



COMPARACIÓN DE LA ACTIVIDAD MICROBIANA EN HOJARASCA ENTRE UN FRAGMENTO Y UN ÁREA CONTINUA DE BOSQUE NUBLADO DEL SECTOR OCCIDENTAL DE LA SABANA DE BOGOTÁ

Amanda Varela¹, Liliana I. Feria¹

*Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS).
Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana.
Carrera 7ª No. 43-82, Bogotá, D.C.
avarela@javeriana.edu.co*

RESUMEN

El efecto de borde creado en los parches de hábitat generados por la fragmentación provoca cambios microclimáticos que pueden afectar procesos funcionales importantes para los ecosistemas terrestres, como la descomposición de hojarasca. La identificación de variaciones al nivel de la abundancia y actividad de la microbiota que interviene en el proceso de descomposición puede ser una primera aproximación para identificar efectos sobre procesos funcionales. Se comparó la abundancia y respiración microbiana y la humedad de la hojarasca entre un fragmento y un continuo de bosque nublado del sector occidental de la Sabana de Bogotá, entre mayo y agosto de 1998. Se tomaron muestras al azar de hojarasca en borde y centro del fragmento y en un área central del bosque continuo. Se estimó la abundancia de las poblaciones de hongos y bacterias aerobios mesófilos de diluciones mediante siembras en placa profunda. Se cuantificó la actividad respiratoria microbiana como CO₂ desprendido y se determinó el porcentaje de humedad de la hojarasca gravimétricamente. La abundancia bacteriana fue más alta en el fragmento y particularmente en el borde de éste, mientras que la abundancia fúngica sólo fue mayor en el fragmento respecto al continuo. La respiración microbiana fue mayor en el borde del fragmento. La humedad no mostró diferencias. La humedad de la hojarasca estuvo poco relacionada con la abundancia y respiración microbiana. La existencia del borde en el fragmento modificó más la abundancia que la actividad microbiana a través de características distintas a la humedad. Estos resultados sugieren efectos de borde diferenciales para las variables estudiadas, que tendrían efectos difíciles de predecir sobre las tasas de descomposición de la hojarasca y de liberación de nutrientes. Es necesario establecer la magnitud de este efecto al nivel temporal y espacial y si ocurre en otros fragmentos de bosque nublado.

Palabras clave: fragmentación, bosque nublado, hojarasca, respiración microbiana, ecología microbiana.

ABSTRACT

Microclimatic changes are induced by the edge effect created in different habitat remnants due to fragmentation. These changes can affect important functional processes for terrestrial ecosystems, such as organic matter decomposition. A first approximation to effects on functional processes is to identify changes in the abundance and activity of decomposing microbiota. This study was performed in areas of cloud forest on the western side of the Sabana de Bogotá from May to August of 1998. A comparison was made between the microbial abundance and respiration and the litterfall moisture in a fragment and in a continuous forest area. Litterfall samples were taken at random at the edge and center of the fragment and in the center of the continuous forest area. The abundance of aerobic mesophylic fungi and bacteria was determined by dilution plate counts in the laboratory. Microbial respiration activity was quantified as CO₂ levels; percentage of litterfall moisture was determined gravimetrically. The bacterial abundance was higher in the fragment, particularly at its edge, while fungal abundance was higher only in the fragment

with respect to the continuous forest. Microbial respiration was higher at the edge of the fragment. The litterfall moisture did not show differences. Litterfall moisture was poorly related to microbial abundance and respiration. The edge of the fragment had more impact on microbial abundance than on activity, because of other characteristics different from litterfall moisture. It is difficult to make predictions about the effects of these characteristics on litterfall decomposition rates and nutrient release. It is necessary to establish the magnitude of this effect on a temporal and spatial level, and if it occurs in other fragments of mountain cloud forest.

Key words: fragmentation, mountain cloud forest, litterfall, microbial respiration, microbial ecology.

INTRODUCCIÓN

Aproximadamente el 70% de los bosques de montaña han sido transformados de alguna manera en Colombia debido a la expansión de la frontera agrícola y la colonización urbana (Etter y van Wyngaarden, 2000). Esto ha llevado a que la mayor parte del área restante de bosque montano esté como fragmentos de diferentes tamaños (Kattan y Álvarez, 1996).

Una de las consecuencias de la fragmentación es la generación de efectos de borde marcados en la conjunción del hábitat natural y el transformado (Hunter, 1996; Meffe *et al.*, 1997), que penetran a mayor distancia hacia el interior de los fragmentos entre más simplificada sea la estructura del hábitat transformado (Meffe *et al.*, 1997). El efecto de borde genera cambios a diferentes escalas y sobre un sinnúmero de variables que pueden conllevar a la reducción de especies y a alteración de procesos del ecosistema (Chapin *et al.*, 2000). Uno de tales procesos es la descomposición de hojarasca que permite, como lo menciona Coûteaux *et al.* (1995), el ciclaje de elementos vitales para el crecimiento y desarrollo de las plantas y la formación del suelo.

