde sobre la calidad de la hojarasca, ya que los atributos químicos de esta especie serían opuestos a los de las gramíneas (Cornelissen *et al.*, 1999, Cornwell *et al.*, 2008).

En línea con los escasos cambios encontrados para la calidad química, la descomponibilidad de esta hojarasca incubada en una cama de descomposición no

presentó variaciones asociadas al área del fragmento, como tampoco a su procedencia en relación al borde o interior de los fragmentos. La falta de asociación entre la calidad química y la descomponibilidad puede estar dada por la escasa variabilidad de ambas variables. A nivel mundial, éste es el primer estudio que analiza los cambios en calidad de la hojarasca que llega al suelo en fragmentos de bosque de distintos tamaños y en distintas posiciones dentro de los mismos (borde/interior), evaluando además cómo se traducen estos cambios en la subsecuente descomponibilidad. Los trabajos en bosques fragmentados que vinculan cambios en calidad química y descomposición a las condiciones de borde o al tamaño del fragmento, incuban el material en el mismo lugar dónde fue recolectado, lo cual impide aislar adecuadamente los efectos de la calidad (2 trabajos a nivel mundial: Vasconcelos & Laurance, 2005; Noble, 2013 y ambos, en bosques tropicales). Es decir, los trabajos evalúan la descomposición de un material de calidad variable que está interactuando con las condiciones microambientales del lugar de incubación. Es importante destacar la importancia de la aproximación metodológica utilizada en esta Tesis (incubación en una cama de descomposición o jardín común), ya que permitió excluir todos los otros controles de la descomposición (p.ej. microambiente y organismos descomponedores o detritívoros), de modo que si se hubieran registrado cambios en la descomposición, solo podrían ser atribuidos a cambios en la calidad del material incubado (Cornelissen, 1996; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

En uno de los trabajos más comparables con esta Tesis, por el abordaje que realiza (Noble, 2013) en fragmentos de bosques tropicales de Costa Rica, la descomposición de la hojarasca producida e incubada *in situ* fue mayor en los fragmentos en comparación con los bosques continuos. La autora atribuye estas diferencias a la calidad química del material incubado, ya que descarta el microambiente donde ocurre la descomposición, por no encontrar diferencias al incubar un sustrato común (p.ej. la descomposición de este sustrato común fue independiente del área del fragmento), por lo que la autora especula que luego de la fragmentación del bosque, cambios mucho más sutiles de lo esperado podrían estar ocurriendo en la calidad química de la hojarasca que llega al suelo. Esto podría también ser una explicación plausible a lo que se observa en los fragmentos de Chaco Serrano.

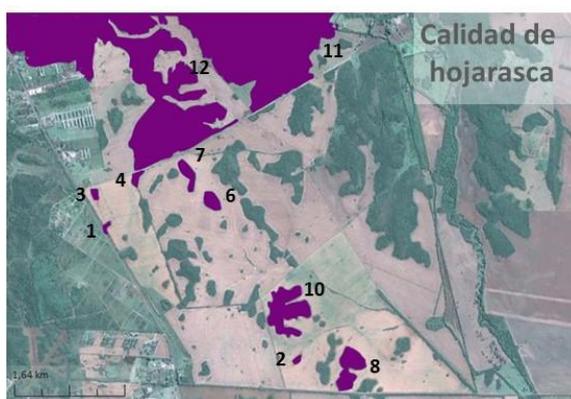
En este trabajo no se encontró relación entre el aporte acumulado de hojarasca y el área del fragmento. Sin embargo, se detectó una mayor cantidad de material aportado

al suelo en los fragmentos más grandes en comparación con los más pequeños, en la etapa final de la época de caída, y la tendencia opuesta en el primer periodo. Estas diferencias pueden reflejar variaciones más sutiles en la composición de la vegetación a lo largo del gradiente de área, que a su vez generen diferencias en la fenología de caída de hojarasca. Por otra parte, estas diferencias también podrían reflejar un efecto de la dominancia del ambiente de borde y sus condiciones microambientales. Así, por ejemplo, si las condiciones de menor humedad, mayor aridez y mayor variabilidad térmica, típicas del borde, fueran predominantes en los fragmentos de menor tamaño al principio de la época de caída, podría acelerarse el proceso de caída de hojarasca en comparación con bosques de mayor tamaño (Sizer *et al.*, 2000).

### **2.7.2. Conclusiones**

En este capítulo se abordó uno de los principales controles de la descomposición a escala local, la calidad química de la hojarasca, y su relación con la descomponibilidad de la misma. Al mismo tiempo se evaluó el aporte o cantidad de hojarasca, que podría tener efectos tan o más fuertes que los de la descomposición en sí misma, tanto en el microambiente de la descomposición, como también en la disponibilidad de nutrientes del suelo. En particular, el presente trabajo es el primero en analizar el efecto de la fragmentación sobre la descomponibilidad de la hojarasca y el primero en evaluar la calidad química de esa hojarasca en fragmentos de bosques subtropicales. Los resultados de este capítulo no apoyan la propuesta de la calidad química de la hojarasca como factor determinante de la descomposición en Chaco Serrano y sugieren que, si bien el aporte total de la hojarasca que llega al suelo no fue cuantitativamente afectado cambios más sutiles a nivel de patrones temporales de caída estarían operando en estos bosques fragmentados.

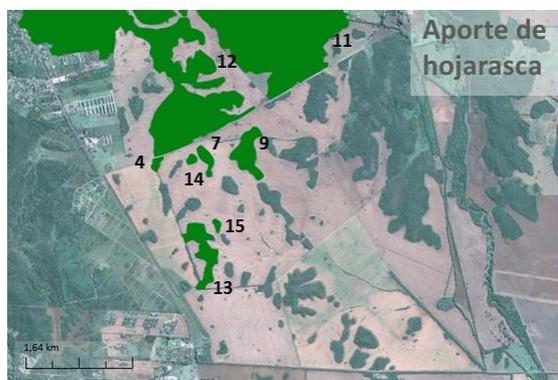
2.8. Anexo



**Figura A.2.1.** Ubicación de los fragmentos de bosque serrano utilizados para la medición de calidad de hojarasca (en violeta)

**Tabla A.2.1.** Área y ubicación geográfica (coordenadas) de los 10 remanentes de bosque estudiados para la medición de calidad de la hojarasca. Se incluyen dos sitios (11 y 12) representativos del bosque continuo.

Fragmento	Área (ha)	Coordenadas
1	0,43	31° 12' 37,65" S 64° 17' 01,54" O
2	0,86	31° 12' 58,98" S 64° 15' 35,27" O
3	0,92	31° 11' 46,06" S 64° 17' 0,72" O
4	1,59	31° 11' 39,95" S 64° 16' 48,75" O
6	3,6	31° 11' 48,20" S 64° 16' 14,33" O
7	4,15	31° 11' 36,20" S 64° 16' 26,15" O
8	9,85	31° 12' 59,36" S 64° 15' 13,23" O
10	21,2	31° 12' 31,49" S 64° 15' 44,41" O
11	1000	31° 10' 45,95" S 64° 15' 34,22" O
12	1000	31° 10' 43,83" S 64° 16' 04,13" O



**Figura A.2.2.** Ubicación de los fragmentos de bosque serrano utilizados para la medición de aporte de hojarasca (verde)

**Tabla A.2.2.** Área y ubicación geográfica (coordenadas) de los 10 remanentes de bosque estudiados para la medición de aporte de la hojarasca. Se incluyen dos sitios (11 y 12) representativos del bosque continuo.

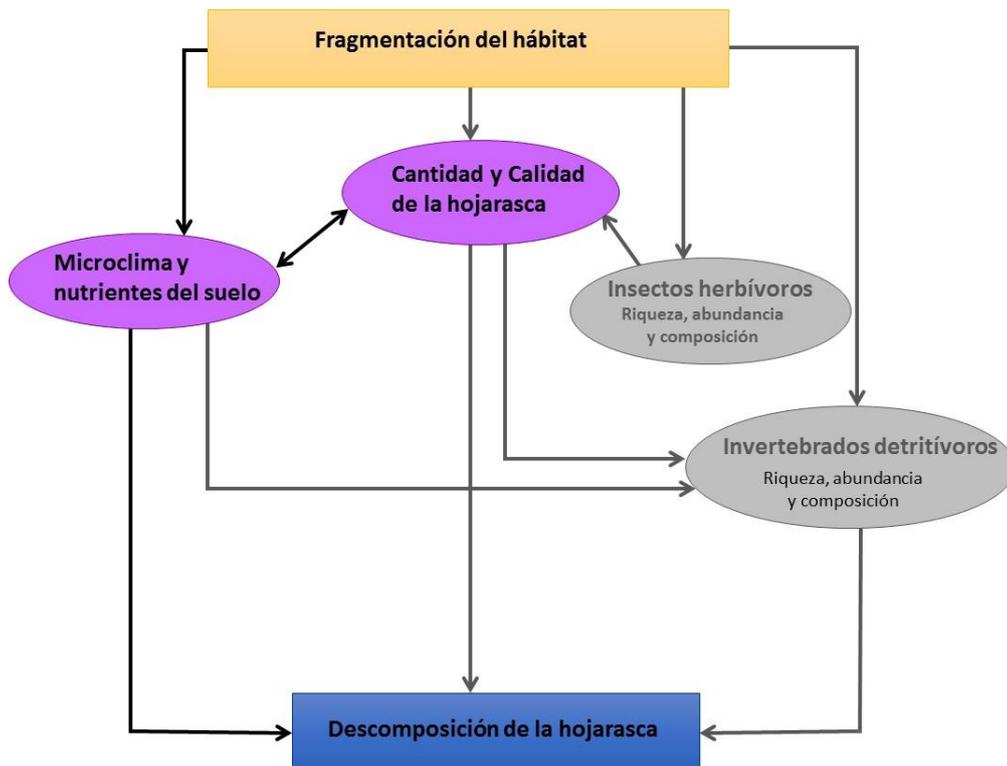
Fragmento	Área (ha)	Coordenadas
4	1,59	31° 11' 39,95" S 64° 16' 48,75" O
7	4,15	31° 11' 36,20" S 64° 16' 26,15" O
9	14,3	31° 11' 35,15" S 64° 16' 06,06" O
11	1000	31° 10' 45,95" S 64° 15' 34,22" O
12	1000	31° 10' 43,83" S 64° 16' 04,13" O
13	15,1	31° 12' 17,04" S 64° 16' 24,30" O
14	1,38	31° 11' 38,81" S 64° 16' 31,40" O
15	0,73	31° 11' 38,81" S 64° 16' 31,40" O

# CAPÍTULO 3

## Factores abióticos y descomposición:

¿Afecta la fragmentación los factores

abióticos que regulan la descomposición?



### 3.1. Introducción

#### 3.1.1. Los controles del microambiente y su efecto regulador de la descomposición a escala local.

Tal como se dijo en el Capítulo 1, a escala global, la descomposición está determinada por el control jerárquico del clima, la calidad del material en descomposición y las comunidades de descomponedores y detritívoros (Swift *et al.*, 1979; Berg & Laskowski, 2006; Wall *et al.*, 2012). A escala local, se suman otros factores (p. ej. características del suelo como nutrientes y pH, topografía, etc.) que a su vez interactúan con estos controles principales e incluso pueden adquirir mayor importancia que ellos.

Así, a escala local, factores como la topografía, la circulación de los vientos, la estructura de la vegetación, entre otros, pueden ejercer un papel en la modulación de la temperatura y la humedad del ambiente donde se desarrolla la descomposición, en la interfase entre el suelo y su superficie (Adams, 2010). Existe evidencia de que la estructura de la vegetación podría cumplir un papel muy importante en la amortiguación en los cambios en la temperatura y humedad tanto del aire, como del suelo (Didham & Lawton 1999; Ehrenfeld *et al.*, 2005; Vaieretti *et al.*, 2013). Por otra parte, estos cambios en la estructura de la vegetación, a través de cambios en la cantidad de hojarasca que llega al suelo pueden, también, modificar la temperatura y humedad del suelo (Ehrenfeld *et al.*, 2005). Por ejemplo, resultados de un reciente meta-análisis evidencian que en pastizales, un mayor aporte de hojarasca disminuyó la temperatura y humedad del suelo (Xu *et al.*, 2013).

Además, cambios en la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo pueden desencadenar cambios en el contenido de nutrientes de este ambiente. Por ejemplo, en plantaciones de China, un menor aporte de hojarasca no sólo se asoció con un menor contenido de humedad del suelo, sino también con un menor contenido de MO y P disponible (Xiong *et al.*, 2008). En conjunto, estos cambios en el microclima y en los nutrientes del suelo, pueden, a su vez, afectar indirectamente la descomposición a través de su efecto sobre la estructura (identidad taxonómica y funcional, abundancia, etc.) de las comunidades de descomponedores y detritívoros (Berg *et al.*, 1993; Hobbie, 1996). Existe evidencia de que la humedad del suelo y el contenido de nutrientes (p. ej. MO, P, N) afectan la actividad y composición de organismos descomponedores y detritívoros (Lavelle & Spain, 2001; Simpson *et al.*, 2012; Ashford *et al.*, 2013). A su vez, cuando la

hojarasca es incorporada al suelo, una mayor cantidad de MO puede afectar el pH del mismo. Así, suelos con pH bajo tienden a estar dominados por comunidades de descomponedores fúngicos, mientras que suelos de pH neutro por bacterias (Lauber *et al.*, 2009; Rousk *et al.*, 2009).

### **3.1.2. El microclima y los nutrientes del suelo y su efecto regulador de la descomposición en bosques fragmentados**

Cuando los paisajes se fragmentan, la reducción en el área del fragmento genera un incremento en la proporción de borde, es decir el hábitat en contacto con la matriz circundante modificada (Fahrig, 2003). La creación del borde afecta, debido al efecto directo de la cercanía de la matriz y al límite abrupto entre ambos sistemas, tanto el componente abiótico del sistema (p.ej. temperatura, humedad, radiación solar), como el componente biótico, incluyendo cambios en la estructura y composición de la vegetación (p.ej. facilitando la entrada o salida de propágulos). A su vez, los cambios en la estructura de la vegetación pueden retroalimentar positiva o negativamente los cambios en factores abióticos arriba mencionados. Por ejemplo, diferencias en la estructura de la vegetación en el propio hábitat borde modificaron las variables microclimáticas en bosques tropicales, de modo que bordes con estructura de vegetación abierta presentaron mayor temperatura y tasa de evapotranspiración en comparación con bordes con vegetación cerrada (Didham & Lawton 1999).

En general se ha postulado que el borde, en matrices agrícolas-ganaderas, tendría mayor exposición a los vientos y a la radiación solar, y consecuentemente mayor temperatura y menor humedad, en comparación con el interior del fragmento (Saunders *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 1999), siendo estos cambios menos marcados cuando la matriz es destinada a plantaciones arbóreas (Gehlhausen *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2010). Esta tendencia se ha evidenciado tanto en bosques tropicales (Kapos, 1989; Newmark, 2005) como en templados (Matlack, 1993). Sin embargo, los cambios en cada una de las variables microclimáticas entre el borde e interior del fragmento pueden ser más complejos (Davies-Colley *et al.*, 2000; Norton, 2002), incluso reportándose tendencias opuestas. Por ejemplo, en el matorral mediterráneo de Australia caracterizado por una estructura de la vegetación abierta, se observó mayor temperatura en el interior del fragmento comparado con el borde (Wright *et al.*, 2010), lo cual fue atribuido a la

disminución en la velocidad del viento en el interior. En bosques cerrados, como los bosques tropicales, el dosel absorbe gran parte de la energía entrante, aumentando el área foliar de los árboles y disminuyendo la temperatura por debajo del dosel (Aston, 1985; Raynor, 1971). Por otra parte, en bosques con estructura de vegetación más abierta, como los matorrales de Australia antes mencionados, la energía no es absorbida en el dosel, sino en la vegetación del sotobosque y en la superficie del suelo, aumentando la temperatura en la capa superficial del suelo (Baldocchi *et al.*, 2000).

Por otra parte, el tipo de matriz que rodea al borde del fragmento puede no sólo afectar la temperatura y humedad, sino también algunos nutrientes del suelo. En particular, si esta matriz se compone de cultivos, el agregado de agroquímicos (fertilizantes, herbicidas, pesticidas) puede modificar directamente el contenido de nutrientes del suelo, principalmente N y P, en particular en el borde de los fragmentos (Hobbs & Huenneke, 1992). Por ejemplo, en fragmentos de bosques secos de Australia, los bordes rodeados por cultivo presentaron mayor contenido de P (Duncan *et al.*, 2008), aunque en otros estudios no se encontraron variaciones en el contenido de nutrientes del suelo entre el borde y el interior de los fragmentos (Wicklein *et al.*, 2012).

Los cambios en el microclima y en los nutrientes del suelo que se producen en el hábitat de borde pueden a su vez determinar cambios similares en los fragmentos de menor tamaño, donde las condiciones de borde serían dominantes, ya que a medida que el tamaño del fragmento disminuye se incrementa la proporción de hábitat borde (Laurance & Yensen, 1991; Ries *et al.*, 2004). Como consecuencia, fragmentos de bosque más pequeños tendrán mayor temperatura y menor humedad del aire y suelo que aquellos más grandes. Hasta el momento existen pocos trabajos que hayan puesto a prueba estas hipótesis, pero al menos en bosques tropicales se observó que los fragmentos de bosque presentaron menor humedad y temperatura más elevada en comparación con bosques continuos (Didham & Lawton, 1999; Savilaakso *et al.*, 2009). De manera similar, si la proximidad de la matriz puede modificar el contenido de N y P, se esperaría observar estos cambios con la reducción del tamaño de los fragmentos y el predominio de las condiciones de borde, lo cual encuentra cierto sustento en registros de mayor contenido de P en los fragmentos más pequeños en bosques secos (Duncan *et al.*, 2008) y subtropicales (Grilli *et al.*, 2011) rodeados por cultivo.

Por otro lado, el área del fragmento y, asociada a ella, el hábitat de borde, son componentes de la fragmentación que podrían determinar cambios en la composición de las comunidades vegetales, lo cual podría a su vez alterar la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo, así como el microclima y los nutrientes del suelo (Noble, 2013) (Fig. 3.1). Por ejemplo, los cambios en la composición de la vegetación pueden afectar la cantidad de biomasa vegetal muerta que ingresa al suelo y la calidad físico-química de la misma (Sizer *et al.*, 2000; Billings & Gaydoss, 2008; Schessl *et al.*, 2008). Cambios en cantidad y calidad de la hojarasca pueden afectar tanto la temperatura y humedad del suelo superficial como su disponibilidad de nutrientes (Sayer, 2006). En bosques tropicales se han registrado concentraciones menores de C orgánico, N total y P disponible en el suelo del borde en comparación con el interior de los fragmentos, asociado a cambios en la composición vegetal (Jose *et al.*, 1996). Por otra parte, en bosques templados se observó similar aporte de hojarasca en fragmentos grandes y pequeños, pero con mayor calidad (mayor contenido de N, y menor contenido de C/N) en fragmentos grandes (Billings & Gaydoss, 2008), aunque estos cambios no se relacionaron con el contenido de C y N del suelo.

A pesar de la importancia del control que ejercen las condiciones microclimáticas a nivel del suelo sobre la descomposición de la hojarasca, son escasas las evidencias empíricas sobre las relaciones entre la descomposición y el microclima y nutrientes del suelo en bosques fragmentados. Tales evidencias se hallan, además, limitadas a bosques tropicales y templados. En general, los estudios utilizan sustratos de calidad estandarizada, o sustratos comunes, para descartar efectos de la calidad del sustrato y enfocarse en las condiciones locales. En bosques templados se encontró menor descomposición de sustratos comunes asociada a menor humedad del suelo en el borde en comparación con el interior de los fragmentos (Riutta *et al.*, 2012). En sistemas tropicales, por su parte, se encontró mayor descomposición de un sustrato común en el borde en comparación con el interior, pero sólo en fragmentos relativamente grandes (>100 ha) y sin asociación con las variables microclimáticas medidas (Didham, 1998). Con respecto al efecto del área, Didham (1998) encontró menor descomposición de un sustrato común al disminuir el área de los fragmentos, aunque sin relación con variaciones microclimáticas. En parcial contradicción con lo anterior, fragmentos grandes de bosques tropicales presentaron mayor humedad del suelo en comparación con los de

menor tamaño, pero tal diferencia tampoco se trasladó a cambios en la descomposición de un sustrato común (Noble, 2013).

En conjunto, la evidencia sugiere que el microclima y los nutrientes del suelo pueden regular la descomposición, y que estos factores pueden verse afectados por la fragmentación del hábitat. Sin embargo, la relación entre el microambiente del suelo y la descomposición en bosques fragmentados presenta más incógnitas que evidencias. En este contexto, se considera que se requirieron estudios empíricos en sistemas representativos de distintos biomas y condiciones climáticas, para que puedan definirse patrones generalizables y comprender mejor los mecanismos que los generan.

### **3.2. Hipótesis y predicciones:**

La proximidad de la matriz (en el caso de esta Tesis una matriz agrícola) genera cambios en el microclima y en la estructura de la vegetación en el borde del bosque. Estos cambios pueden afectar el microambiente de suelo y consecuentemente la descomposición de la hojarasca, en el hábitat borde y en los fragmentos más pequeños donde las condiciones de borde se hacen dominantes.

Por otro lado, la reducción del área del fragmento puede desencadenar cambios en la composición de la comunidad vegetal como consecuencia de su efecto en los tamaños poblacionales y en la tasa de extinción local de estos organismos. Tanto por el efecto poblacional del tamaño del fragmento como por la interacción con el borde, los cambios en la composición de las comunidades de plantas pueden desencadenar cambios en la cantidad y en la calidad de la hojarasca que llega al suelo, y así en la descomposición de esa hojarasca. Cambios en la cantidad de hojarasca que llega al suelo pueden a su vez retroalimentar positiva o negativamente los cambios en las variables microclimáticas (humedad, temperatura, pH, etc.) asociados al efecto borde. La figura 3.1 ofrece un esquema conceptual de estas hipótesis.

En base a los antecedentes de estudios previos en otros ambientes, resumidos en la introducción de este capítulo, se predice que:

**3.2.1.** Si los cambios en el microclima y en los nutrientes del suelo en los fragmentos resultan del efecto directo de la cercanía de la matriz se espera que la humedad del suelo sea menor en el borde respecto al interior y que disminuya con el área del fragmento. Se

espera que la temperatura muestre el patrón opuesto. Teniendo en cuenta que la matriz agrícola puede ser fertilizada, se espera que los nutrientes del suelo, en particular N y P, sean mayores en el borde respecto al interior y en fragmentos más pequeños respecto a los fragmentos más grandes.

**3.2.2.** Debido a que tanto la calidad como el aporte total de hojarasca fueron independientes del tamaño de los fragmentos, no se espera una asociación entre el aporte de hojarasca y la humedad del suelo, como tampoco entre los nutrientes del suelo y la calidad química de la hojarasca, a lo largo del gradiente de tamaño de los fragmentos.

**3.2.3.** Si las variaciones en el microclima y en los nutrientes del suelo (relacionadas con los componentes abióticos del efecto borde y/o con los cambios de la vegetación al reducirse el área de los fragmentos) determinan cambios en la descomposición, se espera que un sustrato común (el mismo material incubado en todos los fragmentos y posiciones) presente menor descomposición en el borde de los fragmentos en comparación con el interior (asociado a menor humedad, y mayor temperatura) y a medida que disminuye el área del fragmento (asociado a un incremento del efecto del borde en esos fragmentos).

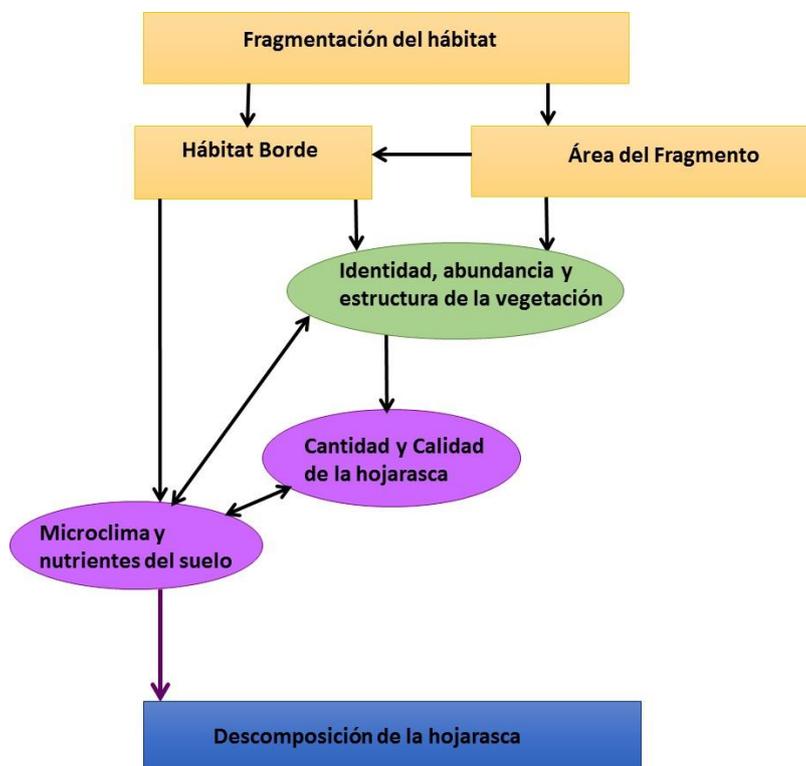
### **3.3. Objetivo General**

El objetivo general de este capítulo es analizar cómo la fragmentación del Bosque Serrano afecta directa e indirectamente las características microambientales del suelo (específicamente microclima y nutrientes del suelo) y cómo, tales características, a su vez, afectan la descomposición de un sustrato común.

### **3.4. Objetivos específicos**

- Determinar características físicas (temperatura, humedad) y químicas (N, MO, P) del microambiente edáfico, en el borde y en el interior de fragmentos de Bosque Serrano de distinta área.
- Determinar la descomposición de un sustrato común incubado en el borde y el interior de fragmentos de Bosque Serrano y la descomposición a lo largo de fragmentos de distinta área.

- Analizar las relaciones entre la descomposición del sustrato común, las variables microambientales medidas, y la cantidad y calidad de hojarasca aportada (analizadas en el Capítulo 2) en fragmentos de Chaco Serrano.



**Figura 3.1.** La fragmentación del hábitat puede desencadenar cambios en el microambiente del suelo. Estos cambios pueden deberse tanto a los cambios microclimáticos asociados al efecto borde, como a los cambios en la estructura de la vegetación en el hábitat de borde, que pueden retroalimentar los cambios en el microambiente. Por otro lado, el área del fragmento afecta la proporción de hábitat borde en el mismo, y esto también puede desencadenar cambios en el microambiente del suelo de fragmentos de diferente tamaño (por dominancia de las condiciones de borde en fragmentos pequeños). Por último, el área del fragmento puede determinar cambios en la composición y abundancia de las comunidades vegetales (como consecuencia de su efecto en los tamaños poblacionales y en la tasa de extinción local de los organismos) que pueden generar cambios en la calidad y cantidad de hojarasca que llega al suelo, con el consecuente efecto en el microambiente del suelo (más detalle sobre estas relaciones en el texto de la Introducción).

### **3.5. Materiales y Métodos**

#### **3.5.1. Descripción de los fragmentos estudiados**

Para evaluar las características químicas del suelo, la humedad de la hojarasca y la descomposición del sustrato común se utilizaron los 12 fragmentos descritos en la Introducción (Fig. 1.5; Tabla 1.1). Por otra parte, para la medición de la temperatura del suelo se utilizaron seis de los fragmentos estudiados: dos grandes (2 de 1000 ha), dos medianos (14,3 y 9,85 ha) y dos chicos (4,15 y 3,6 ha) (Fig. 1.5; Tabla 1.1).

En estos fragmentos del Chaco Serrano existen escasas evidencias respecto a los cambios en el microclima (aire y suelo) y en los nutrientes asociados con la fragmentación del bosque. Por ejemplo, se ha registrado mayor temperatura, menor humedad del aire y mayor radiación fotosintética en bordes orientados al norte, en comparación con el interior (Bernaschini, datos no publicados). Con respecto a los nutrientes del suelo, el contenido de fósforo y de nitratos del suelo fue mayor en los fragmentos más chicos (Grilli *et al.*, 2011).

#### **3.5.2. Características del microambiente del suelo**

##### **3.5.2.1. Características químicas del suelo**

Para determinar las características químicas del suelo de los fragmentos, en el mes de septiembre el 2011, se tomó una muestra compuesta (3 submuestras) de suelo en las dos posiciones (borde e interior) de los 12 fragmentos del bosque chaqueño serrano. En cada una de estas muestras se determinó: Materia Orgánica (%) mediante la técnica Walkley-Black (Nelson & Sommers 1996), N total (%) mediante la técnica Kjeldahl (Bremner, 1996) y P extractable (ppm) mediante la técnica Bray y Kurtz N°1 (Kuo, 1996). Las determinaciones se realizaron en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias Agropecuarias-UNC.

##### **3.5.2.2. Microclima del suelo**

Para la medición de las características microclimáticas, desde febrero a diciembre de 2010, en seis de los fragmentos estudiados y dentro de ellos en las dos posiciones estudiadas (borde e interior), se midió la temperatura del suelo (6 fragmentos\*2posiciones\*1sensores=12 sensores en total). Se utilizaron sensores de temperatura i-button 1921-G, los cuales fueron protegidos en tubos de plástico y

colocados en los primeros 5 cm del suelo. Se colocó un sensor por posición y fragmento. De los 12 sensores colocados sólo fue posible recuperar datos de 6 sensores, y éstos correspondieron a los fragmentos de mayor tamaño (1000-14,3 ha). Por lo tanto, estos datos se utilizaron sólo para comparar las temperaturas entre borde e interior exclusivamente. Se calculó el promedio mensual de las temperaturas mínimas y máximas registradas por los sensores, y también la diferencia entre las máximas y mínimas mensuales.

El contenido de humedad del suelo se determinó mediante el método gravimétrico (Lajtha *et al.*, 1999) en febrero, mayo, agosto y octubre de 2011. En cada ocasión se tomó una muestra de suelo compuesta (de 3 submuestras) utilizando un cilindro de cada uno de los fragmentos y posiciones estudiadas. Cada muestra fue envasada herméticamente y pesada en el laboratorio. Posteriormente cada muestra fue secada en estufa a 100 °C durante 24 hs hasta alcanzar peso constante, y se estimó el contenido de humedad del suelo.

### **3.5.2 Descomposición de sustrato común**

#### **3.5.2.1. Recolección de hojarasca y diseño del experimento**

Para evaluar la influencia de las condiciones del microambiente del suelo sobre la descomposición de la hojarasca, se empleó un sustrato común. Esta técnica es frecuentemente utilizada en experimentos de descomposición, ya que permite evaluar los efectos del ambiente en que se realiza la descomposición (es decir, la suma de las condiciones físico-químicas del suelo, microclima y los organismos descomponedores) independientemente de la calidad o descomponibilidad del sustrato (Piene & Can Clave 1978, Vaieretti *et al.*, 2010; Parsons *et al.*, 2012). Como sustrato común se utilizó una mezcla de dos especies de rápida descomposición, similar calidad foliar (Tabla A.1) y muy abundantes en el área de estudio: *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. y *Croton lachnostachyus* Baill. Las dos especies utilizadas. La hojarasca de las especies seleccionadas se recolectó en los bosques continuos (1000 ha), durante la época de mayor caída de hojarasca (Mayo-Agosto 2009). El material recolectado fue secado a temperatura ambiente en el laboratorio y, una vez seco, se mezcló toda la hojarasca de las dos especies de manera de generar un pool común. Con este material se llenaron

bolsitas de 20 x 24 cm (1 mm de malla en la superficie superior, 0,3 mm en la superficie inferior) con  $6 \pm 0,02$  g de hojarasca.

