



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Comparación de propiedades edáficas y procesos ecosistémicos entre plantaciones forestales y bosques secundarios subandinos

Margarita Gómez Sarmiento

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de ciencias agropecuarias, Departamento de ciencias forestales
Medellín, Colombia
2011

Comparación de propiedades edáficas y procesos ecosistémicos entre plantaciones forestales y bosques secundarios subandinos

Margarita Gómez Sarmiento

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magister en Bosques y Conservación Ambiental

Director (a):

PhD Amanda Varela

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias forestales
Medellín, Colombia
2011

Agradecimientos

A mi directora Amanda Varela por su constante apoyo y paciencia durante la elaboración de este trabajo.

Al Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Recursos Genéticos CIEBREG por la financiación de este proyecto.

A Mauricio Romero por su invaluable colaboración en campo y por su ayuda incondicional a lo largo de todo este trabajo.

A Lina Sierra, Ketty Córdoba, Diego Sáenz y todas las personas del Laboratorio de Ecología de Suelos y Hongos Tropicales (LESHYT) por su ayuda en campo y en laboratorio.

A Cartón de Colombia, Aguas y Aguas, Parques Nacionales Naturales, administradores y funcionarios de las fincas donde se realizó este trabajo.

A los profesores y personal en general de la Maestría en Bosques y Conservación Ambiental de la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín por su colaboración en diferentes aspectos de este estudio.

A mis amigos y familia por estar siempre ahí.

Resumen

Los cambios en la cobertura y uso del suelo tienen efectos importantes en el suelo y en las funciones ecosistémicas que este soporta. En este estudio se compararon algunas propiedades edáficas entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales de pino y, dos procesos ecosistémicos: la productividad sobre el suelo y la descomposición. El estudio se realizó en la cuenca del río Otún (Risaralda). Se tomaron nueve muestras de suelo en bosque y nueve en plantaciones. Se determinó la densidad, riqueza de morfotipos y actividad en medio de cultivo de los grupos funcionales bacterianos: bacterias celulolíticas (BC), proteolíticas (BP), fijadoras de nitrógeno (BFN) y solubilizadoras de fosfato (BSP). También se determinó la humedad, la densidad aparente, el pH, la cantidad de materia orgánica, de C, N y P disponible, la textura y la distribución de agregados del suelo. La descomposición se estudió con el método de bolsas de descomposición. Adicionalmente se estimó la productividad de las diferentes coberturas midiendo la producción de hojarasca y, el aumento de biomasa aérea en el tiempo mediante inventarios de clases diamétricas y ecuaciones alométricas. Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas entre el bosque y la plantación para la densidad de los grupos funcionales estudiados. No se encontraron diferencias significativas en el aumento de la biomasa aérea entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales, ni para la productividad entre las coberturas. Los valores del k de descomposición para cada cobertura tampoco fueron significativamente diferentes entre sí. Los resultados de este estudio sugieren que plantaciones forestales de pino de más de 15 años y con diferentes grados de manejo, son funcionalmente similares a bosques subandinos de la región.

Palabras clave: grupos funcionales microbianos, bosques subandinos, plantaciones forestales, descomposición de hojarasca, productividad, procesos edáficos, cuenca río Otún.

Abstract

Changes in coverage and land uses have important effects on the soil and ecosystem function. In this study some edaphic properties are compared between secondary sub Andean forest and timber plantations. Also, it presents a comparison in two ecosystem processes: above ground productivity and litter decomposition. The study was made in the Otún river basin in Risaralda, Colombia. 18 samples of soil were taken, 9 from secondary forest and 9 from timber plantations. It was evaluated the density, richness of morphotypes and activity of 4 bacterial functional groups cellulolytic bacteria, (BC), proteolytic bacteria (BP), nitrogen-fixing bacteria (BFN) y and phosphate solubilizing bacteria (BSP). Moist, apparent density, pH, organic matter and C,N,P availability in the soil were also measured. For evaluating ecosystem processes, 6 litter collectors were placed in 25x25m plots. The diameter at 1.3 M was measured for all the trees in the plot. Litter decomposition was evaluated using the litterbag method. Productivity was estimated in both forest and plantations using allometric equations to estimate increases in aerial biomass. Results showed that there were not significant differences between forests and timber plantations for density of neither functional groups nor increases in aerial biomass and productivity. Decomposition rates (k) for each coverage were similar also. Decomposition and productivity were not explained by any of the parameters measured at local scale. These results suggest that old (15 years or more) timber plantations are functionally similar to sub Andean forests. However, it is possible to find differences in other variables related to ecosystem function regulation like edaphic fauna or chemical composition of litter.

Key Words: microbial functional groups, Su Andean forests, timber plantations, litter decomposition, productivity, edaphic processes, Otún river basin

Contenido

	Pág.
1. Introducción.....	1
2. Marco conceptual y antecedentes.....	3
2.1 El suelo y sus propiedades	3
2.2 Procesos y función ecosistémica.....	7
2.3 Relación entre las propiedades del suelo y los procesos ecosistémicos	11
2.4 Efectos del cambio de cobertura vegetal sobre el suelo.....	13
3. Descripción del Problema y Justificación del estudio	19
4. Objetivos.....	20
4.1 Objetivo general.....	21
4.2 Objetivos específicos	21
5. Materiales y Métodos.....	23
5.1 Área de Estudio.....	23
5.2 Muestreo de suelos.....	25
5.3 Determinación de propiedades físicas y químicas del suelo.....	25
5.4 Cultivo de grupos funcionales bacterianos	26
5.5 Determinación de la descomposición de hojarasca propia y material estándar	27
5.6 Estimación de la productividad de los sistemas vegetales.....	28
5.7 Análisis Estadísticos.....	30
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	33
6.1 Determinación de propiedades fisicoquímicas del suelo	33
6.2 Grupos funcionales de bacterias	35
6.3 Determinación de la descomposición de hojarasca propia y material estándar	48
6.4 Estimación de la productividad de los sistemas vegetales.....	58
7. Conclusiones y recomendaciones.....	71
7.1 Conclusiones.....	71
7.2 Recomendaciones.....	72

Lista de figuras

	Pág.
Figura 6.1 Promedio \pm desviación estándar de la densidad (UFC/g) de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.....	[36]
Figura 6.2 Promedio \pm desviación estándar de morfotipos de colonia de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.....	[38]
Figura 6.3 Promedio \pm desviación estándar de los diámetros de halos de solubilización y degradación de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.....	[39]
Figura 6.4 Porcentaje de peso remanente en las bolsas de descomposición en bosques secundarios subandinos.....	[49]
Figura 6.5 Porcentaje de peso remanente en las bolsas de descomposición en plantaciones forestales.	[50]

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 5.1 Características de los sitios de muestreo usados en este estudio.....	[24]
Tabla 5.2 Factores resultantes de la agrupación de variables.....	[31]
Tabla 6.1 Promedios y desviaciones estándar de variables físicas y químicas medidas en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales de los sitios de estudio.....	[34]
Tabla 6.2 Valores de R para las correlaciones entre variables fisicoquímicas y microbiológicas.....	[44,45,46]
Tabla 6.3 Valores de k (meses ⁻¹) para los diferentes sitios medidos.....	[53]
Tabla 6.4 Promedio y desviación estándar de la biomasa aérea, el aumento de biomasa, la cantidad de hojarasca caída y la productividad por encima del suelo, en bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.....	[59]
Tabla 6.5 Valores de R para las correlaciones entre procesos ecosistémicos y variables fisicoquímicas del suelo.....	[62,63]
Tabla 6.6 Valores de R para las correlaciones entre procesos ecosistémicos y variables microbiológicas del suelo.....	[67,68]
Tabla 6.7 Factores de carga obtenidos para cada factor.....	[69]
Tabla 6.8 Valores de R y P para las regresiones múltiples.....	[71]

1.Introducción

En los sistemas boscosos el suelo es muy importante en el mantenimiento de la funcionalidad (Marschner & Rengel, 2007). Las interacciones entre las comunidades vegetales y los aspectos físicos, químicos y biológicos del suelo son múltiples y han sido descritas ampliamente (Binkley & Giardina, 1998). Por otro lado los cambios en la cobertura y uso del suelo como consecuencia del crecimiento de la población humana tienen efectos importantes en el suelo y en las funciones ecosistémicas que este soporta. De hecho las definiciones de calidad y salud del suelo **más** recientes incluyen siempre la dimensión de funcionalidad (Karlen *et al.*, 1997). Sin embargo hasta el momento no existe mucha evidencia de cómo los cambios en las propiedades del suelo afectan el funcionamiento del ecosistema y **qué** cambios funcionales ocurren como consecuencia de la degradación de los suelos debido a los cambios de uso (Abbasi & Rasool, 2005). Además, la poca evidencia existente carece de explicaciones acerca de los mecanismos subyacentes en los efectos encontrados (Palm *et al.*, 2007). Es entonces de especial interés, entender cómo se relacionan los cambios en el uso del suelo con las propiedades edáficas y la función ecosistémica para abonar el terreno en la formulación de indicadores apropiados de degradación del suelo (Burger & Kelting, 1999).