Se han realizado muchos trabajos sobre fragmentación de hábitats, centrándose en los efectos de ésta sobre poblaciones y comunidades vegetales, animales y sus interacciones (Lovejoy *et al.*, 1986; Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990a, 1990b; Aizen y Feinsinger, 1994; Estrada, 1994;

Murcia, 1996; Arango-Vélez & Kattan, 1997). Sin embargo, pocos han abordado procesos como la descomposición (Didham, 1998; Rubinstein, 2001) o microorganismos (Luczaj y Sadowska, 1997; Ruiz-R. y Varela, 2002).

Este estudio se realizó como una primera aproximación para determinar posibles cambios provocados por los bordes en fragmentos sobre la descomposición de hojarasca y la actividad de comunidades microbianas involucradas. Para esto se propuso responder las siguientes preguntas: 1) ¿Hay diferencia en la abundancia de hongos y bacterias y la actividad de la microbiota descomponedora de hojarasca entre borde y centro de un fragmento de bosque húmedo nublado y un área dentro de una franja continua? 2) ¿La humedad de la hojarasca está mediando estas diferencias? Como hipótesis se planteó que tanto la abundancia como la actividad microbiana sería mayor en el centro del fragmento, con valores similares al área continua. Esto como consecuencia de una mayor humedad de la hojarasca en el centro del fragmento y en el área continua.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio. Se encuentra ubicada en el departamento de Cundinamarca en el borde que demarca el límite suroccidental de la Sabana de Bogotá. Allí se encuentran fragmentos de diverso tamaño y áreas de bosque nublado continuas, de los cuales se escogió un fragmento de aproximadamente 15 ha y un área dentro de un bosque conti-

nuo de aproximadamente 800 ha (figura 1). El fragmento se encuentra en la finca El Silencio, municipio de Bojacá a 04°38'57" N, 74°19'23" W; el área dentro de la franja, en la finca San Cayetano municipio de Bojacá a 04°37'44" N, 74°18'49" W. Ambas áreas están ubicadas a 2750 m de altitud. El bosque corresponde a bosque altoandino húmedo y de niebla (Etter 1998), con vegetación dominante de los géneros *Clusia*, *Drimys*, *Zanthoxylum*, *Palicourea*, *Chusquea*, *Ocotea*, *Schefflera* y *Miconia* (Caro 2002). La temperatura anual varía entre 12 y 20°C y precipitación anual promedio entre 1000 y 2000 mm con un patrón bimodal (meses de mayor precipitación en enero-abril y octubre-diciembre) (IGAC, 2000). Los suelos son de origen sedimentario clástico consolidado (Villota, 1991) del orden Andisoles e Inceptisoles (IGAC, 2000). Los sitios de estudio se seleccionaron de acuerdo a su similitud en cuanto a la pendiente, orientación, posición en la vertiente de la cordillera, grado de perturbación. Adicionalmente, la accesibilidad y la factibilidad de realizar el estudio fueron criterios importantes. El fragmento se creó hace por lo menos 50 años (Ahumada *et al.*, 1997) y desde hace aproximadamente 20, no ha sido perturbado.

Se realizó una comparación entre el borde y el centro del fragmento y de un área de bosque continuo. El borde se definió arbitrariamente como una franja de 7 m de ancho desde el límite físico hacia su interior. Como centro se definió un área de 90 x 150 m en la parte central del fragmento y un área de igual tamaño a 200 m aproximadamente del borde, en el bosque continuo.

Abundancia microbiana. Se recolectaron muestras de hojarasca del suelo, conformadas por hojas de tipo fíbrico de acuerdo a Bridges (1997). Las muestras de aproximadamente 30 g de peso fresco cada una fueron tomadas al azar. En cada mes se tuvieron

cinco muestras en el borde y centro del fragmento y en el área central del bosque continuo durante cuatro meses consecutivos (mayo a agosto de 1998). Las muestras se llevaron al laboratorio y se mantuvieron a 4°C hasta el momento de su procesamiento que no fue superior a 48 h. Para la determinación de la abundancia microbiana en términos de bacterias y hongos aerobios mesófilos, de cada muestra se tomó aproximadamente el equivalente a 1 g de peso seco de hojarasca y se lavó con agua destilada estéril varias veces. Se maceró en un mortero con aproximadamente 10 ml de agua destilada estéril. Posteriormente se prepararon diluciones seriadas 1:10 (Waskman 1927) hasta 10^{-7} en solución salina estéril al 0.5%. De cada una se realizó una siembra de 1 ml en placa profunda (Wollum, 1982) en Agar Trypticosa Soya (Oxoid) para las bacterias y en Agar Sabouraud Dextrosa (Difco) + ampicilina 0.5% para los hongos. Las cajas se incubaron a $20^{\circ} \pm 2$ C durante 3 días para las bacterias y 5 días para los hongos. Al cabo de este período se realizaron los recuentos de colonias. Se hicieron ensayos previos para determinar las diluciones apropiadas para la cuantificación de los microorganismos, con hojarasca recolectada de la superficie del suelo de los sitios de estudio. Los resultados se reportaron como # UFC/g de hojarasca seca.