Las bolsitas de descomposición se incubaron durante el período estival (desde diciembre de 2010 hasta abril de 2011) sobre la superficie del suelo en los 12 fragmentos seleccionados (12 fragmentos x 2 posiciones x 3 réplicas x 1 fecha de incubación, en total 72 bolsitas). Las bolsitas se incubaron en el suelo según se detalla en la metodología general de esta tesis (Apartado 1.8.2). Luego del período de incubación (120 días) las bolsitas se recolectaron y llevaron al laboratorio donde se procesaron tal como se detalla en la metodología general de esta tesis (Apartado 1.8.2). Adicionalmente, para corregir la contaminación de la hojarasca por el suelo que pudiera haber ingresado a las bolsitas, se determinó el porcentaje de peso seco libre de cenizas de la hojarasca de cada bolsita. Para ello se incineró el material limpio a 550 °C por 4 h (Harmon & Lajtha 1999). La pérdida de peso seco se calculó como la diferencia entre peso seco inicial libre de cenizas y peso seco final libre de cenizas.

### 3.5.3. Análisis de datos

Para analizar la relación entre las variables químicas del suelo (MO, N total y P) y su microclima (humedad) y el área de los fragmentos de bosque se utilizaron regresiones lineales simples, considerando sólo los valores del interior de los fragmentos. Por otra parte, para analizar si estas variables diferían entre las posiciones (borde/interior) se realizaron Test T apareados. Además, para analizar los datos registrados por los sensores de temperatura (temperatura media, máxima y mínima) considerando la posición borde/interior, se emplearon modelos lineales generales, donde la posición y el tiempo (meses) fueron considerados efectos fijos.

Para evaluar si la descomposición del sustrato común variaba en función del área del fragmento y de la posición borde/interior se realizó un modelo lineal general mixto. En este caso, se consideró al área del fragmento (ha) y la posición (borde/interior) como efectos fijos, mientras que la identidad del fragmento (sitio) fue incorporado como efecto aleatorio para contemplar la falta de independencia entre el borde e interior del mismo fragmento (ver Apartado 1.8.3 para más detalle).

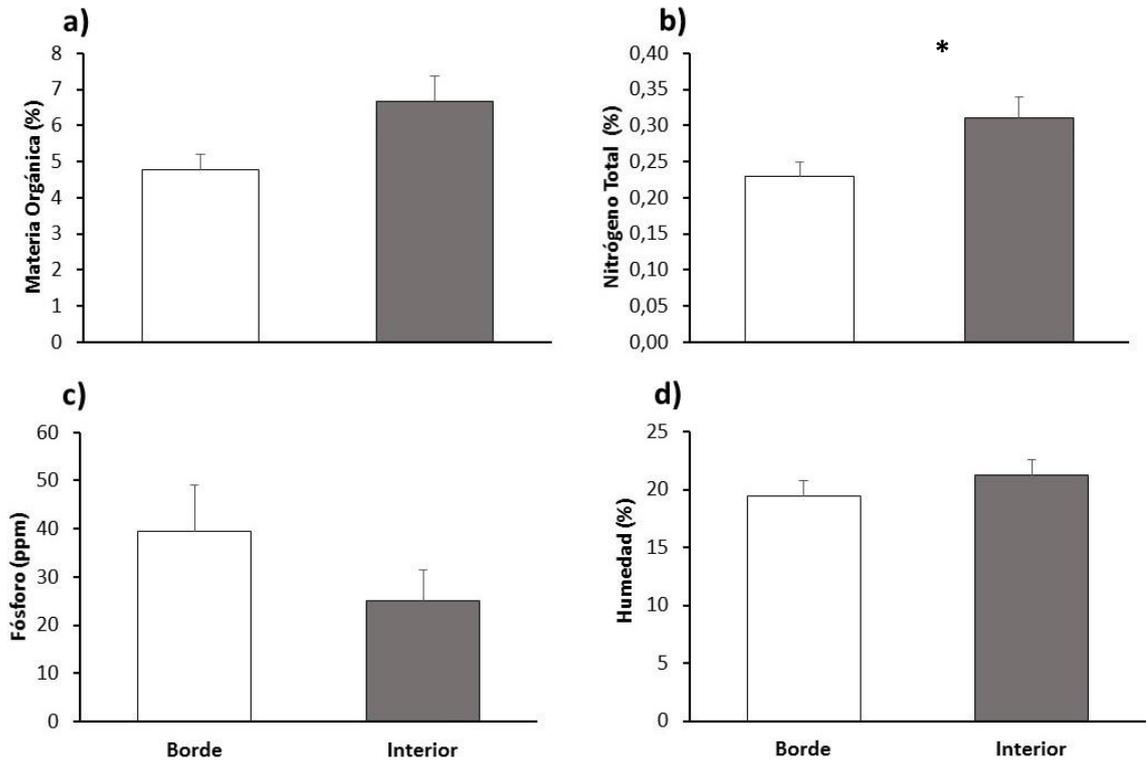
Para analizar la asociación entre los distintos factores analizados en este capítulo y la descomposición del sustrato común se realizaron correlaciones de Pearson de a pares

entre cada par de las siguientes variables a) descomposición del sustrato común, b) nutrientes del suelo, c) calidad de la hojarasca, d) cantidad de la hojarasca. Debido a que no todas las mediciones fueron realizadas en todos los fragmentos, en particular las de calidad y cantidad de hojarasca (ver Apartado 2.5) las correlaciones se realizaron con cada set de datos particulares. No fue posible incluir variables microclimáticas en este análisis de asociación debido a que tanto la temperatura como la humedad del suelo fueron registradas al año siguiente del experimento de descomposición del sustrato común, y se trata de variables que puede sufrir variaciones interanuales muy importantes en la región.

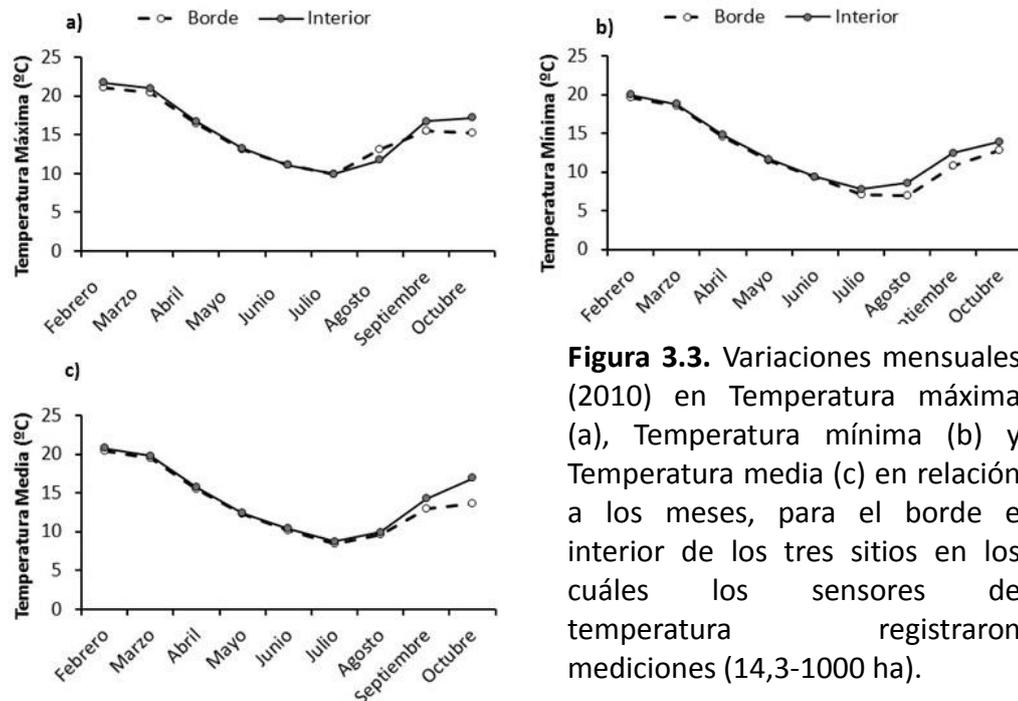
### 3.6. Resultados

#### 3.6.1. El microambiente del suelo

Tanto el contenido de MO (Borde= $4,78 \pm 0,41$ ; Interior= $6,68 \pm 0,7$ ) como el contenido total de N (Borde= $0,23 \pm 0,02$ ; Interior= $0,30 \pm 0,03$ ) fueron mayores en el interior de los fragmentos en comparación con los bordes de los mismos (Fig. 3.2). El contenido de P no mostró diferencias significativas entre los hábitats de borde e interior de los fragmentos analizados. Por su parte, la humedad del suelo tampoco mostró diferencias significativas en relación a la posición (Tabla 3.2). Con respecto a la temperatura registrada mediante sensores, sólo se obtuvieron datos para tres de los seis fragmentos (6 sensores) en los que originalmente se habían colocado sensores (12 sensores en total). En estos tres fragmentos (14,3 ha; y dos de 1000 ha), la temperatura (T) media fue mayor en el interior (T media=  $14,16 \pm 0,68$ ) respecto al borde (T media= $13,64 \pm 0,78$ ) solamente en los meses de septiembre y octubre ( $F=6,58$ ;  $p=0,01$ ) (Fig. 3.3b). Por otra parte, la temperatura mínima, también fue mayor en el interior (T mínima= $13,04 \pm 0,81$ ) respecto al borde (T mínima= $12,37 \pm 0,85$ ) desde agosto a octubre ( $F=6,96$ ;  $p=0,01$ ) (Fig. 3.3b).



**Figura 3.2.** Contenido de nutrientes (MO, N total y P disponible) y caracterización física (humedad) en el borde e interior de 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano (ver Resultados y Tabla 3.1). Barras indican promedios  $\pm$  E.E, y asteriscos señalan diferencias significativas.

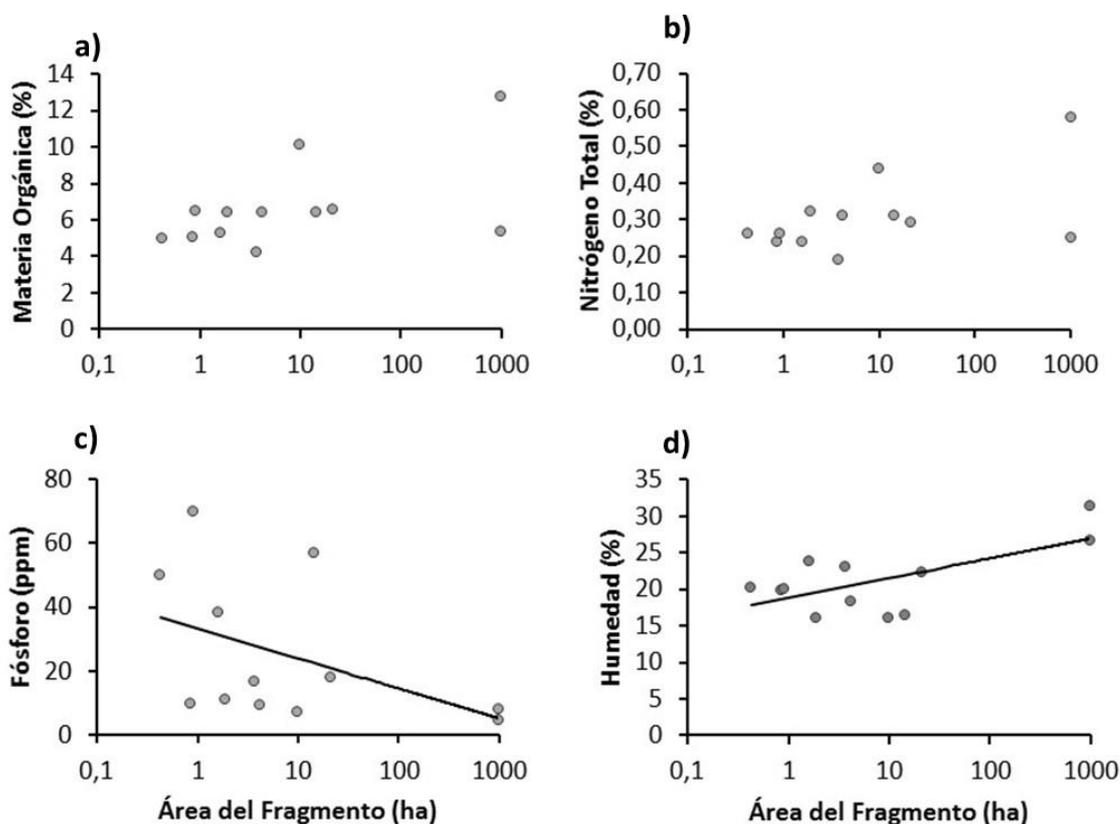


**Figura 3.3.** Variaciones mensuales (2010) en Temperatura máxima (a), Temperatura mínima (b) y Temperatura media (c) en relación a los meses, para el borde e interior de los tres sitios en los cuáles los sensores de temperatura registraron mediciones (14,3-1000 ha).

En relación al área del fragmento, y considerando los nutrientes del suelo, sólo el P disponible se asoció negativamente con el área del fragmento (Fig. 3.4, Tabla 3.1). Por su lado, la humedad gravimétrica promedio se asoció positivamente con el área del fragmento (Fig. 3.4, Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Resultados de regresión lineal para las variables químicas y físicas del microambiente del suelo analizadas con relación al área (ha) de 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. En asterisco y negrita se indican asociaciones significativas ( $p < 0,05$ ).

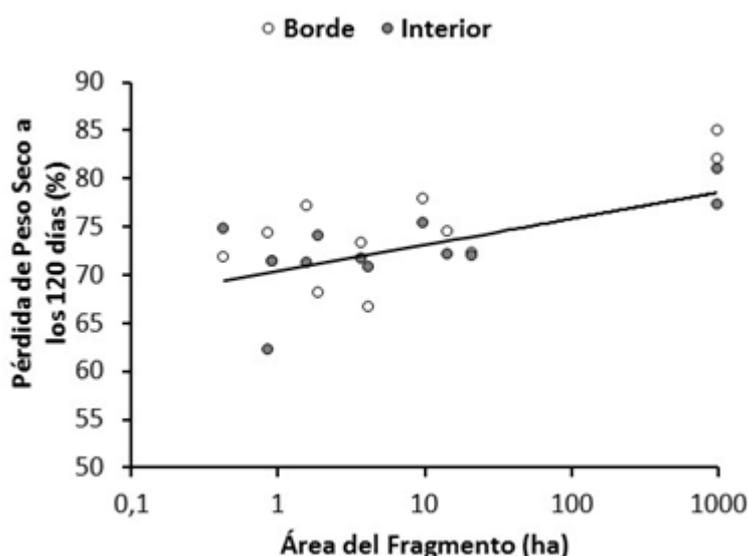
Variable	F	R <sup>2</sup>	p	Rango
Materia Orgánica (%)	3,46	0,26	0,09	4,18-12,77
Nitrógeno Total (%)	3,37	0,25	0,09	0,18-0,58
<b>Fósforo (ppm)</b>	4,84	0,33	0,05	<b>4,73-69,75</b>
<b>Humedad (%)</b>	5,52	0,36	0,04	<b>16,08-31,47</b>



**Figura 3.4.** Contenido de nutrientes (MO, N total y P disponible) y caracterización física (humedad) en relación al área de 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. Contenido de Materia Orgánica (% MO), Nitrógeno Total (N total %), Fósforo disponible (ppm P) y humedad del suelo (%) y el área de 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. Se indica línea ajustada por mínimos cuadrados para aquellas variables en las cuales se detectó diferencias significativas (ver Resultados y Tabla 3.1).

### 3.6.2. Descomposición de un sustrato común.

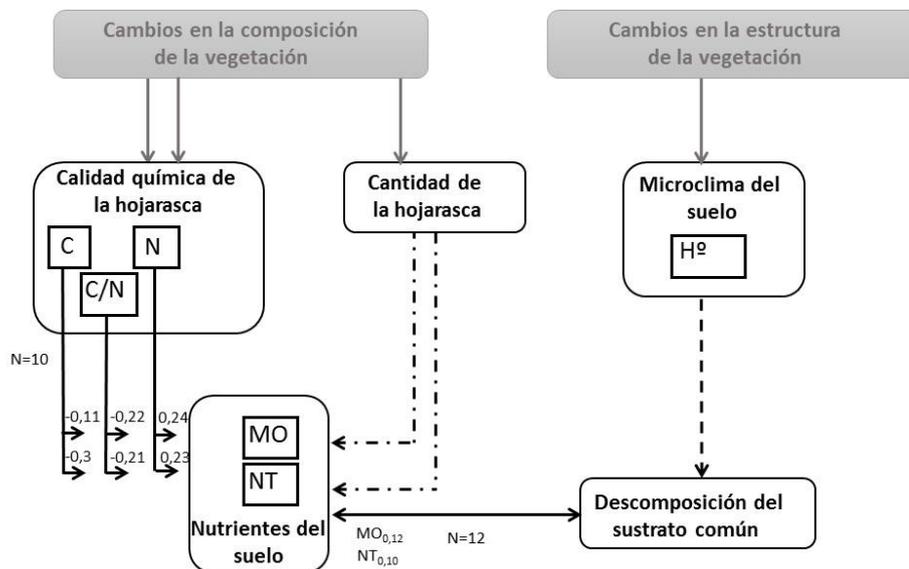
Al cabo de 120 días de incubación, el porcentaje de pérdida de peso seco (%PPS) del sustrato común varió en un 70-80 % y no difirió significativamente entre las muestras incubadas en hábitat borde y las muestras incubadas en el hábitat interior de los fragmentos ( $F= 1,47$ ;  $p=0,25$ ). Sin embargo, la descomposición del sustrato común se redujo al disminuir el área de los fragmentos ( $F=17,95$ ;  $p=0,002$ ; Fig. 3.5). El efecto del área del fragmento sobre la descomposición del sustrato común parece ser independiente del efecto de la posición (borde/interior) dentro de los mismos fragmentos, ya que la interacción entre ambos factores no fue significativa ( $F=0,46$ ;  $p=0,51$ ).



**Figura 3.5.** Relación entre la descomposición del sustrato común al cabo de 120 días de incubación y el área de los 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano considerando la posición borde/interior dentro del mismo. Si bien se utilizó un modelo lineal mixto (Ver Resultados), en la figura se incluye una recta ajustada por mínimos cuadrados a fin de ilustrar el sentido de la relación.

### 3.6.3. Descomposición del sustrato común y sus factores reguladores

En la Fig. 3.6 se resumen los resultados de los análisis de correlación de a pares entre las distintas variables consideradas en este capítulo, aunque ninguna de ellas arrojó valores estadísticamente significativos. La descomposición del sustrato común no estuvo asociada con los nutrientes del suelo ( $p > 0,05$ ). Por otra parte, los nutrientes del suelo no estuvieron asociados a la calidad del material aportado al suelo ( $p > 0,05$  en todos los casos). No fue posible asociar los nutrientes del suelo y la cantidad de la hojarasca aportada, dado el bajo número de fragmentos compartidos en cada una de las mediciones ( $n=4$ ). Por último, aunque la humedad gravimétrica y la descomposición del sustrato común no se pudieron correlacionar, ambas siguieron el mismo patrón (incremento con el aumento en el área del fragmento).



**Figura 3.6.** Esquema de correlaciones entre descomposición del sustrato común, el microambiente del suelo y la calidad/cantidad de la hojarasca producida en fragmentos de hábitat del Chaco Serrano. Se indican los coeficientes de correlación (en todos los casos el p de los mismos fue  $> 0,05$ ). En línea ---- se indican las variables que no se pudieron correlacionar, pero que siguieron el mismo patrón y en línea - - - - las variables que no pudieron ser correlacionadas por el bajo número de fragmentos compartidos en cada una de las mediciones.

### 3.7. Discusión

El microclima y los nutrientes del suelo en bosques fragmentados pueden verse afectados tanto por los cambios ambientales, debido al contacto con la matriz en el borde de los fragmentos, como por los cambios en la estructura y composición de la vegetación y, consecuentemente, en la calidad y cantidad de la hojarasca que llega al suelo. De acuerdo a los resultados de esta Tesis, los cambios en humedad y nutrientes del suelo en bosque chaqueño serrano fragmentado no se explicarían por los cambios usualmente asociados al efecto borde, ni por cambios en la vegetación (calidad/cantidad de la hojarasca). Sin embargo, la reducción en tamaño del bosque llevó a una disminución en la descomposición de un sustrato común, que podría estar explicada por la pérdida de humedad del suelo.

#### 3.7.1. Microclima y nutrientes del suelo en relación a la fragmentación del hábitat

El análisis de las características químicas del microambiente edáfico en Chaco Serrano fragmentado reveló que el contenido de MO y N total del suelo varían según la posición dentro del fragmento, siendo negativamente afectados por las condiciones del borde. Es importante mencionar que los valores de MO y N total en el suelo mostraron además una tendencia a disminuir con el tamaño de los fragmentos, aunque la relación no fue significativa, probablemente debido a la alta variabilidad en el contenido de estos nutrientes entre los dos bosques continuos aquí estudiados.

El menor contenido de MO y N total en el borde con respecto al interior de los fragmentos de Chaco Serrano no podría ser atribuido a diferencias en la calidad de biomasa vegetal que ingresa al suelo, ya que los resultados del Capítulo 2 evidenciaron similar calidad de la hojarasca en el borde e interior del fragmento (sólo la concentración de celulosa fue un 2% mayor en la hojarasca proveniente del borde). Queda por explorar si el efecto borde desencadena cambios en el aporte de hojarasca, que a su vez determinen los cambios observados en cuanto a contenido de MO y N total del suelo. Por último el menor contenido de MO en el borde podría estar correlacionado con una menor descomposición *in situ* en este hábitat (es decir, la descomposición de la hojarasca tal cual se deposita en el suelo y donde interactúan los tres controles: calidad química, microclima y organismos descomponedores y detritívoros). En la bibliografía, existen muy pocas evidencias empíricas que evalúen los nutrientes de suelo y su relación con la

calidad o cantidad de hojarasca en bosques fragmentados. Por ejemplo, en fragmentos de bosques templados, Billings & Gaydness (2008) hallaron que el aporte de hojarasca era similar en fragmentos grandes y pequeños, pero la hojarasca de fragmentos grandes presentaba mayor calidad (mayor contenido de N, y menor contenido de C/N). Sin embargo, esta mayor calidad no se relacionó con cambios en el contenido de C y N del suelo.

Por otra parte, en Chaco Serrano se observó una relación negativa entre el contenido de P disponible en el suelo y el área del fragmento. El mayor contenido de P en los fragmentos de bosque más pequeños es consistente con resultados de otro estudio en los mismos sitios, donde se sugirió que el contenido de P no es un factor clave en la dinámica hongos micorrízicos en fragmentos de bosque (Grilli *et al.*, 2011). Cabe notar que tanto al considerar N como al considerar P, dos nutrientes usualmente asociados a la fertilización de los cultivos agrícolas, no se encontraron evidencias que sugieran un aporte desde la matriz.

A nivel de suelo, la humedad no mostró diferencias significativas en relación a la posición dentro del fragmento, aunque tendió a ser mayor en el interior de los fragmentos. Por otro lado, en los 3 sitios en los que se contó con registros de los sensores de temperatura del suelo, el borde presentó en algunos meses menor temperatura media y mínima respecto al interior, contrariamente a lo esperado. Si bien los efectos del borde de los fragmentos tanto para la humedad como para la temperatura se hallan bien documentados, la gran mayoría de las investigaciones se han realizado en bosques tropicales, y se han enfocado en los niveles aéreos (Murcia, 1995). En estos tipos de bosque, donde la vegetación tiene una estructura más bien cerrada, el borde presenta mayor temperatura que el interior de los fragmentos (Chen *et al.*, 1999; Didham & Lawton, 1999). Sin embargo, en bosques templados australianos con vegetación leñosa pero abierta (30 % cobertura de leñosas), Wright *et al.*, (2010) encontraron mayor temperatura en el interior de los fragmentos, y esa mayor temperatura estuvo asociada a una disminución en la velocidad del viento en el interior de los mismos. Esta sería una explicación plausible para los resultados encontrados en esta tesis, ya que el Bosque Chaqueño Serrano tiene una estructura de vegetación altamente heterogénea, desde abierta a semicerrada (Cabido *et al.*, 1991). Más aún, en nuestro sistema de estudio, las relaciones entre las variables del microclima (temperatura/humedad) y la posición

(borde/interior) dentro del fragmento podrían depender de la orientación cardinal del borde (Bernaschini, datos no publicados).

Por otra parte, la humedad del suelo disminuyó al reducirse el área del fragmento, lo cual teniendo en cuenta lo arriba expuesto, no puede atribuirse a la mayor proporción de hábitat borde en los fragmentos más chicos, como se había propuesto. Cambios en la estructura de la vegetación podrían estar involucrados en este patrón de humedad, ya que por ejemplo una disminución del área basal de especies arbóreas en los fragmentos pequeños (Echeverría *et al.*, 2007) podría ocasionar que llegue mayor insolación al suelo resultando en menor humedad.

### **3.7.2. Descomposición del sustrato común y sus factores controladores en relación a la fragmentación del hábitat**

Este es el primer estudio donde simultáneamente se estudian los efectos del área del fragmento y la posición borde/interior sobre el proceso de descomposición de la hojarasca en bosques subtropicales. Los resultados indicaron que la descomposición, cuyas tasas fluctuaron en un rango acotado, entre 70 y 80%, disminuyó con la reducción del área del fragmento sin que se detectara efecto del borde o interacción entre ambos factores. A igualdad de condiciones químicas en el sustrato a descomponer (sustrato común), se esperaba que la descomposición presentara un patrón similar al de las condiciones microambientales. En este sentido, se observó que la relación directa de la descomposición del sustrato común con el área del fragmento, coincidió con el patrón de humedad del suelo.

En la literatura no se encuentran resultados consistentes respecto al efecto del hábitat borde sobre la descomposición de la hojarasca, mediados por cambios en el microambiente del suelo. Por ejemplo, en bosques tropicales, los bordes presentaron mayor descomposición de un sustrato común que en el interior (Didham, 1998), mientras que en bosques templados se encontró la tendencia opuesta (Riutta *et al.*, 2012). Esta variabilidad puede estar relacionada con la complejidad de las interacciones entre el microclima del suelo y las características del borde. En este sentido, un incremento de temperatura en el borde de los fragmentos puede aumentar o disminuir la descomposición dependiendo del contenido de humedad: si hay suficiente humedad aumentará la descomposición, mientras que si la humedad es poca, una mayor

temperatura incrementará su escasez y disminuirá la descomposición. A su vez, estas interacciones pueden estar moduladas por la orientación del borde, variaciones altitudinales, tipo de matriz que rodea al fragmento, entre otros factores (p. ej. Romero-Torres & Varela Ramírez 2011; Gelhausen *et al.*, 2010).

Si bien la menor descomposición del sustrato común en los fragmentos pequeños podría relacionarse con la menor humedad del suelo, no puede descartarse que otros factores sean determinantes en dicho patrón, por ejemplo los invertebrados detritívoros. Así, la menor descomposición en los fragmentos pequeños podría estar relacionada con el efecto de la pérdida de hábitat más frecuentemente demostrado: la pérdida de especies. En los fragmentos de bosque, dos controles de la descomposición pueden ser afectados por la pérdida de especies: la calidad de la hojarasca (vía cambios en la identidad y abundancia de especies de plantas; Noble 2013) y los microorganismos descomponedores o invertebrados detritívoros (Rantalainen *et al.*, 2005). En el experimento presentado en este capítulo, la calidad química de la hojarasca se mantuvo constante mediante el empleo de un sustrato común. Esto deja a la comunidad de descomponedores y detritívoros como otro factor plausible que, en conjunto con la humedad del suelo, podría estar actuando detrás del efecto del área del fragmento sobre la descomposición del sustrato común. Estos aspectos serán considerados en el Capítulo 4 de la presente Tesis.

#### **3.7.4. Conclusiones**

Éste es uno de los primeros estudios a nivel global, y el único en bosques subtropicales, donde se evalúan los efectos de la fragmentación de bosque sobre uno de los controles claves de la descomposición de la hojarasca: el microclima y los nutrientes del suelo.

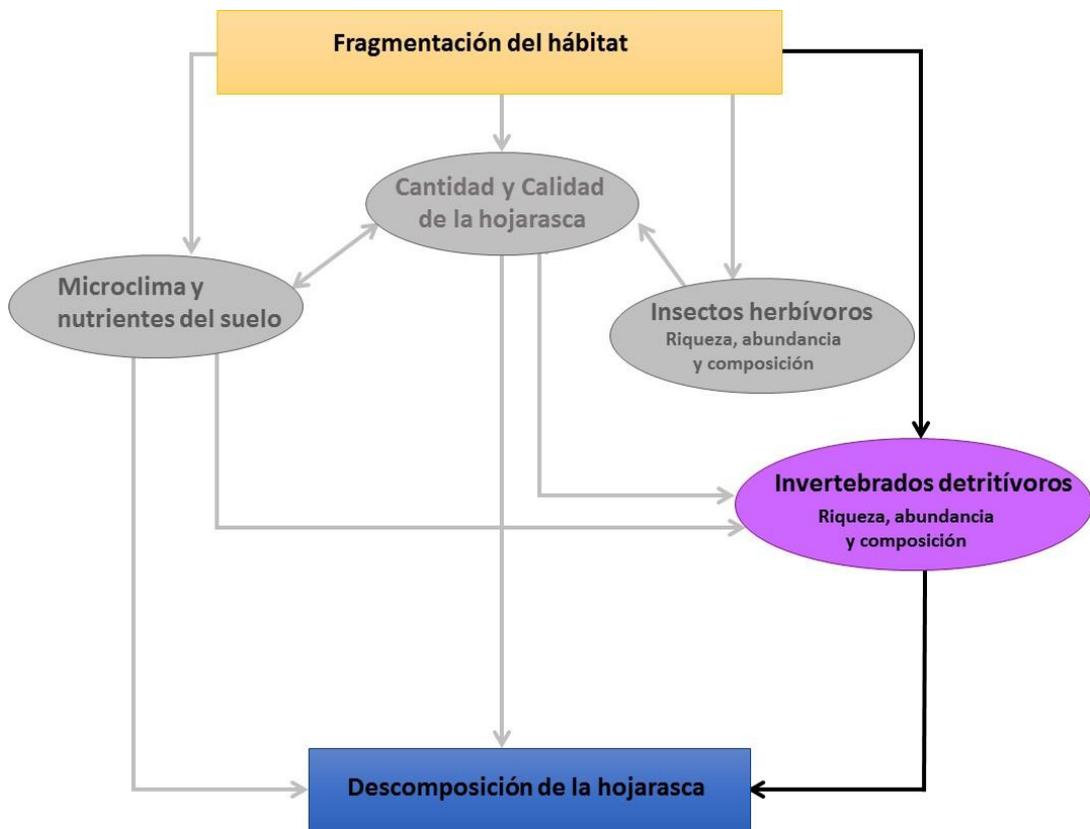
Los resultados ofrecen la primera comprobación experimental de que la pérdida de área en bosques de Chaco Serrano influye negativamente sobre las tasas de descomposición. Considerando que la descomposición del sustrato común y la humedad del suelo siguieron el mismo patrón, se sugiere que la pérdida de humedad podría ser al menos uno de los factores conducentes a la disminución de la descomposición en fragmentos pequeños. Además tanto la descomposición del sustrato común, como el contenido de humedad del suelo, tendieron a ser mayores en el interior de los fragmentos. Sin embargo, otros mecanismos podrían también estar involucrados,

incluyendo cambios en las comunidades de detritívoros (los cuales son abordados en el Capítulo 4).



# CAPÍTULO 4

**Invertebrados de suelo y descomposición:  
¿Cómo afecta la fragmentación del bosque  
a la fauna edáfica y cuáles son las  
consecuencias sobre la descomposición?**



## 4.1. Introducción

### 4.1.1. Invertebrados de suelo y su efecto regulador en la descomposición

Tanto la identidad como la abundancia y actividad de los organismos de suelo pueden ejercer un control fundamental sobre la descomposición de la hojarasca, ya que este proceso es el reflejo directo de sus actividades metabólicas (Seastedt, 1984; Barajas-Guzmán & Alvarez-Sánchez, 2003). Los organismos descomponedores y detritívoros constituyen comunidades del suelo extremadamente complejas y diversas integradas por los microorganismos (p.ej. bacterias y hongos) encargados de degradar químicamente los compuestos orgánicos de la hojarasca (Swift *et al.*, 1979, Adl, 2003), así como los mesoinvertebrados (p.ej. ácaros y colémbolos) y los macroinvertebrados (p.ej. insectos, isópodos y gastrópodos, entre otros) (Bradford *et al.*, 2002), encargados de la fragmentación y trituración de hojarasca, entre otras funciones (para más detalle ver Glosario de Términos).