En agrosistemas intensivos el efecto del uso sobre el suelo es más evidente (Matson *et al.*, 1997a) y las pérdidas en la función se hacen visibles en términos de la productividad del cultivo (Bruce *et al.*, 1995) o, en los brotes de enfermedades que atacan a las plantas (Azcón-Aguilar & Barea, 1997). Sin embargo cuando se trata de sistemas boscosos con poco manejo los efectos sobre el suelo son menos evidentes y se observan más a nivel de procesos edáficos que de propiedades particulares del suelo (Thornley & Cannell, 1992).

En principio las plantaciones de especies maderables son estructuralmente más similares a los bosques secundarios subandinos que otros sistemas productivos (Lugo, 1992). Sin embargo, son mucho menos diversos (usualmente monoespecíficos) que los bosques tropicales y se asemejan más a monocultivos, constituyéndose en una interesante oportunidad para estudiar de manera indirecta la relación entre la cobertura del suelo, las propiedades edáficas y la función del ecosistema.

La ecorregión del eje cafetero colombiano está localizada en la parte norte de los Andes, en el costado occidental de la cordillera central. Esta área es prioritaria para esfuerzos de conservación ya que alberga una importante cantidad de especies y al mismo tiempo está fuertemente afectada por actividades antrópicas que han acelerado la fragmentación y transformación de los ecosistemas naturales (Rodríguez, 2009). Estas transformaciones del paisaje afectan la calidad del suelo y tienen implicaciones en las dinámicas ambientales y sociales de la región y sus pobladores, que son cada vez más abundantes (Uribe *et al.*, 2007).

En el marco del proyecto “valoración de la biodiversidad en la ecorregión del eje cafetero del Centro de Investigación y Recursos genéticos (CIEBREG) y dada la importancia del suelo en el funcionamiento de los ecosistemas boscosos y la situación actual de cambio en la cobertura vegetal en el área, se hizo este estudio en el que se compararon propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo para establecer su relación con procesos integradores de la función ecosistémica como la descomposición y la productividad entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales de pino.

2.Marco conceptual y antecedentes

1.1 El suelo y sus propiedades

El suelo es un sistema de múltiples fases que consiste en material mineral, raíces, agua, gases y materia orgánica en diferentes estados de descomposición y es también el medio en el que viven una impresionante variedad de organismos (Bardgett, 2005). En los últimos años se ha hecho referencia al suelo como una zona crítica del planeta debido al papel que desempeña en la regulación ambiental y en la producción de alimentos, fibra y combustibles en el planeta y por lo tanto en su sostenibilidad (Palm *et al.*, 2007).

Los suelos se describen frecuentemente a partir de sus propiedades físicas, químicas y biológicas. Las propiedades físicas incluyen la textura, la densidad, la porosidad y la agregación. En las químicas se encuentra el pH, la capacidad de intercambio catiónico y la composición química del suelo en solución determinada por los macro y microelementos (Hartel, 1998).

Entendiendo la complejidad de los suelos se puede pensar en diferentes interacciones entre sus propiedades biológicas, físicas y químicas, las cuales influyen de diversas maneras los procesos que se llevan a cabo en el suelo. Usualmente es difícil separar las funciones del suelo en funciones químicas, físicas y biológicas debido a que estos procesos son normalmente dinámicos e interactivos y cualquier propiedad del suelo puede ser relevante para muchos atributos o funciones del suelo simultáneamente (Paul, 2007). Un buen ejemplo de este es la materia orgánica del suelo, entendida como cualquier material producido originalmente por organismos vivos que retorna al suelo y se descompone. En un determinado momento la materia orgánica de suelo consiste de un rango de materiales desde tejido original intacto de plantas y animales hasta mezclas de materiales con

diferentes grados de descomposición, conocido como humus (Paul, 2007). La materia orgánica del suelo juega algún papel en casi todas las funciones del suelo. La materia orgánica del suelo (MOS) se reconoce como uno de los parámetros químicos claves de la calidad del suelo, ya que influencia la porosidad del suelo y la estabilidad de los agregados, así como las reacciones de intercambio gaseoso y las relaciones hídricas. Además es un reservorio crítico del ciclo del carbono y de otros nutrientes por lo que juega un papel muy importante en la disponibilidad de los mismos (Oades, 1984).

Muchos procesos en el suelo están influenciados por el ambiente químico y particularmente por el pH. El pH del suelo afecta distintos procesos ecológicos como el intercambio y solubilización de nutrientes inorgánicos, la actividad de la edafofauna y los microorganismos y la solubilización de minerales (Binkley & Ritcher, 1987). En la literatura, se incluyen medidas de diferentes nutrientes como propiedades importantes para determinar la calidad del suelo, las más frecuentes involucran alguna forma de nitrógeno y fósforo. Estos nutrientes parecen estar íntimamente relacionados con las propiedades biológicas del suelo (descomposición de la materia orgánica) y además se correlacionan con otras medidas de liberación de nutrientes como las proporciones C:N, el carbono orgánico total y la mineralización del C, N y P (Taylor *et al.*, 1989).

Las propiedades físicas del suelo pueden ser estáticas en el tiempo o, dinámicas en escalas de tiempo variables. Algunas son resistentes a las prácticas de manejo, mientras que otras cambian fácilmente tanto de forma positiva como negativa. Algunas pueden recuperarse mientras que otros cambios son irreversibles (Schoenholtz *et al.*, 2001). Estos factores determinan entonces en qué medida cada propiedad del suelo puede proveer información acerca de los procesos y funciones del suelo. La textura y la profundidad del suelo son propiedades que pueden cambiar poco a lo largo del tiempo en un determinado suelo, mientras que la densidad aparente varía entre suelos de diferentes textura, estructura y contenido de materia orgánica. La densidad aparente también influencia otras propiedades relacionadas con la disponibilidad hídrica y de oxígeno (Manrique, 1991; Schoenholtz *et al.*, 2001).

Una de estas propiedades es la estructura del suelo que se refiere a la magnitud y forma en que los agregados del suelo se mantienen juntos por medio de la materia orgánica y otros precipitados químicos. La estabilidad de estos agregados da una idea de la estructura del mismo y describe la habilidad del suelo para mantener la organización de sólidos y espacios vacíos cuando se expone a diferentes tipos de estrés. Al igual que la textura del suelo, la estructura influencia muchos procesos químicos, biológicos y físicos en el suelo (Oades, 1984).

Las propiedades biológicas del suelo suelen ser más difíciles de medir y predecir que las propiedades físicas o químicas, pero dado que los suelos son sistemas vivos y que la biota edáfica se relaciona íntimamente con la salud y función del suelo, se han determinado algunas propiedades biológicas del suelo que pueden servir para evaluar su calidad. Estas incluyen microorganismos (biomasa, grupos funcionales, patógenos entre otras), meso y macrofauna, biodiversidad del suelo, procesos biológicos del suelo, enzimas e incluso comunidades vegetales (Pankhurst *et al.*, 1997).

Dentro de las propiedades biológicas los microorganismos han cobrado importancia debido a su gran abundancia y diversidad en el suelo y a que se sabe que los hongos y bacterias controlan muchos de los procesos vitales para el mantenimiento de los ecosistemas terrestres (Oriens *et al.*, 1996b). Estudiar los microorganismos de manera específica puede ser muy difícil. Un simple puñado de suelo puede contener más de 10 000 millones de bacterias pertenecientes a cientos de especies diferentes, muchas de las cuales son aún desconocidas (Torsvik & Øvreås, 2002), por lo que un enfoque apropiado para estudiar las comunidades microbianas del suelo es a través del estudio de grupos funcionales. Un grupo funcional es un grupo de especies que desempeñan papeles similares en un proceso ecosistémico (Naeem, 1999). Los grupos funcionales microbianos participan en los ciclos del nitrógeno, fósforo, carbono, azufre y otros elementos químicos y se encuentran en todos los ambientes. En el suelo, estos ciclos son muy importantes para el recambio de nutrientes (Matsumoto *et al.*, 2005). Los grupos funcionales involucrados en el ciclaje de nutrientes incluyen microorganismos celulolíticos, ligninolíticos, proteolíticos, solubilizadores de fosfatos, nitrificantes, fijadores de nitrógeno, entre otros (Matsumoto *et al.*, 2005). Las

bacterias están fuertemente involucradas en los ciclos de nutrientes esenciales como el carbono, el nitrógeno y el fósforo (Paul, 2007).

En el ciclo del carbono, las bacterias celulolíticas intervienen en la descomposición de la materia orgánica mediante la degradación de celulosa, la cual es llevada a cabo por muchas de especies de bacterias que son capaces de hidrolizar este compuesto mediante rutas metabólicas altamente diversas. Esta amplia distribución de la capacidad celulolítica se debe probablemente a la evolución convergente de diferentes grupos bajo la presión selectiva de una disponibilidad abundante de celulosa (Lynd *et al.*, 2002). Los degradadores aerobios de celulosa usan la celulosa a través de la producción de cantidades importantes de celulasas extracelulares y aunque muchas bacterias se adhieren a la celulosa, no parece ser necesario el contacto físico para que se lleve a cabo la hidrólisis (Lynd *et al.*, 2002).