Actividad microbiana. Ésta se cuantificó por medio de la medición de la respiración tomando muestras de 12.5 g de hojarasca fresca. Cada muestra se confinó en un recipiente de vidrio hermético de 5 l para cuantificar la producción del dióxido de carbono liberado por la respiración de las poblaciones microbianas. El CO_2 liberado durante 24 h se absorbió en una solución de NaOH 1,0 N. Al cabo de este tiempo se midió por titulación la cantidad de álcali que no reaccionó con el dióxido de carbono. De la diferencia entre la cantidad de NaOH presente inicialmente y la remanente después

de la exposición al dióxido de carbono se obtuvo la cantidad de gas producido por respiración (Anderson, 1982) mediante la siguiente fórmula:

$$R = (B - V) NE \quad (1)$$

donde R es la respiración microbiana en mg CO_2 , B es el volumen de ácido necesario para titular el NaOH de la muestra control (en ml), V es la cantidad de ácido necesaria para titular el NaOH de la muestra (en ml), N es la normalidad del ácido y E es el peso equivalente del CO_2 (22). Los datos de respiración se expresaron como mg CO_2/g de hojarasca seca.

Humedad de la hojarasca. Se tomó un peso conocido de hojarasca de aproximadamente 10 g y se llevó a secado en horno a 80°C durante 24-48 h, después de lo cual se volvió a pesar en una balanza con una precisión de 0.01 g. La diferencia de peso permitió cuantificar el porcentaje de humedad con la fórmula:

$$H = \left(1 - \frac{P_s}{P_f} \right) \times 100 \quad (2)$$

donde H es la humedad en porcentaje, P_s es el peso seco de la muestra en g, P_f es el peso de la muestra fresca en g.

Análisis estadístico. La comparación de las variables medidas entre borde y centro del

fragmento y entre los centros de los sitios de estudio se realizó mediante una prueba U de Mann-Whitney (Siegel y Castellan, 1995). La relación de la abundancia y respiración microbiana con la humedad de la hojarasca se estableció con un análisis de correlación de Spearman (Siegel y Castellan, 1995). Los dos análisis se realizaron con el programa Statistica 5.5 (Statsoft, Inc. 2000). Para todas las pruebas se usó un nivel de significancia de 0.05.

RESULTADOS

Abundancia microbiana. La abundancia de bacterias estuvo en el orden de 10^8 a 10^9 UFC/g peso seco hojarasca y la de hongos en el de 10^6 y 10^7 UFC/g peso seco hojarasca (figura 2). Los valores promedios de las abundancias de hongos y bacterias en el borde y centro de los dos sitios de estudio se muestran en la tabla 1. Se encontraron diferencias significativas entre el fragmento y el bosque continuo para la abundancia de bacterias ($U=137.5$, $P<0.05$) y para la de hongos ($U=61.5$, $P<0.05$), siendo las abundancias mayores en el fragmento en ambos casos.

Sólo la abundancia de hongos fue significativamente mayor en el borde del fragmento que en su centro ($U=41.5$, $P<0.05$). Adicionalmente hubo diferencias en la abundancia tanto de hongos ($U=50.5$, $P<0.05$) como de bacterias ($U=8.5$, $P<0.05$) entre el centro del fragmento y del bosque continuo.

TABLA 1. Promedio \pm desviación estándar de las abundancias de bacterias y hongos de la hojarasca en el borde y centro de los sitios de estudio

| | | Hongos (UFC/ g hojarasca) | Bacterias (UFC/ g hojarasca) | Total (UFC/ g hojarasca) |
|---------------|--------|------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| Fragmento | Borde | $67 \times 10^5 \pm 72.7$ | $59 \times 10^7 \pm 32.3$ | 59×10^8 |
| | Centro | $28 \times 10^5 \pm 13.7$ | $48 \times 10^7 \pm 21.1$ | 48×10^8 |
| Área continua | Centro | $3 \times 10^5 \pm 3.9$ | $9 \times 10^7 \pm 14.1$ | 90×10^8 |

Actividad microbiana. La respiración microbiana de la hojarasca varió entre 71.9 y 114 mg CO₂ / g de hojarasca seca en el fragmento y entre 54.7 y 104 mg CO₂ / g de hojarasca seca en el área de bosque continuo. Los valores promedio para cada posición en los sitios de estudio se muestran en la figura 3. A pesar que se encontraron diferencias significativas entre el borde y el centro en el fragmento ($U=16$, $P<0.05$) éstas son muy pequeñas (véase figura 3). La comparación entre los dos centros mostró que la respiración microbiana fue mayor en el centro del fragmento ($U=338$, $P=0.05$).

Humedad de la hojarasca. La humedad de la hojarasca varió entre 52 y 80%, siendo más alta en el último muestreo. La humedad no fue diferente en el fragmento respecto al bosque continuo ($U=2363$, $P=0.36$), ni entre el borde y el centro del fragmento ($U=594$, $P=0.54$).

Relaciones entre variables. Se encontró una relación significativa aunque relativamente baja, entre la humedad y las abundancias de los dos grupos microbianos, siendo mayor en el bosque continuo ($r=0.50$) que en el fragmento ($r=0.31$) (figura 4). Los resultados fueron similares para la relación entre la humedad y la respiración microbiana siendo mayor en el bosque continuo ($r=0.45$) que en el fragmento ($r=0.31$).