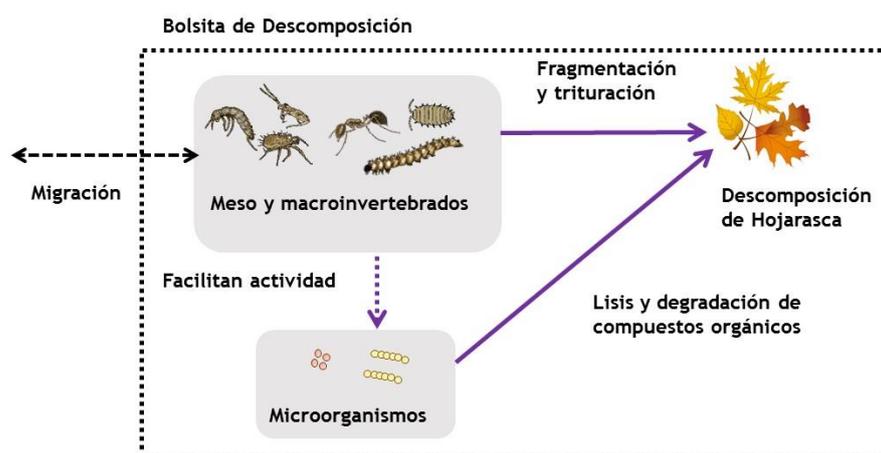
Para que la descomposición de la hojarasca ocurra en la naturaleza es imprescindible que ocurran una serie de eventos. En primer lugar, es necesario que se produzca la lisis de las células vegetales muertas y que se liberen, así, las moléculas solubles producidas al medioambiente circundante. Los microorganismos descomponedores, tales como bacterias y hongos, son los encargados de cumplir este rol. Esto ocurre, principalmente, ya que son los únicos organismos en la naturaleza capaces de degradar los compuestos orgánicos complejos de la hojarasca (p.ej. celulosa, hemicelulosa y lignina) (Berg & Laskowski 2006). Se ha postulado que gran parte del papel de la biota del suelo en la descomposición es ejercido por estos microorganismos descomponedores debido en parte, a su gran biomasa, ubicuidad y a su amplia gama de capacidades enzimáticas (Coleman *et al.*, 2004; Bardgett, 2005). Sin embargo, para que estos microorganismos puedan actuar, es necesario que los invertebrados detritívoros fragmenten y trituren la hojarasca. De esta manera, los invertebrados facilitan el acceso de los microorganismos descomponedores a la hojarasca (Adl, 2003). Es importante mencionar que algunos invertebrados son capaces de degradar químicamente ciertos compuestos, como la lignina o celulosa, ya que poseen microorganismos simbiotes en su aparato digestivo (Berg & Laskowski, 2006). Se ha postulado que el efecto de los meso y macro invertebrados detritívoros puede ser de igual magnitud al de los microorganismos, o incluso mayor, dependiendo del ecosistema o el contexto de estudio (Bradford *et al.*,

2002). A pesar de la importancia de la macro y meso fauna del suelo en el proceso de descomposición de la hojarasca (Seastedt, 1984), la mayoría de los modelos de descomposición no la incluyen como parámetro (Wall *et al.*, 2008). La falta de consideración de este parámetro, puede entorpecer nuestra comprensión de la interacción de los tres controles de la descomposición (clima, calidad de la hojarasca y comunidades de detritívoros-descomponedores), tanto a escala global como local.

De esta manera, la contribución de los invertebrados detritívoros a la descomposición puede ser directa a través de la fragmentación e ingestión de la hojarasca (Lavelle *et al.*, 1993), pero además, a través de esta fragmentación de la hojarasca, los detritívoros pueden estimular la actividad microbiana al aumentar la disponibilidad o calidad de la hojarasca (Fig. 4.1; Petersen & Luxton, 1982; Lavelle, 1996). También se ha sugerido que no sólo serían importantes en la descomposición las interacciones dentro de un grupo trófico (detritívoros-descomponedores) (Wolters, 2000), sino también entre grupos tróficos (predadores-detritívoros) (Hunter, 2003). Los invertebrados predadores pueden inducir cambios en la comunidad de detritívoros que a su vez pueden desencadenar cambios en la calidad de la hojarasca. Así, la exclusión de macroinvertebrados predadores (p.ej. aranae) puede llegar a aumentar hasta 34 % la abundancia de las poblaciones de colémbolos fungívoros, disminuyendo el contenido de N y fenoles de la hojarasca (Hunter, 2003).

Una metodología frecuentemente utilizada para estudiar el papel que desempeñan los invertebrados de suelo en la descomposición de la hojarasca consiste en la exclusión de distintos grupos de invertebrados de las bolsitas de descomposición (Bradford *et al.*, 2002). En bosques tropicales y subtropicales (Gonzalez & Seastedt, 2001; Yang & Chen, 2009; Meyer *et al.*, 2011; Castanho *et al.*, 2012), bosques y pastizales secos (Santos *et al.*, 1981; Xin *et al.*, 2012) y pastizales templados (Bradford *et al.*, 2002) existen evidencias de que la exclusión de meso y macroinvertebrados del suelo disminuye las tasas de descomposición. Además de incorporar la presencia/ausencia de los invertebrados detritívoros en los modelos de descomposición, es necesario incluir otras variables de estas comunidades tales como densidad y riqueza de especies. Existe evidencia que los cambios en la abundancia y diversidad de especies dentro de determinados niveles tróficos (p.ej. descomponedores-detritívoros) puede alterar el proceso de descomposición de la hojarasca (Gessner *et al.*, 2010 y bibliografía allí citada),

tanto a escala local como global. Por ejemplo, resultados de estudios realizados en pastizales de China (Xin *et al.*, 2012) y en bosques tropicales húmedos (Gonzalez *et al.*, 2001) evidencian que mayor densidad de invertebrados de suelo se asocia con mayores tasas de descomposición. Por otra parte, en un estudio llevado a cabo en 41 sitios a escala global, mayor riqueza de invertebrados de suelo se asoció con mayores tasas de descomposición (Wall *et al.*, 2008).



**Figura 4.1.** Esquema mostrando las relaciones que pueden ocurrir entre los organismos descomponedores y detritívoros durante el proceso de descomposición de hojarasca en las bolsitas de descomposición. Los meso y macroinvertebrados detritívoros pueden contribuir a la descomposición directamente (línea continua) a través de la fragmentación e ingestión de la hojarasca y también indirectamente (línea punteada), al facilitar la actividad microbiana mediante el aumento de disponibilidad o calidad de la hojarasca resultante de su fragmentación. Los microorganismos actúan directamente en la descomposición al posibilitar la degradación de los compuestos orgánicos complejos de la hojarasca (p.ej. celulosa, hemicelulosa y lignina). Por otra parte, los invertebrados pueden desplazarse (línea punteada negra) entre las bolsitas de descomposición y el medio circundante.

#### 4.1.2. Los invertebrados del suelo y su efecto regulador de la descomposición en ambientes fragmentados

La fragmentación del bosque podría afectar directamente la composición de los meso y macro invertebrados del suelo como consecuencia de la reducción del hábitat y su efecto en los tamaños poblacionales y en las tasas de extinción local de estos organismos. Aunque cada una con sus limitaciones, las teorías ecológicas que han provisto el marco teórico necesario para estudiar los efectos de la reducción del hábitat sobre las comunidades y poblaciones son la teoría de biogeografía de islas (TEBI; Mac Arthur &

Wilson 1968) y teoría de metapoblaciones (TMP; Levins, 1960), respectivamente, ambas abordadas en el Capítulo 1 de esta Tesis (sección 1.2; Apéndice 1).

En los fragmentos pequeños podría ser afectada la persistencia de las especies (TEBI) y de poblaciones de organismos (TMP) debido a las dinámicas de extinción-emigración y al incremento en la incidencia de eventos estocásticos debido al tamaño reducido del hábitat (para más detalle consultar Capítulo 1, sección 1.2). Por otro lado, fragmentos pequeños usualmente presentan menor heterogeneidad ambiental, entendida como la complejidad, diversidad, estructura y variabilidad en el ambiente (Stein & Kreft, 2014). Como consecuencia, esto podría evitar que especies con distintos requerimientos ecológicos co-ocurran en fragmentos pequeños (Tscharntke *et al.*, 2002). En estudios experimentales y a campo, existe evidencia de que la reducción del área del fragmento disminuye la abundancia o riqueza de especies de coleópteros carroñeros (Trumbo & Bloch, 2001), caracoles (Götmark *et al.*, 2008), ácaros oribátidos (Aström & Bengtsson 2011), hormigas y escarabajos de la hojarasca (Didham *et al.*, 1998; Carvalho & Vasconcelos, 1999). Todos estos grupos están involucrados directa o indirectamente en el proceso de descomposición de la materia orgánica. Sin embargo, se ha postulado que los organismos de suelo más pequeños, como ácaros y colémbolos, serían en cambio insensibles a la pérdida y reducción del hábitat (Rantalainen *et al.*, 2008), posiblemente debido a que los fragmentos de bosque utilizados en los trabajos a campo reunirían los requerimientos necesarios para que estos organismos desarrollen todo su ciclo de vida. Por ejemplo, un fragmento de 14 ha sería lo suficientemente grande para sustentar grandes poblaciones de ácaros o colémbolos, cuyo tamaño corporal varía entre 100  $\mu\text{m}$ –2mm. Por otra parte, estos organismos también podrían ser insensibles a la reducción del hábitat porque el ambiente del suelo donde habitan posee típicamente, una distribución heterogénea de sus recursos tanto a escala espacial como temporal (Lavelle & Spain, 2001; Rantalainen *et al.*, 2008 y bibliografía allí citada).

Por su parte, en el borde entre los fragmentos de bosque y la matriz circundante pueden generarse cambios en la composición de especies presentes, como consecuencia de los cambios microclimáticos (Murcia, 1995; Grimbacher *et al.*, 2006) que ocurren en este ambiente y como consecuencia de la llegada y salida de organismos entre el bosque y la matriz circundante (Ewers & Didham, 2006). En particular, la temperatura más elevada, asociada a una mayor radiación solar y menor humedad que suelen caracterizar

a los bordes en comparación con el interior de los fragmentos, podrían afectar a animales ectotérmicos y de pequeño tamaño como son los invertebrados del suelo (Grimbacher *et al.*, 2006; Bieringer *et al.*, 2013) Estas condiciones podrían disminuir o aumentar la supervivencia de especies particulares, al mismo tiempo que el ambiente de borde podría facilitar la llegada de especies oportunistas o generalistas desde la matriz (Laurance *et al.*, 2002; Ewers & Didham, 2006), aumentando o disminuyendo la riqueza y la diversidad y alterando la composición de las comunidades de invertebrados. Como resultado, a diferencia de la característica pérdida de especies que se observa para otros grupos de organismos en los ambientes de borde, los invertebrados pueden responder de manera idiosincrática a esas condiciones dependiendo del tipo de invertebrado estudiado y de la matriz en la cual se halla inmerso el fragmento (Ries *et al.*, 2004; Laurance *et al.*, 2007). Existe evidencia de que la abundancia y la riqueza de invertebrados de suelo pueden disminuir en los bordes (Didham *et al.*, 1998; Sobrinho & Schoereder, 2006), aumentar (Didham *et al.*, 1998) o incluso pueden no responder a la posición borde/interior (Kotze & Samways, 2001).

Además de los efectos sobre las comunidades de invertebrados de suelo como consecuencia de la propia reducción del hábitat y de los cambios asociados al borde, ambos inherentes al proceso de fragmentación, pueden intervenir otros factores, como la composición de la hojarasca vía cambios en la identidad y abundancia de plantas (Vasconcelos & Laurance, 2005). De este modo, la fragmentación del bosque, a través de la reducción en el área del fragmento y al aumento en la proporción de hábitat borde, podría afectar estos controles, y así desencadenar cambios en la identidad de las especies, riqueza y abundancia de los invertebrados de suelo, con consecuencias en las actividades metabólicas y procesos ecosistémicos en los cuales intervienen (Sugiura *et al.*, 2013).

Pese a la importancia que pueden tener los invertebrados en procesos ecosistémicos como la descomposición, y las evidencias que existen de que estos organismos pueden ser afectados por la fragmentación, apenas cuatro trabajos han explorado la relación entre ausencia de los invertebrados de suelo y el proceso de descomposición en ambientes fragmentados, siendo todos ellos realizados en bosques tropicales. Por ejemplo, en fragmentos de bosques tropicales de Brasil, la densidad de invertebrados del suelo no explicó las menores tasas de descomposición de un sustrato

común en los fragmentos pequeños (Didham, 1998). Por otra parte, en Costa Rica, las tasas de descomposición de un sustrato común fueron menores en los fragmentos de bosques en relación a los bosques continuos, y este efecto estuvo mediado por la ausencia de los macroinvertebrados (Cuke, 2012). Sin embargo, en otro trabajo en estos mismos fragmentos y utilizando el mismo sustrato, y el mismo tipo de experimento (presencia-ausencia), la presencia de invertebrados no tuvo ningún efecto en la descomposición en los fragmentos de bosques en relación a los continuos, aun cuando, en general, la exclusión de los macroinvertebrados mismos redujo en un 45 % las tasas de descomposición (Noble, 2013). Por último, en bosques tropicales de Kenia, mayores tasas de descomposición en fragmentos pequeños estuvieron explicadas por cambios en la composición de los grupos funcionales más importantes de invertebrados (Schleuning *et al.*, 2011).

En el Chaco Serrano, la disminución de tamaño del bosque resultó en mayor abundancia (Moreno *et al.*, 2013), riqueza y diversidad de especies de coleópteros (Molina *et al.*, 2006) epigeos, incluyendo grupos detritívoros que estarían involucrados en el proceso de descomposición. Además, se encontró que la riqueza y la diversidad de especies de insectos del suelo tiende a ser mayor en el borde en comparación con el interior de los fragmentos (Molina *et al.*, 2006). Este patrón puede deberse a la colonización de especies generalistas de hábitat que llegan desde la matriz, ya que los fragmentos pequeños (dominados por bordes) y los bordes serían los ambientes más propicios para las especies generalistas (Laurance *et al.*, 2002; Ewers & Didham, 2006). Por otra parte, la descomposición de un material común incubado durante la época seca invernal fue independiente del área del fragmento y también de la presencia, abundancia y riqueza de los invertebrados detritívoros (Bernaschini, 2012).

#### **4.2. Hipótesis y predicciones:**

La reducción del tamaño del bosque y fundamentalmente los cambios en condiciones microclimáticas asociadas a la zona de transición entre el bosque y la matriz (efecto borde) puede desencadenar cambios en la abundancia, riqueza y composición o estructura de las comunidades de meso y macroinvertebrados de suelo, con consecuencias en el proceso de descomposición de la hojarasca.

En base a los antecedentes en fragmentos del Chaco Serrano se predice que:

- La abundancia y riqueza de invertebrados de suelo se asociarán negativamente con el tamaño del fragmento de Chaco Serrano, y serán mayores en el borde que en el interior del bosque.
- Luego, si los cambios en la descomposición son mediados por cambios en la comunidad de invertebrados detritívoros, se espera además que: i) a igual calidad de hojarasca, la tasa de descomposición se asociará negativamente con el tamaño del fragmento, y será mayor en el borde que en el interior del bosque, ii) existirá una relación positiva entre la tasa de descomposición y la abundancia / riqueza de invertebrados detritívoros.

### 4.3. Objetivo General

El objetivo general de este capítulo es evaluar posibles cambios en la riqueza, abundancia y composición de invertebrados del suelo debido a la fragmentación del Chaco Serrano, y sus efectos sobre la descomposición de la hojarasca.

### 4.4. Objetivos específicos

- Analizar la abundancia, riqueza y composición de invertebrados de suelo en relación con el área de fragmentos y la posición borde/interior.
- Analizar los efectos del área del fragmento y la posición borde/interior, mediados por cambios en los invertebrados de suelo sobre la descomposición de un sustrato común.

### 4.5. Materiales y Métodos

#### 4.5.1. Descomposición del sustrato común

Para evaluar la influencia de los invertebrados de suelo sobre la descomposición de la hojarasca, se empleó un sustrato común, tal cual se detalla en el Capítulo 3 (sección 3.5.2.1). El material recolectado (*Celtis ehrenbergiana* y *Croton lachnostachyus*) fue secado a temperatura ambiente en el laboratorio y, una vez seco, se mezcló toda la hojarasca de las dos especies de manera de generar un pool común. Con este material, se confeccionaron 432 bolsitas de 20 x 24 cm (1 mm de malla en la parte superior, 0,3 mm en la parte inferior) conteniendo  $6 \pm 0,02$  g de hojarasca de las dos especies. La malla más fina evita la pérdida de material por la parte inferior, mientras que la malla gruesa

previene la colonización de macroinvertebrados de suelo (p.ej. hormigas, coleópteros y diplópodos), permitiendo el acceso de algunos grupos de mesoinvertebrados (p.ej. ácaros y colémbolos). En la mitad de las bolsas de descomposición se realizaron cinco perforaciones de 1 cm<sup>2</sup> para permitir el ingreso de macroinvertebrados (**sin exclusión de macroinvertebrados**), el resto de las bolsas representaron el control, con exclusión de los mismos (**con exclusión de macroinvertebrados**) (Vasconcelos & Laurance 2004). Todas las bolsas se incubaron sobre la superficie del suelo, cubiertas con una fina capa de hojarasca del sitio, en cada uno de los 12 fragmentos y en cada posición (borde/interior) (ver fragmentos de estudio en Capítulo 1; sección 1.8.1; Fig. 1.4; Fig. 1.5). Luego de 60, 120 o 180 días, según el período de incubación correspondiente, se recolectaron 3 bolsas por fragmento x posición x tratamiento. Luego de la extracción de la fauna del suelo (ver apartado 4.5.2), la hojarasca se acondicionó según lo detallado en el Capítulo 3 (sección 3.5.2.1).

#### 4.5.2. Invertebrados de suelo

Para evaluar la contribución de los invertebrados de suelo en la descomposición del sustrato común, se determinó la abundancia y riqueza taxonómica de la fauna del suelo en las bolsas de descomposición. Después de cada periodo de incubación, y previo al almacenamiento en frío o procesamiento de la hojarasca, se extrajeron los invertebrados de todas las bolsas utilizando el método de Berlese durante 7 días.

El método Berlese es un sistema de extracción por embudo que permite la recolección de pequeños invertebrados de suelo, descrito originalmente por Berlese (1905) y posteriormente modificado por Tullgren (1918). Básicamente este método consiste en un embudo en cuyo interior hay una malla que retiene la muestra de hojarasca, al mismo tiempo que permite que los invertebrados la atraviesen y caigan en la parte inferior. Sobre este conjunto se aplicó una fuente de luz (40 W de intensidad). Así, a medida que la muestra se va secando, los invertebrados terminan cayendo en un recipiente con alcohol, situando en el extremo del embudo y que contiene alcohol al 70 %. Luego de la extracción, los invertebrados de suelo fueron acondicionados para su posterior clasificación taxonómica mediante claves dicotómicas (Borror *et al.*, 1997; Momo & Falco 2009). Mollusca fue identificado a Subclase, Anellidae, Aranae y Pseudoescorpionidae a Orden, Isopoda y Acari a Suborden, Insecta y Collembola a

Familia. Finalmente, los individuos fueron asignados al gremio trófico correspondiente al hábito de alimentación dominante en el grupo taxonómico al que pertenecieran: detritívoros, fitófagos y predadores. Cabe aclarar que los grupos fungívoros fueron incluidos dentro de los detritívoros, así como a las hormigas por su carácter de exportador de hojas (Barajas-Guzmán & Alvarez-Sánchez, 2003; Wall *et al.*, 2008; Araujo *et al.*, 2012).

#### 4.5.3. Análisis de datos

Para evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre los invertebrados de suelo se emplearon modelos lineales mixtos (paquete nlme software R, Pinheiro *et al.*, 2012), con la abundancia y riqueza de grupos taxonómicos (total y de detritívoros) como variables respuesta. Se consideró el área del fragmento (ha), la posición (borde/interior), el tratamiento de invertebrados de suelo (con exclusión de macroinvertebrados/sin exclusión de macroinvertebrados) y el tiempo de incubación (60, 120 y 180 días) como efectos fijos. El sitio (identidad del fragmento) se incluyó como factor aleatorio para contemplar la dependencia de los datos de borde e interior del mismo fragmento (para más detalle ver Capítulo 1; sección 1.8.3). En todos los casos se evaluaron las interacciones entre los efectos fijos y aquellas no significativas fueron eliminadas a fin de obtener el modelo más parsimonioso.

Para analizar la composición de invertebrados de suelo se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) considerando la posición dentro del fragmento (borde/interior) y el tiempo de incubación (60, 120 y 180 días) (CANOCO 5.03; ter Braak & Smilauer, 2012). Por otra parte, se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM; Primer Versión 5.2.9; Clarke & Gorley, 2001) para determinar si la composición taxonómica difería significativamente entre posición dentro del fragmento (borde/interior) y tiempo de incubación (60, 120 y 180 días) a través de modelos nulos. Se utilizó la distancia de Bray-Curtis con 999 permutaciones. El programa calcula el estadístico R, cuyos valores van de -1 a +1. Donde el valor +1 indica que la composición de invertebrados de suelo se separa completamente entre borde e interior o entre los tiempos de incubación. Además el programa indica un valor de p que indica la probabilidad de que ese estadístico sea mayor al esperado por azar.

Para evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la descomposición de la hojarasca mediados por el ingreso de los macroinvertebrados se utilizó un modelo lineal mixto similar al antes descrito. En este caso se utilizó la descomposición (% pérdida de peso seco) como variable respuesta. Se consideraron los mismos efectos fijos (área del fragmento, posición, tiempo de incubación, tratamiento) y aleatorios (sitio) que en el modelo anterior.

Por último, se analizaron los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la descomposición de la hojarasca, mediados por cambios en la abundancia y riqueza de invertebrados detritívoros. En este caso, se consideró la descomposición (% pérdida de peso seco) a los 180 días, como aproximación a la etapa “final” del proceso, como variable respuesta, mientras que la abundancia (modelo 1) y riqueza (modelo 2) de invertebrados detritívoros acumulada (es decir, la sumatoria de las 3 fechas de colecta), el área del fragmento (ha) y la posición borde / interior fueron incluidos como efectos fijos. También se consideró el sitio como efecto aleatorio. En este análisis se empleó la sumatoria de la abundancia y riqueza de las tres fechas de incubación, ya que se consideró que la descomposición “final” a los 180 días refleja el papel desempeñado por el conjunto de invertebrados detritívoros que estuvieron presentes sucesivamente a lo largo del periodo total de incubación.

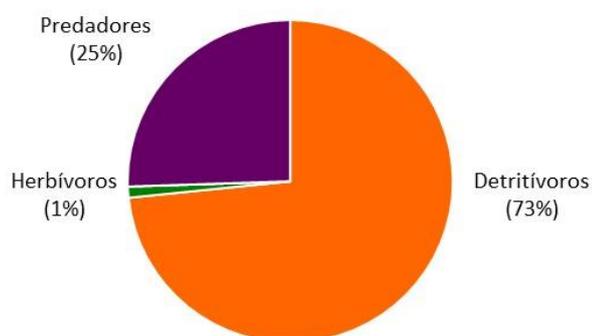
Luego de chequear la distribución de los datos, los valores fueron transformados a arcoseno de raíz cuadrada (porcentaje de pérdida de peso seco), o log (área del fragmento, abundancia y riqueza de invertebrados de suelo) con el objetivo de cumplir los supuestos de distribución normal.

## **4.6. Resultados**

### **4.6.1. Abundancia y riqueza de invertebrados del suelo en fragmentos de bosque**

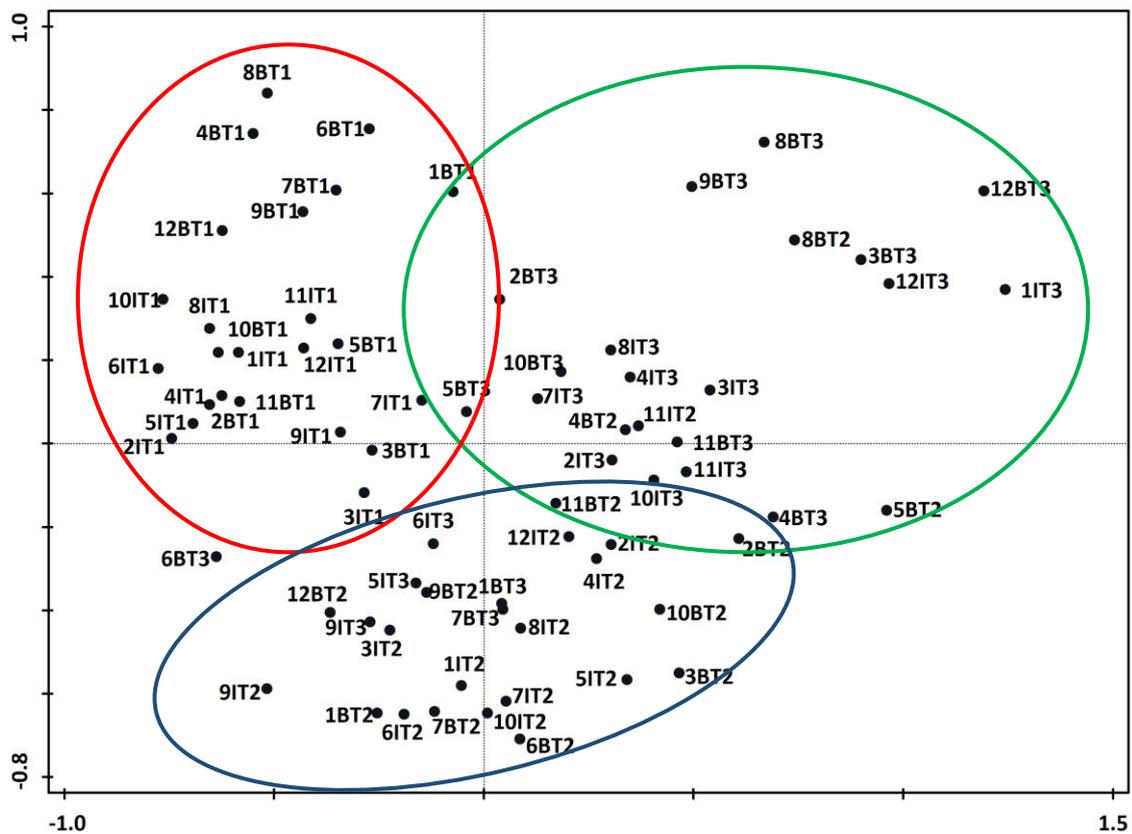
Se contabilizaron 25.217 individuos pertenecientes a 52 grupos taxonómicos (Apéndice 4.1). Gastropoda, Formicidae, Sciaridae, Staphilinidae y Aranae fueron los grupos más abundantes de macroinvertebrados, mientras que Mesostigmata, Oribatida, Hypogastridae y Sminthuridae fueron los mesoinvertebrados más abundantes, contabilizando estos grupos en total más del 90 % de los individuos colectados. Dentro de los grupos tróficos, los detritívoros fueron los más abundantes (73 % de individuos

colectados) seguidos por predadores (25 %), con casi nula presencia de herbívoros (1%) (Fig. 4.2).



**Figura 4.2.** Representación proporcional de grupos funcionales de fauna de suelo capturados en las bolsitas de descomposición en fragmentos de hábitat del Chaco Serrano durante todo el período estudiado.

En general, casi un 43 % de la variación en la composición de invertebrados de suelo pudo ser explicada por los ejes CP1 y CP2 del Análisis de Componentes Principales. La variación en el eje CP1 estaría asociada al tiempo de incubación, mientras que la variación en el CP2 estaría relacionada con la posición en borde o interior del fragmento (Fig. 4.3). Estas tendencias fueron corroboradas con los resultados del análisis de similitud (ANOSIM), que indicaron diferencias significativas en los ensambles de invertebrados según su posición ( $R_{\text{Global}}=0,045$ ;  $p=0,03$ ) y tiempo de incubación ( $R_{\text{Global}}=0,516$ ;  $p=0,001$ ). El valor bajo de  $R_{\text{Global}}$  obtenido al analizar la similitud respecto a la posición, sugieren que hay cambios sutiles en la composición de invertebrados de suelo entre el borde e interior de los fragmentos, en relación a los cambios más marcados que ocurren con el tiempo de incubación (valor de  $R_{\text{global}}$  más alto). La composición a los 60 (T1)/120 (T2) ( $R=0,489$ ;  $p=0,001$ ) y 60/180 días ( $R=0,741$ ;  $p=0,001$ ) fue más diferente entre sí con respecto a la composición entre 120 (T2)/ 180 (T3) ( $R=0,347$ ;  $p=0,001$ ).



**Figure 4.3.** Diagrama de Análisis de Componentes Principales (PCA1/PCA2) de la composición de los invertebrados de suelo en los 12 fragmentos de bosque estudiados considerando la posición dentro del fragmento y el tiempo de incubación. Los números indican área del fragmento en ha (1= 0,86; 2= 0,43; 3= 0,92; 4= 1,59, 5= 1,9; 6= 3,69, 7= 4,15; 8= 9,85; 9= 14,3; 10= 21,2; 11= 1000 y 12= 1000). B: Borde/I: Interior. T1, T2 y T3 tiempo de incubación, 90 (rojo), 120 (azul) y 180 (verde) días

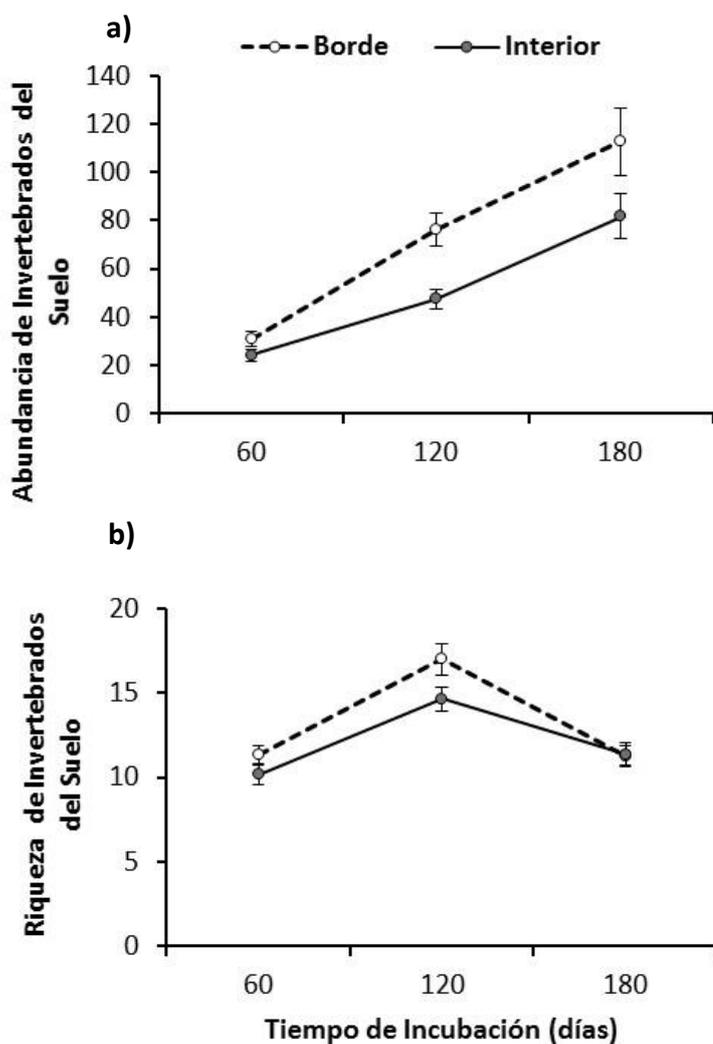
No se observaron relaciones significativas entre la abundancia o la riqueza total de taxa de invertebrados de suelo presentes en las bolsitas de descomposición con el área del fragmento (Tabla 4.1). Por otra parte, la abundancia fue mayor en el borde ( $73 \pm 6,57$ ; Media  $\pm$  ES) en comparación con el interior ( $51 \pm 4,42$ ; Media  $\pm$  ES) (Tabla 4.1, Fig. 4.3a) no observándose diferencias para la riqueza de taxa (Tabla 4.1). A medida que transcurrió el tiempo de incubación, variaron significativamente la abundancia y riqueza de invertebrados de suelo. Tanto en el borde como en el interior del bosque, la abundancia promedio se triplicó entre la primera (60 días) y la última fecha (180 días) (Tabla 4.1, Fig. 4.4). En tanto, la mayor riqueza se observó en la fecha intermedia, es decir a los 120 días de incubación, superando en casi 50% la riqueza promedio de los otros dos períodos de incubación (60 días y 180 días) (Fig.4.4b). Tanto la abundancia como la riqueza total de

invertebrados fueron similares con las dos mallas utilizadas (sin exclusión de macroinvertebrados/con exclusión de macroinvertebrados) (Tabla 4.1).