El ciclo del nitrógeno está mediado en su totalidad por microorganismos, especialmente bacterias (Atlas & Corzo, 2002). Prácticamente todo el nitrógeno entra en el suelo por medio de procesos naturales. Aunque existe una gran cantidad de nitrógeno en la atmósfera, este está presente en forma de gas inerte y no puede ser usado ni por plantas ni por animales. El enlace triple covalente de la molécula de N_2 es altamente estable y sólo puede romperse químicamente a presiones y temperaturas muy elevadas. Sin embargo los microorganismos fijadores de nitrógeno realizan esta difícil tarea bajo presiones y temperaturas normales (Atlas & Corzo, 2002). Esta habilidad es después de la fotosíntesis, la segunda actividad más importante en el mantenimiento de la vida sobre la Tierra (Stevenson & Cole, 1999). La fijación biológica libre y mutualista tiene especial importancia en la disponibilidad de nitrógeno en los ecosistemas terrestres (Galloway *et al.*, 2004). Por otro lado las bacterias contribuyen al flujo de compuestos nitrogenados en el suelo mediante la degradación de proteínas y péptidos en el suelo. Aunque tanto especies de hongos como bacterias son capaces de llevar a cabo este proceso, la mayoría de las proteasas encontradas en el suelo parecen ser de origen bacteriano (Bach & Munch, 2000). Estas enzimas involucran una ruptura inicial de los enlaces peptídicos por proteasas y peptidasas para formar aminoácidos, a partir de los cuales se libera amonio mediante la acción de otras enzimas como oxigenasas y amino ácido deshidrogenasas (Stevenson &

Cole, 1999). La actividad de las peptidasas microbianas es de central importancia en el ciclaje de nitrógeno en el suelo, ya que lo hace disponible para las plantas y los microorganismos. De hecho el nivel de actividad proteolítica del suelo puede ser un limitante de la tasa de mineralización de nitrógeno orgánico en el mismo. Esta actividad puede estar influenciada por varios factores como las concentraciones de carbono y nitrógeno, el contenido de arcillas, el contenido de materia orgánica y de agua y la cantidad de iones intercambiables en el suelo (Bach & Munch, 2000).

El fósforo después del nitrógeno es el nutriente inorgánico más requerido por plantas y microorganismos y además, en el suelo es el factor limitante del desarrollo vegetal a pesar de ser abundante tanto en formas inorgánicas como orgánicas. Los bosques tropicales presentan limitaciones de este nutriente (Vitousek, 1984). Los microorganismos solubilizadores de fosfatos son ubicuos en el suelo y su abundancia varía según el tipo de suelo; pueden ser tanto hongos como bacterias pero las bacterias superan en número a los hongos entre 1- 250 veces (Gyaneshwar *et al.*, 2002). El principal mecanismo para la solubilización de fosfato mineral es la producción de ácidos orgánicos y las fosfatasas ácidas extracelulares (Olander & Vitousek, 2000), la cual resulta en una acidificación de las células microbianas y una disminución general del pH en el área circundante (Stevenson & Cole, 1999).

1.2 Procesos y función ecosistémica

Un proceso ecosistémico se refiere a las acciones químicas, físicas o biológicas que relacionan a los organismos con su entorno; en ese sentido se puede hablar de procesos como la transferencia de energía, materia u organismos entre reservorios dentro de un ecosistema, la producción primaria, la descomposición, la respiración heterotrófica, el flujo y ciclaje de elementos y la evapotranspiración (Lovett *et al.*, 2005). Por su parte la función ecosistémica se refiere al comportamiento de un ecosistema, el cual es consecuencia de uno o varios procesos ecosistémicos, como la retención de nutrientes, la producción de biomasa y el mantenimiento de la diversidad, entre otras. Se puede decir que la función ecosistémica es la tasa o nivel en la que se llevan a cabo procesos ecosistémicos (Lovett *et al.*, 2005). La complejidad de estructuras y procesos que poseen los ecosistemas puede

traducirse en un número de funciones ecosistémicas, que a su vez proveen bienes y servicios de valor para los humanos (De Groot *et al.*, 2002b).

Muchas funciones de los ecosistemas poseen gran valor para las sociedades modernas. Por ejemplo la productividad vegetal, la fertilidad del suelo, la calidad del agua, las características químicas de la atmósfera, el ciclaje de nutrientes y otras. Estas funciones están reguladas por la interacción de factores abióticos y organismos vivos (Silver *et al.*, 1996). Dicha interacción es controlada por diferentes mecanismos en los que de alguna manera tienen influencia la diversidad (Myers, 1996) y la identidad de los organismos que componen el ecosistema (Naeem, 1999). Un mecanismo por el cual se puede explicar el efecto de la diversidad en la función ecosistémica es el de efectos de muestreo, el cual plantea que los ecosistemas más ricos tienen más probabilidad de contener especies con altas tasas de funcionamiento. Otro mecanismo es el de los efectos de complementariedad (Loreau, 2001), que propone que en un ambiente con mayor riqueza, hay más especies complementarias y no competitivas explotando diferentes nichos (Naeem, 1999). Aunque estas explicaciones tienen mucho sentido, existe relativamente poca evidencia que soporte la hipótesis de la relación entre diversidad y función ecosistémica. La mayoría de datos existentes provienen de estudios observacionales donde ciertos indicadores de función se correlacionan con la diversidad (Girvan *et al.*, 2005; Morin, 2004; Mouquet *et al.*, 2002; Tilman, 1996). Sin embargo muchos de estos estudios no son controlados y su confiabilidad estadística puede ser reducida (Schwartz *et al.*, 2000).

Dentro de las funciones importantes en la función de los ecosistemas la producción de biomasa vegetal es de gran importancia. Esta es una medida indirecta de la productividad primaria neta (PPN) y es una función integradora en los ecosistemas porque depende de factores abióticos como la luz y los nutrientes así como de procesos biológicos en el suelo y entre las comunidades vegetales (Krohne, 1998). La productividad primaria neta es la tasa en la cual la energía se acumula en forma de moléculas orgánicas por medio de la fotosíntesis (Krohne, 1998) y equivale a la diferencia entre la fotosíntesis y la respiración dentro de un ecosistema (Clark *et al.*, 2001). Debido a las dificultades para estimar la respiración (Waring *et al.*, 1998) la productividad primaria puede determinarse

indirectamente como la totalidad de materia orgánica que se produce durante intervalo de tiempo específico. La producción de biomasa comprende diferentes componentes como nueva biomasa aérea (madera, ramas y ramillas, hojas, reservas de carbohidratos no estructurales), material reproductivo (inflorescencias, semillas, frutos), compuestos orgánicos volátiles y lavables, biomasa de raíces gruesas, biomasa de raíces finas, exudados radiculares y carbohidratos exportados a simbioses (Krohne, 1998).

La PPN en un ecosistema terrestre está influenciada por diversos factores. Por un lado están controles fisiológicos de las plantas, las cuales responden a los recursos del suelo, a la luz y al agua. Estos controles pueden cambiar las tasas de crecimiento vegetal y por lo tanto la PPN. En escalas globales, el control ambiental sobre la PPN parece ser muy importantes. La PPN está fuertemente correlacionada con la precipitación y la temperatura, excluyendo ecosistemas secos como los desiertos (Chapin *et al.*, 2002b). En los bosques tropicales, la PPN es máxima en niveles intermedios de precipitación. Esto es debido probablemente a que en niveles altos de precipitación puede existir una limitación de oxígeno para las raíces y los microorganismos del suelo. En estos bosques la producción de hojarasca se correlaciona con la disponibilidad de nutrientes en el suelo, especialmente P, lo cual muestra que la PPN está restringida por la disponibilidad de recursos (Chapin *et al.*, 2002b). El efecto de la precipitación sobre la PPN puede estar más relacionado con la disponibilidad de nutrientes en procesos dependientes de la humedad como la descomposición. De hecho en muchos ambientes naturales el suministro de nutrientes es uno de los factores que más afecta la productividad y la composición de las comunidades vegetales (Pugnaire & Valladares, 2007).

La disponibilidad de nutrientes en el suelo depende de la mineralización y humificación de la materia orgánica durante la descomposición (Lavelle *et al.*, 1993). El ciclaje de nutrientes durante la descomposición es un proceso fundamental que tiene incidencia sobre el ciclo del C, el crecimiento de las plantas y en últimas la estructura de la comunidad vegetal en un ecosistema (Hattenschwiler *et al.*, 2005a). La disponibilidad de nutrientes en un suelo se debe en gran parte a la dinámica de descomposición de la materia orgánica. Además este proceso tiene impactos importantes en la capacidad de retención de los suelos (Berg & McLaugherty, 2008). La descomposición es un proceso en cascada durante el cual un

recurso dado se transforma en compuestos secundarios y estos a su vez en compuestos de tercer orden. Este recurso es realmente un continuo de componentes de desechos de plantas, desechos de invertebrados, microorganismos vivos y muertos (Lavelle *et al.*, 1993). Se trata entonces de un proceso complejo, que involucra tanto agentes químicos y físicos como biológicos (Berg & Mcclaugherty, 2008).