Por otra parte, no se encontró relación alguna entre la abundancia de hongos o bacterias y la respiración microbiana ($P<0.05$ en los dos casos). Pero dado que la medición de la respiración microbiana estaría considerando la actividad bacteriana y fúngica en conjunto se realizó un nuevo análisis teniendo en cuenta la abundancia total de los dos grupos microbianos (54×10^8 UFC/ g hojarasca seca). Esto permitió determinar la existencia de una relación significativa y fuerte entre los recuentos de hongos + bacterias y la respiración ($r=0.74$, $P<0.05$).

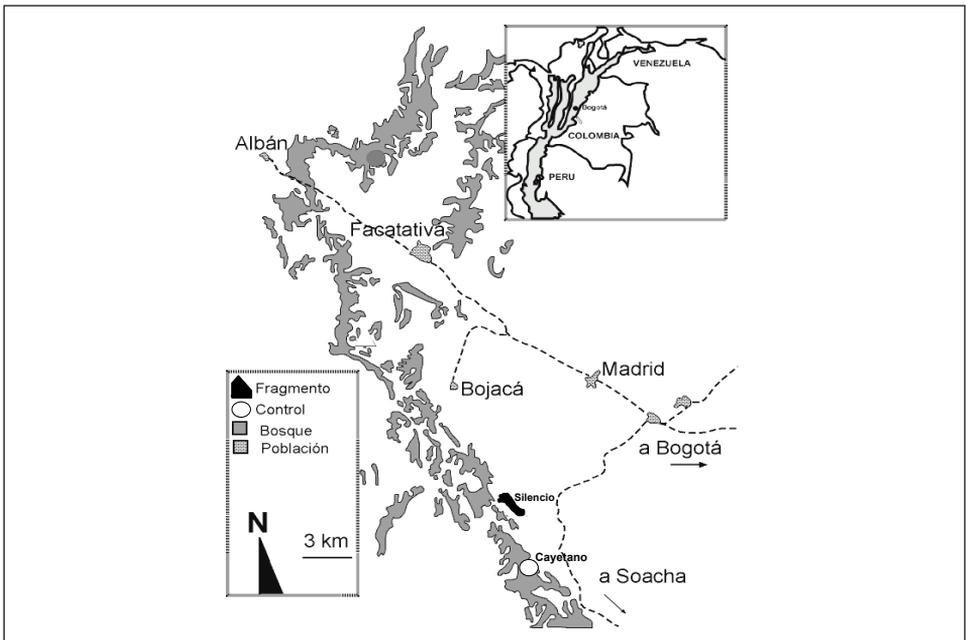


Figura 1. Mapa del área de estudio ubicada en la cordillera Oriental, al suroccidente de la Sabana de Bogotá, mostrando los sitios de estudio.

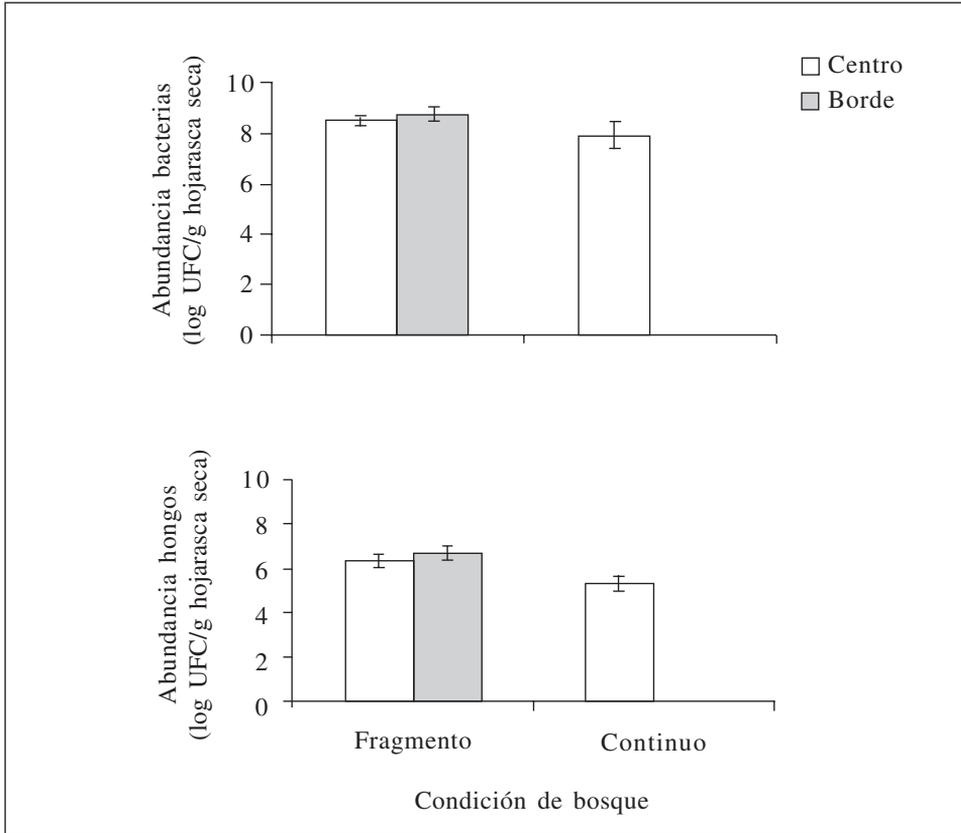


Figura 2. Promedio \pm desviación estándar de la abundancia de bacterias y hongos en el borde y centro de los sitios de estudio.