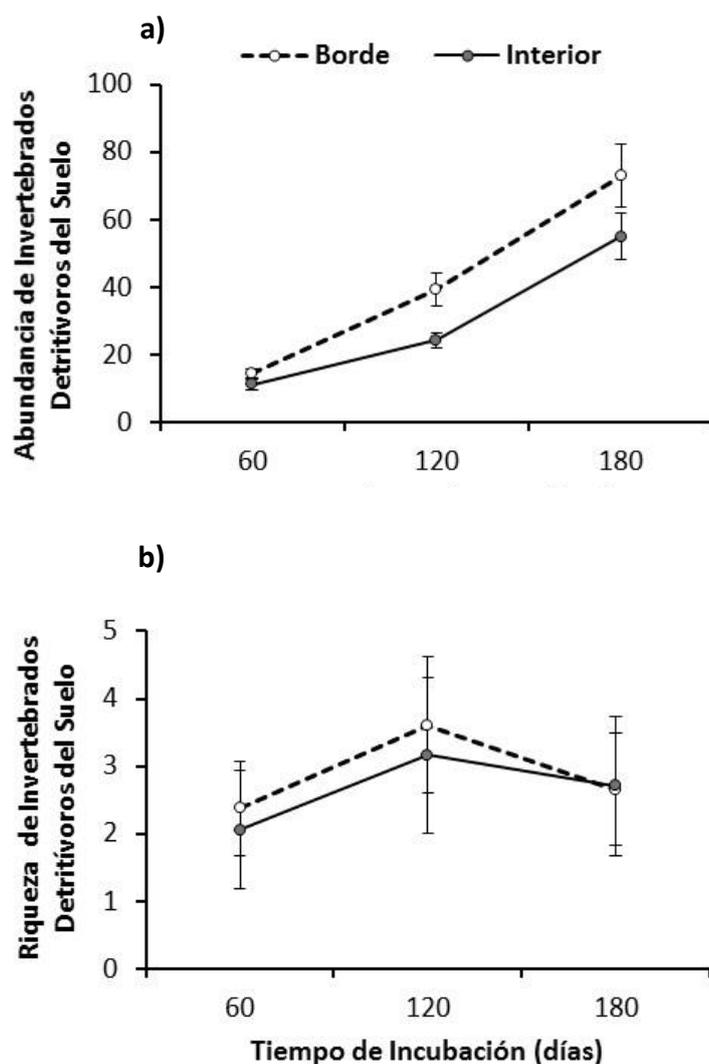
Por otra parte, la abundancia y la riqueza de invertebrados detritívoros también fueron independientes del área del fragmento (Tabla 4.1). En relación a la posición borde/interior, la abundancia fue mayor en el borde ( $42 \pm 4,49$ ; Media $\pm$ ES) en comparación con el interior ( $30 \pm 3,24$ ; Media $\pm$ ES) (Tabla 4.1, Fig. 4.5), no observándose diferencias para la riqueza de taxa de detritívoros (Tabla 4.1, Fig. 4.5). Cómo se observó con la abundancia total, a medida que transcurrió el tiempo de incubación, también se incrementó la abundancia de detritívoros. En la última fecha (180 días) de incubación se observó casi un 40 % más de individuos que en la primera fecha (60 días) de recolección (Tabla 4.1, Fig. 4.5a). En cambio, la riqueza promedio de detritívoros alcanzó sus máximos valores en la fecha intermedia, es decir a los 120 días de incubación, superando en casi 50% la riqueza de los otros dos períodos de incubación (Tabla 4.1, Fig. 4.5b). Tanto la abundancia como la riqueza de invertebrados detritívoros fueron similares en las dos mallas utilizadas (sin exclusión de macroinvertebrados/con exclusión de macroinvertebrados) (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1.** Resultados del modelo lineal mixto examinando la relación entre área del fragmento, la posición (borde/interior), el tratamiento (sin exclusión de macroinvertebrados/con exclusión de macroinvertebrados), tiempo de incubación (60, 120 y 180 días) y la abundancia y riqueza de invertebrados de suelo. Posición, tratamiento y tiempo de incubación fueron modelados como efectos fijos, mientras que el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio. En negrita se indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Efecto aleatorio (sitio) (DE  $\pm$  Residuos): Abundancia Total ( $0,04 \pm 0,23$ ), Riqueza Total ( $2,79E-06 \pm 0,13$ ), Abundancia Detritívoros ( $1,98E-05 \pm 0,26$ ) y Riqueza Detritívoros ( $4,30 \pm 0,17$ ).

		Estimador $\pm$ SE	DF	F	p
<b>Abundancia Total</b>	Intercepto	1,22 $\pm$ 0,06	129	5111,68	<0,0001
	Área del Fragmento	-0,01 $\pm$ 0,02	10	0,26	0,7
	<b>Posición</b>	<b>-0,15 <math>\pm</math> 0,03</b>	<b>129</b>	<b>15,17</b>	<b>0,0002</b>
	Tratamiento	0,04 $\pm$ 0,03	129	1,16	0,28
	<b>Tiempo de incubación</b>	<b>0,004 <math>\pm</math> 0,0004</b>	<b>129</b>	<b>116,7</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>Riqueza Total</b>	Intercepto	0,58 $\pm$ 0,03	129	2969,09	<0,0001
	Área del Fragmento	-0,01 $\pm$ 0,01	10	1,5	0,25
	Posición	-0,04 $\pm$ 0,02	129	3,32	0,07
	Tratamiento	0,02 $\pm$ 0,02	129	0,95	0,33
	<b>Tiempo de incubación</b>	<b>0,0005 <math>\pm</math> 0,0002</b>	<b>129</b>	<b>4,91</b>	<b>0,03</b>
<b>Abundancia Detritívoros</b>	Intercepto	0,79 $\pm$ 0,06	129	3989,40	<0,0001
	Área del Fragmento	-0,008 $\pm$ 0,02	10	0,15	0,7
	<b>Posición</b>	<b>-0,15 <math>\pm</math> 0,04</b>	<b>129</b>	<b>12,29</b>	<b>0,0006</b>
	Tratamiento	0,02 $\pm$ 0,04	129	0,207	0,65
	<b>Tiempo de incubación</b>	<b>0,005 <math>\pm</math> 0,0004</b>	<b>129</b>	<b>157,13</b>	<b>&lt;0,0001</b>
<b>Riqueza Detritívoros</b>	Intercepto	0,33 $\pm$ 0,04	129	815,66	<0,0001
	Área del Fragmento	-0,001 $\pm$ 0,01	10	0,01	0,91
	Posición	-0,05 $\pm$ 0,03	129	3,05	0,08
	Tratamiento	0,03 $\pm$ 0,03	129	1,02	0,31
	<b>Tiempo de incubación</b>	<b>0,0007 <math>\pm</math> 0,0003</b>	<b>129</b>	<b>5,96</b>	<b>0,02</b>



**Figura 4.4.** Abundancia promedio total de invertebrados de suelo (a) y riqueza promedio total (b) capturada en las bolsitas de descomposición en el borde e interior en relación a la fecha de recolección en los 12 fragmentos de bosque del Chaco Serrano. Barras indican  $\pm$ ES.



**Figura 4.5.** Abundancia (a) y riqueza promedio (b) de invertebrados detritívoros de suelo capturados en las bolsitas de descomposición en el borde e interior en relación a la fecha de recolección en los 12 fragmentos de bosque del Chaco Serrano. Barras indican  $\pm$ ES.

#### 4.6.2. Descomposición de la hojarasca, invertebrados detritívoros y fragmentación del bosque

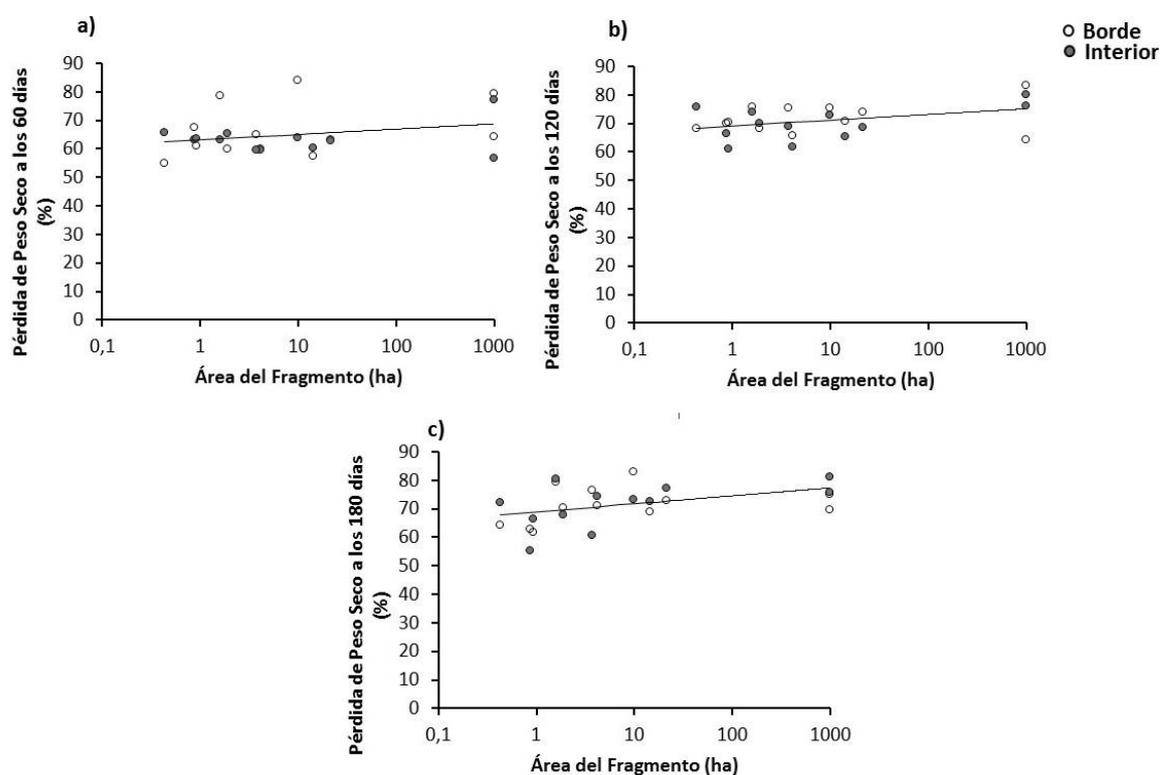
A medida que transcurrió el tiempo de incubación, se incrementó el porcentaje de pérdida de peso seco (%PPS) del sustrato común, observándose en la última fecha de incubación (180 días) casi un 6,6 % más de descomposición respecto a la primera fecha (60 días).

Al analizar la descomposición del sustrato común considerando el tratamiento de invertebrados (sin exclusión de macroinvertebrados/con exclusión de macroinvertebrados), se observó que la pérdida de peso seco disminuyó a medida que

disminuyó el área del fragmento, sin efectos significativos de la exclusión física de los macroinvertebrados del suelo y sin que se observaran diferencias significativas entre borde e interior (Tabla 4.2; Fig. 4.6).

**Tabla 4.2.** Resultados del modelo lineal mixto examinando la relación entre área del fragmento, la posición (borde/interior), el tratamiento (sin exclusión de macroinvertebrados/con exclusión de macroinvertebrados), tiempo de incubación (60, 120 y 180 días) y tasa de descomposición de un sustrato común. Posición, tratamiento y tiempo de incubación fueron modelados como efectos fijos, mientras que el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio. En negrita se indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ). Efecto aleatorio (sitio): DE = 0,03, Residuos = 0,08

	Estimador $\pm$ EE	DF	F	p
Intercepto	0,91 $\pm$ 0,02	129	6594, 8	<0,0001
<b>Área del Fragmento</b>	<b>0,02 <math>\pm</math> 0,01</b>	<b>10</b>	<b>4,75</b>	<b>0,05</b>
Posición	-0,02 $\pm$ 0,01	129	1,82	0,18
Tratamiento	-0,02 $\pm$ 0,01	129	3,18	0,08
Tiempo de incubación	0,0006 $\pm$ 0,0001	129	20,40	<0,0001



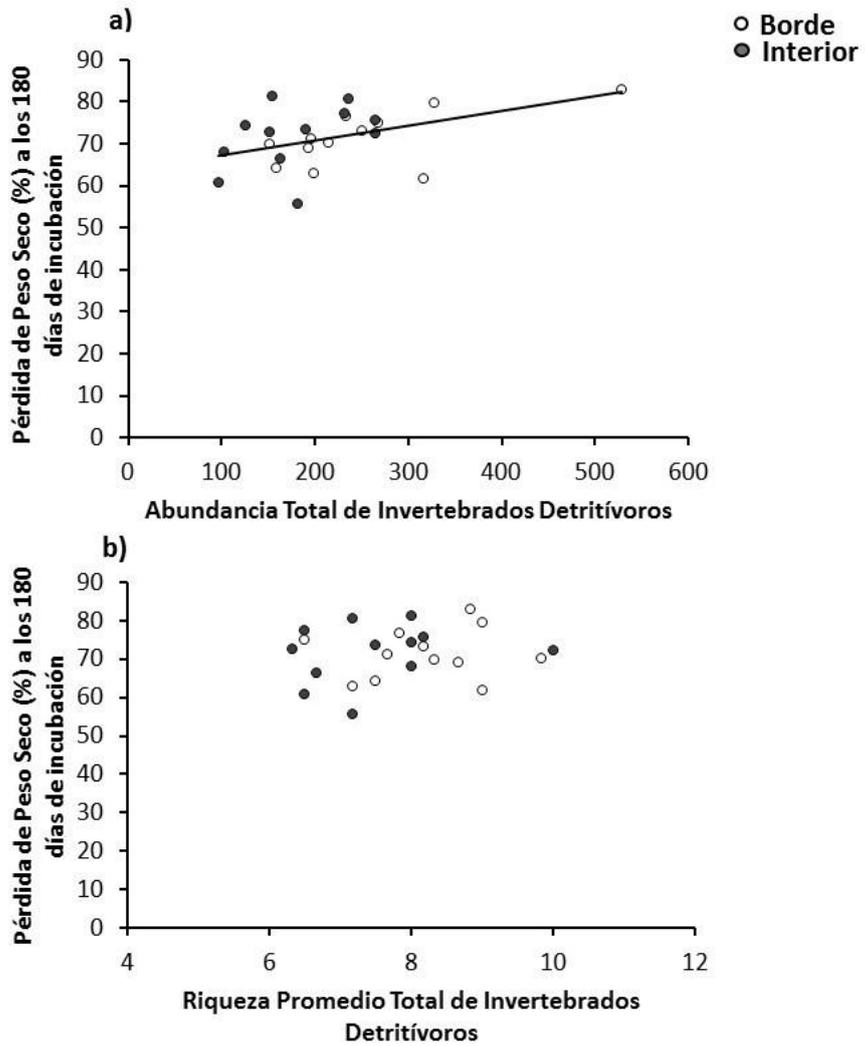
**Figura 4.6.** Descomposición del sustrato común incubado en relación al área de los 12 fragmentos del Chaco Serrano. a) 60 días, b) 120 días y c) 180 días. Si bien se utilizó un modelo lineal mixto (Ver Resultados y Tabla 4.2), en la figura se incluye una recta ajustada por mínimos cuadrados a fin de ilustrar el sentido de la relación (a:  $R^2 = 0,21$ ,  $p = 0,07$ ; b:  $R^2 = 0,17$ ,  $p = 0,04$ , c:  $R^2 = 0,20$ ,  $p = 0,03$ ).

El análisis de los efectos de área y borde sobre la descomposición del sustrato común en la última etapa (180 días de incubación), en función de cambios en la abundancia y riqueza de invertebrados detritívoros, reveló que mayores tasas de descomposición del sustrato común se asociaron positivamente con una mayor abundancia acumulada (en las tres fechas de incubación) de invertebrados detritívoros (Tabla 4.3; Fig. 4.7). Para este análisis, dada la ausencia de diferencias significativas en la abundancia y riqueza de detritívoros entre bolsitas con y sin exclusión de invertebrados (ver tabla 4.1), se utilizó un promedio de los dos tratamientos.

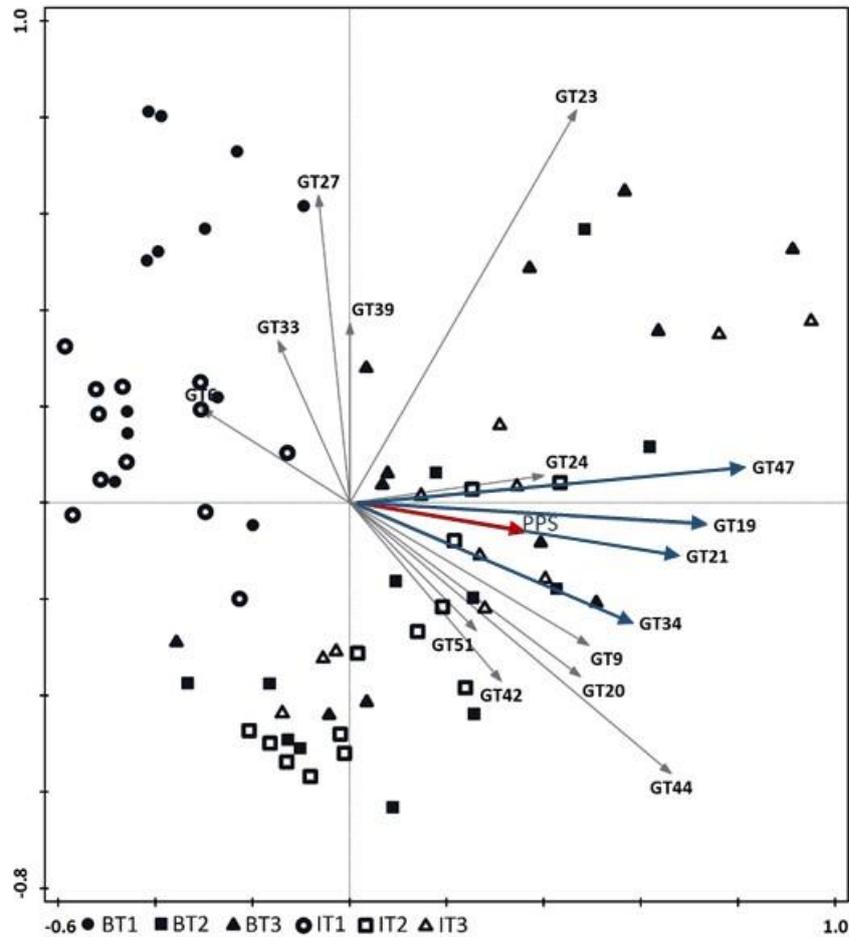
Por último, al explorar a través de un ACP qué grupos de invertebrados estaban más asociados con las tasas de descomposición (Fig. 4.8), se observó que tasas de descomposición más elevadas estuvieron asociadas a una mayor abundancia de los siguientes grupos de detritívoros: Gastropoda (GT21), Entomobriidae (GT19), Sminthuridae (GT47) y Oribatida (GT34).

**Tabla 4.3** Resultados de los modelos lineales mixtos examinando la influencia del área del fragmento, la posición (borde/interior), la abundancia y riqueza de detritívoros, sobre la tasa de descomposición de un sustrato común (% pérdida de peso seco) a los 180 días de incubación. Área del fragmento, posición, abundancia y riqueza de detritívoros fueron modelados como efectos fijos, mientras que el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio. En negrita se indican efectos significativas ( $p < 0,05$ ). Efecto aleatorio (sitio) (DE  $\pm$  Residuos): Modelo 1 (0,04 $\pm$ 0,047) y Modelo 2(0,04 $\pm$ 0,06).

		Estimador $\pm$ EE	DF	F	p
<b>Pérdida de Peso Seco (%)</b>	Intercepto	0,32 $\pm$ 0,20	10	4232,5	<0,0001
	Área del Fragmento	0,03 $\pm$ 0,02	10	3,8	0,07
	Posición	0,04 $\pm$ 0,02	10	3,23	0,10
	<b>Abundancia Detritívoros</b>	<b>0,28<math>\pm</math> 0,08</b>	<b>10</b>	<b>7,90</b>	<b>0,02</b>
	<b>Intercepto</b>	0,61 $\pm$ 0,28	10	3494,3	<0,0001
	Área del Fragmento	0,04 $\pm$ 0,01	10	4,40	0,06
	Posición	0,01 $\pm$ 0,03	10	0,33	0,58
	Riqueza Detritívoros	0,28 $\pm$ 0,22	10	0,51	0,49



**Figura 4.7.** Descomposición del sustrato común (% de Pérdida de Peso Seco) a los 180 días de incubación en relación a: a) abundancia de invertebrados detritívoros y b) riqueza de invertebrados detritívoros considerando la posición borde/interior. Si bien se utilizó un modelo lineal mixto (Ver Resultados y Tabla 4.3), en la figura se incluye una línea de tendencia a fin de ilustrar el sentido de la relación ( $r=0,46$   $p=0,02$ ).



**Figura 4.8.** Análisis de Componentes Principales (ACP) de la composición de la fauna del suelo considerando la posición dentro del fragmento (borde/interior) y el tiempo de incubación (60, 120 y 180 días). Se consideraron aquellos grupos taxonómicos con una representación mayor al 15 % (ter Braak & Smilauer, 2012). Las tasas de descomposición (% Pérdida de Peso Seco, PPS) expresa la variación en la descomposición en las posiciones y tiempos de incubación. La posición dentro del fragmento (B, I) y el tiempo de incubación (T1, T2 y T3) están representados por Cecidomyiidae, GT9: Chironomiidae, GT20: Formicidae, GT24: Isotomiidae, GT27: Lumbricidae, GT33: Oniscidae, GT34: Oribatida, GT39: Pscoptera, GT42: Ptilidae, GT47: Sminthuridae, GT51: Thripidae. En azul se indican los grupos que se más se asociaron a las tasas de descomposición.

#### 4.7. Discusión

Tanto a través de la reducción en el área del fragmento, como debido a las diferentes condiciones imperantes en los bordes con respecto al interior del bosque, la riqueza y abundancia de los invertebrados de suelo pueden verse afectados, con posibles consecuencias en los procesos ecológicos en los cuales intervienen, particularmente la descomposición de la hojarasca. En este trabajo, las condiciones del borde en fragmentos

de Chaco Serrano favorecieron la mayor abundancia de invertebrados de suelo en general y detritívoros en particular, y determinaron cambios sutiles en la composición de sus ensambles, sin que se detectaran efectos del tamaño del bosque. En cambio, la descomposición del sustrato común disminuyó con el área de los fragmentos, sin diferencias entre borde e interior del bosque. Si bien la exclusión experimental de invertebrados no afectó la descomposición, se detectó una asociación positiva entre la descomposición y la abundancia de invertebrados detritívoros. A continuación se discuten estos resultados en el marco de las distintas expectativas planteadas.

#### **4.7.1. Invertebrados de suelo y fragmentación de bosque**

Tanto la abundancia como la riqueza de grupos taxonómicos de invertebrados de suelo asociados a las bolsitas de descomposición fueron independientes del área del fragmento de Chaco Serrano. Esto se contrapone con resultados previos en nuestra zona de estudio, donde la abundancia de insectos de suelo en general (Moreno *et al.*, 2013), y la riqueza y diversidad de especies de coleópteros (Molina *et al.*, 2006) en particular, fue mayor en los fragmentos pequeños. Sin embargo, en bosques tropicales (Didham *et al.*, 1998) y subtropicales secos (Lozano-Zambrano *et al.*, 2009) algunos grupos y especies de insectos del suelo relacionados con la descomposición de hojarasca, parecen no responder a la reducción del área del fragmento. Por otra parte, los resultados de distintos estudios experimentales demostraron que los mesoinvertebrados del suelo, en particular ácaros y colémbolos, también serían insensibles a la reducción del hábitat (Rantalainen *et al.*, 2006, 2008).

Distintos factores pueden ocasionar que los invertebrados de suelo no respondan a la reducción del tamaño del fragmento. Por un lado, un factor que podría estar implicado es la escala espacial relativa existente entre estos organismos de suelo y el fragmento de hábitat. Por ejemplo, considerando que el tamaño de los invertebrados detritívoros oscila entre 100  $\mu\text{m}$  y más de  $>2\text{mm}$ , el gradiente de tamaño de los fragmentos utilizados en este trabajo (0,43-1000 ha) posiblemente no implique limitaciones para los requerimientos de estos organismos a lo largo de su ciclo de vida. Un reciente trabajo publicado por Heiniger y colaboradores (2014) apoyan esta idea. En su estudio demostraron que los fragmentos de bosques aislados, considerados a priori como demasiado pequeños para satisfacer todos los requerimientos ecológicos y demográficos

de distintos organismos, la diversidad de colémbolos no fue afectada (Heiniger *et al.*, 2014). Así los autores atribuyen este resultado a que todos los fragmentos allí estudiados serían suficientemente grandes para proporcionar los requerimientos de estos organismos para vivir y desarrollarse. Resultados experimentales apoyan esta idea, ya que la fragmentación del hábitat provocó una reducción en la abundancia y/o riqueza de ácaros sólo en remanentes de hábitat extremadamente pequeños ( $2\text{cm}^2$ - $200\text{cm}^2$ , dependiendo del estudio; Rantalainen *et al.*, 2006; Gonzalez & Chaneton, 2002). Posiblemente, para estudiar los efectos de la reducción del tamaño del fragmento y sus consecuencias para estos tipos de organismos sea necesario emplear una escala espacial reducida a  $\text{m}^2$  o  $\text{cm}^2$ . Sin embargo, también existen evidencias de disminución de la riqueza de colémbolos con la disminución del tamaño del bosque en paisajes mixtos bosque-cultivo, en un gradiente de uso de la tierra en varios países de Europa (Sousa *et al.*, 2006). Por otra parte, también es posible que los invertebrados de suelo se vean afectados, principalmente, por disturbios locales en el suelo, más que por la reducción en el área del fragmento en sí. Esto se debería a que estos organismos están adaptados a vivir en parches de hábitat relativamente pequeños, en un ambiente (suelo) que posee típicamente una distribución heterogénea de sus recursos a escala espacial y temporal (Lavelle & Spain 2001; Ettema & Wardle, 2002; Wardle, 2005).

El efecto borde, a diferencia del área, fue importante para las comunidades asociadas a la hojarasca en Chaco Serrano, favoreciendo el incremento en la abundancia de invertebrados en general y detritívoros en particular, en comparación con el interior de los fragmentos. Este patrón se condice con los resultados encontrados por Molina y colaboradores (2006) en los mismos fragmentos, para especies de insectos de suelo.

Entre otras causas, los invertebrados del suelo se verían afectados positivamente en el borde por las condiciones microclimáticas allí imperantes, caracterizadas por elevada temperatura, asociada a mayor radiación solar, y menor humedad en comparación con el interior del bosque (Grimbacher *et al.*, 2006; Bieringer *et al.*, 2013). Además, el microclima del suelo es considerado como uno de los factores más importantes en el funcionamiento de las comunidades de invertebrados de suelo (David & Handa, 2010; Collison *et al.*, 2013). En los remanentes de bosque de Chaco Serrano, la humedad del suelo tendió a ser menor en borde (ver Capítulo 3), donde además se registra mayor temperatura y menor humedad aérea, junto con mayor radiación solar

(Bernaschini com. pers.). Sin embargo, existen evidencias experimentales y manipulativas a campo donde variaciones en humedad del suelo o temperatura no afectaron a los invertebrados de suelo (Taylor *et al.*, 2004; Kardol *et al.*, 2011). Por otra parte, también se ha postulado que para los macroinvertebrados del suelo, el ambiente borde podría favorecer la llegada de especies generalistas y oportunistas desde la matriz (Laurance *et al.*, 2002; Ewers & Didham, 2006).

#### **4.7.2. Invertebrados de suelo y su efecto en la regulación de la descomposición de la hojarasca en fragmentos de bosque**

En este trabajo, la abundancia y riqueza de invertebrados detritívoros fueron similares en las dos mallas utilizadas, así como la descomposición del sustrato común. Sin embargo, la descomposición se incrementó con el aumento en el área del fragmento y con la abundancia de invertebrados detritívoros.

Estudiar el rol que pueden desempeñar los meso y macro invertebrados del suelo en el proceso de descomposición no es tarea sencilla, ya que cada una de las metodologías factibles de ser empleadas tiene sus limitaciones. Por ejemplo, una de las metodologías más utilizadas consiste en la exclusión de distintos grupos de invertebrados, de las bolsitas de descomposición. Para lograr esto, algunos autores utilizan mallas con tramas muy contrastantes (p.ej. 2 mm vs 5 mm) (Bradford *et al.*, 2002; Yang & Chen, 2009; Riutta *et al.*, 2012). Esta metodología ha sido criticada porque además de modificar las condiciones microambientales dentro de las bolsitas, puede sobreestimar el papel de los macroinvertebrados en la descomposición por la posible pérdida de material en las bolsitas de mayor trama (Bradford *et al.*, 2002). En vez de utilizar mallas de tramas contrastantes, se ha sugerido utilizar una misma trama y, para permitir el ingreso de los macroinvertebrados, realizar perforaciones a las bolsitas de descomposición (Vasconcelos & Laurance, 2005; Meyer *et al.*, 2011), como se realizó en esta tesis. Sin embargo, esta metodología tiene la desventaja de no excluir completamente a los macroinvertebrados del suelo, particularmente algunos grupos como diplópodos, coleópteros y hormigas pueden ingresar indistintamente a las dos mallas. A pesar de esto, trabajos que utilizaron esta metodología encontraron efectivamente más descomposición en mallas con ingreso de macroinvertebrados de suelo (entre un 5-35 % más de descomposición), aunque en algunos casos, la magnitud del efecto del ingreso de macroinvertebrados dependió del

tiempo de incubación (Vasconcelos & Laurance, 2005; Meyer *et al.*, 2011). Sin embargo, en esta Tesis, la abundancia y riqueza de invertebrados fue similar en las dos mallas utilizadas, así como la descomposición del sustrato común.

Por otra parte, y en base a los antecedentes previos en nuestros fragmentos de estudio, se esperaba en este estudio que si los cambios en la descomposición estuvieran mediados por cambios en la comunidad de invertebrados detritívoros, la tasa de descomposición del sustrato común se asociaría negativamente con el tamaño del fragmento (y sería mayor en el borde que en el interior del bosque), debido al efecto del tamaño del fragmento sobre los invertebrados de suelo previamente reportado (Molina *et al.*, 2006; Moreno *et al.*, 2013). En contraposición con esta predicción, en este trabajo se encontró que la descomposición del sustrato común se incrementó con el área del fragmento, sin diferencias respecto a la posición borde/interior. En el Capítulo 3 de la presente Tesis se propuso que la humedad del suelo podría explicar esta mayor descomposición del sustrato común al aumentar el área del fragmento, pero también se planteó que otro mecanismo podría estar representado por los invertebrados de suelo. En este Capítulo se observó que la abundancia acumulada de invertebrados detritívoros a lo largo del periodo de incubación, podría ser otro factor explicativo de la descomposición del sustrato común observada al finalizar ese periodo.