Al igual que la productividad, la descomposición de la materia orgánica en el suelo es un proceso integrador que está influenciado por diferentes aspectos del ecosistema. De hecho en la descomposición de la materia orgánica existe un conjunto complejo de factores que regulan la pérdida de masa, la formación de humus, la dinámica de nutrientes y los cambios en la composición química de la hojarasca (Berg & Mcclaugherty, 2008). Factores como el clima, la disponibilidad de nutrientes, la composición química de la hojarasca y factores específicos del sitio influyen las tasas y patrones de descomposición (Berg & Mcclaugherty, 2008). Estos factores se pueden reunir en tres componentes básicos cuya contribución es distinta y puede variar según el tipo de ecosistema (Elliott *et al.*, 1993). Los componentes son por un lado los organismos, los cuales comprenden la microbiota y la fauna edáfica (Bardgett, 2005). Por otro lado los parámetros físicos que influyen de manera importante la descomposición de materia orgánica, como es el caso de los factores ambientales, la humedad y temperatura del suelo, el contenido de arcillas y en general la estructura del suelo y, por último la calidad del recurso que se refiere a la composición química de la hojarasca, la cual difiere entre las distintas especies de plantas y tipos de tejidos (Berg & Mcclaugherty, 2008).

En los ecosistemas tropicales donde las condiciones climáticas son favorables la mayor parte del tiempo, los organismos y la calidad del recurso se convierten en factores de gran importancia (Lavelle *et al.*, 1993). Estos dos factores están relacionados con la diversidad biológica, por lo tanto las tasas de descomposición y mineralización deben entonces variar con respecto a la diversidad, tanto de descomponedores como de plantas. En el caso de los descomponedores parece ser que el efecto sobre la pérdida de peso depende de la diversidad y disimilaridad funcional más que de la composición y riqueza de especies (Heemsbergen *et al.*, 2004). Con respecto a la diversidad de especies vegetales se ha encontrado que cuando el recurso (hojarasca) es una mezcla de especies, la respuesta con

respecto a un recurso monoespecífico es más que simplemente un efecto aditivo (Gartner & Cardon, 2004), siendo sinérgico en algunos casos y antagónico en otros, sin exhibir patrones generalizados (Hattenschwiler *et al.*, 2005a). De hecho en experimentos de microcosmos, la magnitud y dirección del efecto de la diversidad de especies en la hojarasca en las tasas de descomposición ha mostrado ser dependiente de otros factores como la presencia de edafofauna (Bardgett, 2005).

La descomposición es un proceso complejo cuyo entendimiento se ha sobresimplificado en muchos casos, desconociéndose las interacciones entre los organismos y los resultados individuales de cada paso. La forma en que se ha estudiado la descomposición es a través de modelos matemáticos simples, que aunque son útiles como descripciones generales del proceso, no tienen en cuenta muchos de los factores que influyen este proceso (Ezcurra & Becerra, 1987). La descomposición de hojarasca involucra un conjunto de procesos que incluyen agentes físicos, químicos y biológicos interactuando con una gran variedad de substratos orgánicos, los cuales están cambiando constantemente. Es debido a esta inmensa diversidad de factores e interacciones posibles, que la descomposición en un ambiente natural sólo puede ser descrita en términos generales (Berg & Mcclaugherty, 2008).

1.3 Relación entre las propiedades del suelo y los procesos ecosistémicos

Muchos de los procesos ecosistémicos son dependientes del suelo, lo que indica la importancia del mismo en la provisión de bienes y servicios de los ecosistemas (Palm *et al.*, 2007). Los servicios ecosistémicos que el suelo proporciona incluyen provisión de nutrientes, provisión de agua, regulación de los ciclos biogeoquímicos, regulación del ciclo hidrológico, biorremediación de contaminantes, supresión de enfermedades y soporte físico para las plantas (De Groot *et al.*, 2002a).

La tasa en que se dan los diferentes procesos ecosistémicos relacionados con el suelo depende de alguna manera de las propiedades edáficas. Sin embargo actualmente existen

pocas conexiones explícitas entre propiedades específicas del suelo y los procesos ecosistémicos que dependen de estas (Palm *et al.*, 2007). La relación entre las propiedades del suelo y la función ecosistémica depende en gran medida de las complejas interacciones entre las plantas y el suelo, ya que las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo determinan la composición vegetal y afectan de forma considerable la productividad y composición de los ecosistemas terrestres (Bardgett, 2005). Las relaciones entre las plantas y el suelo han sido documentadas ampliamente, pero muchos de los mecanismos subyacentes son aún desconocidos (Ehrenfeld *et al.*, 2005).

Dentro de las propiedades físicas del suelo, la humedad y la temperatura tienen efectos importantes sobre la comunidad vegetal, mientras que la agregación del suelo parece estar fuertemente relacionada con el ciclaje de nutrientes y por lo tanto con el crecimiento vegetal. Por otro lado, las interacciones de las propiedades químicas del suelo con las plantas son mucho más complejas ya que involucran factores tanto físicos como biológicos. El pH, los cationes, el contenido de C y N influyen a las comunidades vegetales de los ecosistemas terrestres (Ehrenfeld *et al.*, 2005).

Varios estudios muestran interacciones entre la composición y actividad de la biota edáfica y la cantidad y calidad de los productos vegetales (Brussaard *et al.*, 1996; Callaway *et al.*, 2004). Estas interacciones resultan de las relaciones entre plantas, microorganismos y edafofauna. Las relaciones entre la edafofauna y las comunidades vegetales han sido estudiadas ampliamente (Bardgett & Chan, 1999; Bradford *et al.*, 2002), mientras que la relación de los microorganismos con el funcionamiento del ecosistema depende de la composición de los ensamblajes microbianos y del tipo de proceso en el que estén involucrados. Procesos más generales como la respiración del suelo, la mineralización de compuestos de carbono simples y la inmovilización del nitrógeno requieren capacidades metabólicas que poseen muchas poblaciones redundantes, por lo que se predice que estos procesos no deben variar mucho dentro o entre sistemas. En contraste los procesos más constreñidos son realizados por un grupo restringido de microorganismos e incluyen a nitrificación, la producción de gases traza y la degradación de lignina. Para este tipo de procesos, un cambio en la abundancia o en las características de las poblaciones con la capacidad metabólica necesaria tendrá un impacto observable en los procesos en una

escala ecosistémica (Balsler *et al.*, 2002). Esto implica que según la especificidad del proceso este será más o menos sensible a las pérdidas de la diversidad. Sin embargo incluso en procesos como la descomposición donde intervienen muchas especies, algo de diversidad es necesaria dentro de estos grandes grupos funcionales, para mantener los procesos en ambientes heterogéneos como lo son los bosques tropicales (Orians *et al.*, 1996a).

1.4 Efectos del cambio de cobertura vegetal sobre el suelo

Los cambios y alteraciones en la superficie terrestre debido a las actividades humanas son de especial importancia en la actualidad. Entre las alteraciones más comunes están los cambios en la cobertura y el uso del suelo; estos cambios son tan importantes que combinados pueden tener efectos a nivel global (Lambin *et al.*, 2001). Por ejemplo se sabe que estos fenómenos son responsables de una notable pérdida de la diversidad biológica en el mundo, de al menos parte del cambio climático global, de la degradación de los suelos y del detrimento de muchos servicios ecológicos. Esto su vez puede aumentar la vulnerabilidad local a las perturbaciones climáticas y sociopolíticas (Lambin *et al.*, 2001).

Una de las principales consecuencias al nivel local y global del cambio en el uso del suelo es la degradación de los suelos. Se ha demostrado que el efecto del uso puede producir cambios en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, incluso a corto plazo (Islam & Weil, 2000). La degradación de los suelos puede definirse como los cambios adversos en las propiedades y procesos del suelo, lo cual lleva a una reducción de los servicios ecosistémicos (Palm *et al.*, 2007). Los efectos sobre las propiedades físicas incluyen aumento de la densidad en relación a los sistemas no perturbados, cambios en la proporción de macro-agregados y disminución en la estabilidad de los mismos (Celik, 2005). Debido a su relación con la fertilidad del suelo y con el cambio climático local, los efectos en las propiedades y procesos químicos del suelo han sido ampliamente estudiados (Palm *et al.*, 2007). Estos incluyen efectos en el almacenamiento de carbono (Scott *et al.*, 1999), en los contenidos de nitrógeno y fósforo y por consiguiente en la fertilidad de los suelos (Matson *et al.*, 1997b). Con respecto a las propiedades biológicas los efectos son

menos claros. Se han reportado cambios en las comunidades microbianas (Bossio *et al.*, 2005; Steenwerth *et al.*, 2002; Yao *et al.*, 2000) y en la biota edáfica (Baker, 1998; Barros *et al.*, 2002), pero no hay una tendencia definida.

No existen muchos estudios acerca del efecto de la cobertura vegetal en las propiedades fisicoquímicas y biológicas del suelo en los trópicos. Se ha realizado algunos estudios en cultivos agrícolas debido a que en este tipo de cobertura es más evidente la relación entre las propiedades del suelo y la productividad del cultivo. Particularmente en Colombia se han medido distintos grupos funcionales microbianos en cultivos de zanahoria, cebolla, avena entre otros (Kaffure *et al.*, 2004, Silva *et al.*, 2006; Torres & Lizarazo, 2006). Sin embargo estos estudios son específicos y no permiten hacer generalizaciones acerca del impacto del uso del suelo sobre las comunidades microbianas en suelos agrícolas colombianos.