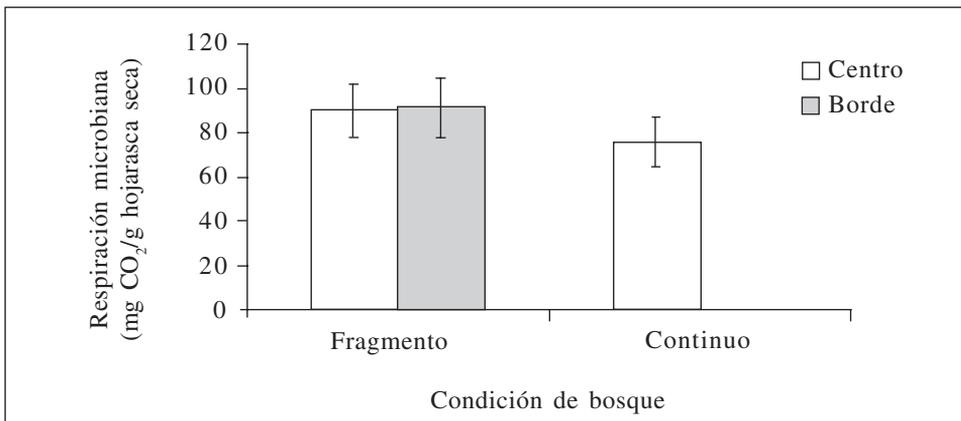
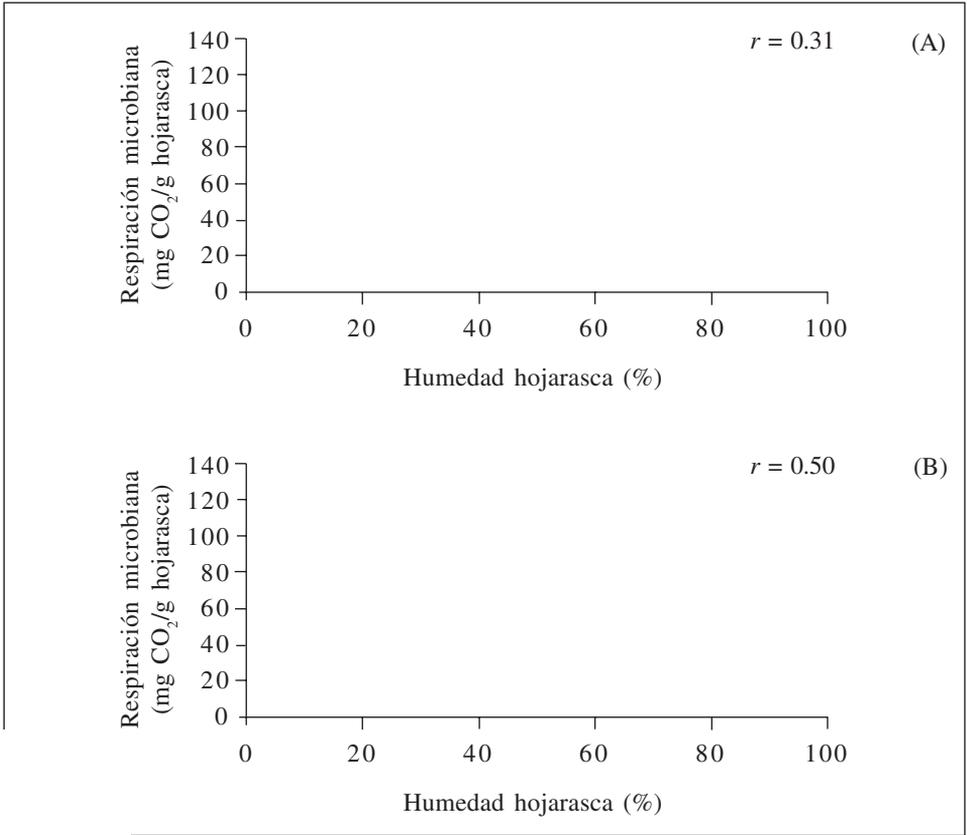
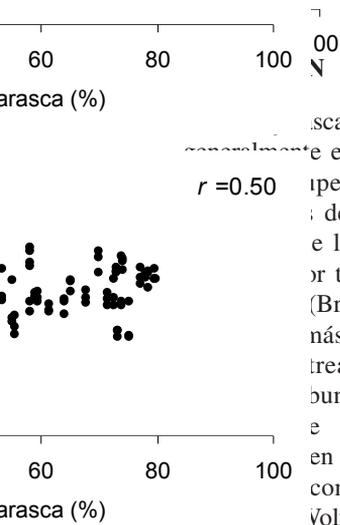


Figura 3. Promedio \pm desviación estándar de la respiración microbiana en borde y centro de los dos sitios de estudio.



ión entre el porcentaje de humedad de la hojarasca y la respiración en el el bosque continuo (B).