Es muy escasa la bibliografía que analiza el efecto de los invertebrados de suelo sobre la descomposición en bosques fragmentados. Los resultados no sólo no permiten hacer generalizaciones, sino que además están limitados a fragmentos de bosques tropicales. Por ejemplo, en el estudio pionero de los posibles efectos de la fragmentación del hábitat sobre la descomposición, la densidad de invertebrados del suelo no explicó las menores tasas de descomposición observadas en los fragmentos pequeños (Didham, 1998). En Costa Rica, por otra parte, en los mismos fragmentos y utilizando el mismo sustrato común, el rol de los invertebrados en la descomposición dependió del año y época de estudio: mientras Cuke (2012) encontró que las menores tasas de descomposición en los fragmentos de bosque en relación a los bosques continuos, y este efecto estuvo mediado por la presencia de los invertebrados, Noble (2013) encontró que, a pesar de que la exclusión de macroinvertebrados redujo en un 45 % la descomposición, la presencia de invertebrados no tuvo ningún efecto en la descomposición en los fragmentos de bosque en relación a los continuos. Esta variedad de resultados y la

consiguiente dificultad para encontrar patrones generales, coincide con las conclusiones de una revisión sobre estudios con bolsas de descomposición (Kampichler & Bruckner, 2009) donde se concluye que, tras 40 años de estudio, el conocimiento del rol de los invertebrados, particularmente los mesoinvertebrados, en la descomposición de la hojarasca es aun notablemente limitado. Los autores destacan como aspectos condicionantes de la detección del efecto de los invertebrados en la descomposición, el diseño del experimento (números de bolsitas y duración del experimento), el tipo de hojarasca utilizada, el clima y el uso de la tierra predominante. Una de las principales falencias es la falta de un protocolo experimental estandarizado, que facilite que los estudios sean comparables entre ellos. Por ejemplo, existe una enorme variación en el tipo de malla utilizada en las bolsitas, en general se utiliza diferente tipo de malla: gruesa desde 0,5-1 mm para incluirlos y fina desde 20-100  $\mu\text{m}$  para excluirlos, mientras que algunos estudios además agregan insecticidas para evitar la colonización de invertebrados en las bolsitas. Esta variación en la metodología de exclusión puede llevar a conclusiones erróneas sobre el papel que desempeñan estos organismos en la descomposición (Kampichler & Bruckner, 2009). Además, la gran mayoría de los trabajos se hallan limitados a bosques templados húmedos, con nula representación de bosques subtropicales secos o bosques boreales, lo que limita aún más, la definición de patrones generalizables.

#### **4.7.3. Conclusiones**

En este capítulo se exploró el último factor controlador de la descomposición: los invertebrados de suelo. Este es el único estudio llevado a cabo en fragmentos de bosques subtropicales secos donde se exploran estas relaciones. Más allá de las limitaciones metodológicas impuestas por la falta de efectividad del tratamiento de exclusión de macroinvertebrados, uno de los principales resultados de este capítulo es la evidencia de una asociación positiva entre la descomposición de la hojarasca y la abundancia de invertebrados detritívoros en Chaco Serrano fragmentado. Estos resultados se suman a la escasa bibliografía que analiza los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la descomposición de la hojarasca, mediados por cambios en las comunidades de invertebrados de suelo y ponen en evidencia la complejidad de este proceso y las dificultades para desentrañar los mecanismos que determinan sus variaciones.



Apéndice 4.1. Continuación

Phylum	Subphylum	Clase	Orden	Suborden	Familia	Grupo	SExclusión	CExclusión
					Scarabeidae	H	2	1
					Scolytidae	D	3	3
					Scydmaenidae	D	13	8
					Staphylinidae	P	222	199
					Tenebrionidae	D	15	14
			Dermaptera		Dermaptera	D	0	2
			Diptera		Cecidomyiidae	D	6	12
					Ceratopogonidae	D	1	1
					Chironomidae	D	104	67
					Chloropidae	H	2	2
					Dolichopodidae	P	0	1
					Phoridae	D	12	6
					Pipunculidae	D	1	0
					Psychodidae	D	23	26
					Sciaridae	D	285	286
			Embioptera			H	3	2
			Hemiptera	Heteroptera	Ligidae	H	2	0
					Tingidae	H	1	18
					Nabidae	P	0	1
				Auchenorrhyncha	Cicadellidae	H	20	16
					Delphacidae	H	45	35
				Sternorrhyncha	Psyllidae	H	8	1
					Aphididae	H	75	36
			Hymenoptera		Braconidae	P	1	0

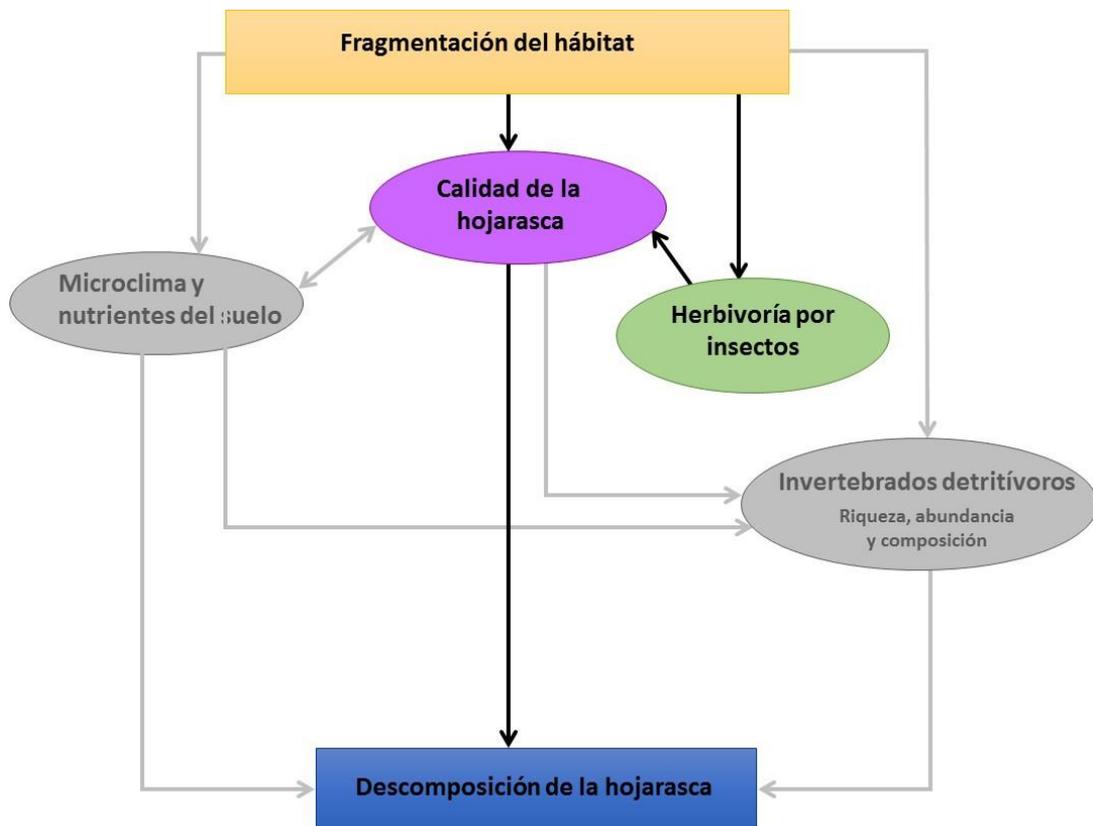
**Apéndice 4.1. Continuación**

<b>Phylum</b>	<b>Subphylum</b>	<b>Clase</b>	<b>Orden</b>	<b>Suborden</b>	<b>Familia</b>	<b>Grupo</b>	<b>SExclusión</b>	<b>CExclusión</b>
					Chalcidoidea	P	31	23
					Formicidae	D	1659	1492
					Microhymenoptera			
					parasitica	P	4	6
			Psocoptera		Psocoptera	D	12	4
			Thysanoptera		Phlaeothripidae	H	6	14
					Thripidae	H	91	24
Anellida	Clitellata	Oligochaeta	Haplotaxida		Lumbricidae	E	140	117
Mollusca	Gastropoda	Orthogastropoda				D	3900	3898



# CAPÍTULO 5

## Interacciones entre procesos que ocurren en el dosel y el suelo: efecto del borde y de la herbivoría en la descomponibilidad



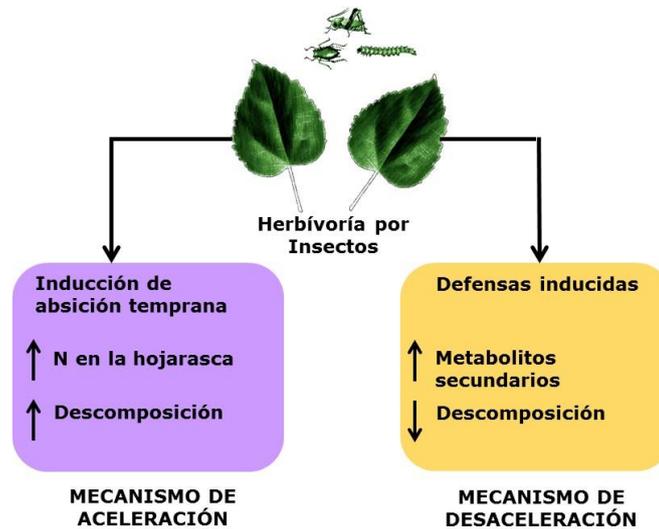
## 5.1. Introducción

### 5.1.1. Herbivoría por insectos y su efecto regulador en la descomposición

La calidad química de la hojarasca, uno de los controles de la descomposición, puede verse afectada a escala local por la composición de la comunidad de plantas, por variables microclimáticas como humedad, temperatura e insolación, por los nutrientes del suelo y por la interacción con otros organismos, particularmente herbívoros. En la actualidad se reconoce que la herbivoría, proceso por el cual los tejidos de las plantas son consumidos por una enorme variedad de insectos y otros organismos, puede tener importantes consecuencias en la descomposición de la hojarasca y el ciclado de nutrientes (Bardgett, 1998; Hunter, 2001; Chapman *et al.*, 2003; Mazía *et al.*, 2012; Metcalfe *et al.*, 2014). En una revisión realizada por Hunter (2001), el autor planteó diversos mecanismos por los cuales la herbivoría por insectos puede afectar estos procesos ecosistémicos, entre ellos: 1) cambios en la cantidad y calidad de la hojarasca que llega al suelo, 2) cambios en las comunidades de plantas debido al consumo diferencial por parte de los herbívoros; 3) cambios en la cobertura de la canopia que a su vez, alteran la temperatura y humedad del suelo. De los mecanismos nombrados anteriormente, en este trabajo se aborda el primero de ellos, es decir el efecto de la herbivoría por insectos sobre la calidad química de la hojarasca.

Dependiendo del mecanismo involucrado, los cambios en la calidad de las hojas inducidos por la actividad de los insectos herbívoros pueden acelerar (al evitar la reabsorción de nutrientes) o disminuir (a través de la inducción de compuestos secundarios) la descomposición de la hojarasca (Chapman *et al.*, 2006). La reabsorción de nutrientes es un mecanismo por el cual los nutrientes de las plantas son movilizados desde las hojas senescentes y transportados hacia los tejidos perianuales con el objetivo de conservarlos dentro de la planta (Aerts, 1996; Berg & McClaugherty, 2008; Yuan & Chen, 2009). La herbivoría puede causar abscisión prematura de las hojas, lo cual evitaría esta reabsorción, incrementando así el contenido de N en la hojarasca y favoreciendo la descomposición de la misma (Blundell & Peart, 2000; Hunter, 2001; Chapman *et al.*, 2003). Este mecanismo es conocido como “efecto acelerador” de la herbivoría en el proceso de descomposición de la hojarasca (Chapman *et al.*, 2006) (Fig. 5.1). Por otro lado se ha sugerido que, luego del daño por insectos, los compuestos secundarios como polifenoles, alcaloides o terpenos pueden incrementarse en los tejidos foliares vivos

(Agrawal, 1999; Van der Putten *et al.*, 2001) y ser retenidos, luego, en las hojas senescentes (Hunter, 2001; Chapman, 2006). Se ha postulado que esta inducción de compuestos secundarios puede retardar las tasas de descomposición (Findlay *et al.*, 1996; Schweitzer *et al.*, 2005). Este mecanismo es conocido como “efecto desacelerador” de la herbivoría en el proceso de descomposición de la hojarasca (Chapman, 2006) (Fig. 5.1).



**Figura 5.1.** Representación esquemática de los mecanismos por los cuales la herbivoría por insectos puede afectar la calidad de la hojarasca que llega al suelo, y su consiguiente descomposición. Para más detalle, consultar el texto.

### 5.1.2. Efecto del borde sobre la herbivoría por insectos y descomponibilidad de la hojarasca

En bosques fragmentados, el borde o interfase de contacto entre el hábitat original y la matriz antrópica se diferencia del interior, menos alterado, por características bióticas y abióticas. El efecto borde incluye cambios en condiciones microambientales entre los ambientes de borde e interior (Chen *et al.*, 1999; Didham & Lawton, 1999, Laurance *et al.*, 2011 y ver Capítulo 3 de esta Tesis) así como en la composición y estructura de las comunidades biológicas (Harper *et al.*, 2005). Estos cambios pueden determinar alteraciones en procesos ecosistémicos tales como tasas de reclutamiento de árboles (Laurance *et al.*, 1998), predación de insectos por aves insectívoras (Skoczylas *et al.*, 2007), herbivoría y polinización por insectos (Valdivia, 2011).

La gran mayoría de trabajos que abordan las consecuencias del efecto borde sobre los procesos ecosistémicos se han enfocado en los procesos que ocurren en el dosel o por encima del suelo, con escasas evidencias sobre los procesos que ocurren en el suelo

mismo (Riutta *et al.*, 2012). Sin embargo, existe un creciente reconocimiento de que, para comprender las consecuencias de la alteración del paisaje en las funciones ecosistémicas, no sólo es necesario estudiar los procesos en el dosel (herbivoría) y en el suelo (descomposición), sino también las interacciones entre ellos (Van der Putten *et al.*, 2001; Wardle *et al.*, 2002; Bardgett & Wardle 2010; Ebeling *et al.*, 2014).

En el hábitat de borde, mayor temperatura, mayor radiación solar y menor humedad (Ries *et al.*, 2004) pueden afectar la descomposición directamente, al alterar las condiciones del suelo para los organismos descomponedores (Riutta *et al.*, 2012). Por otra parte, los cambios microclimáticos en los bordes pueden afectar las características físico-químicas de las hojas (Ishino *et al.*, 2012), pudiendo estos atributos foliares persistir, a su vez, en la hojarasca y afectar su descomposición (Cornelissen *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000). Por ejemplo, se ha observado que la mayor radiación solar en los bordes puede inducir en las hojas un incremento en el contenido de carbono en general y de fenoles en particular, así como una disminución en el contenido de nitrógeno (Muth *et al.*, 2008; Barber & Marquis, 2011). Estos cambios en calidad foliar, pueden afectar la palatabilidad de las hojas y, en consecuencia, las tasas de herbivoría. Corroborando esta posibilidad, las plantas en los bordes de los fragmentos pueden presentar menor (McGeoch & Gaston, 2000; Valladares *et al.*, 2006; Rossetti *et al.* 2014, en prensa) o mayor (Guimarães *et al.*, 2014) herbivoría por insectos que las ubicadas en el interior, pudiendo tales diferencias relacionarse con cambios en la calidad del follaje (Rossetti *et al.*, 2014). Estos cambios en los niveles de herbivoría en los bordes podrían alterar la descomposición de la hojarasca, acelerando o desacelerando la descomposición (Hunter, 2001; Chapman *et al.*, 2006) según los mecanismos explicados en la sección anterior (ver 5.1.1).

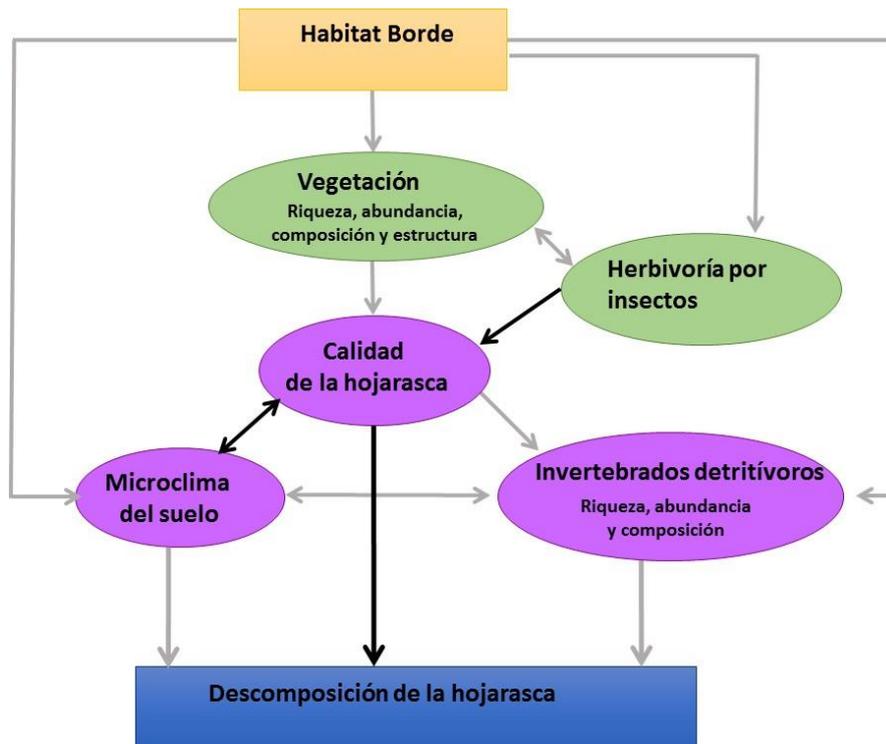
Finalmente, las condiciones asociadas al ambiente de borde podrían afectar la descomposición a través de cambios en la composición y abundancia de la comunidad de plantas (Laurance 1998; Vasconcelos & Laurance 2005; ver Capítulo 2 de esta Tesis), así como a través de cambios en los ensamblajes de invertebrados detritívoros (ver Capítulo 4; (Carvalho & Vasconcelos 1999, ver Capítulo 4 de esta Tesis). Esta variedad de posibles mecanismos e interacciones, sería un factor subyacente en la gran variabilidad de efectos registrados para las condiciones microclimáticas de los bordes sobre la descomposición,

mencionada en el Capítulo 3 de esta Tesis y observada incluso dentro del mismo tipo de bosque (p.ej. bosque tropical, ver Didham, 1998; Rubinstein & Vasconcelos, 2005).

En este capítulo se abordan los efectos de las condiciones del borde sobre la descomponibilidad de una especie particular *Croton lachnostachyus* Baill. (Euphorbiaceae) a través de dos vías: a) efectos directos de las condiciones ambientales sobre la calidad química b) efectos mediados por la herbivoría (Fig. 5.2).

### **5.1.3. Evidencias en fragmentos de bosque del Chaco Serrano**

En fragmentos de bosque del Chaco Serrano no existen muchas evidencias de los efectos del hábitat borde sobre el microclima del suelo. En esta Tesis, la humedad del suelo tendió a ser menor en el borde, respecto al interior (ver Capítulo 3, sección 3.6.1), aunque no fue posible extraer conclusiones sobre el efecto del borde en la temperatura del suelo. Probablemente como consecuencias de los cambios microclimáticos observados en la literatura, algunas especies de plantas (incluyendo la que se investiga en el presente estudio) presentan mayor concentración de carbono y nitrógeno foliar cuando crecen en los bordes (Rossetti *et al.*, 2014). Además, en este sistema, existe evidencia de que las tasas de herbivoría son menores en los bordes, en comparación con el interior (Valladares *et al.*, 2006; Rossetti *et al.*, 2014), siendo estas diferencias al menos parcialmente explicadas por cambios en la calidad química de las hojas (Rossetti *et al.*, 2014). Estos cambios en las tasas de herbivoría podrían acelerar o desacelerar la descomposición, dependiendo del mecanismo involucrado (abscisión temprana o defensas inducidas).



**Figura 5.2.** Representación esquemática de los mecanismos discutidos en el texto sobre los efectos de la ubicación borde/interior sobre los controles de la descomposición de la hojarasca (en óvalos violetas). En líneas negras se indican los mecanismos tratados en este capítulo. Para más detalle, consultar el texto.

## 5.2. Hipótesis y predicciones:

En el borde del bosque, la proximidad de la matriz circundante determina modificaciones en el microclima (radiación solar, temperatura y humedad) que pueden afectar las características físico-químicas de las hojas, alterando a su vez, la descomponibilidad de la hojarasca. Por otra parte, estas modificaciones en las características físico-químicas de las hojas puede afectar la palatabilidad de las mismas, alterando, así, las tasas de herbivoría, con consecuencias sobre la descomponibilidad.

En base a los antecedentes se predice que, para la especie seleccionada *Croton lachnostachyus* en fragmentos de bosque del Chaco Serrano:

- La hojarasca proveniente del borde del bosque tendrá mayores niveles de C y menores tasas de descomponibilidad en comparación con la hojarasca proveniente del interior.
- La hojarasca con daño por insectos herbívoros tendrá mayores niveles de N y descomponibilidad más elevada.

### 5.3. Objetivo General

El objetivo general de este capítulo es evaluar el efecto de borde sobre la descomposición de la hojarasca de *Croton lachnostachyus* a través de a) los efectos del microclima del borde y b) los efectos de la herbivoría, sobre la calidad y descomponibilidad de la hojarasca.

### 5.4. Objetivos específicos

- Analizar el efecto del borde (según la procedencia de la hojarasca) y de la herbivoría por insectos sobre la calidad química de la hojarasca, en términos de C, N y C/N de *C. lachnostachyus*.
- Analizar el efecto de borde y de la herbivoría por insectos sobre la descomponibilidad de *C. lachnostachyus*.

### 5.5. Materiales y Métodos

#### 5.5.1. Recolección de la Hojarasca y tratamientos

Para analizar los cambios en la calidad química de la hojarasca y descomponibilidad se seleccionó una especie de arbusto perenne nativo que es común y relativamente abundante en todos los sitios (Sersic *et al.*, 2006; Cagnolo, 2006): *Croton lachnostachyus*. Su altura varía entre 0,7-2 metros ( $1,2 \pm 0,3$ ). Las hojas de *C. lachnostachyus* son consumidas por varios grupos de insectos tales como minadores (Cagnolo, 2006), masticadores y picadores-chupadores (Cabrera, 2011).

Se recolectó hojarasca de *C. lachnostachyus* durante la época de mayor caída de hojarasca (Mayo-Agosto 2010) en el borde e interior de cinco fragmentos de bosque (variando en tamaño de 9,85 a 1000 ha). Una vez en el laboratorio, se combinó la hojarasca proveniente de estos cinco fragmentos en una mezcla común según el hábitat de procedencia (borde/interior), dejándola secar luego en bolsas de papel a temperatura ambiente y separando en cada una de estas dos mezclas las hojas dañadas y no dañadas. De este modo la hojarasca quedó organizada en 4 tratamientos: borde/dañada; borde/no dañada; interior/dañada e interior/no dañada. En cada tratamiento se separaron 3 submuestras que fueron enviadas al Laboratorio de Evaluación de Forrajes, INTA E.E.A. Bariloche para la determinación de su calidad química. Se midieron las concentraciones iniciales de: % Carbono total (C) como el 50 % de biomasa libre de cenizas (Gallardo &

Merino, 1993) y Nitrógeno total (N) mediante la técnica O'Neill & Webb (1970). Posteriormente se calculó la relación C/N.

### 5.5.2. Cama de Descomposición

Se construyeron 120 bolsitas de descomposición (10x15 cm) con 1 mm de malla en la parte superior; 0,3 mm en la parte inferior (ver Capítulo 1, apartado 1.8.2). Cada bolsita se llenó con  $2 \pm 0,02$  g de hojarasca de *C. lachnostachyus*. Se estimó el porcentaje de humedad que conserva la hojarasca secada al aire tal cual se detalla en Metodología General (Capítulo 1, apartado 1.8.2). En abril 2011 todas las bolsitas fueron distribuidas al azar en una cama de descomposición común en un sitio de bosque continuo. La cara inferior de las bolsitas (malla de 0,3 mm) se colocó en contacto con el suelo y la cara superior (malla de 1 mm) se cubrió con hojarasca del lugar para simular las condiciones naturales de descomposición. Todas las bolsas se incubaron durante 120, 240 y 360 días. Luego de cada período de incubación se recolectaron 10 bolsas por tratamiento (borde/dañada; borde/no dañada; interior/dañada e interior/no dañada) y se llevaron al laboratorio donde se procesaron tal como se detalla en el Capítulo 1 (apartado 1.8.2).

### 5.5.3. Análisis de Datos

Para evaluar los efectos del hábitat de origen (borde/interior) y la herbivoría (dañada/no dañada) sobre la calidad química de la hojarasca (modelo 1) y la descomponibilidad (modelo 2) se utilizaron modelos lineales (Pinheiro & Bates 2000; software R 2.11., R Development Core Team 2010). En el modelo 1 el contenido de C, N y relación C/N fueron las variables respuestas, mientras que el hábitat de origen (borde/interior) y la herbivoría (dañada/no dañada) fueron considerados efectos fijos. Para el modelo 2, se consideró la descomponibilidad (% pérdida de peso seco) como variable respuesta y los mismos efectos fijos que el modelo 1 (hábitat de origen y herbivoría). Se emplearon tres modelos lineales para evaluar la descomponibilidad en cada uno de los tres períodos analizados: 0-120, 0-240 y 0-360 días de incubación. En todos los modelos se evaluaron las interacciones entre los efectos fijos (hábitat de origen y herbivoría). Cuando las diferencias fueron significativas, se empleó Test de Tuckey a posteriori para determinar dónde ocurrían estas diferencias. Además, se calculó el estadístico eta cuadrado parcial para estimar el grado con que cada uno de los efectos

(hábitat de origen y herbivoría) y sus interacciones estaban afectando a la variable dependiente (calidad química de la hojarasca o descomponibilidad).

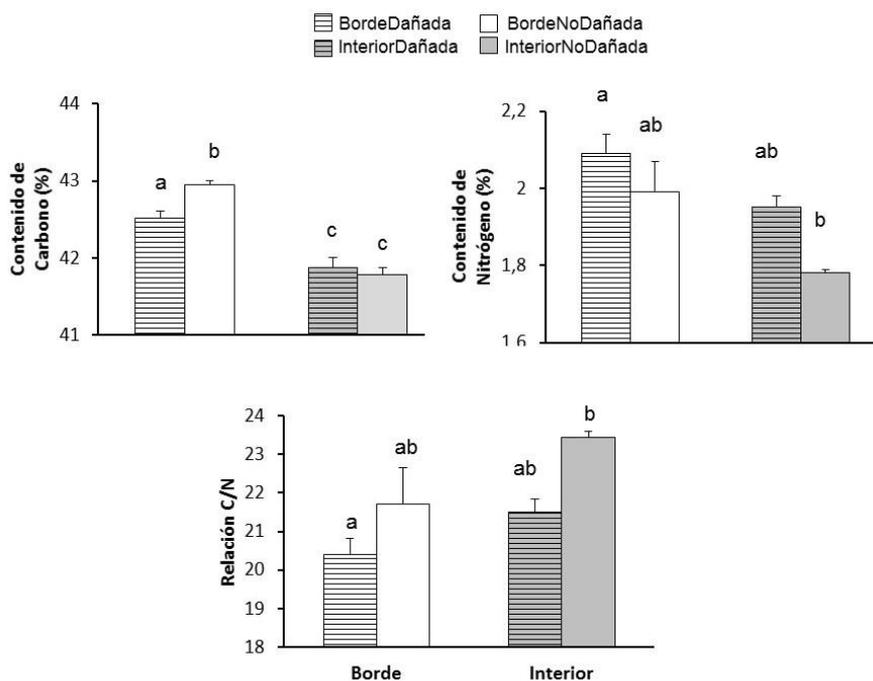
## 5.6. Resultados

### 5.6.1. Efectos del borde y de la herbivoría sobre la calidad de la hojarasca

El hábitat de origen y el daño por herbivoría afectaron significativamente la calidad química de la hojarasca (Tabla 1). El contenido de N (CV 7%; rango de valores 1,8-2,2) fue más variable que el contenido de C (CV 1%; rango de valores 41,6-43,1) en la hojarasca proveniente de distintos hábitats (borde/interior) y tratamientos de herbivoría (dañada/no dañada). La variación en el contenido de C estuvo mejor explicada por el hábitat de origen que por la presencia o ausencia de herbivoría (Tabla 1). En general, la hojarasca del borde del bosque presentó mayor contenido de C ( $42,73 \pm 0,11$ ) en comparación con la hojarasca proveniente del interior ( $41,83 \pm 0,07$ ), mientras que dentro del borde la hojarasca dañada presentó menor contenido de C ( $42,52 \pm 0,09$ ) en comparación con la hojarasca no dañada ( $42,95 \pm 0,05$ ) (Fig. 3a). De forma similar, la variación en el contenido de N estuvo mejor explicada por el hábitat de origen que por la herbivoría (Tabla 1). Sin embargo, el contenido de N fue mayor en la hojarasca proveniente del borde ( $2,04 \pm 0,05$ ) y en hojas dañadas del borde ( $2,09 \pm 0,05$ ), presentando sus valores más bajos en la hojarasca no dañada proveniente del interior ( $1,78 \pm 0,01$ ) (Fig. 5.3b). En general, la relación C/N mostró el patrón opuesto que el contenido de N, fue menor en las hojas dañadas provenientes del borde ( $20,39 \pm 0,42$ ), mayor en las hojas no dañadas del interior ( $23,43 \pm 0,17$ ), e intermedia en los otros dos tratamientos (no dañada/borde y dañada/interior) (Fig. 5.3c). La relación C/N estuvo mejor explicada por el tratamiento de herbivoría que por el hábitat de origen (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resultados del modelo lineal examinando las variaciones de carbono (C), nitrógeno (N) y proporción C/N en la hojarasca de *C. lachnostachyus*, en función del hábitat de origen (borde/interior) y la herbivoría (dañada/no dañada) y sus interacciones. El texto en **negrita** indica efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

		DF	F	p	Etacadrado parcial
Carbono (C)	Herbivoría	1	3,17	0,11	0,28
	<b>Hábitat de origen</b>	<b>1</b>	<b>92,57</b>	<b>&lt;0,0001</b>	<b>0,92</b>
	<b>Herbivoría*Hábitat de origen</b>	<b>1</b>	<b>8,13</b>	<b>0,02</b>	<b>0,5</b>
	Error	8			
Nitrógeno (N)	<b>Herbivoría</b>	<b>1</b>	<b>6,97</b>	<b>0,03</b>	<b>0,46</b>
	<b>Hábitat de origen</b>	<b>1</b>	<b>11,33</b>	<b>0,01</b>	<b>0,58</b>
	Herbivoría* Hábitat de origen	1	0,43	0,53	0,05
	Error	8			
Relación Carbono/Nitrógeno (C/N)	<b>Herbivoría</b>	<b>1</b>	<b>8,73</b>	<b>0,02</b>	<b>0,52</b>
	<b>Hábitat de origen</b>	<b>1</b>	<b>6,62</b>	<b>0,03</b>	<b>0,45</b>
	Herbivoría* Hábitat de origen	1	0,34	0,57	0,04
	Error	8			



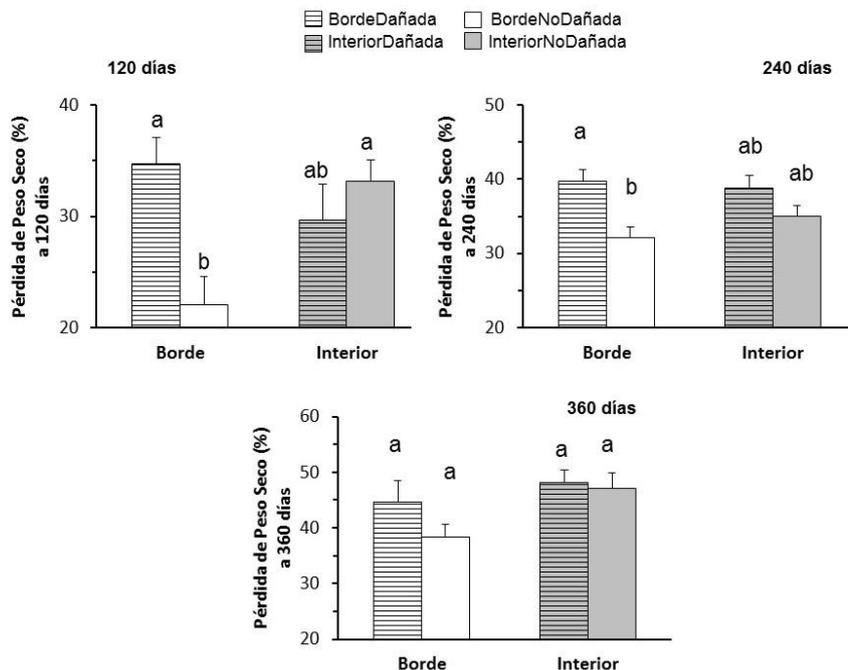
**Figura 5.3.** Calidad química de hojarasca de *C. lachnostachyus* proveniente del borde e interior de fragmentos de Chaco Serrano y presentando o no daño por insectos herbívoros (promedio  $\pm$  ES). Contenido de C (%) a), N (%) b) y relación C/N c). Barras grises: hojarasca proveniente del interior; barras blancas: hojarasca proveniente del borde; barras con rayas: hojarasca dañada; barras vacías: hojarasca no dañada. Letras diferentes indican diferencias significativas

### 5.6.2. Efectos del borde y de la herbivoría sobre la descomponibilidad de la hojarasca

La descomponibilidad fue afectada por el hábitat de origen y el daño por herbivoría, aunque las diferencias en descomponibilidad entre el hábitat de origen y el tratamiento de herbivoría disminuyeron a medida que avanzó la descomposición (Fig. 5.4). La descomponibilidad de *C. lachnostachyus* varió entre 21 % y 68 % después de un año de incubación, con un promedio de 45%, comparado con aproximadamente 30% de pérdida de peso seco a los 120 días de incubación, y cerca de 37% después de 240 días de incubación. En los dos primeros periodos de incubación, la hojarasca dañada se descompuso significativamente más rápido que las hojas no dañadas, pero sólo en la hojarasca proveniente del borde del bosque (Fig. 5.4a, Fig. 5.4b, y Tabla 2). La variación en la descomponibilidad a los 120 días de incubación estuvo mejor explicada por la interacción entre el hábitat de origen y el tratamiento de herbivoría (Tabla 2), con efectos opuestos de la herbivoría según el origen de la hojarasca: aumento de descomponibilidad con la herbivoría en el borde y disminución en el interior (Fig. 5.4a). Después de 240 días de incubación, la variación en la descomponibilidad de la hojarasca estuvo mejor explicada por el tratamiento de herbivoría que por el hábitat de origen (Tabla 2b). Después de un año de incubación, las diferencias entre hábitat de origen (borde/interior) y tratamiento de herbivoría (dañada/no dañada) no fueron significativas (Tabla 2; Fig. 5.4c).