En la ecorregión del eje cafetero colombiano se ha evaluado el efecto de la cobertura vegetal sobre grupos funcionales microbianos. En un esfuerzo conjunto de distinta instituciones se estudiaron los efectos de los usos del suelo representativos de la región, sobre los grupos funcionales involucrados en algunos procesos relevantes para la función de los ecosistemas. Este estudio encontró que en usos del suelo altamente intervenidos como sistemas agrícolas, las densidades de los grupos funcionales fueron mayores que en ecosistemas boscosos, lo que sugiere que en estos agrosistemas se crean condiciones microambientales que promueven el crecimiento microbiano (Roldán *et al.*, 2009). En cuanto a los ecosistemas boscosos el mismo estudio encontró densidades similares de microorganismos en plantaciones forestales y bosques secundarios, las cuales fueron menores para los dos usos del suelo, que lo reportado para otros usos (Roldán *et al.*, 2009).

Ya que una de de las actividades que tiene más efectos en las propiedades del suelo es el cambio de uso y cobertura de paisajes naturales a paisajes transformados por el hombre en respuesta al crecimiento poblacional y al aumento de demanda de alimentos y recursos (Hartemink *et al.*, 2008), se ha generado una creciente preocupación por la degradación de los suelos y la seguridad alimentaria, especialmente en el trópico (Lal, 2004). Esto ha aumentado el interés por estudiar la degradación de los suelos, en aspectos como la

pérdida de materia orgánica, el aumento de la erosión y la disminución de nutrientes (Foley *et al.*, 2005). Sin embargo, hasta el momento, existen relativamente pocos estudios que hayan cuantificado las relaciones entre los cambios en las propiedades del suelo y los cambios asociados en los procesos edáficos y en la función ecosistémica y los estudios existentes rara vez proporcionan evaluaciones cuantitativas de los impactos de la degradación del suelo en el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos (Palm *et al.*, 2007).

La proliferación de paisajes naturales degradados en los trópicos ha hecho necesaria la implementación de distintas técnicas de reforestación y rehabilitación de las áreas deterioradas. Paralelamente a la pérdida de bosques maduros se ha observado un aumento en las áreas de plantaciones forestales en los trópicos y estos sistemas han sido propuestos como un mecanismo de rehabilitar los ecosistemas degradados (Lamb *et al.*, 2005; Lugo, 1997).

Las plantaciones usadas para reforestar grandes áreas degradadas usualmente recuperan en buena parte la capacidad productiva del paisaje, pero contribuyen muy poco para recuperar la diversidad biológica. Se han propuesto algunos diseños de plantaciones en las que se pueda aumentar la diversidad y además obtener la producción de madera esperada, en los que se combinan diferentes prácticas de manejo, esquemas de siembra y mezclas de especies (Lamb, 1998).

A primera vista parece que las plantaciones con especies exóticas favorecen la estabilidad de los ecosistemas; se crea más biomasa, se aumenta la cobertura vegetal y la entrada de materia orgánica al suelo (Sayer & Elliot, 2005). Sin embargo existe evidencia de los efectos nocivos de la forestación con especies exóticas (Niskanen *et al.*, 1996). Estos efectos incluyen compactación del suelo, disminución del rendimiento hídrico, aumento en la descomposición y pérdida de la fertilidad (Sawyer *et al.*, 1993). Algunos procesos edáficos como la formación del suelo y la descomposición se ven modificados al cambiar la calidad de la hojarasca (Cou *et al.*, 1995). Generalmente se espera que la descomposición de hojarasca de especies forestales exóticas como *Pinus* spp. sea lenta, por la pobre

calidad del material y la alta relación C:N (Johansson, 1995). Sin embargo hasta el momento hay muy pocos estudios comparativos de descomposición de plantaciones respecto a vegetación poco intervenida, la cual presenta diferentes calidades.

Sin embargo las plantaciones forestales tienen muchos de los efectos negativos típicos de los monocultivos: presentan una baja estabilidad, y una menor eficiencia en el uso de recursos que los bosques nativos; tienen menor biodiversidad y, al tratarse generalmente de especies exóticas, tienen efectos negativos en las condiciones del sitio y el potencial de invadir áreas naturales no degradadas. Pero las plantaciones forestales también pueden tener beneficios para la rehabilitación del suelo, ya que constituyen un punto de inicio para la sucesión secundaria, que en algunos casos puede estar detenida. Adicionalmente proveen sombra, modifican el microclima y actúan como cobertura para otras especies, lo cual permite el establecimiento de plántulas de especies nativas en el sotobosque (Lugo, 1997).

Para poder determinar si las plantaciones forestales tienen un efecto positivo en la recuperación de zonas degradadas o por el contrario son más importantes las consecuencias negativas del monocultivo es necesario entender cómo funcionan los ecosistemas boscosos tanto nativos como plantados y cómo se pueden manejar las plantaciones para promover la sucesión natural y el funcionamiento ecosistémico (Lugo, 1997). Un estudio comparativo entre plantaciones forestales de *Pinus caribaea* (pino) y *Swietenia macrophylla* (caoba) y bosques secundarios en Puerto Rico (Lugo, 1992) demostró que se deben replantear los dogmas relacionados con las diferencias entre plantaciones forestales y bosques nativos, en el sentido que las plantaciones acumulan más nutrientes en el sotobosque que los bosques secundarios. En este estudio se observó que la biomasa aérea de los bosques nativos fue menor que la de las plantaciones, pero la biomasa y densidad de raíces fue mayor para el bosque nativo, así como también la profundidad de penetración de las raíces y la concentración de nutrientes dentro de las mismas, lo que sugiere que los bosques secundarios son más eficientes para recapturar nutrientes disponibles en el suelo por mineralización. Por su parte plantaciones mostraron una mayor producción de hojarasca en los cuatro años que duró el estudio y esta hojarasca presentó una menor concentración de nutrientes, lo que sugiere que las plantaciones retranslocaron los nutrientes más rápidamente desde las hojas senescentes (Lugo, 1992).

Algunos de estos hallazgos son comparables con los encontrados en bosques montanos colombianos, como el de Ramirez-Correa *et al.* (2007) quienes mostraron que las plantaciones forestales de *Pinus patula* eran más productivas que los bosques nativos de *Quercus humboldtii* Bonpl. (roble). Sin embargo al hacer un análisis profundo de la bioquímica del suelo y la hojarasca, estos investigadores demostraron que los bosques nativos retornaban mayores cantidades de nutrientes al suelo. Aunque no se hicieron comparaciones de las tasas de descomposición para estos bosques del oriente antioqueño, se determinó la relación C:N de la hojarasca, la cual fue mayor para las plantaciones forestales, lo que implicaría una descomposición y liberación de nutrientes más lenta que en los bosques nativos. Por lo tanto al menos desde el punto de vista de la bioquímica del suelo, los cambios relacionados con el reemplazo de bosques nativos por plantaciones de coníferas serían desfavorables, ya que la circulación de elementos se ve limitada y con ello la vida microbiana que es un buen indicador de la calidad del suelo (Ramirez-Correa *et al.*, 2007).

Con respecto a la microbiota no hay muchos estudios que evalúen las diferencias entre plantaciones forestales y bosques nativos. Un estudio en China (Zheng *et al.*, 2005) analizó las diferencias en biomasa y diversidad funcional microbiana en suelos de cuatro diferentes tipos de estrategias de conservación que incluían plantaciones forestales de especies exóticas y nativas y bosques secundarios nativos en los bosques secundarios que en las plantaciones, probablemente por la relación con una mayor disponibilidad de nutrientes.

Las plantaciones de especies exóticas pueden ser actividades muy rentables, tanto para la industria maderera como para las comunidades rurales. Sin embargo como todo cultivo monoespecífico tiene un impacto negativo sobre el ecosistema (Cannell, 1999). Hasta el momento no hay mucha claridad acerca el impacto de estas plantaciones sobre ecosistemas naturales, pero los efectos más preocupantes incluyen los impactos sobre la hidrología, así como los efectos sobre la fertilidad del suelo y sobre la diversidad regional (Sawyer *et al.*, 1993).

Los efectos de las plantaciones forestales sobre la dinámica y función de los ecosistemas forestales se han estudiado en bosques montanos de los trópicos. En Antioquia han encontrado efectos de la cobertura en la economía del calcio, potasio y fósforo, y en la

cantidad de agua gravitacional mostrando que en las plantaciones se observa una mayor pérdida de nutrientes y de agua en el suelo (Londoño *et al.*, 2007). También se encontraron diferencias en la producción de hojarasca fina entre bosques nativos y plantaciones forestales para la misma área (Zapata-Duque *et al.*, 2007).

Hasta el momento en el país no hay estudios que hayan relacionado los cambios en las propiedades del suelo asociadas al cambio de uso con los subsiguientes efectos en procesos ecosistémicos. Tampoco hay evidencia de estudios que propongan cambios en los factores reguladores de procesos integradores de la función ecosistémica.