...sca estudiada, así como sucede
... en el suelo, la abundancia de
... pero la de hongos por uno a
... de magnitud. Esto puede ser
... e la mayor tasa de multiplica-
... or tamaño las bacterias frente a
(Brock *et al.*, 1993, Alexander,
... nías, las bacterias en el tipo de
... readas (de tipo fábriico) están
... bundancia en la planta cuando
... e y dominan la sucesión
... en las primeras etapas del pro-
... composición (Campbell, 1987;
... Volf, 1998). Es importante men-

cionar que este es uno de los pocos y pri-
... mos registros de la abundancia de grupos
... microbianos en hojarasca de bosques de
... montaña, especialmente en Colombia, por
... lo cual no es posible comparar estos resul-
... tados con otros estudios.

La abundancia tanto de hongos como de
... bacterias fue mayor en el fragmento (entre
... 2 y 10 veces). Sin embargo, la abundancia
... bacteriana y fúngica estuvo dentro del mis-
... mo orden de magnitud en el fragmento y
... en el bosque continuo para cada uno de los
... grupos microbianos. En términos de
... microorganismos éstas son diferencias apre-
... ciables que podrían verse reflejadas en va-

riaciones de la tasa de descomposición de la hojarasca en el fragmento respecto al bosque continuo. La mayor abundancia de bacterias en el borde del fragmento podría ser un indicador de la existencia de un efecto de borde sobre este grupo. Evidentemente esto se ve reforzado con el hallazgo de una mayor cantidad de bacterias en el centro del fragmento respecto al centro del área de bosque continuo. Cuál sería la distancia de penetración del efecto de borde en el fragmento podría ser el siguiente paso a seguir con miras a definir un efecto debido a la fragmentación.

La abundancia de los hongos presentó un comportamiento distinto al de las bacterias, ya que no hubo diferencias entre borde y centro del fragmento. Esto resulta interesante y lleva a plantear dos posibles explicaciones del fenómeno: 1) el efecto de borde no se manifiesta sobre la abundancia de los hongos aerobios mesófilos de la hojarasca, por lo que no habría diferencias entre el centro del fragmento y el del bosque continuo o 2) el efecto de borde sobre esta variable es de tal magnitud que penetra hasta el centro mismo del fragmento, de tal manera que no existiría una zona de interior. Esto se evidenciaría por diferencias entre el centro del fragmento y el del bosque continuo. La comparación entre los centros de los dos sitios de estudio brinda argumentos para suponer que la segunda posibilidad es la más acertada, ya que efectivamente se encontró una mayor abundancia de hongos en el centro del fragmento.

La respiración como una medida de la actividad microbiana no mostró diferencias importantes como la abundancia de hongos y bacterias. Esto se puede deber no sólo a que la respiración es un nivel de medición a una escala menos fina, sino que además considera a grupos microbianos adicionales a hongos y bacterias. Aunque el valor promedio de la respiración microbiana en los dos

sitios de estudio es diferente, ésta varía bastante en cada sitio, lo cual pudo incidir en las no diferencias encontradas en los resultados. Lo anterior puede ser una muestra de una alta heterogeneidad espacial al nivel de la actividad microbiana en la hojarasca, determinada por variaciones microclimáticas en la humedad, temperatura, calidad química y física, entre otras. Aunque se encontraron diferencias entre borde y centro en las dos áreas de estudio éstas no son biológicamente importantes dado que no sobrepasan el 10% de diferencia y presentan una variación alta entre muestras. Es posible que si se aumenta el tamaño de la muestra la variabilidad intrínseca mencionada ya no enmascare estas diferencias. En todo caso, con estos resultados se podría sugerir que la humedad de la hojarasca tiene un comportamiento similar al de la abundancia de las bacterias, en el sentido de que es mayor en el borde del fragmento. Lo anterior indicaría la existencia de un efecto de borde, sobre todo teniendo en cuenta que la respiración microbiana también es mayor en el centro del fragmento respecto al centro del área central del bosque continuo.

Considerando la humedad de la hojarasca, ésta no fue diferente en ninguna de las comparaciones. Es de suponer entonces con base en estos resultados que no existiría un efecto de borde sobre ésta, máxime cuando tampoco se encontraron diferencias entre los centros de los sitios de estudio. Estos resultados están en contraposición con los encontrados por otros autores respecto a variables microclimáticas ambientales (Camargo & Kapos, 1995; Didham, 1999; Kapos, 1989), que muestran diferencias borde-centro e incluso registran incrementos del 10% en la humedad de la hojarasca en fragmentos respecto a bosques continuos (Didham, 1999). Sin embargo, es necesario mencionar que esos trabajos se han realizado en ecosistemas de baja altitud como bosque húmedo tropical bajo. En este caso es posible, como lo sugirieron Toran *et al.*

(2002), que estos bosques de montaña posean características peculiares debidas a la presencia casi constante de neblina, que pueden cambiar los patrones esperados en cuanto a los efectos de la fragmentación.