**Tabla 2.** Resultados de modelos lineales examinando la relación entre el tratamiento de herbivoría (dañada/no dañada), posición de origen (borde/interior) y sus interacciones, en la descomponibilidad de *C. lachnostachyus* (% Pérdida de Peso Seco) en tres períodos del proceso de descomposición. El texto en **negrita** indica efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

		DF	F	p	Etacadrado parcial
Pérdida de Peso Seco (%)	<b>120 días</b>				
	Herbivoría	1	2,47	0,12	0,07
	Hábitat de origen	1	1,12	0,3	0,03
	<b>Herbivoría*Hábitat de origen</b>	<b>1</b>	<b>10,37</b>	<b>0,003</b>	<b>0,2</b>
	Error	33			
	<b>240 días</b>				
	<b>Herbivoría</b>	<b>1</b>	<b>8,2</b>	<b>0,007</b>	<b>0,2</b>
	Hábitat de origen	1	0,17	0,68	0,005
	Herbivoría*Hábitat de origen	1	0,9	0,35	0,03
	Error	33			
	<b>360 días</b>				
	Herbivoría	1	0,92	0,35	0,03
	Hábitat de origen	1	2,33	0,13	0,07
	Herbivoría*Hábitat de origen	1	0,6	0,45	0,02
	Error	33			



**Figura 5.4.** Descomponibilidad (% de Pérdida de Peso Seco) de la hojarasca de *C. lachnostachyus* dañada y no dañada por herbívoros, procedente del borde e interior de bosques de Chaco Serrano fragmentado (media  $\pm$  ES), a 120 a), 240 b) y 360 c) días de incubación. Barras grises: hojarasca proveniente del interior; barras blancas: hojarasca proveniente del borde; barras con rayas: hojarasca dañada; barras vacías: hojarasca no dañada. Letras diferentes indican diferencias significativas

## 5.7. Discusión

En este capítulo se exploraron los efectos del ambiente de borde del bosque fragmentado y de la herbivoría, sobre la calidad química y descomponibilidad de la hojarasca de *Croton lachnostachyus*, una especie muy abundante y común en los sitios de estudio. Este es uno de los primeros estudios que considera conjuntamente dos procesos que ocurren en diferentes niveles del ecosistema (dosel y suelo), en el contexto de la dinámica de los ambientes de borde. En este trabajo se detectó que tanto el hábitat de origen (borde o interior) como la herbivoría, particularmente por masticadores, (hojas dañadas o no dañadas) afectaron la calidad química y descomponibilidad de la hojarasca. Los efectos del hábitat de origen fueron más influyentes en la calidad química, mientras que los efectos del daño por herbivoría estuvieron más marcados en la descomponibilidad de la hojarasca, y disminuyeron al avanzar el proceso de descomposición.

A continuación se discuten estos resultados en el marco de las distintas expectativas planteadas.

### 5.7.1 Efectos del borde, herbivoría y descomponibilidad de la hojarasca

De acuerdo a lo que se esperaba, la hojarasca proveniente del borde presentó mayor concentración de C en comparación con la hojarasca del interior, lo que podría deberse al incremento en la radiación solar usualmente asociado a los bordes de los fragmentos (Roberts & Paul, 2006; Ishino *et al.*, 2012). Por otro lado, los cambios microclimáticos en el borde del bosque y la herbivoría determinaron un incremento en el contenido de N en la hojarasca, que alcanzó valores máximos en las hojas dañadas del borde y mínimos en las hojas sanas del interior. El efecto de la herbivoría en este sentido, coincidiría con lo esperado si el daño causado por los insectos favoreciera la abscisión foliar temprana, evitando la reabsorción del N por parte de la planta (Hunter, 2001). Cabe señalar que el mayor contenido de N observado en las hojas dañadas por herbívoros, podría reflejar, al menos en parte, una mejor calidad inicial (previo a la herbivoría) ya que los herbívoros suelen preferir, precisamente, hojas ricas en N. Sin embargo, el N no se presentó como un factor determinante de los patrones de herbivoría en *C. lachnostachyus* en Chaco Serrano fragmentado (Rossetti *et al.*, 2014). Por su parte, el efecto positivo del borde sobre el contenido de N podría estar relacionado con niveles fotosintéticos más

elevados, ya que plantas que crecen en lugares luminosos tienden a presentar mayores niveles de fotosíntesis, en comparación con aquellas que crecen en lugares sombríos (Givnish, 1988; Roberts & Paul, 2006). Las variaciones en calidad química del material vegetal senescente concuerdan en general con lo encontrado por Rossetti y colaboradores en hojas verdes de esta misma especie (Rossetti *et al.*, 2014), apoyando la hipótesis de que los cambios en calidad química en las hojas verdes se trasladan a las hojas senescentes (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000).

De acuerdo con las expectativas planteadas, las hojas con daño por herbívoros presentaron mayor descomponibilidad en comparación con las no dañadas, aunque esto dependió del tiempo de incubación y del hábitat de origen. Los resultados indican que la herbivoría facilitó la descomponibilidad de la hojarasca proveniente del borde de los fragmentos, particularmente en las primeras etapas de incubación, diluyéndose este efecto en la etapa final. En el borde, las hojas sanas presentaron altos valores de C (posiblemente como consecuencia de las condiciones microclimáticas), elemento usualmente asociado a compuestos vegetales de difícil descomposición como celulosa y lignina (Berg & McClaugherty, 2008). Estas hojas presentaron a su vez la menor descomponibilidad en las etapas iniciales de incubación, mientras que las hojas dañadas del mismo origen se descomponían a de manera similar a la hojarasca del interior, sugiriendo un efecto acelerador de la herbivoría sobre la descomposición, que compensaría el efecto negativo de la concentración de C.

El efecto de la herbivoría incrementando la descomponibilidad de la hojarasca del borde, podría estar relacionado con su mayor contenido de N, apoyando la hipótesis del mecanismo de aceleración por retención del N al evitar su reabsorción (Hunter, 2001; Chapman *et al.*, 2003). Ha sido ampliamente reconocido el papel importante que pueden desempeñar los insectos herbívoros en el proceso de descomposición de la hojarasca al aumentar (Chapman *et al.*, 2003) o disminuir (Schweitzer *et al.*, 2005; Crutsinger *et al.*, 2007;) la calidad del sustrato a descomponer. Aunque también se han encontrado resultados donde no ha existido una asociación, o la misma fue muy débil entre la herbivoría por insectos y la calidad química del material vegetal (Kurokawa & Nakashizu, 2008; Silva & Vasconcelos, 2011). Por otra parte, también es posible que en el efecto acelerador de la herbivoría sobre la descomponibilidad esté involucrado, independientemente de los cambios en la calidad química de la hojarasca, el “mecanismo

de facilitación mecánica”. Este mecanismo se basa en que el daño mecánico de la hojarasca realizado por los insectos al alimentarse, puede facilitar o promover la colonización por microorganismos y así, incrementar la descomponibilidad de la hojarasca (Cárdenas & Dangles, 2012).

### 5.7.2. Conclusiones

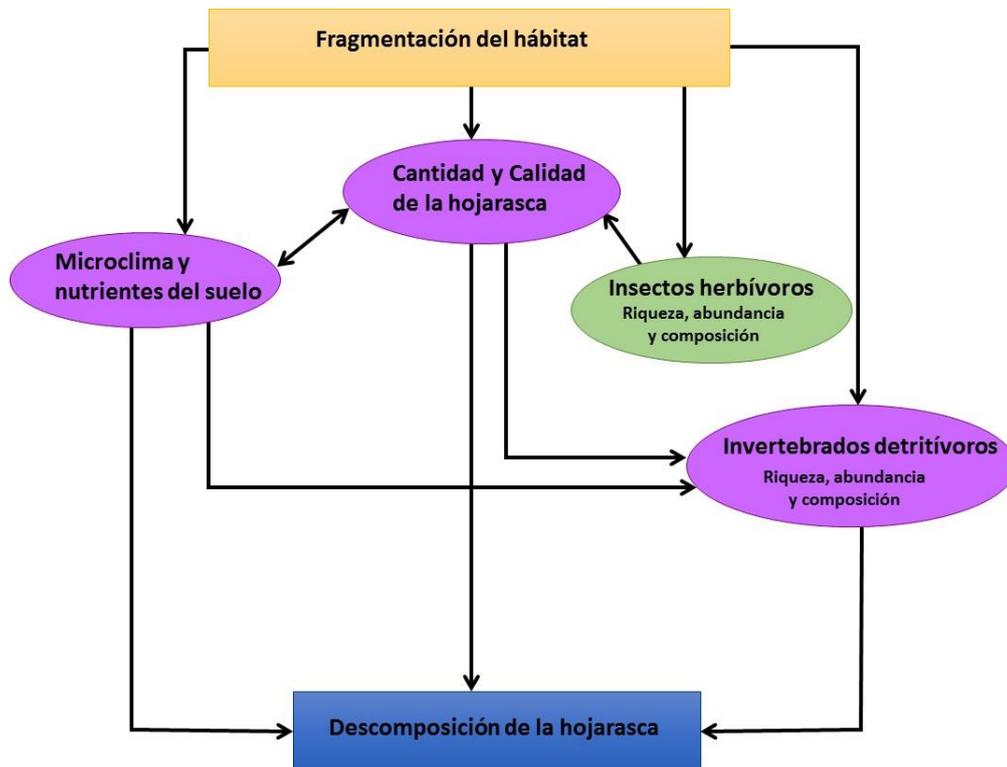
Este estudio demuestra la importancia de considerar la herbivoría en los estudios de descomposición de la hojarasca y abre interrogantes sobre la complejidad del efecto de borde. Los resultados muestran que las condiciones microclimáticas del borde pueden afectar la calidad química de la hojarasca, aumentando el contenido de C y N en comparación con la hojarasca del interior. Además, el estudio aporta evidencia de que la herbivoría por insectos afecta la descomponibilidad de la hojarasca, particularmente en el borde. El mayor impacto de la herbivoría como acelerador de la descomposición en borde, contribuiría a homogeneizar este proceso dentro de los fragmentos de bosque.

Teniendo en cuenta que los bordes pueden convertirse en el hábitat dominante del paisaje, y la importancia que juegan los procesos de herbivoría y descomposición de la hojarasca para las comunidades vegetales y el funcionamiento de los ecosistemas, sería necesario abordar estudios donde simultáneamente se incluyan interacciones multitróficas entre las plantas, herbívoros y organismos descomponedores y detritívoros en el proceso de descomposición.



# CAPÍTULO 6

## DISCUSIÓN GENERAL



## 6.1. Introducción

Se estima que el cambio de uso de la tierra es uno de los componentes del cambio global que mayor impacto tendrá en la biodiversidad y en el funcionamiento de los ecosistemas en los próximos años, superando incluso a los efectos del cambio climático o el aumento en las concentraciones de dióxido de carbono (Sala *et al.*, 2000; Tylianakis *et al.*, 2008). Entre las consecuencias de este cambio de uso de la tierra se puede mencionar la disminución en la biodiversidad (Foley *et al.*, 2005) y la alteración en la provisión de servicios ecosistémicos (Mitchell *et al.*, 2014); como resultado de la pérdida, modificación y fragmentación del hábitat.

A nivel mundial, las regiones tropicales y subtropicales secas de América Latina son las más amenazadas por la deforestación (Aide *et al.*, 2013). Esto se debe principalmente a la expansión agrícola y al cultivo de pasturas para el ganado, como consecuencia de la creciente demanda global de alimento. Dentro de Argentina, en particular en la provincia de Córdoba, el bosque Chaqueño Serrano se está deteriorando a una tasa sin precedente, con una cobertura actual menor al 5% de su cobertura original (Zak *et al.*, 2004). Además, la superficie cubierta no posee una configuración continua sino que se ha visto reducida a un mosaico de fragmentos aislados de bosque y matorral, alternando con áreas urbanas y tierras cultivadas (Zak *et al.*, 2008; Hoyos *et al.*, 2013).

Un proceso ecosistémico clave y escasamente abordado en estudios de fragmentación de bosques es la descomposición de la hojarasca. Este proceso es esencial ya que representa el principal aporte de materia orgánica al suelo y de nutrientes para el crecimiento de las plantas, al mismo tiempo que es una fuente fundamental de CO<sub>2</sub> atmosférico (Bardgett, 2005; Wardle *et al.*, 2002). Se estima que el flujo anual de carbono que circula a través de la descomposición es de alrededor de  $60 \cdot 10^{12}$  Tg/año y del nitrógeno de  $400 \cdot 10^{12}$  Tg/año. Si la descomposición no tuviera lugar, gran cantidad de desechos orgánicos se acumularían en los ecosistemas, los nutrientes quedarían secuestrados en el suelo como parte de complejas moléculas orgánicas inaccesibles para las plantas, además se desencadenaría una reducción notable en la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico que se haría inhabitable para muchos de los actuales seres vivos. Si bien esto nunca ocurrió en la naturaleza, hubo periodos como el Carbonífero (alrededor de 280 millones de años atrás) cuando la

descomposición no se mantuvo a la misma velocidad que la producción primaria, lo que desencadenó una gran acumulación de carbono y nitrógeno en el sistema (Chapin *et al.*, 2002).

La descomposición de la hojarasca está regulada por distintos factores que actúan en orden jerárquico (Meentemeyer, 1978; Swift *et al.*, 1979): las condiciones físicas del medio (p. ej. la temperatura y la humedad; Coûteaux *et al.*, 1995), la calidad de la hojarasca en descomposición (p. ej. su relación C/N o su relación lignina/N; Cornelissen *et al.*, 1999) y la estructura y abundancia de los organismos descomponedores (p. ej. bacterias y hongos) y detritívoros (p.ej. invertebrados del suelo; Gonzalez & Seastedt, 2001). Estos tres factores pueden verse alterados como resultado de las diferencias de tamaño entre distintos fragmentos de bosque, así como debido al efecto borde. Por un lado, el *área del fragmento*, como consecuencia de la reducción del hábitat y su efecto en los tamaños poblacionales y en las tasas de extinción local de distintas especies (TEBI, TMP; TMC, Capítulo 1, Sección 1.2, Apéndice 1.10), puede influir en la riqueza, composición y abundancia de las comunidades de plantas, herbívoros y detritívoros (Hill & Curran 2001; Mathhies *et al.*, 2004; Cagnolo *et al.*, 2006; 2009, Didham *et al.*, 1998; Trumbo & Bloch, 2001; Götmark *et al.*, 2008). Por otra parte, las alteraciones en el *hábitat de borde* pueden afectar la riqueza, composición y abundancia de estos organismos directamente (p.ej. favoreciendo o desfavoreciendo la salida, llegada y establecimiento de propágulos, o llegada y salida de los invertebrados, Harper *et al.*, 2005; Ewers & Didham, 2006). Al mismo tiempo, el hábitat de borde suele poseer características microclimáticas y nutrientes del suelo diferentes a los del resto del fragmento, como consecuencia de la influencia directa de la matriz así como de la estructura de la vegetación en el borde (Gehlhausen *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2010). Las diferencias en la estructura y composición de la vegetación pueden determinar diferencias en la calidad y la cantidad de hojarasca que se deposita sobre el suelo (Noble, 2013), la cual también puede ser afectada por la riqueza, composición, abundancia y actividad de los herbívoros (a través de su efecto sobre la vegetación viva), así como por el microclima y los nutrientes del suelo, y afectar a su vez afectar a las comunidades de detritívoros y descomponedores (Schessl *et al.*, 2008) (Ver Capítulo 1 para un esquema/diagrama de estas relaciones, Fig. 1.1).

Hasta el momento, existen menos de una decena de trabajos que han evaluado los efectos de la fragmentación sobre la descomposición, siendo más raros aun los que evalúan la interacción entre distintos componentes de la fragmentación en relación a este proceso. De estos últimos, casi un 75% se concentran en bosques tropicales. Por otra parte, pese a que la fragmentación del bosque tiene el potencial de afectar los tres controles de la descomposición, tan sólo un trabajo evalúa los efectos de la fragmentación en los tres controles de la descomposición al mismo tiempo (Noble, 2013).

En la presente Tesis se propuso el desafío de evaluar cómo y a través de qué mecanismos (microambiente del suelo, calidad de la hojarasca y fauna del suelo) el área de los fragmentos y el hábitat de borde podrían estar afectando la descomposición de la hojarasca en fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano. Tal como se desprende de la síntesis bibliográfica del párrafo anterior, esta Tesis representa un trabajo pionero en un tema en el que, pese a su importancia, los estudios empíricos son extremadamente escasos. En particular, el abordaje simultáneo de los tres controles de la descomposición es novedoso a la vez que necesario para evaluar si existen interacciones (sinérgicas o antagónicas) entre los tres controles principales del proceso de descomposición. En esta Tesis, se evaluaron los efectos de la fragmentación del bosque sobre la calidad química de la hojarasca que llega al suelo en el Capítulo 2, sobre el microclima y los nutrientes en el Capítulo 3, y los invertebrados del suelo en el Capítulo 4, y los efectos de cada uno de estos controles sobre la descomposición de la hojarasca en su respectivo Capítulo. Por último, en el Capítulo 5, se evaluaron además las consecuencias del efecto borde en las interacciones que ocurren entre procesos en el dosel (herbivoría por insectos) y el suelo (descomponibilidad).

## **6.2. Síntesis de los principales resultados obtenidos (Capítulos 2 a 5)**

Con respecto al efecto de la fragmentación sobre la calidad de la hojarasca y su descomponibilidad, evidencias de un estudio previo en los fragmentos de estudio indicaban una mayor cobertura de gramíneas en los bordes de los fragmentos (Cagnolo *et al.*, 2006). En virtud de esto se esperaba que la hojarasca generada en los bordes poseería un mayor contenido de celulosa y hemicelulosa, menor contenido de

lignina y/o menor contenido de N en esos bordes, debido a las características típicas de la hojarasca de las gramíneas en general (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000; Vaieretti *et al.*, 2005; Poca *et al.*, 2014). A su vez, debido a que el hábitat de borde sería dominante en los fragmentos más pequeños, se esperaba que la hojarasca de estos últimos presentara características similares a las de los bordes de los fragmentos. En esta Tesis se observaron cambios, aunque de pequeña magnitud, en la calidad química de la hojarasca que llega al suelo, sólo la concentración de celulosa fue significativamente mayor en la hojarasca proveniente del borde, mientras que la lignina disminuyó a medida que se redujo el área de los fragmentos (Capítulo 2, Fig. 6.1). Por último, y en línea con la baja variabilidad observada en la calidad de la hojarasca, la descomponibilidad de la misma también fue poco variable, y no se relacionó con el área del fragmento ni con la posición borde/interior (Capítulo 2; Fig. 2.1 y 2.2). En definitiva, los efectos del borde y del tamaño del bosque detectados en algunos indicadores de calidad de la hojarasca no se reflejaron en la descomponibilidad de la misma.

Con respecto al efecto de la fragmentación en la cantidad de hojarasca que llega al suelo, estudios previos en fragmentos del bosque del Chaco Serrano no han reportado cambios significativos en la biomasa total de la vegetación (Cagnolo *et al.*, 2006). A su vez, en bosques templados el aporte de hojarasca al suelo no difirió entre fragmentos de distinto tamaño (Billings & Gaydess, 2008). En concordancia con esto, en esta Tesis, no se encontró relación entre el aporte de hojarasca acumulado y el área del fragmento a lo largo de todo el período de recolección (Capítulo 2, Fig. 6.4a). Sin embargo, se detectó una mayor cantidad de hojarasca aportada en los fragmentos más pequeños al inicio de la época de caída de hojarasca, y mayor cantidad de material aportado en los fragmentos más grandes al finalizar la época de caída (Capítulo 2; Fig. 2.4b). Posiblemente estas diferencias observadas en la caída de hojarasca entre los fragmentos más pequeños y los más grandes podrían reflejar variaciones sutiles en la composición de la vegetación a lo largo del gradiente del área, que a su vez podrían generar diferencias en la fenología de caída de hojarasca. Por otra parte, si las condiciones de menor humedad, mayor aridez y mayor variabilidad térmica, típicas del borde, fueran predominantes en los fragmentos de menor tamaño al principio de la

época de caída, podría acelerarse el proceso de caída de hojarasca en comparación con bosques de mayor tamaño (Sizer *et al.*, 2000).

Con respecto al efecto del área del fragmento y del hábitat de borde sobre el microambiente del suelo, y el efecto de este microambiente sobre la descomposición de un sustrato común, se esperaba encontrar el mismo patrón observado en otros bosques fragmentados tropicales y templados (p. ej. Saunders *et al.*, 1992 y bibliografía allí citada). En esos trabajos se encontró que la humedad del suelo era menor en el borde en comparación con el interior. Además, debido a la mayor dominancia del hábitat de borde en los fragmentos más pequeños, se esperaba que la humedad disminuyera con el área del fragmento. En esta Tesis se observó que la humedad disminuyó a medida que se redujo el tamaño de los fragmentos, pero no por el mecanismo propuesto, ya que la humedad no varió entre el borde e interior de los fragmentos (Capítulo 3; Fig. 3.4d). Cambios en la estructura de la vegetación debido a la reducción del área de los fragmentos podrían estar involucrados en el patrón de humedad aquí observado. Por ejemplo, se ha observado que una disminución del área basal de árboles en los fragmentos pequeños (Echeverría *et al.*, 2007) podría ocasionar que llegue mayor insolación al suelo, y consecuentemente en menor humedad (Adams, 2010).

Considerando a su vez, que la matriz agrícola que rodea a los fragmentos de estudio puede ser fertilizada se esperaba que los nutrientes del suelo, en particular el N y el P (Hobbs & Huenneke, 1992), fuesen mayores en el borde respecto al interior (y en fragmentos más pequeños respecto a los fragmentos de mayor tamaño). En esta Tesis, sin embargo, se encontró mayor MO y N total en el interior de los fragmentos; Capítulo 3, Fig. 3.2), descartando la hipótesis de un aporte significativo de estos nutrientes desde la matriz. Según los resultados presentados en el Capítulo 2, las variaciones en la calidad de hojarasca tampoco estarían explicando el menor contenido estos nutrientes en los bordes, lo cual podría estar relacionado en cambio con una disminución en la tasa de descomposición en este hábitat.

Finalmente, y como resultado de las variaciones en los factores hasta aquí mencionados, se esperaba que la descomposición de un sustrato común fuera menor en el borde de los fragmentos en comparación con el interior (asociado a menor humedad) y que disminuyera con el área del fragmento (asociado a un incremento del

hábitat de borde y su efecto sobre las variables microambientales). Los resultados solo apoyaron la segunda predicción (Capítulo 3, Fig. 3.5), indicando que el microclima del suelo, en particular la humedad, estaría ejerciendo un control en la descomposición a lo largo del gradiente de fragmentos del Chaco Serrano (Fig. 6.1).

Con respecto al último factor controlador de la descomposición, es decir, a los invertebrados detritívoros, evidencias previas en nuestros sitios de estudio indicaban que la disminución del área del bosque estaba asociada a una mayor abundancia (Moreno *et al.*, 2013), riqueza y diversidad de insectos epigeos (Molina *et al.*, 2006), incluyendo grupos que podrían estar involucrados en el proceso de descomposición. Además, se registró mayor riqueza y diversidad de estos insectos epigeos en el borde en comparación con el interior del bosque (Molina *et al.*, 2006). Estos patrones se corroboraron parcialmente en esta Tesis. En las bolsitas de descomposición, la abundancia total de invertebrados de suelo capturados también fue mayor en los bordes, aunque no presentó relación con el área del fragmento (Fig. 6.1, Capítulo 4, Fig. 4.4). Esto corrobora la hipótesis de que las especies de macroinvertebrados generalistas de hábitat pueden llegar desde la matriz y colonizar los hábitat de borde (Laurance *et al.*, 2002; Ewers & Didham, 2006). La ausencia de relación con el área del fragmento, podría ser evidencia de que el tamaño de los fragmentos que usualmente se utilizan en los estudios de fragmentación en los que se evalúan poblaciones vegetales y de otros animales de mayor tamaño serían lo suficientemente grandes para proporcionar todos los requerimientos de los organismos del suelo para vivir y desarrollarse (Heiniger *et al.*, 2014). Por otra parte, la mayor abundancia de los invertebrados detritívoros en los bordes no estuvo asociada a una mayor descomposición del sustrato común en esta posición, aunque, independientemente del efecto borde, la abundancia de detritívoros se asoció a la descomposición del sustrato común (Fig. 6.1, Capítulo 4, Fig. 4.7a).

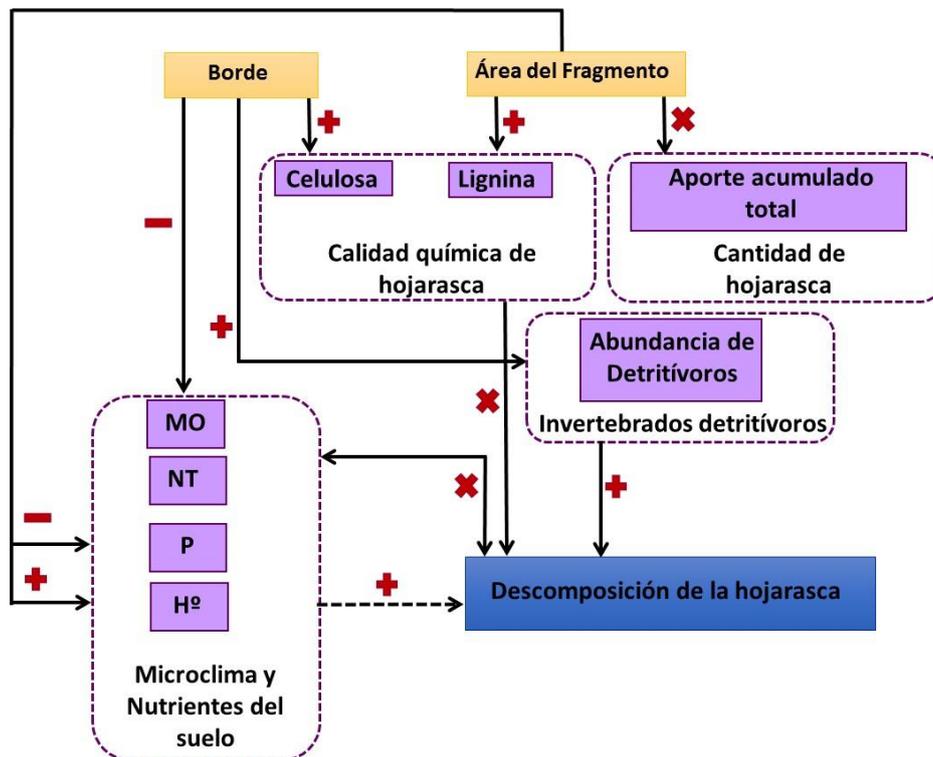
Observando el conjunto de los resultados de esta Tesis hasta aquí mencionados, se puede establecer las siguientes conclusiones parciales:

a) Ninguno de los componentes de la fragmentación analizados estaría afectando de manera relevante la calidad química o la descomponibilidad asociada de la hojarasca de los fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano analizados.

- b) Fragmentos de mayor tamaño presentarían mayor humedad de suelo, pero este patrón no estaría explicado por una mayor proporción de borde en los mismos, ya que la posición dentro del fragmento no generó diferencias en humedad.
- c) El efecto borde favoreció la abundancia de invertebrados detritívoros y la misma fue independiente del área.
- d) El patrón de descomposición del sustrato común estuvo asociado a la humedad del suelo (disminuyendo con el área del fragmento) y a la abundancia de invertebrados detritívoros (aunque ésta no mostró asociación con el área del fragmento).