3.Descripción del Problema y Justificación del estudio

Los Andes colombianos han sido afectados fuertemente por las actividades humanas (Armenteras *et al.*, 2006; Etter & Van Wyngaarden, 2000). Debido a esta elevada tasa de transformación de los ecosistemas, se presentan fenómenos de fragmentación que resultan en áreas remanentes de vegetación nativa rodeadas por una matriz de usos generalmente agrícolas; esto tiene como resultado alteraciones en los patrones físicos, químicos y bióticos de los ecosistemas (Saunders *et al.*, 1991). En consecuencia una importante parte de la biodiversidad local se ha perdido, lo cual posiblemente tiene efectos en la calidad del suelo y en el funcionamiento del ecosistema, como lo menciona Chapin *et al.* (1997) y en los servicios ecológicos que la región provee. Esto puede afectar el desarrollo social y económico de las poblaciones locales (Egoh *et al.*, 2007).

Las transformaciones del paisaje modifican no sólo la biodiversidad, sino también el clima local, y son además la principal fuente de degradación de los suelos y de la pérdida de los servicios ecológicos que proveen los ecosistemas (Lambin *et al.*, 2001). Muchos procesos ecosistémicos se relacionan con flujos y transformaciones de materia y energía que ocurren en el suelo o dependen de éste en alguna medida (Palm *et al.*, 2007). Sin embargo para poder entender y predecir los efectos de la degradación de los suelos de forma apropiada, es necesario comprender la relación entre los cambios en las propiedades del suelo y la magnitud de los cambios en los procesos integrados a la función ecosistémica.

En la zona cafetera colombiana se ha incrementado el área de suelo cubierta con plantaciones forestales de especies exóticas, las cuales se usan comúnmente en planes de reforestación y restauración de zonas muy degradadas (Lugo, 1992) y son además, un

importante sector de la economía local en los Andes colombianos. Dependiendo del tipo de manejo que se le dé, una plantación puede contribuir a aumentar la productividad, mejorar el ciclaje de nutrientes, actuar como corredor biológico para la dispersión de especies nativas, entre otras funciones. Sin embargo se ha encontrado que los efectos de las plantaciones sobre la diversidad local son generalmente negativos (Lamb, 1998) aunque no es tan clara la influencia que esta cobertura tiene sobre las diferentes propiedades del suelo y su relación con la función del ecosistema. En plantaciones con manejo intensivo se han observado pérdidas de materia orgánica y cambios en las comunidades biológicas del suelo después de los clareos (Australian Greenhouse, 2004), e incluso en plantaciones con poco manejo se han reportado diferencias en el ciclaje y pérdida de nutrientes con relación a bosques nativos (Ramirez-Correa *et al.*, 2007), pero hasta el momento no hay suficiente comprensión acerca el tipo de impacto que tienen las plantaciones forestales en las propiedades del suelo y cómo se relacionan estas propiedades con procesos como la productividad o la descomposición (Palm *et al.*, 2007).

Los cambios en la cobertura y el uso del suelo pueden producir variaciones en los diferentes ensamblajes de microorganismos del suelo, afectando la regulación de los procesos ecosistémicos mediados por estos. Por ejemplo el ciclaje de nutrientes, la descomposición, la regulación de la productividad primaria, la mineralización de elementos, entre otros (Lodge *et al.*, 1996; Orians *et al.*, 1996c; Silver *et al.*, 1996). En las comunidades edáficas microbianas, las bacterias juegan un importante papel ya que llevan a cabo procesos importantes relacionados con la dinámica del agua, el ciclaje de nutrientes y la supresión de enfermedades (Weller *et al.*, 2002). Las bacterias son también muy importantes en la descomposición de materiales orgánicos, especialmente en los estados tempranos de la descomposición.

En este estudio se busca conocer mejor los efectos que tienen las plantaciones forestales sobre algunas propiedades y funciones del suelo, de manera que sea posible contribuir a formular un marco apropiado para evaluar y comprender la magnitud y tipo de relaciones entre las propiedades del suelo y los procesos del ecosistema (Palm *et al.*, 2007), lo cual cobra especial relevancia en el contexto de la valoración de servicios de la biodiversidad y en la conservación, manejo y restauración de los ecosistemas, ya que sólo conociendo las relaciones entre cobertura vegetal, propiedades del suelo y función del ecosistema, es posible evaluar y decidir acerca de las consecuencias de cambios en cobertura vegetal.

4. Objetivos

1.5 Objetivo general

Comparar algunas propiedades edáficas (químicas, físicas y microbiológicas) y procesos ecosistémicos entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales, para determinar cómo se relacionan los factores edáficos con la función ecosistémica y cómo se ve afectada esta relación por el cambio de cobertura vegetal.

1.6 Objetivos específicos

- Determinar y comparar la densidad, riqueza de morfotipos y actividad potencial de los grupos funcionales de bacterias asociados al ciclaje de carbono (celulolíticas), fósforo (solubilizadoras de fósforo) y nitrógeno (fijadoras libres de nitrógeno, bacterias proteolíticas) entre muestras de suelo provenientes de plantaciones forestales y bosques secundarios subandinos.
- Describir las relaciones existentes entre las características de los grupos funcionales bacterianos y variables fisicoquímicas del suelo asociadas al cambio de cobertura (pH, humedad, densidad aparente, contenido de materia orgánica, distribución de agregados, contenido de N, P y C).
- Determinar si existen diferencias en la biomasa área, la productividad, la tasa de descomposición y la caída de hojarasca entre las plantaciones forestales y los bosques secundarios subandinos.

- Determinar si se evidencia relación entre las variables edáficas (biológicas y fisicoquímicas) y las variables de función ecosistémica (biomasa aérea, caída de hojarasca, descomposición) para plantaciones forestales y bosques secundarios subandinos y describir estas relaciones.

5. Materiales y Métodos

1.7 Área de Estudio

El estudio se llevó a cabo en la cuenca alta y media del río Otún, localizada en el flanco occidental de la Cordillera Central, en el departamento de Risaralda. La altitud en la zona varía entre 1800 y 2250 msnm, con una pluviosidad de 2638.5 mm/año, y una temperatura promedio de 15 °C. Se puede apreciar una tendencia muy marcada a tener un comportamiento bimodal con dos épocas lluviosas, inmediatamente después de los equinoccios, es decir, en abril y octubre y dos épocas secas, la primera en enero - febrero y la segunda entre junio y agosto (bmh-MB) (Duran & Kattan, 2005).

En esta zona se eligieron seis fincas, tres con cobertura de bosque subandino nativo y tres con cobertura de plantación foresta. La tabla 5-1. Muestra detalles de las fincas muestreadas.

Tabla 5-1. Características de los sitios de muestreo usados en este estudio.

Sitio	Cobertura	Altitud m.s.n.m.	Localización	Edad aproximada
La Selva	Plantación de <i>Pinus tecunumanii</i>	1973	N 4°47' 28.1" W 75°35'41.7"	16 años
Playa Rica	Plantación de pino ciprés <i>Cupressus lusitanica</i>	1840	N 4°45'35.4" W 75°35'41.2"	>15 años
Lisbrán	Plantación de <i>Pinus patula</i>	**	N 4°44'5.23" W 75°34'57.3"	20 años
La Selva	Bosque secundario subandino	2029	N 4°47'20.4" W 75°35'48.9"	>20 años
S.F.F. Manzano	Bosque secundario subandino	2161	N 4°43'15.7" W 75°34'33.8"	>20 años
S.F.F. Bejucos	Bosque secundario subandino	1910	N 4°43'44.5" W 75°34'45"	>20 años

** Sin datos

1.8 Muestreo de suelos

Se seleccionaron tres sitios representativos de cada cobertura ubicados al menos a 10 m de los bordes del área y entre ellas. Se delimitaron tres cuadrantes de 2,5 x 2,5 m en cada sitio y dentro de cada cuadrante se obtuvieron cinco (las cuatro esquinas y el centro) cilindros de suelo de 20 cm de profundidad y 6 cm de diámetro, para obtener muestras compuestas para el estudio. La muestra se empacó en una bolsa plástica resellable debidamente rotulada y se conservó a 4-6°C, hasta su llegada al laboratorio. En el laboratorio las muestras se almacenaron a 4°C en nevera hasta su posterior procesamiento.

1.9 Determinación de propiedades físicas y químicas del suelo

A partir de las muestras almacenadas en el laboratorio se tomaron alícuotas para determinar algunas variables físicoquímicas del suelo. El pH se midió en el sobrenadante de una suspensión de suelo en agua destilada 1:1 usando un potenciómetro digital HACH Sension 2w / Platinum, siguiendo la metodología 9045D de la Agencia Americana para la Protección del Ambiente (EPA). Para determinar la humedad se usó el método gravimétrico directo (Pansu & Gautheyrou, 2006) calentando la muestra a 80°C por 48 horas. La densidad del suelo se midió usando una variación del método del cilindro de volumen conocido (Pansu & Gautheyrou, 2006).