En general, las relaciones entre la abundancia de hongos y bacterias con la humedad de la hojarasca por una parte, y de la respiración microbiana con la humedad de la hojarasca, por otra fueron menores del 50%. Esto hace suponer que hay otras variables que afectan la abundancia y respiración microbianas en estos sitios. Podrían explorarse otras variables como la calidad del sustrato, temperatura y el pH, que afectan la actividad microbiana, si se quieren entender los cambios en la abundancia de hongos y bacterias encontrados entre borde y centro de los sitios de estudio. También sería importante realizar muestreos en otras épocas climáticas y definir si estas diferencias se mantienen y/o cambian en magnitud.

Aunque no se tenía contemplado inicialmente, se exploró la relación entre la abundancia microbiana (de hongos y bacterias) y la respiración microbiana, con el objeto de conocer la importancia de estos grupos de microorganismos y su contribución en términos de actividad. El resultado fue que con las abundancias en conjunto de hongos y bacterias se obtiene una relación bastante fuerte ($r=0.74$) con la respiración microbiana. Esto sería un indicativo de la importancia de los hongos y las bacterias en el proceso de descomposición de la hojarasca, al menos inicialmente, pero valdría la pena examinar actividades enzimáticas específicas.

CONCLUSIONES

Con los resultados obtenidos se puede concluir que para los sitios estudiados la abundancia de bacterias y de hongos es mayor en el fragmento, y que aunque estadísticamente

se encontraron diferencias en la actividad microbiana éstas son mínimas desde el punto de vista biológico. Particularmente respecto a la posible existencia de un efecto de borde sobre estas variables, se pudo evidenciar que el efecto de borde incide de manera diferencial sobre las variables estudiadas. En primer lugar, la abundancia bacteriana en la hojarasca y la respiración microbiana responden de manera similar, sugiriendo un efecto de borde en el fragmento, con la existencia de una zona de interior en el mismo. En segundo lugar, hay evidencia para suponer que hay un efecto de borde sobre la abundancia fúngica en la hojarasca, pero sin la existencia de una zona de interior. Finalmente, sobre la humedad de la hojarasca parece no haber efecto. En el caso mencionado de efecto de borde sobre la abundancia de las bacterias, éste penetraría al menos 7 m hacia el interior del fragmento, ya que ésta fue la distancia utilizada para tomar las muestras en el borde.

Sin duda alguna la humedad está median-do sólo parcialmente en las diferencias en las abundancias microbianas medidas (menos del 50%). Esto sugiere que hay otras variables como la calidad del sustrato, el pH, la temperatura e interacciones entre organismos, entre otras, que pueden ser exploradas en ese sentido. Hay que tener en cuenta que los resultados de este estudio son preliminares, se restringen a una época del año y a dos áreas de bosque en una ubicación particular. Para poder definir la existencia de efectos de borde por fragmentación sobre variables que afectan el proceso de descomposición de hojarasca es necesario explorar en otros estudios más fragmentos de bosque nublado, aumentando el tamaño de la muestra y la duración del muestreo. Finalmente, sería importante definir la magnitud del efecto que borde a través de un diseño de transecto borde-centro, con el fin de establecer su impacto sobre procesos de descomposición y liberación de nutrientes.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República (proyecto No. 864) por el soporte financiero. Al Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades por el apoyo logístico. A la Dirección Administrativa de la Pontificia Universidad Javeriana por facilitar el transporte. A la familia Cubillos y a Guillermo Izquierdo por permitir el ingreso a sus predios para realizar este trabajo. A Jairo Pérez-Torres y un revisor anónimo por los comentarios y aportes sobre el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AHUMADA, J.A.; HERNÁNDEZ, A. & PÉREZ-TORRES, J. 1997. *Caracterización y estructura de bosques fragmentados en el occidente de la Sabana de Bogotá*. Primer Congreso de Biología de la Conservación, Tercer Simposio sobre Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas de Montaña. Cali, Colombia, 81 págs.
- AIZEN, M. & FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2): 330-351.
- ALEXANDER, D.B. 1998. Bacteria and Archaea. In SYVIA, D.M.; FURHMAN, J.J.; HARTEL, P.G. & ZUBERER, D.A. (eds.). *Principles and applications of soil microbiology*. First edition. Prentice Hall. Inc. Upper Saddle River, USA, 550 págs.
- ANDERSON, J.P.E. 1982. Soil respiration. In: PAGE, A.L.; MILLER, R.H. & KEENEY, D.R. (eds.). *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological properties*. Second edition. American Society of Agronomy, Inc., Soil Science of America, Inc. Wisconsin, USA, 1159 págs.
- ARANGO-VÉLEZ, N. & KATTAN, G. 1997. Effects of forest fragmentation on experimental nest predation in Andean Cloud Forest. *Biological Conservation*, 81: 137-143.
- BRIDGES, E.M. 1987. *World soils*. Third edition. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom, 170 págs.
- BROCK, T.D. & MADIGAN, M.T. 1993. *Microbiología*. Sexta edición. Prentice May Hispanoamericana, S.A. Naucalpan de Juárez, México, 956 págs.
- CAMPBELL, R. 1987. *Ecología microbiana*. Primera edición. Editorial Limusa. México, D.F., México, 268 págs.
- CARO, O.L. 2002. *Estructura y composición de la vegetación en áreas de bosque andino fragmentado y no fragmentado en el borde sur-occidental de la Sabana de Bogotá (Cundinamarca - Colombia)*. Trabajo de grado. Ecóloga. Carrera de Ecología. Facultad de Estudios Ambientales y Rurales. Pontificia Universidad Javeriana, 120 págs.
- CHAPIN III, F.S.; ZAVALA, E.; EVINER, V.; NAYLOR, R.; VITOUSEK, P.; REYNOLDS, H.; HOOPER, D.; LAVOREL, S. *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- COÛTEAUX, M.; BOTTNER, P. & BJÖRN BERG. 1995. *Litter decomposition, climate and litter quality*. Trends in Ecology and Evolution, 10(2): 63-66.
- ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R. & MERRIT, D. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, México. *Ecography*, 17: 229-241.
- DIDHAM, R. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure

- in tropical forest fragments. *Biotropica*, 31(1): 17-30.
- DIDHAM, R. 1998. Altered leaf-litter decomposition in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116: 397-406.
- ETTER, A. & VAN WYNGAARDEN, W. 2000. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29(7): 432-438.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 173-185.
- KATTAN, G. & ÁLVAREZ, H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the Colombian Andes. In: *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Schelhas, J. & Greenberg, R. (eds). Island Press. Washington D.C. USA, 426 págs.
- IGAC Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 2000. Estudio general de suelos y zonificación de tierras. In BOTERO, S. (ed.), tomo II. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Cundinamarca, Colombia, 70 págs.
- LOVEJOY, T.E.; BIERREGAARD, R.O. JR.; RYNALDS, A.B.; MALCOLM, J.R.; QUINTELA, C.E.; HARPER, L.H.; BROWN, K.S. JR.; POWELL, A.H.; POWELL, G.V.N.; SCHUBART, H.O.R. & HAYS, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazonian forest fragments. In: *Conservation Biology: The Science of scarcity and Diversity*. Soulé, M.E. (ed). Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, USA, 257-285.
- LUCZAJ, L. & SADOWSKA, B. 1997. *Edge effect in different groups of organisms: vascular plant, bryophyte and fungi species richness across a forest-grassland border*. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 32: 343-353.
- MURCIA, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. Chapter 2. In: SCHELHAS, J. & GREENBERG, R. (eds.) *Forest Patches in tropical landscapes*. Island Press. Washington, D.C. USA, 426 págs.
- RUBINSTEIN, A. 2001. *Efeito da fragmentação florestal sobre a decomposição da liteira na Amazônia Central, Manaus, AM. Tesis para obtener el título de Meste en Ciências Biológicas*. Universidade do Amazonas - UA. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia-INPA. Manaus, Brasil. 51 págs.
- RUIZ-R., A. & VARELA, A. 2002. Comparación de la riqueza y distribución de Corticiaceae (Aphyllphorales) entre borde e interior de fragmentos de bosque altoandino en la Sabana de Bogotá, Colombia. En: GUZMÁN, G. & Mata, G. (ed.). *Estudios sobre los hongos latinoamericanos Nancatepec*. Primera edición. Universidad Veracruzana. Veracruz, México. 575 págs.
- Statsoft, Inc. 2000. STATISTICA for Windows [computer program manual]. Tulsa, Ok: Statsoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, phone: (918) 749-1119, fax (918) 749-2217, info@statsoft.com, WEB:http://www.statsoft.com
- TORAN, E.; FEINSINGER, P. & CRUMP, M.L. 2002. Frogs and a cloud forest-edge in Ecuador. *Conservation Biology* 16(3): 735-744.
- VILLOTA, H. 1991. *Geomorfología aplicada a levantamientos edafológicos y zonificación física de las tierras*. Primera parte. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia, 212 págs.
- WAGNER, G.H. & WOLF, D.C. 1998. Carbon transformations and soil organic matter formation. In: SYVIA, D.M.; FURHMAN,

- J.J.; HARTEL, P.G. & ZUBERER, D.A. (eds.). *Principles and applications of soil microbiology*. First edition. Prentice Hall. Inc. Upper Saddle River, USA, 550 págs.
- WASKMAN, S.A. 1927. *Principles of soil microbiology*. First edition. Williams and Wilkins. Baltimore, USA, 897 págs.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica* 22: 235-241.
- WOLLUM II, A.G. 1982. Cultural methods for soil microorganisms. In: PAGE, A.L., MILLER, R.H. & KEENEY, D.R. *Methods of soil analysis*. Part 2. American Society of Agronomy, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Publisher. Madison, Wisconsin, 781-801.

| |
|--|
| <p>Recibido: 13-06-03 Aceptado: 18-08-04</p> |
|--|