Por último, en esta Tesis se exploraron posibles interacciones entre la herbivoría del dosel del bosque y la descomponibilidad de la hojarasca producida por ese dosel. En particular, se abordaron los efectos del borde y de la herbivoría sobre la calidad y descomponibilidad de la hojarasca de una especie seleccionada como modelo (*Croton lacnostachyus*). Un estudio previo indicaba mayor contenido de C y N en hojas verdes de plantas de *C. lacnostachyus* creciendo en los bordes (Rossetti *et al.*, 2014). Como estos atributos en las hojas verdes pueden persistir en la hojarasca y afectar su descomposición (Cornelissen *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2000) se esperaba que la hojarasca de *C. lacnostachyus* proveniente del borde del bosque poseyera mayor contenido de C y menor tasa de descomponibilidad, en comparación con hojarasca del interior. Por otra parte se esperaba que la hojarasca con daño por insectos herbívoros presentara mayor contenido de N y tasas de descomponibilidad más elevadas, suponiendo un “efecto acelerador” (Chapman *et al.*, 2006). Los resultados de esta Tesis mostraron que la calidad de las hojas verdes (Rossetti *et al.* 2014) se reprodujo en la hojarasca, que en el borde presentó mayor C y N en comparación con la hojarasca del interior (Capítulo 5, Fig. 5.3). Por otra parte, la hojarasca dañada del borde presentó mayores concentraciones de C y N en comparación con la hojarasca no dañada del borde y las dañadas y no dañadas del interior. Sin embargo, la variación en descomponibilidad no fue la explicada por la calidad química, sino por la herbivoría, particularmente en el hábitat de borde de los fragmentos. Los resultados de este Capítulo apoyan la propuesta de una interacción entre procesos del suelo y del dosel, al mostrar que la herbivoría por insectos facilita la descomposición de la hojarasca, particularmente en las primeras etapas de

descomposición (Chapman, 2006). Además, el efecto acelerador de la herbivoría se manifestaría particularmente en los bordes de los fragmentos. Este es el primer estudio que analiza los efectos del borde y la herbivoría de manera combinada sobre la calidad y descomponibilidad en bosques fragmentados. Teniendo en cuenta que casi el 80 % de las hojas que llegan al suelo en estos bosques fragmentados presentan indicios de herbivoría (Cabrera 2011) esto podría tener importantes consecuencias en el proceso de descomposición.



**Figura 6.1.** Esquema general que indica en qué casos hubo efectos del área del fragmento o del hábitat borde sobre controles de la descomposición, y también en qué casos existió relación entre esos controles y la descomposición de la hojarasca. En líneas punteadas se indican cuando siguieron los mismos patrones, pero no fue posible establecer un efecto significativo. Los signos + señalan efectos positivos del área del fragmento o del borde sobre los controles de la descomposición, como así también entre estos controles y la descomposición. Mientras que los signos – señalan los efectos negativos y los signos x indican falta de efecto. No se muestran los resultados obtenidos para el Capítulo 5 (efectos de la herbivoría y del borde sobre la calidad y descomponibilidad de la hojarasca) a fin de mostrar más claramente las relaciones encontradas.

### 6.3. ¿Cómo se relacionan los controles de la descomposición con la descomposición de la hojarasca tal cual se deposita en el suelo en fragmentos de bosque?

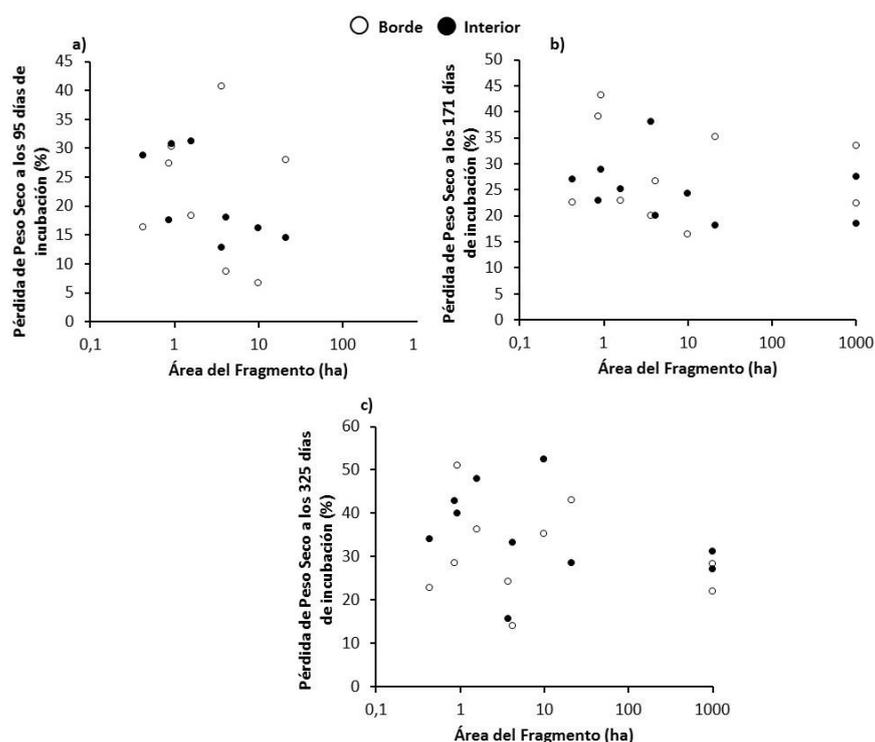
Cómo se desprende del resumen del apartado anterior, los Capítulos 2-5 abordaron los efectos del área del fragmento y del borde sobre los distintos controles de la descomposición (calidad química, microclima y nutrientes del suelo e invertebrados detritívoros), y como estos controles afectan la descomponibilidad para el caso del primer control, y descomposición de un sustrato común para los últimos dos controles. Queda entonces por explorar como estos componentes de la fragmentación afectan a la descomposición de la hojarasca tal cual se deposita en el suelo. Es decir, como interactúan estos controles que están actuando simultáneamente. La evaluación de la descomposición que se produce en un sistema incubada en el mismo sistema en el que se produce es considerada la estimación más cercana a la descomposición tal como ocurre naturalmente (Quested *et al.*, 2005; Poca *et al.*, 2015).

A lo largo de los 325 días que duró la incubación realizada en cada fragmento, de la hojarasca producida en los mismos fragmentos, se observó una descomposición (pérdida de peso seco) de entre 15 y 50 %. El promedio en la primera fecha de incubación (95 días) fue de 26 %, y en la siguiente (171 días), fue de 33 %. Este patrón de descomposición se analizó a través de modelos lineales mixtos para evaluar el efecto del tamaño del fragmento y la posición dentro del mismo en el patrón (Fig. 6.2, Tabla 6.1, para detalles metodológicos ver Anexo 6.1). No se encontró asociación directa entre la descomposición *in situ* y el área del fragmento. Tampoco se encontraron diferencias significativas entre la descomposición *in situ* en el borde vs el interior.

Si bien no se detectó un efecto ni de la reducción del área ni del borde sobre el patrón de descomposición *in situ*, se exploró mediante un modelo teórico (modelo de ecuaciones estructurales (Fig. 6.3) la posibilidad de que esta falta de asociación entre la descomposición *in situ* y el área o la posición estuviera ocultando efectos de la fragmentación sobre los controles de la descomposición, que pudieran anularse o compensarse entre sí.

El modelo teórico incluyó los efectos del borde y del área del fragmento sobre el microclima y sobre los nutrientes del suelo, sobre la calidad química de la hojarasca

y sobre la abundancia de invertebrados detritívoros. Sólo se consideraron en el modelo las variables con efectos significativos sobre la descomposición *in situ* identificadas en Capítulos anteriores. A su vez, se consideraron las relaciones indirectas que pueden ocurrir entre estos factores controladores de la descomposición (p. ej. influencia de calidad de hojarasca en nutrientes del suelo que podrían estimular la descomposición; para más detalle metodológico ver Anexo 6.1).



**Figura 6.2.** Relación entre la descomposición *in situ* al cabo de 95 días (a), 171 días (b) y 325 días (c) de incubación y el área de 12 fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano considerando la posición borde/interior dentro del mismo.

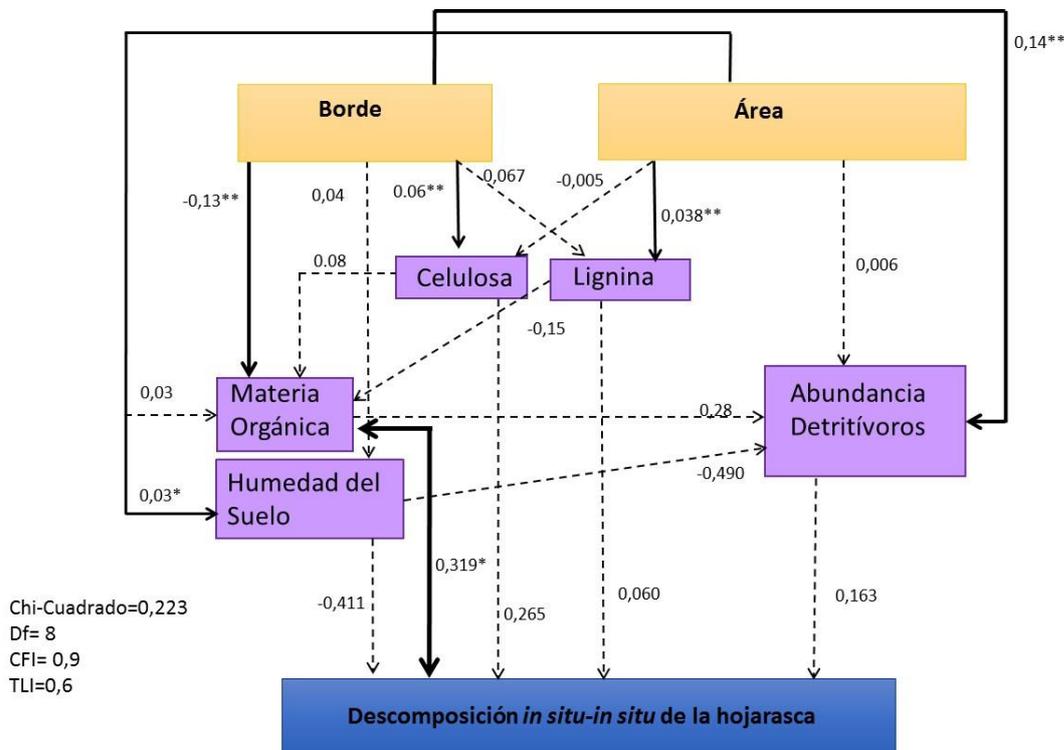
**Tabla 6.1.** Resultados del modelo lineal mixto examinando la relación entre área del fragmento, la posición (borde/interior), tiempo de incubación (95, 171 y 325 días) y la tasa de descomposición *in situ*. Posición, tratamiento y tiempo de incubación fueron modelados como efectos fijos, mientras que el sitio (identidad del fragmento) como efecto aleatorio. En negrita se indican efectos significativos ( $p < 0,05$ ).

	Estimador $\pm$ SE	DF	F	P
Intercepto	0,42 $\pm$ 0,03	58	825,01	<0,0001
Área del Fragmento	-0,02 $\pm$ 0,01	10	2,05	0,18
Posición	0,01 $\pm$ 0,02	58	0,35	0,55
<b>Tiempo de incubación</b>	<b>0,0006<math>\pm</math> 0,0001</b>	<b>58</b>	<b>20,95</b>	<b>&lt;0,0001</b>

La evaluación del modelo teórico mediante ecuaciones estructurales corroboró los patrones, e incluso algunas tendencias, identificados en el análisis de los factores por separado realizado dentro de cada uno de los Capítulos anteriores (Fig. 6.3). El borde del fragmento fue el que tuvo más efectos significativos, y de mayor magnitud, sobre los controles de la descomposición: sobre la abundancia de detritívoros, sobre la materia orgánica del suelo, y sobre el componente celulosa de la calidad de la hojarasca. Sin embargo, de esos efectos, sólo el efecto sobre la materia orgánica del suelo se habría traducido en efectos sobre la descomposición *in situ*. Por su parte, el área del fragmento determinó la humedad del suelo y la concentración de lignina de la hojarasca, pero esos factores no ejercieron efectos significativos sobre la descomposición *in situ*.

En síntesis, el modelo de ecuaciones estructurales sugiere que, en el borde de los fragmentos, hay menor contenido de materia orgánica en el suelo, mayor abundancia de detritívoros y la hojarasca producida tiene mayor contenido de celulosa. De estos factores, sólo el contenido de MO del suelo se asoció positivamente con la descomposición *in situ*. Debe tenerse en cuenta que esta asociación positiva puede significar tanto que un mayor contenido de MO en el suelo estimula la actividad de los descomponedores (Brussard, 1998) y así la descomposición de la hojarasca *in situ*, como que una mayor descomposición de la hojarasca *in situ* estimula la formación de mayor cantidad de MO en el suelo (Berg & Laskowski, 2005). Con respecto al área de los fragmentos, el modelo de ecuaciones estructurales sugirió que el área del fragmento afectó positivamente el contenido de lignina de la hojarasca producida y la humedad gravimétrica del suelo (Fig. 6.3). Sin embargo, en ambos casos, estos controles de la descomposición, no estarían ejerciendo un efecto significativo sobre la descomposición *in situ* (Fig. 6.3). Es decir, en esta Tesis se encontró que la estimación de la descomposición en los fragmentos de Chaco Serrano, en las condiciones más aproximadas a la realidad, no estuvo afectada por el área del fragmento ni por la posición de origen borde/interior, pese a existir cambios en los controles de la descomposición. El análisis integrando posibles vías directas e indirectas sugiere que la falta de asociación entre fragmentación y descomposición no encubriría efectos antagónicos o compensatorios sobre los distintos controles, sino que los cambios

operados sobre estos controles no alcanzarían una magnitud suficiente para alterar las tasas finales de descomposición.



**Figura 6.3.** Modelo de ecuaciones estructurales relacionando los efectos directos e indirectos de los controles de la descomposición considerando los efectos del área del fragmento y del hábitat de borde sobre estos controles. El grosor y los números de la línea indica la magnitud estandarizada de cada efecto y los asteriscos y líneas continuas denotan relaciones significativas: P\*\*<0,05; P\*\*\*<0,005. Las líneas punteadas indican relaciones no significativas

#### 6.4. Consideraciones finales

Los resultados de esta Tesis corroboran que la fragmentación del bosque tendría consecuencias sobre varios controles de la descomposición. Sin embargo, la magnitud de los cambios generados no sería suficiente para generar cambios en la descomposición real de la hojarasca (aquí medida como descomposición *in situ*). En los fragmentos de Bosque Chaqueño Serrano analizados, la fragmentación produciría su principal efecto sobre la descomposición a través de los cambios generados en el microambiente donde se desarrolla la descomposición (incluyendo microclima, nutrientes y organismos de suelo). Por ejemplo, incrementos en la humedad del suelo y en la abundancia de detritívoros explicarían las variaciones en la descomposición del sustrato común, pero solo la humedad explicaría la relación de esta descomposición

con el tamaño de los fragmentos. Sin embargo, tales factores no afectarían la descomposición de la hojarasca *in situ* a lo largo del gradiente de tamaño. La descomposición de la hojarasca *in situ*, sólo estaría asociada a la MO del suelo, que a su vez fue afectada esencialmente por las condiciones de borde. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que está última a su vez puede ser tanto un factor controlador de la descomposición como una consecuencia de este proceso. Los resultados de esta Tesis aportan nuevas evidencias sobre las relaciones entre los componentes de la fragmentación del paisaje y la descomposición de la hojarasca, incorporando un nuevo sistema de bosque (subtropical seco) a las evidencias de trabajos anteriores (p.ej. tropical, templado).

En fragmentos de bosques serranos existen evidencias de los efectos negativos de la reducción del área del fragmento sobre la riqueza de plantas e insectos (Cagnolo *et al.*, 2009) y algunos procesos de interacciones biológicas como la herbivoría y parasitismo (Valladares *et al.*, 2006). Mientras que en otros casos, algunas propiedades (riqueza de insectos polinizadores, riqueza y abundancia de aves) y procesos (polinización en toda la comunidad de plantas, dispersión de semillas y frugivoría) no se ven afectadas por la reducción del área del fragmento (Galletto *et al.*, 2007; Díaz Velez, 2014). Una de las explicaciones a la ausencia del efecto del área del fragmento en la polinización fue atribuida a que los polinizadores tendrían la capacidad de desplazarse entre los fragmentos atravesando la matriz y explotar recursos florales en los distintos fragmentos. Para el caso de las aves, la autora sugiere que el conjunto de fragmentos de bosque chaqueño serrano está manteniendo una meta-comunidad de aves frugívoras y dispersoras de semillas, donde los recursos para alimentarse, nidificar, etc., están distribuidos espacialmente entre los fragmentos, de manera que los remanentes de bosque se hallan conectados funcionalmente por estos ensambles de aves.

Descartando posibles problemas metodológicos (ver Anexo 6.5.2), la conclusión principal a la que se arriba como producto de los resultados encontrados y su interpretación en el contexto de la literatura y de estudios previos en la zona indica lo siguiente:

- a) Los dos componentes de la fragmentación analizados (tamaño del fragmento y posición borde/interior) afectan a algunos de los controles de la descomposición pero los cambios generados son de pequeña magnitud.
- b) Pese a estos cambios en los controles de la descomposición, este proceso no está asociado al tamaño de los fragmentos ni difiere entre el borde y el interior de los mismos fragmentos.
- c) En base a los puntos a y b se puede decir que el proceso de fragmentación no estaría afectando las etapas del proceso de descomposición analizadas en esta Tesis.

## 6.5. Anexo

### 6.5.1. Materiales y Métodos

#### 6.5.1.1. Área de Estudio

El experimento de la descomposición *in situ* se realizó en los 12 fragmentos de bosque chaqueño serrano descritos en el Capítulo 1 (sección 1.8.1). Sin embargo, para analizar la relación entre este patrón de descomposición *in situ* y los factores controladores de la descomposición mediante el modelo de ecuaciones estructurales, se utilizaron aquellos fragmentos en los cuales se contaba con todas las mediciones de estos factores (microclima y nutrientes del suelo, calidad química y organismos detritívoros). Así se utilizaron 10 fragmentos a lo largo del gradiente de tamaño de 0,43 ha a más de 1000 ha, en los cuales el resto de los componentes de la fragmentación (aislamiento, composición de la matriz) se mantuvo constante. Los fragmentos fueron seleccionados a través de imágenes digitales satelitales (Landsat Thematic Mapper) tal como se detalla en el Capítulo 1.

#### 6.5.1.2. Descomposición *in situ-in situ*

Se recolectó hojarasca producida en cada uno de todos los fragmentos de Chaco Serrano seleccionados (Capítulo 1, Fig. 1.4), así como del borde e interior (posiciones) de los mismos (a partir de ahora denominada 'hojarasca *in situ*'). Este material recolectado fue secado a temperatura ambiente en el laboratorio y, una vez seco, se llenaron 216 bolsitas de 20 x 24 cm (1 mm de malla en la parte superior, 0,3 mm en la parte inferior) con  $6 \pm 0,02$  g de hojarasca. Posteriormente las bolsitas fueron incubadas durante el período estival 2011 en cada fragmento y posición de origen de la hojarasca (10 fragmentos x 2 posiciones x 3 tiempos x 3 subréplicas). Es decir la hojarasca *in situ* fue incubada en el mismo lugar de donde se recolectó, *in situ (in situ-in situ)*. Luego de cada período de incubación (95, 171 y 325 días) se recolectaron 3 bolsas por sitio (fragmento x posición) y se llevaron al laboratorio donde se procesaron tal como se detalla en el Capítulo 1 (Sección 1.8.2).

### 6.5.1.3. Análisis de Datos

#### Patrón de descomposición *in situ*

Para evaluar si la descomposición de la hojarasca incubada en el mismo lugar de procedencia variaba en función del área del fragmento y de la posición borde/interior se realizó un modelo lineal general mixto. En este caso, se consideró la descomposición (% de pérdida de peso seco) como variable respuesta, el área del fragmento (ha) y la posición (borde/interior) como efectos fijos, mientras que la identidad del fragmento (sitio) fue incorporado como efecto aleatorio para contemplar la falta de independencia entre el borde e interior del mismo fragmento (ver Apartado 1.8.3 para más detalle).

#### Relación entre la descomposición *in situ* y sus factores reguladores

Se utilizó un modelo de ecuaciones estructurales (SEM, por sus siglas en inglés) para cuantificar las relaciones causales entre el área del fragmento, la posición borde/interior y los factores controladores de la descomposición (microclima y nutrientes del suelo, calidad química de la hojarasca e invertebrados detritívoros) sobre la descomposición *in situ-in situ* (Shipley, 2000). Los modelos de ecuaciones estructurales son una herramienta muy útil para examinar las relaciones entre múltiples factores que interactúan en los procesos ecosistémicos, como es el caso de la descomposición de la hojarasca (Santiago, 2007). El modelo incluyó los efectos del área del fragmento y del hábitat borde sobre los controles de la descomposición, y los efectos indirectos, mediados por la interacción entre ellos sobre la descomposición *in situ-in situ*. La posición borde/interior fue incluida como variable dummy, con 1 asignado al interior y 0 al borde, así los efectos observados se refieren a cambios en el borde con respecto al interior (efecto borde). El sitio (identidad del fragmento) no se incluyó en el modelo ya que los resultados de los modelos lineales mixtos empleados en esta tesis revelaron la falta de efecto del factor aleatorio.

El modelo de ecuaciones estructurales fue construido en R utilizando el paquete lavaan (Rosseel, 2012). El ajuste del modelo se evaluó utilizando algunos estadísticos como chi-cuadrado, el índice de ajuste comparativo (CFI, por sus siglas en inglés) y el índice no normativo de Tucker–Lewis (Arbuckle, 2003). Valores de los índices cercanos a 1 indican un buen ajuste del modelo. El modelo puesto a prueba fue simplificado a

fin de reducir el número de parámetros y senderos. Para esto se utilizaron aquellas variables que, en análisis previos, mostraron relación con el área del fragmento o la posición borde/interior y que a su vez no estuvieran correlacionadas entre ellas. De esta manera se consideraron las siguientes variables para el microclima y nutrientes del suelo: la humedad del suelo y la materia orgánica; para la calidad química de la hojarasca se consideraron la celulosa y la lignina, y para los invertebrados de suelo se consideró la abundancia de detritívoros.

### **6.5.2. Limitaciones del estudio**

En la interpretación de los resultados encontrados no puede descartarse el efecto que puedan haber tenido fallas o asimetrías en el diseño experimental o restricciones de la metodología empleada. Por un lado, como se mencionó antes, los problemas logísticos que tuvieron los sensores de temperatura no permitieron evaluar este control de manera adecuada. Por otro lado, y precisamente por estar trabajando a una escala local, es posible que existan variaciones microambientales (microclimáticas, en identidad y abundancia de la vegetación, etc.) a una escala menor, dentro de los mismos fragmentos que podrían estar afectando a los controles de la descomposición. Si bien el diseño buscó situaciones dentro del fragmento lo más homogéneas posibles, no podemos descartar que hayan existido fuentes de variación no percibidas que pudieran haber contribuido a aumentar la heterogeneidad de los patrones encontrados. En este sentido, un aumento en el número de réplicas y subréplicas (para los muestreos de hojarasca, suelo, invertebrados, o para los experimentos de descomponibilidad) podría haber permitido homogeneizar mejor esa variación. Otro factor que raramente tienen en cuenta los estudios de descomposición y fragmentación es la variación climática interanual. En la zona de estudio, en particular la precipitación presenta un rango de entre 611 a 1506,5 mm anuales, y podría ser un factor muy importante, junto con la natural variabilidad en la identidad estructura de la vegetación que también se produce año a año podría ser interesante repetir los experimentos en años sucesivos. Cabe aclarar que esta repetición podría resultar en patrones más idiosincráticos aún como han mostrado otros estudios, pero de alguna manera también permitiría acercarnos más a la realidad del sistema (Cuke, 2012; Noble, 2013).

Finalmente, con respecto a los organismos del suelo, en esta Tesis se evaluaron sólo invertebrados, mientras que la literatura indica que en muchos sistemas, la actividad de bacterias y hongos es determinante en los patrones de descomposición (Hättenschwiler *et al.*, 2005). Evidencias de un estudio previo en el área de estudio de esta Tesis indican que al menos las micorrizas arbusculares se ven negativamente afectados por la reducción del área del fragmento (Grilli *et al.*, 2012). Sería interesante analizar la comunidad de microorganismos descomponedores, así como su actividad con el objetivo de determinar si estarían ejerciendo un control sobre la descomposición. Por último, sería incluso interesante evaluar específicamente si existen interacciones entre las comunidades de descomponedores y detritívoros que podrían tener un efecto sinérgico o antagónico sobre la descomposición (González *et al.*, 2001).



## BIBLIOGRAFÍA

- Aber, J.D., Melillo, J. & McClaugherty, C. (1990) Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Canadian Journal of Botany*, **68**, 2201–2208.
- Adams, J. (2010) *Vegetation-climate interaction*. 2nd Edition. Springer.
- Adl, S. (2003) *The ecology of soil decomposition*. CABI Publishing.
- Aerts, R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, **84**, 597–608.
- Aerts, R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**, 439–449.
- Aerts, R. (2006) The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, **94**, 713–724.
- Agrawal, A. (1999) Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, **80**, 1713–1723.
- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., *et al.* (2013) Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, **45**, 262–271.
- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. (1994) Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, **75**, 330–351.
- Andren, H. (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat – a review. *Oikos*, **71**, 355–366.
- Andresen, E. (2001) Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 61–78.
- Antongiovanni, M. & Metzger, J. (2005) Influence of matrix habitats on the occurrence of insectivorous bird species in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **122**, 441–451.
- Araujo, P.I., Yahdjian, L. & Austin, A.T. (2012) Do soil organisms affect aboveground litter decomposition in the semiarid Patagonian steppe, Argentina? *Oecologia*, **168**, 221–230.

- Ashford, O.S., Foster, W. A., Turner, B.L., Sayer, E.J., Sutcliffe, L. & Tanner, E.V.J. (2013) Litter manipulation and the soil arthropod community in a lowland tropical rainforest. *Soil Biology & Biochemistry*, **62**, 5–12.
- Aston, A.R. (1985). Heat storage in a young eucalypt forest. *Agricultural Forest Meteorology*, **35**, 281–297.
- Aström, J. & Bengtsson, J. (2011) Patch size matters more than dispersal distance in a mainland-island metacommunity. *Oecologia*, **167**, 747–757.
- Bakker, M.A., Carreño-Rocabado, G. & Poorter, L. (2011) Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology*, **25**, 473–483.
- Baldocchi, D., Kelliher, F.M., Black, T. A. & Jarvis, P. (2000) Climate and vegetation controls on boreal zone energy exchange. *Global Change Biology*, **6**, 69–83.
- Barajas-Guzmán, G. & Alvarez-Sánchez, J. (2003) The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology*, **24**, 91–100.
- Barber, N.A. & Marquis, R.J. (2011) Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, **166**, 401–409.
- Bardgett, R. (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, **30**, 1867–1878.
- Bardgett, R.D. (2005) *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford.
- Bardgett, R.D. & Wardle, D.A. (2010) *Aboveground-belowground linkages*. Oxford University Press, New York, New York.
- Barlow, J., Gardner, T. A., Ferreira, L. V. & Peres, C. A. (2007) Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology & Management*, **247**, 91–97.
- Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Caraco, N.F. (2001) Human impact on erodable phosphorus and eutrophication: a global perspective. *Bioscience*, **51**, 227–234.
- Berlese, A. (1905) Apparatchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli Artropodi. *Redia* **2**, 85-89.

- Berendse, F., Oudhof, H. & Bol, J. (1987) A comparative study on nutrient cycling in wet heathland ecosystems. I. Litter production and nutrient losses from the plant. *Oecologia*, **74**, 174–184.
- Berg, B. & Ekbohm, G. (1991) Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII. *Canadian Journal of Botany*, **69**, 1449–1456.
- Berg, B. & Lawskosky, R. (2006) Climate and geographic patterns in decomposition. In: Litter decomposition: a guide to carbon and nutrient turnover (ed. H. Caswell). Academic Press, Elsevier, USA.
- Berg, B. & McClaugherty, C. (2008) *Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration*. 2nd Edition. Springer- Verlag, Berlin.
- Berg, B., Berg, M.P., Bottner, P., Box, E., Breymeyer, A., Anta, R.C., *et al.* (1993) Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, **20**, 127–159.
- Bieringer, G., Zulka, K.P., Milasowszky, N. & Sauberer, N. (2013) Edge effect of a pine plantation reduces dry grassland invertebrate species richness. *Biodiversity & Conservation*, **22**, 2269–2283.
- Billings, S.A. & Gaydess, E.A. (2008) Soil nitrogen and carbon dynamics in a fragmented landscape experiencing forest succession. *Landscape Ecology*, **23**, 581–593.
- Blundell, A.G. & Peart, D.R. (2000) High abscission rates of damaged expanding leaves: field evidence from seedlings of a bornean rain forest tree. *American Journal of Botany*, **87**, 1693–1698.
- Bocock, K.L. & Gilbert, O.J. (1957) The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant Soil* **9**, 179–185.
- Borror D.J., Triplehorn C.A., Johnson N.F. (1997) *An introduction to the study of insects*, 7<sup>th</sup> ed. Saunders College Publishing.
- Bradford, M.A., Tordoff, G.M., Eggers, T., Jones, T.H. & Newington, J.E. (2002) Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos*, **99**, 317–323.
- Bremner J.M. (1996) Nitrogen - Total. En: Methods of Soil Analysis. *Part 3 - Chemical Methods* (ed D. L. Sparks ), pp.Chapter 37. ASA, SSSA, CSSA, Madison WI.

- Brown, J. H. & Lomolino, M. V. (1998) *Biogeography*, 2nd ed. Sinauer Associates Publishing.
- Cabido, M., Carranza, M. L. & Acosta, A. S. (1991) Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenología*, **19**, 547–566.
- Cabrera, C. (2011) *La herbivoría por insectos en remanentes de Bosque Chaqueño Serrano fragmentado en el centro de Argentina*. Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina
- Cadenasso, M.L., Kett, S., Weathers, K.C. & Jones, C.G. (2003) A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, **53**, 750–758.
- Cadish, G. & K.E. Giller, K.E. (eds.) (1997). *Driven by nature, plant litter quality and decomposition*. CAB international, Wallingfor.
- Cagnolo, L., Cabido, M. & Valladares, G. (2006) Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, **132**, 510–519.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M. & Zak, M. (2009) Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conservation Biology*, **23**, 1167–75.
- Cárdenas, R.E. & Dangles, O. (2012) Do canopy herbivores mechanically facilitate subsequent litter decomposition in soil? A pilot study from a Neotropical cloud forest. *Ecological Research*, **27**, 975–981.
- Carvalho, K.S. & Vasconcelos, H.L. (1999) Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, **91**, 151–157.
- Castanho, C.T., Lorenzo, L. & Oliveira, A. (2012) The importance of mesofauna and decomposition environment on leaf decomposition in three forests in southeastern Brazil. *Plant Ecology*, **213**, 1303–1313.
- Chambers, J. Q., Higuchi, N. & Schimel, J. (1998) Ancient trees in Amazonia. *Nature*, **391**, 135–136.
- Chapin, F. S. (2003) Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, **91**, 455–463.

- Chapman, S.K. (2006) Herbivory differentially alters plant litter dynamics of evergreen and deciduous trees. *Oikos*, **143**, 566–574.
- Chapman, S.K., Hart, S.C., Cobb, N.S., Whitham, T.G. & Koch, G.W. (2003) Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology*, **84**, 2867–2876.
- Chazdon, R. L. (2008) Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science*, **320**, 1458–1460.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosfokske, K.D., Mroz, G.D., *et al.* (1999) Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience*, **49**, 288–297.
- Chisholm, C., Lindo, Z. & Gonzalez, A. (2011) Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography*, **34**, 415–424.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarkodume, K.R., & Gorley, R.N. (2001). *PRIMER version 5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E
- Clements, F.E. (1905) *Research methods in ecology*. University Publishing Company, Lincoln, NE, US.
- Coleman, D.C. & Whitman, W.B. (2005) Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*, **49**, 479–497.
- Coley, P.D. (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53**, 209–234.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, I.F.S. (1985) Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* **230**, 895–899.
- Coley, P. D. (1987) Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist*, **106**, 251–263.
- Coley, P.D. (1988) Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* **74**, 531–536.
- Collinge, S.K. (2009) Ecology of fragmented landscape. The Johns Hopkins University Press.