Para la determinación del contenido de materia orgánica se usó el método de pérdidas por ignición (Konen *et al.*, 2002) con algunas modificaciones. 5 g de suelo se secaron a 80°C por 48 horas, se maceraron para eliminar agregados grandes y se pesaron en una balanza de precisión 0,001g; posteriormente las muestras se sometieron a una temperatura de 360°C por dos horas y se pesaron de nuevo. La textura se determinó

usando el método de Bouyoucos (Pansu & Gautheyrou, 2006). Los análisis de carbono inorgánico, nitrógeno total y fósforo disponible se realizaron en el Laboratorio de Aguas y Suelos de la Facultad de Agronomía en la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá. Se usó el método de Walkley y Black colorimétrico (Pansu & Gautheyrou, 2006) para determinar el carbono inorgánico, el método de Kjeldahl (Pansu & Gautheyrou, 2006) para el nitrógeno total y el método Bray II (Pansu & Gautheyrou, 2006) para el fósforo disponible. La distribución de agregados se determinó usando un tamizador eléctrico y tamices con un ojo de malla de <54, 54, 300, 600 y 1,160 μm (Diaz-Zorita *et al.*, 2002). Las fracciones menores a 300 μm se consideraron microagregados y las mayores a 300 μm como macroagregados (Six *et al.*, 2002).

1.10 Cultivo de grupos funcionales bacterianos

Para los cultivos microbianos se usó el método de dilución y siembra en placa profunda. 10 g de cada muestra homogenizada se resuspendieron en 90 ml de solución salina estéril (SSE) 0,85% y posteriormente se realizaron diluciones seriadas 1/10 hasta 10^{-4} en tubos con 9 ml de SSE.

1 ml de la dilución establecida se sembró en fondo por triplicado en los medios selectivos y diferenciales específicos para cada grupo funcional. Para bacterias solubilizadoras de fosfatos (BSP) se usó el medio Picovskaya (Nautiyal, 1999); para las bacterias proteolíticas (BP) se usó el medio de proteólisis, el cual consiste en agar nutritivo enriquecido con la adición de leche descremada 1%; para las bacterias celulolíticas (BC) el agar celulosa (Ramirez & Cocha, 2003) modificado con la adición de rojo congo al 0,02% y para las bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) se usó el medio NFMM (Xie *et al.*, 2003) modificado con la adición de 5 ml de azul de bromotimol. Adicionalmente a los grupos funcionales mencionados se determinó también la densidad de bacterias aerobias mesófilas, para lo cual se usó el medio Agar nutritivo (Merck). Se analizaron las bacterias aerobias mesófilas para tener una estimación general de las bacterias heterótrofas cultivables del suelo

Las cajas se incubaron a 20 °C por 3 a 5 días. Para determinar la densidad se hicieron los recuentos en cada caja y se obtuvieron los promedios, se calculó la cantidad de

UFC por gramo de suelo seco teniendo en cuenta la dilución sembrada y el porcentaje de humedad de las muestras de suelo.

La actividad de cada colonia se estimó semicuantitativamente. Para esto se midió el diámetro de los halos de solubilización (BSF), degradación (BP y BC) y acidificación (BFN) formados por las diferentes colonias en cada medio. Todas las colonias que mostraron actividad fueron descritas apropiadamente (morfología macroscópica y microscópica) y se determinó la riqueza de morfotipos de las colonias para cada grupo funcional.

1.11 Determinación de la descomposición de hojarasca propia y material estándar

Para estudiar la descomposición en los bosques secundarios subandinos y en las plantaciones forestales se realizaron dos experimentos. Uno con hojarasca propia del sitio para cada caso y otro con un material estándar *Guadua angustifolia* (Kunth).

En los dos experimentos se usó el método de bolsas de descomposición (Pearcy, 1992) para lo cual se utilizaron circunferencias de malla de nylon de 25 cm de diámetro con un ojo de malla de 2 mm. Estas se llenaron con una cantidad de peso fresco conocido de hojarasca recién caída recolectada para cada sitio.

En el caso del experimento con hojarasca propia del sitio se usaron 10 g de hojarasca en las plantaciones forestales (debido a que cuando se hizo la recolección de la hojarasca recién caída no se consiguió suficiente material) y 20 g en los bosques secundarios subandinos nativos. Para las plantaciones forestales se recogió hojarasca en cada parcela, previo al montaje de las bolsas de descomposición. En el caso de los bosques nativos se recogió hojarasca recién caída en el Santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya, en los bosques que se encontraban cercanos a los sitios denominados Bejucos y Manzanos. Esta hojarasca se clasificó previamente a la instalación de las bolsas tratando que cada bolsa contuviera una riqueza de morfotipos de hojas similar.

Se usaron cuatro bolsas por punto y cinco repeticiones por cada sitio de muestreo, en total 20 por parcela. En el momento de la instalación de las bolsas se recogieron muestras de hojarasca con una composición de morfotipos similar a la de las bolsas de descomposición. A estas muestras se les determinó su peso fresco y posteriormente su peso seco con una precisión de 0,1 g, después de llevarlas a secado en un horno a 80°C por 48 horas, con el fin de estimar el peso seco inicial de la hojarasca en las bolsas. Cada dos meses durante 8 meses se recogió una bolsa por sitio de muestreo y se determinó su peso seco. Con esta información se pudo estimar la pérdida de peso en el tiempo. La constante de descomposición k se calculó ajustando los datos al modelo exponencial simple (Berg *et al.*, 2008).

En el caso del experimento con material estándar se usaron 10 g de hojarasca recién caída de *Guadua angustifolia* (Kunth). Se usó este último material ya que es de fácil consecución en la zona y además no está presente en ninguno de los dos ecosistemas, con lo cual se buscó controlar el efecto del tipo de hojarasca sobre el proceso de descomposición. Al igual que en el experimento de hojarasca propia del sitio, se determinó el peso seco inicial de la hojarasca en cada bolsa usando controles con el mismo peso fresco puesto en cada malla.

Se pusieron dos bolsas y cinco repeticiones por sitio de muestreo, que se recogieron a los seis meses. En cada muestreo se determinó el peso seco de la totalidad de las réplicas. Esta información se usó para determinar el porcentaje de descomposición como la diferencia de peso entre el peso inicial y el peso a los seis meses por unidad de tiempo.

1.12 Estimación de la productividad de los sistemas vegetales

Para la determinación de la producción de hojarasca se instalaron aleatoriamente parcelas de 25 x 25 m donde se instalaron seis colectores de hojarasca de 0,5 m² de diámetro localizados a 80 cm. del suelo, fabricados con tubos PVC y mallas de nylon. Los colectores se encontraban a mínimo 10 metros uno de otro. La hojarasca se recogió cada dos meses y se llevó al horno de secado a 80°C hasta alcanzar peso constante. La hojarasca se pesó en una balanza OHAUS con grado de precisión 0,01 g. Este valor

se extrapoló al área de la parcela y se determinó la producción de hojarasca en Ton ha⁻¹ año⁻¹.

La biomasa aérea se estimó usando ecuaciones alométricas descritas para plantaciones y bosques montanos usando como variable el diámetro a 1,3 m.

Para los bosques se usó la ecuación (Bolívar *et al.*, 2006):

$$\ln Y = (2,59 \ln D) - 2,42$$

y para las plantaciones la ecuación para plantaciones de coníferas descrita por Brown (1997):

$$Y = (-1,170 + 2,119 \ln D)$$

Donde:

Y= biomasa aérea (g)

D= diámetro a 1,3 m de altura (cm)

Para esto se realizó un inventario de clases diamétricas (DAP≥5cm). El diámetro de los individuos con esta característica se midió al inicio del muestreo y ocho meses después, para determinar el cambio de biomasa en el tiempo como la resta de la biomasa aérea final menos la inicial. La productividad se estimó sumando el aumento neto de biomasa aérea con la producción de hojarasca en peso seco y se extrapola a Ton ha⁻¹ año⁻¹.

5.7 Análisis Estadísticos

Todas las pruebas estadísticas se hicieron en el programa *Statistica 8*. Inicialmente se verificó la normalidad de los datos para cada grupo usando una prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de varianzas con una prueba de Levene. En los casos que se cumplieron los supuestos se usó la prueba *t* para comparar las medias de las variables biológicas y fisicoquímicas estudiadas entre los bosques secundarios subandinos y las plantaciones forestales. En los casos en que no se cumplieron los requisitos se usó la prueba de U Mann Whitney (Zar, 1999).

Para analizar las relaciones entre las variables microbiológicas y las fisicoquímicas se usó un análisis de correlación de Spearman (Zar, 1999). Para reducir el número de variables y detectar la estructura de las relaciones entre las mismas se usó una extracción de factores usando análisis de componentes principales (ACP) (Mcgarigal *et al.*, 2000) como una prueba exploratoria de los datos. Las variables se agruparon según su relación con la función ecosistémica para generar unas variables latentes o factores. La tabla 5-2 muestra cómo se agruparon las distintas variables. Se consideró un factor significativo si el valor propio era superior a 1 y la varianza explicada por el factor era superior al 40%, en caso de que no superara el 40%, fue necesario usar dos factores. Con respecto a la contribución de cada variable al factor se consideraron significativos valores de carga mayores 0,7.