- Collison, E.J., Riutta, T. & Slade, E.M. (2013) Macrofauna assemblage composition and soil moisture interact to affect soil ecosystem functions. *Acta Oecologica*, **47**, 30–36.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**, 791–833.
- Cook, W.M., Lane, K.T., Foster, B.L. & Holt, R.D. (2002) Island theory, matrix effects and species richness patterns in habitat fragments. *Ecology Letters*, **5**, 619–623.
- Cornelissen, J.H.C. (1996) An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, **84**, 573–582.
- Cornelissen, J.H.C., Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Cabido, M., *et al.* (1999) Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, **143**, 191–200.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., *et al.* (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065–1071.
- Coûteaux, M.M., Bottner, P. & Berg, B. (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 63–66.
- Crockatt, M.E. (2012) Are there edge effects on forest fungi and if so do they matter? *Fungal Biology Reviews*, **26**, 94–101.
- Crutsinger, G.M., Habenicht, M.N., Classen, A.T., Schweitzer, J. A. & Sanders, N.J. (2007) Galling by *Rhopalomyia solidaginis* alters *Solidago altissima* architecture and litter nutrient dynamics in an old-field ecosystem. *Plant & Soil*, **303**, 95–103.
- Cuke, M. (2012) *Losses of rare forest invertebrates and divergent rates of litter decomposition under different land uses*. MS Thesis Faculty of Graduate Studies (Zoology), University of British Columbia.
- David, J.F. & Handa, I.T. (2010) The ecology of saprophagous macroarthropods (millipedes, woodlice) in the context of global change. *Biological Reviews*, **85**, 881–95.
- Davies, K.F., Margules, C.R. & Lawrence, J.F. (2000) Which traits of species predict population declines in experimental forest fragment? *Ecology*, **81**, 1450–1461.

- Davies, K.F., Melbourne, B.A. & Margules, C.R. (2001) Effects of within- and between-patch process on community dynamics in a fragmentation experiment. *Ecology*, **82**, 1830–1846.
- Davies-Colley, R., Payne, G. & Elswijk, M. (2000) Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, **24**, 111–121.
- DeFries, R. & Eshleman, K. N. (2004) Land-use change and hydrologic processes: a major focus for the future. *Hydrological Process*, **18**, 2183–2186.
- Diamond, J.M. (1975) The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, **7**, 129–146.
- Didham, R.K. (1998) Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, **116**, 397–406.
- Didham, R.K. (2010) Ecological consequences of habitat fragmentation. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Didham, R.K. & Lawton, J.H. (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica*, **31**, 17–30.
- Didham, R.K., Hammond, P.M., Lawton, J.H., Eggleton, P. & Stork, N.E. (1998) Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, **68**, 295–323.
- Didham, R.K., Kapos, V. & Ewers, R.M. (2012) Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, **121**, 161–170.
- Duncan, D.H., Dorrough, J., White, M. & Moxham, C. (2007) Blowing in the wind? Nutrient enrichment of remnant woodlands in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, **23**, 107–119.
- Ebeling, A., Meyer, S.T., Abbas, M., Eisenhauer, N., Hillebrand, H., Lange, M., *et al.* (2014) Plant diversity impacts decomposition and herbivory via changes in aboveground arthropods. *PloS one*, **9**, 1–8.
- Echeverría, C., Newton, A.C., Lara, A., Benayas, J.M.R. & Coomes, D.A. (2007) Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology & Biogeography*, **16**, 426–439.

- Ehrenfeld, J.G., Ravit, B. & Elgersma, K. (2005) Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment & Resources*, **30**, 75–115.
- Ettema, C.H. & Wardle, D.A. (2002) Spatial soil ecology. *Trends in ecology & evolution*, **17**, 177–183.
- Ewers R.M., Didham, R.K., Pearse W.D., Lefebvre, V., Rosa, I., Carreiras, J. (2013) Using landscape history to predict biodiversity patterns in fragmented landscapes. *Ecology Letters*, **16**, 1221–1233.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**, 117–42.
- Ewers, R.M., Thorpe, S. & Didham, R.K. (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, **88**, 96–106.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, **34**, 487–515.
- Fenoglio, M.S., Srivastava, D., Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2012) Forest fragmentation reduces parasitism via species loss at multiple trophic levels. *Ecology*, **93**, 2407–2420.
- Ferreira, L. V. & Laurance, W. F. (1997) Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology*, **11**, 797–801.
- Findlay, S., Carreio, M., Kruschik, V. & Jones, C.G. (1996) Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecological Applications*, **6**, 269–275.
- Fletcher, R.J., Ries, L., Battin, J. & Chalfoun, A.D. (2007) The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 1017–1030.
- Foley, J. A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., *et al.* (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570–574.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., *et al.* (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**, 598–611.
- Freschet, G.T., Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012) A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, **26**, 56–65.

- Fujita, A., Maeto, K., Kagawa, Y. & Ito, N. (2008) Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) in urban landscapes. *Entomological Science*, **11**, 39–48.
- Gallardo, A. & Merino, J. (1993) Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems in southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology*, **74**, 152–161.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Jr, R.O.B., Malcolm, J.R., Stou, P.C., Vasconcelos, H.L., *et al.* (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, **91**, 223–229.
- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W. & Augspurger, C.K. (2000) Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**, 21–35.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., *et al.* (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 372–380.
- Gholz, H.L., Wedin, D.A., Smitherman, S.M., Harmon, M.E. & Parton, W.J. (2000) Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, **6**, 751–765.
- Gillon, D., Houssard, C. & Joffre, R. (1999) Using infrared reflectance spectroscopy to predict carbon, nitrogen, and phosphorus content in heterogeneous plant material. *Oecologia*, **118**, 173–182.
- Gillon, D., Joffre, R. & Ibrahima, A. (1994) Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment. *Canadian Journal of Botany*, **72**, 946–954.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, **15**, 63–92.
- Gonzalez, A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M. & Evans-Freke, I. (1998) Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science*, **281**, 2045–2047.
- Gonzalez, G., Seastedt, T.R. & González, G. (2001) Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*, **82**, 955–964.
- Gonzalez, A. & Chaneton, E.J. (2002) Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 594–602.

- Götmark, F., Proschwitz, T. Von & Franc, N. (2008) Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *Journal of Biogeography*, **35**, 1062–1076.
- Grez, A.A. & Galetto, L. (2011) Fragmentación del paisaje en América Latina: ¿en qué estamos? In *Conservación Biológica: perspectivas desde América Latina* (ed. Simonetti, J.A. & Dirzo, R.). Editorial Universitaria, Santiago de Chile, pp. 63–78.
- Grilli, G., Urcelay, C. & Galetto, L. (2011) Forest fragment size and nutrient availability: complex responses of mycorrhizal fungi in native–exotic hosts. *Plant Ecology*, **213**, 155–165.
- Grimbacher, P.S., Catterall, C.P. & Kitching, R.L. (2006) Beetle species' responses suggest that microclimate mediates fragmentation effects in tropical Australian rainforest. *Austral Ecology*, **31**, 458–470.
- Guimarães de Carvalho, D., Rodrigues Viana, P.J. & Cornelissen, T. (2014) A Meta-Analysis of the effects of fragmentation on herbivorous insects. *Environmental Entomology*, **43**, 537–545.
- Haila, Y. & Haila, Y. (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, **12**, 321–334.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3–16.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3–16.
- Harmon, M.E., Lajtha, K. (1999) Analysis of detritus and organic horizons for mineral and organic constituents. En: Robertson, P.G., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S., Sollins, P. (Eds.), *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*. LTER. Oxford University Press, New York Oxford, pp. 143–163
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Euskirchen, N.I.E.S., Broszofski, K.D., *et al.* (2005) Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, **19**, 768–782.

- Hastwell, G.T. & Morris, E.C. (2013) Structural features of fragmented woodland communities affect leaf litter decomposition rates. *Basic & Applied Ecology*, **14**, 298–308.
- 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.
- He, X., Zhang, P., Lin, Y., Li, A., Tian, X. & Zhang, Q.-H. (2008) Responses of litter decomposition to temperature along a chronosequence of tropical montane rainforest in a microcosm experiment. *Ecological Research*, **24**, 781–789.
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J.-F., Salmon, S., Botton-Divet, L., Carmignac, D., *et al.* (2014) Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia*, **57**, 103–117.
- Helm, A., Hanski, I. & Pärtel, M. (2006) Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, **9**, 72–77.
- Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation*, **13**, 207–251.
- Hill, J. & Curran, P. (2001) Species composition in fragmented forests: conservation implications of changing forest area. *Applied Geography*, **21**, 157–174.
- Hobbie, S.E., Reich, P.B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytkowski, R., Hale, C., *et al.* (2006) Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, **87**, 2288–2297.
- Hobbie, S.E. (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaska Tundra. *Ecological Monographs*, **66**, 502–522.
- Hobbs R.J. & Huenneke L.F. (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservations. *Conservation Biology*, **6**, 324–337.
- Hobbs, R.J. (1993) Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. *Biological Conservation*, **64**, 193–201.
- Hoyos, L.E., Cingolani, A. M., Zak, M.R., Vaieretti, M.V., Gorla, D.E. & Cabido, M.R. (2013) Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, **16**, 260–271.
- Hunter, M. (2003) Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia*, **47**, 101–115.

- Hunter, M.D. (2001) Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural & Forest Entomology*, **3**, 77–84.
- Ishino, M., Sibio, P. De & Rossi, M. (2012) Edge effect and phenology in *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae), a typical plant of the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal Biology*, **72**, 587–594.
- Jose, S., Gillespie, A.R., George, S.J., & Kumar, B.M. (1996) Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology & Management* **87**, 51–62.
- Joshi, J., Stoll, P., Rusterholz, H.P., Schmid, B., Dolt, C. & Baur, B. (2006) Small-scale experimental habitat fragmentation reduces colonization rates in species-rich grasslands. *Oecologia*, **148**, 144–152.
- Kampichler, C. & Bruckner, A. (2009) The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews*, **84**, 375–389.
- Kapos, V. (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, **5**, 173–185.
- Kardol, P., Reynolds, W.N., Norby, R.J. & Classen, A.T. (2011) Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology*, **47**, 37–44.
- Klein, B. C. (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*, **70**, 1715–1725.
- Kotze, D.J. & Samways, M.J. (2001) No general edge effects for invertebrates at Afromontane forest / grassland ecotones. *Biodiversity & Conservation*, 443–466.
- Kuo, S. (1996) Phosphorus. En: *Methods of Soil Analysis. Part 3 - Chemical Methods* (ed D.L. Sparks ), pp. Chapter 32. ASA, SSSA, CSSA, Madison WI
- Kurokawa, H. & Nakashizuka, T. (2008) Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology*, **89**, 2645–2456.
- Laaksonen, M., Peuhu, E., Várkony, G. & Siitonen, J. (2008) Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos*, **117**, 1098–1110.

- Lambin, E.F., Geist, H.J. & Lepers, E. (2003) Dynamics of land-use and land-cover change in tropical regions. *Annual Review of Environment & Resources*, **28**, 205–241.
- Lauber, C.L., Hamady, M., Knight, R. & Fierer, N. (2009) Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied & Environmental Microbiology*, **75**, 5111–5120.
- Laurance, W. F. (2004) Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. Series B, Biological sciences **359**, 345–52.
- Laurance, W.F. & Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, **55**, 77–92.
- Laurance, W.F. (2008) Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, **141**, 1731–1744.
- Laurance, W.F., Camargo, J.L.C., Luizão, R.C.C., Laurance, S.G., Pimm, S.L., Bruna, E.M., *et al.* (2011) The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, **144**, 56–67.
- Laurance, W.F., Ferreira, L. V., Merona, J.M.R., Laurance, S.G., Hutchings, R.W. & Lovejoy, T.E. (1998) Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in amazonian tree communities. *Conservation Biology*, **12**, 460–464.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., *et al.* (2002) Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605–618.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ribeiro, J.E.L.S., Giraldo, J.P., *et al.* (2006) Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 19010–19014.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., *et al.* (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PloS one*, **2**, 1–8.
- Lavelle, P. & Spain, A. V. (2001) *Soil Ecology*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Lavelle, P. (1996) Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biology International*, **33**, 3–16.

- Lavelle, P., E. Blanchart, A. Martin, S. Martin, & A. Spain, A. (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica* **25**, 130–150.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Leopold, A. (1933) *Game management*. Charles Scribner and Sons, New York
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **15**, 237–240.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2006) *Biogeography*, 3 ed. Sinauer Associated., Sunderland MA.
- Lozano-Zambrano, F.H., Ulloa-Chacón, P. & Armebrecht, I. (2009) Ants: Species-area relationship in tropical dry forest fragments. *Neotropical Entomology*, **38**, 44–54. Ltd, Plymouth, UK.
- Luque, G.M., Hochberg, M.E., Holyoak, M., Hossaert, M., Gaill, F. & Courchamp, F. (2013) Ecological effects of environmental change. *Ecology Letters*, **16**, 1–3.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Mather, A.S. & Fairbairn, J. (2000) From floods to reforestation: The forest transition in Switzerland. *Environment and History*, **6**, 399–421.
- Mather, A.S. (2004) Forest transition theory and the reforestation of Scotland. *Scottish Geography Journal*, **120**, 83–98.
- Matlack, G.R. (1993) Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation*, **66**, 185–194.
- Matthies, D., Brauer, I., Maibom, W., Tschardtke, T., (2004) Population size and the risk of extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* **105**, 481–488.
- Mazía, N., Chaneton, E.J., Dellacanonica, C., Dipaolo, L. & Kitzberger, T. (2012) Seasonal patterns of herbivory, leaf traits and productivity consumption in dry and wet Patagonian forests. *Ecological Entomology*, **37**, 193–203.

- McClaugherty, C., & Berg, B. (1987) Cellulose, lignin, and N concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia*, **30**, 101–112.
- McGeoch, M. A. & Gaston, K.J. (2000) Edge effects on the prevalence and mortality factors of *Phytomyza ilicis* (Diptera, Agromyzidae) in a suburban woodland. *Ecology Letters*, **3**, 23–29.
- McLaren, J. R. & Turkington, R. (2011) Plant identity influences decomposition through more than one mechanism. *PloS one*, **6**, 1–9.
- Meentemeyer, V. (1978) Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology*, **59**, 465–472.
- Meyer, W.M., Ostertag, R. & Cowie, R.H. (2011) Macro-invertebrates accelerate litter decomposition and nutrient release in a Hawaiian rainforest. *Soil Biology & Biochemistry*, **43**, 206–211.
- Mitchell, M.G.E., Bennett, E.M. & Gonzalez, A. (2014) Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 909–918.
- Molina, S., Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2006) Assessing Chaco Serrano woodland area effects on diversity of ground-dwelling insects at different taxonomic levels. En *Workshop on Forest Fragmentation in South America*.
- Momo, F.R. & Falco, B. (2009) *Biología y ecología de la fauna del suelo*. Imago Mundi.
- Molina, S., Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2006) Assessing Chaco Serrano woodland area effects on diversity of ground-dwelling insects at different taxonomic levels. In *Workshop on Forest Fragmentation in South America*.
- Moreno, M.L., Fernández, M.G., Molina, S.I. & Valladares, G. (2013) The role of small woodland remnants on ground dwelling insect conservation in Chaco Serrano, Central Argentina. *Journal of Insect Science*, **13**, 40. Disponible on line: <http://www.insectscience.org/13.40>
- Morton, D.C., DeFries, R.S., Shimabukuro, Y.E., Anderson, L.O., Arai, E., Bon Espirito-Santo, F. del, et al. (2006) Cropland expansion changes deforestation dynamics in the southern Brazilian Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 14637–14641.

- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.
- Muth, N.Z., Kluger, E.C., Levy, J.H., Edwards, M.J. & Niesenbaum, R.A. (2008) Increased per capita herbivory in the shade: Necessity, feedback, or luxury consumption? *Ecoscience*, **15**, 182–188.
- Nelson D.W. & Sommers L.E. (1996) Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. En: *Methods of Soil Analysis. Part 3 - Chemical Methods*. (eds D. L. Sparks), pp. 961-1010. ASA, SSSA, CSSA, Madison WI.
- Newmark, W. (2005) Diel variation in the difference in air temperature between the forest edge and interior in the Usambara Mountains, Tanzania. *African Journal of Ecology*, **43**, 177–180.
- Noble, V.R. (2013) *The effects of tropical forest fragmentation and land use on leaf litter decomposition and nutrient cycling*. MS Thesis Faculty of Graduate Studies (Zoology), University of British Columbia.
- Norton, D.A. (2002) Edge effects in a lowland temperate New Zealand rainforest. In *DOC Science Internal Series 27*. DOC Science Internal Series Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- O'Neill J. & Webb R. (1970) Simultaneous determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plant material by automatic methods. *Journal Science Food Agriculture*, **21**, 217–219.
- Odum, E.P. (1971) *Fundamentals of Ecology*, 3 ed. Saunders, Philadelphia
- Pandey, R.R., Sharma, G., Tripathi, S.K. & Singh, A. K. (2007) Litterfall, litter decomposition and nutrient dynamics in a subtropical natural oak forest and managed plantation in northeastern India. *Forest Ecology and Management*, **240**, 96–104.
- Paolucci, L.N., Solar, R.R.C., Sobrinho, T.G., Sperber, C.F. & Schoereder, J.H. (2012) How does small-scale fragmentation affect litter-dwelling ants? The role of isolation. *Biodiversity & Conservation*, **21**, 3095–3105.
- Parsons, S.A. & Congdon, R.A. (2008) Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. *Journal of Tropical Ecology*, **24**, 317–327.

- Parsons, S.A., Congdon, R.A., Storlie, C.J., Shoo, L.P. & Williams, S.E. (2012) Regional patterns and controls of leaf decomposition in Australian tropical rainforests. *Austral Ecology*, 1–10.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Vendramini, F., Cabido, M. & Castellanos, A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant & Soil*, **218**, 21–30.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **61**, 167–234.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Gurvich, D.E., Cingolani, A.M., Giorgis, M., *et al.* (2007) Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecology*, **32**, 749–757.
- Petersen, H. & Luxton, M. (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, **39**, 287–376.
- Pinheiro, J. & Bates, D. (2000) *Mixed effects models in S and S-Plus*. Springer Verlag, New York.
- Poca, M.; Vaieretti, M.V.; Pérez-Harguindeguy, N. & Cingolani, A.M. *En Revisión*. Scaling-up from species to ecosystems: how close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica*, **64**, 1-9.
- Post, W. M. & Kwon, K. C. (2000) Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology*, **6**, 317–327.
- Powers, J.S., Montgomery, R.A., Adair, E.C., Brearley, F.Q., DeWalt, S.J., Castanho, C.T., *et al.* (2009) Decomposition in tropical forests: a pan-tropical study of the effects of litter type, litter placement and mesofaunal exclusion across a precipitation gradient. *Journal of Ecology*, **97**, 801–811.
- Quested, H., Callaghan, T.V., Cornelissen, J.H.C. & Press, M.C. (2005.) The impact of hemiparasitic plant litter on decomposition: direct, seasonal and litter mixing effects. *Ecology*, **93**, 87–98.

- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. & Garnier, E. (2007) Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, **21**, 1016–1026.
- Quinn, J.F. & Harrison, S.P. (1988) Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, **75**, 132–140.
- Rand, T. A., Tylianakis, J.M. & Tscharntke, T. (2006) Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, **9**, 603–614.
- Rantalainen, M.L., Fritze, H., Haimi, J., Pennanen, T. & Setälä, H. (2005) Species richness and food web structure of soil decomposer community as affected by the size of habitat fragment and habitat corridors. *Global Change Biology*, **11**, 1614–1627.
- Rantalainen, M.L., Haimi, J., Fritze, H. & Setälä, H. (2006) Effects of small-scale habitat fragmentation, habitat corridors and mainland dispersal on soil decomposer organisms. *Applied Soil Ecology*, **34**, 152–159.
- Rantalainen, M.L., Haimi, J., Fritze, H., Pennanen, T. & Setälä, H. (2008) Soil decomposer community as a model system in studying the effects of habitat fragmentation and habitat corridors. *Soil Biology & Biochemistry*, **40**, 853–863.
- Raynor, G.S. (1971) Wind and temperature structure in a coniferous forest and a contiguous field. *Forest Science*, **3**, 351–363.
- Ricketts, T.H. (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, **158**, 87–99.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.
- Riutta, T., Slade, E.M., Bebbler, D.P., Taylor, M.E., Malhi, Y., Riordan, P., *et al.* (2012) Experimental evidence for the interacting effects of forest edge, moisture and soil macrofauna on leaf litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, **49**, 124–131.
- Roberts, M.R. & Paul, N.D. (2006) Seduced by the dark side: integrating molecular and ecological perspectives on the influence of light on plant defence against pests and pathogens. *The New Phytologist*, **170**, 677–699.

- Rodríguez-Loinaz, G., Amezaga, I. & Onaindia, M. (2012) Does forest fragmentation affect the same way all growth-forms? *Journal of Environmental Management*, **94**, 125–131.
- Romero-Torres, M. & Varela Ramírez, A. (2011) Efecto de borde sobre el proceso de descomposición de hojarasca en bosque nublado. *Acta Biológica Colombiana*, **16**, 155–173.
- Rossetti, M.R., González, E., Salvo, A. & Valladares, G. (2014) Not all in the same boat: trends and mechanisms in herbivory responses to forest fragmentation differ among insect guilds. *Arthropod-Plant Interactions*, **8**, 593–603.
- Rousk, J., Brookes, P.C. & Baath, E. (2009) Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. *Applied & Environmental Microbiology*, **75**, 1589–96.
- Rubinstein, A. & Vasconcelos, H.L. (2005) Leaf-litter decomposition in Amazonian forest fragments. *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 699–702.
- Sala, O.E. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Salinas, N., Malhi, Y., Meir, P., Silman, M., Roman Cuesta, R., Huaman, J., *et al.* (2011) The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *The New Phytologist*, **189**, 967–977.
- Santiago, L.S. (2007) Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, **88**, 1126–31.
- Santos, P.F., Phillips, J. & Whitford, W.G. (1981) The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in desert. *Ecology*, **62**, 664–669.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1992) Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Biological Conservation*, **59**, 18–32.
- Savilaakso, S., Koivisto, J., Veteli, T.O. & Roininen, H. (2009) Microclimate and tree community linked to differences in lepidopteran larval communities between forest fragments and continuous forest. *Diversity & Distributions*, **15**, 356–365.
- Sayer, E.J. (2006) Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, **81**, 1–31.

- Sayer, E.J., Tanner, E.V.J. & Lacey, A. L. (2006) Effects of litter manipulation on early-stage decomposition and meso-arthropod abundance in a tropical moist forest. *Forest Ecology & Management*, **229**, 285–293.
- Schädler, M. & Brandl, R. (2005) Do invertebrate decomposers affect the disappearance rate of litter mixtures? *Soil Biology and Biochemistry*, **37**, 329–337.
- Schessl, M., Silva, W.L. & Gottsberger, G. (2008) Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. *Flora*, **203**, 215–228.
- Schleuning, M., Farwig, N., Peters, M.K., Bergsdorf, T., Bleher, B., Brandl, R., *et al.* (2011) Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest. *PloS one*, **6**, 1–12.
- Schweitzer, J.A., Bailey, J.K., Hart, S.C., Wimp, G.M., Chapman, S.K. & Whitham, T.G. (2005) The interaction of plant genotype and herbivory decelerate leaf litter decomposition and alter nutrient dynamics. *Oikos*, **1**, 133–145.
- Seastedt, T.R. (1984) The role of microarthropods in decomposition and mineralization process. *Annual Review of Entomology*, **29**, 25–46.
- Sérsic, A., Cocucci, A., Benítez Vieyra, S., *et al* (2006) *Flores del Centro de Argentina. Una guía ilustrada para conocer 141 especies típicas*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Silva, L.V.B. & Vasconcelos, H.L. (2011) Plant palatability to leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) and litter decomposability in a Neotropical woodland savanna. *Austral Ecology*, **36**, 504–510.
- Simonetti, J.A., Grez, A.A. & Bustamante, R.O. (2006) Interacciones y procesos en el bosque maulino fragmentado. In *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas* (ed. Grez, A.A., Simonetti, J.A. & Bustamante, R.O). Editorial Universitaria, Santiago, pp. 99–114.
- Simpson, J.E., Slade, E., Riutta, T. & Taylor, M.E. (2012) Factors affecting soil fauna feeding activity in a fragmented lowland temperate deciduous woodland. *PloS one*, **7**, 1–7.
- Sizer, N.C., Tanner, E.V.J. & Kossmann Ferraz, I.D. (2000) Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 853–863.

- Skoczylas, D.R., Muth, N.Z. & Niesenbaum, R.A. (2007) Contribution of insectivorous avifauna to top down control of *Lindera benzoin* herbivores at forest edge and interior habitats. *Acta Oecologica*, **32**, 337–342.
- Slade, E.M. & Riutta, T. (2012) Interacting effects of leaf litter species and macrofauna on decomposition in different litter environments. *Basic & Applied Ecology*, **13**, 423–431.
- Sobrinho, T.G. & Schoereder, J.H. (2006) Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodiversity & Conservation*, **16**, 1459–1470.
- Sousa, J.P., Bolger, T., Gama, M.M., Lukkari, T., Ponge, J.-F., Simón, C., *et al.* (2006) Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: A pan European study. *Pedobiologia*, **50**, 147–156.
- Stein, A. & Kreft, H. (2014) Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, *en prensa*.
- Stoepler, T.M. & Rehill, B. (2012) Forest habitat, not leaf phenotype, predicts late-season folivory of *Quercus alba* saplings. *Functional Ecology*, **26**, 1205–1213.
- Strickland, M. S., M. A. Callaham Jr., C. A. Davies, C. L. Lauber, K. Ramirez, D. D. Richter Jr., N. Fierer & M. A. Bradford. 2010. Rates of in situ carbon mineralization in relation to land-use, microbial community and edaphic characteristics. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**:260–269.
- Sugiura, S., Tanaka, R., Taki, H. & Kanzaki, N. (2013) Differential responses of scavenging arthropods and vertebrates to forest loss maintain ecosystem function in a heterogeneous landscape. *Biological Conservation*, **159**, 206–213.
- Swift, M. J., Heal, O. W. & Anderson, J. M (editors) (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Tabarelli, M., A. V. Aguiar, L. C. Girão, C. A Peres, & A. V Lopes. (2010) Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. *Conservation Biology*, **24**, 1654–63.
- Tabarelli, M., Mantovani, W., Peres, C.A. (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*, **91**, 119–127.

- Taylor, A.R., Schröter, D., Pflug, A. & Wolters, V. (2004) Response of different decomposer communities to the manipulation of moisture availability: potential effects of changing precipitation patterns. *Global Change Biology*, **10**, 1313–1324.
- Taylor, B.R., Parkinson, D. & Parsons, W.F.J., (1989) Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates—a microcosm test. *Ecology*, **70**, 97–104.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2012) *CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination (version 5.0)*. Ithaca, NY, USA.
- Trumbo, S.T. & Bloch, P.L. (2001) Habitat fragmentation and burying beetle abundance and success. *Journal of Insect Conservation*, **245**, 245–252.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, **49**, 405–430.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*, **17**, 229–239.
- Tsiafouli, M. A., Kallimanis, A.S., Katana, E., Stamou, G.P. & Sgardelis, S.P. (2005) Responses of soil microarthropods to experimental short-term manipulations of soil moisture. *Applied Soil Ecology*, **29**, 17–26.
- Tullgren, A. (1918): Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierfaunen. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **4**, 149–150.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D. A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.
- Vaieretti, M.V., Cingolani, A.M., Pérez Harguindeguy, N. & Cabido, M. (2013) Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant & Soil*, **371**, 675–691.
- Vaieretti, M.V., Cingolani, A.M., Pérez-Harguindeguy, N., Gurruchaga, D.E. & Cabido, M. (2010) Does decomposition of standard materials differ among grassland patches maintained by livestock? *Austral Ecology*, **35**, 935–943.
- Vaieretti, M.V., Pérez-Harguindeguy, N., Gurruchaga, D.E., Cingolani, A.M. & Cabido, M. (2005) Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in Central Argentina. *Plant & Soil*, **278**, 223–234.

- Valdivia, C. (2011) Negative effects of forest fragmentation and proximity to edges on pollination and herbivory of *Bomarea salsilla* (Alstroemeriaceae). *Plant Ecology & Evolution*, **144**, 281–287.
- Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2012) Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, **121**, 299–305.
- Valladares, G., Salvo, A. & Cagnolo, L. (2006) Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology*, **20**, 212–217.
- Van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J. A. & Wäckers, F.L. (2001) Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 547–554.
- van Nouhuys, S. (2005) Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insect communities. *Annales Zoology Fennici*, 433–447.
- Varela, A. & Barriga, P. (2002) Comparación de factores abióticos relacionados con la descomposición de hojarasca entre fragmentos y no fragmentos de Bosque Altoandino Nublado (Sabana de Bogotá, Colombia). *Ecotropicos*, **15**, 185–193.
- Vasconcelos, H.L. & Laurance, W.F. (2005) Influence of habitat, litter type, and soil invertebrates on leaf-litter decomposition in a fragmented Amazonian landscape. *Oecologia*, **144**, 456–462.
- Vasconcelos, H.L. & Luizão, F.J. (2004) Litter production and litter nutrient concentration in a fragmented amazonian landscape. *Ecological Applications*, **14**, 884–892.
- Vos, V.C.A., van Ruijven, J., Berg, M.P., Peeters, E.T.H.M. & Berendse, F. (2013) Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia*, **173**, 269–280.
- Walker, R. T. (2012) The scale of forest transition: Amazonia and the Atlantic forests of Brazil. *Applied Geography*, **32**, 12–20.
- Wall, D.H., Bradford, M. A., John, M.G. St., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D.E., *et al.* (2008) Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*, **14**, 2661–2677.
- Wall, D.H., R. D. Bardgett, V. Behan-Pelletier, J.E. Herrick, H. Jones, K. Ritz, J. Six, D.R. Strong & W.H. van der Putten, eds. 2012. *Soil Ecology & Ecosystem Services*. Oxford University Press, UK.

- Wang, S., Ruan, H. & Han, Y. (2010) Effects of microclimate, litter type, and mesh size on leaf litter decomposition along an elevation gradient in the Wuyi Mountains, China. *Ecological Research*, **25**, 1113–1120.
- Wardle, D. A. (2006) The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters*, **9**, 870–886.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Callaway, R.M., Van der Putten, W.H. (2011) Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science*, **332**, 1273–1277.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, **16**, 585–595.
- Watling, J.I. & Donnelly, M.A. (2006) Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology*, **20**, 1016–1025.
- Weathers, K.C., Cadenasso, M.L. & Pickett, S.T. (2001) Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, **15**, 1506–1514.
- Wicklein, H.F., Christopher, D., Carter, M.E. & Smith, B.H. (2012) Edge effects on sapling characteristics and microclimate in a small temperate deciduous forest fragment. *Natural Areas Journal*, **32**, 110–116.
- Wilsey, B.J. & Polley, H.W. (2006) Aboveground productivity and root–shoot allocation differ between native and introduced grass species. *Oecologia*, **150**, 300–309.
- Wolters, V. (2000) Invertebrate control of soil organic matter stability. *Biology & Fertility of Soils*, **31**, 1–19.
- Wright, T.E., Kasel, S., Tausz, M. & Bennett, L.T. (2010) Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural & Forest Meteorology*, **150**, 1138–1146.
- Xin, W.D., Yin, X.Q. & Song, B. (2012) Contribution of soil fauna to litter decomposition in Songnen sandy lands in northeastern China. *Journal of Arid Environments*, **77**, 90–95.
- Xiong, Y., Xia, H., Li, Z., Cai, X. & Fu, S. (2008) Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China. *Plant & Soil*, **304**, 179–188.

- Xu, S., Liu, L.L. & Sayer, E.J. (2013) Variability of above-ground litter inputs alters soil physicochemical and biological processes: a meta-analysis of litterfall-manipulation experiments. *Biogeosciences*, **10**, 7423–7433.
- Xuluc-Tolosa, F., H. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores, & D. Lawrence. (2003) Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology & Management* **174**, 401–412.
- Yang, X. & Chen, J. (2009) Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**, 910–918.
- Yuan, Z.Y. & Chen, H.Y.H. (2009) Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology & Biogeography*, **18**, 11–18.
- Zak, M., Cabido, M. & Hodgson, J.G. (2004) Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, **120**, 589–598.
- Zhang, D., Hui, D., Luo, Y. & Zhou, G. (2008) Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, **1**, 85–93.
- Zhou, G., L. Guan, X. Wei, X. Tang, S. Liu, J. Liu, D. Zhang, & J. Yan. (2008) Factors influencing leaf litter decomposition: an intersite decomposition experiment across China. *Plant & Soil*, **311**, 61–72.