Tabla 5-2. Factores resultantes de la agrupación de variables

Variable	Factor agrupado
Densidad de AM (UFC/g)	Densidad de grupos funcionales microbianos
Densidad de BC (UFC/g)	
Densidad de BP (UFC/g)	
Densidad de BFN (UFC/g)	
Riqueza de AM	Riqueza de grupos funcionales microbianos
Riqueza de BC	
Riqueza de BP	
Riqueza de BFN	
Actividad de BC (cm)	Actividad de grupos funcionales microbianos
Actividad de BP (cm)	
Actividad de BFN (cm)	
Actividad de BSP (cm)	
Macroagregados (%)	Variables edáficas asociadas a la estructura del suelo
Microagregados (%)	
Arena (%)	
Arcilla (%)	
Limo (%)	
Humedad (%)	
Densidad (mg/ml)	
pH	Variabes edáficas asociadas a la estructura del suelo

Tabla 5-2 (continuación)

Variable	Factor agrupado
Carbono (%)	Variables edáficas asociadas a la estructura del suelo
Nitrógeno (%)	
P disponible (mg/g)	
Pérdidas por ignición (%)	

Una vez obtenidos los nuevos factores se realizó una prueba de regresión múltiple (Mcgarigal *et al.*, 2000) para determinar la forma y magnitud de la relación de cada una de las nuevas variables con los procesos ecosistémicos bajo las dos coberturas estudiadas. Previamente se verificaron los supuestos de normalidad e independencia de los errores para poder llevar a cabo esta prueba, las pruebas de normalidad e independencia de variables se hicieron con un valor de significancia de 0,05.

6.Resultados y discusión

1.13 Determinación de propiedades fisicoquímicas del suelo

La tabla 6-1 muestra los promedios y desviaciones de las diferentes variables fisicoquímicas del suelo medidas en los bosques secundarios subandinos secundarios y plantaciones forestales y el valor de P para cada una de estas. Los bosques secundarios mostraron un porcentaje de humedad edáfica mayor al de las plantaciones forestales, mientras que en las plantaciones forestales hubo una mayor cantidad de nitrógeno y de macroagregados.

Tabla 6-1. Promedios y desviaciones estándar de variables físicas y químicas medidas en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales de los sitios de estudio.

Variable	Cobertura		Valores estadísticos	
	Bosque	Plantación		
pH	5,4 ±0,71	5,6±0,74	<i>P</i> = 0,5735	<i>t</i> =-0,5683
Densidad aparente (g/ml)	0,45±0,16	0,46±0,15	<i>P</i> = 0,8791	<i>t</i> =-0,1531
Humedad (%)	54,22±3,86	48,95±3,55	<i>P</i>= 0,0001	<i>t</i>= 4,2560
Pérdidas por ignición (PPI) (%)	3,26±1,32	2,87±0,76	<i>P</i> = 0,2887	<i>t</i> = 1,0776
Carbono (%)	7,78±2,65	8,54±2,36	<i>P</i> = 0,3692	<i>t</i> = -0,9100
Nitrógeno (%)	0,65±0,10	0,72±0,02	<i>P</i>= 0,0045	<i>t</i>= -3,0367
Fósforo disponible (mg/ml)	5,40±5,67	5,38±5,35	<i>P</i> = 0,9899	<i>t</i> = 0,0126
Temperatura del suelo (°C)	13,1±2,57	14,1±2,48	<i>P</i> = 0,2311	<i>t</i> = -1,2193
Arcilla (%)	2,50±2,06	2,00±0,00	<i>P</i> = 0,3115	<i>t</i> = 1,0272
Limo (%)	14,61±5,00	11,89±8,77	<i>P</i> = 0,2608	<i>t</i> = 1,1435
Arena (%)	82,89±6,55	86,11±8,77	<i>P</i> = 0,2203	<i>t</i> = -1,2487
Macroagregados (%)	22,96±13,47	30,61±7,23	<i>P</i>= 0,0411	<i>t</i>= -2,1224
Microagregados (%)	76,86±13,86	69,38±7,23	<i>P</i> = 0,0520	<i>t</i> = 2,0159

Cuando se hizo el análisis de tipo de textura de las muestras de suelo se encontró que en los bosques secundarios subandinos predominaba el tipo arenoso franco, mientras que en las plantaciones forestales predominó el tipo arenoso. A pesar de que estos

últimos fueron más arenosos mostraron una mayor proporción de macroagregados, lo cual puede relacionarse con la actividad de la rizósfera en las plantaciones forestales, que como lo menciona Wright & Upadhyaya (1998) se caracteriza por una buena producción de exudados que favorecen la formación en alta proporción de micorrizas, cuyas hifas y compuestos secretados contribuyen de forma importante a la formación de agregados.

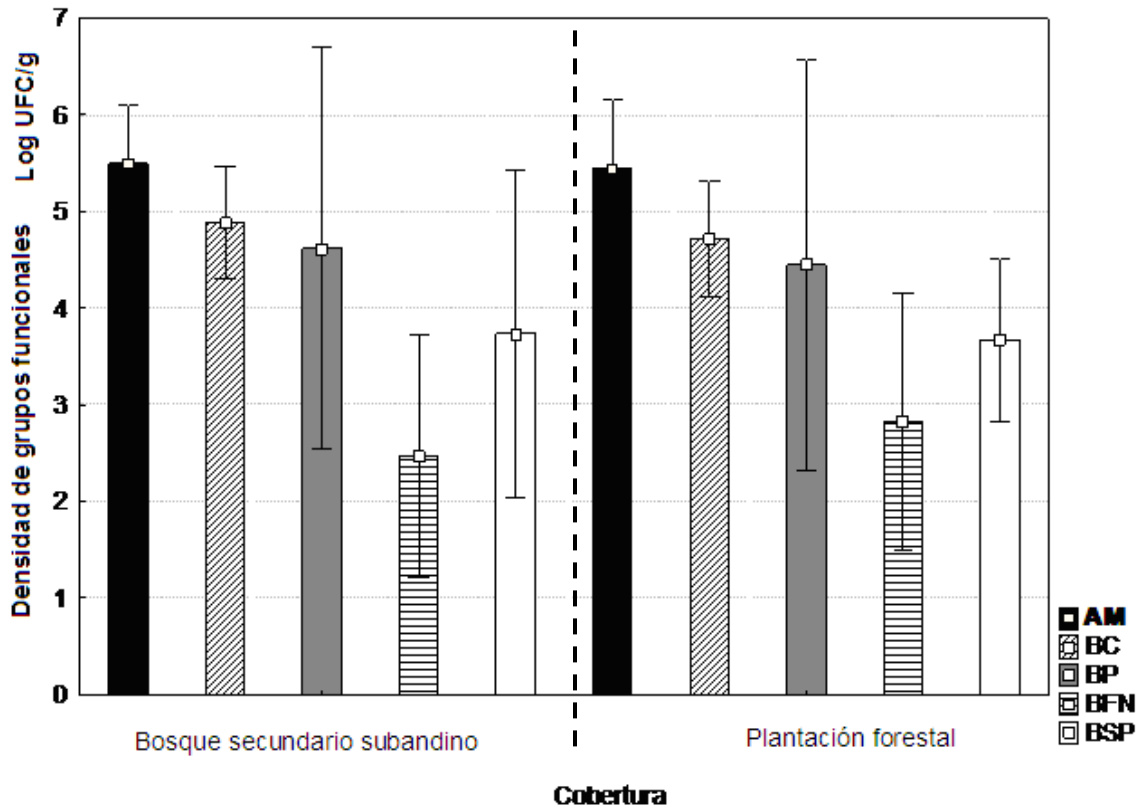
1.14 Grupos funcionales de bacterias

La figura 6-1 muestra el promedio y desviación estándar de UFC/g de suelo para cada grupo funcional estudiado (BC, BP, BFN, BSF) y para la densidad de bacterias aerobias mesófilas (AM).

Los recuentos en placa de bacterias aerobias mesófilas se encontraron en el orden de 10^5 UFC/g que es ligeramente menor a lo reportado por otros estudios en coberturas similares de la zona (Ávila & Cruz, 2008). Sin embargo coherentemente con estos resultados las densidades reportadas para las diferentes coberturas se encontraron dentro de los mismos órdenes de magnitud, lo que sugiere que los cambios asociados a las coberturas no impactaron significativamente la densidad de este grupo.

La densidad de BSF estuvo en un orden de 10^3 UFC/g tanto en bosques como en plantaciones forestal, siendo del mismo orden que el reportado en suelos agrícolas de Colombia por Torres & Lizarazo (2006). Por otro lado las densidades encontradas para BFN fueron menores que las reportadas por otros estudios en cultivos de café de la zona (Santos 2007). Estas diferencias pueden estar asociadas a cambios en el pH del suelo y en la disponibilidad de P, entre otros, ya que este elemento es un nutriente limitante en la mayoría de bosques montanos tropicales (Vitousek 1984) y se encuentra en exceso en suelos fertilizados artificialmente para la producción agrícola (van de Wal *et al.*, 2007).

Figura 6-1. Promedio \pm desviación estándar de la densidad (UFC/g) de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.



AM= aerobias mesófilas BC= bacterias celulolíticas, BP= bacterias proteolíticas, BFN= bacterias fijadoras de nitrógeno y BSP= bacterias solubilizadoras de fosfatos.

No se encontraron diferencias en la densidad de ninguno de los grupos funcionales entre las diferentes épocas climáticas estudiadas (densidad $t = -1,26335$, riqueza $t = 1,380003$, en todos los casos $P > 0,05$). Por lo anterior se tomaron los dos muestreos como un sólo grupo de datos.

No hubo diferencias entre los bosques secundarios subandinos y las plantaciones forestales para la densidad de bacterias aerobias mesófilas (AM) ($t=0,4$; $P=0,67$),

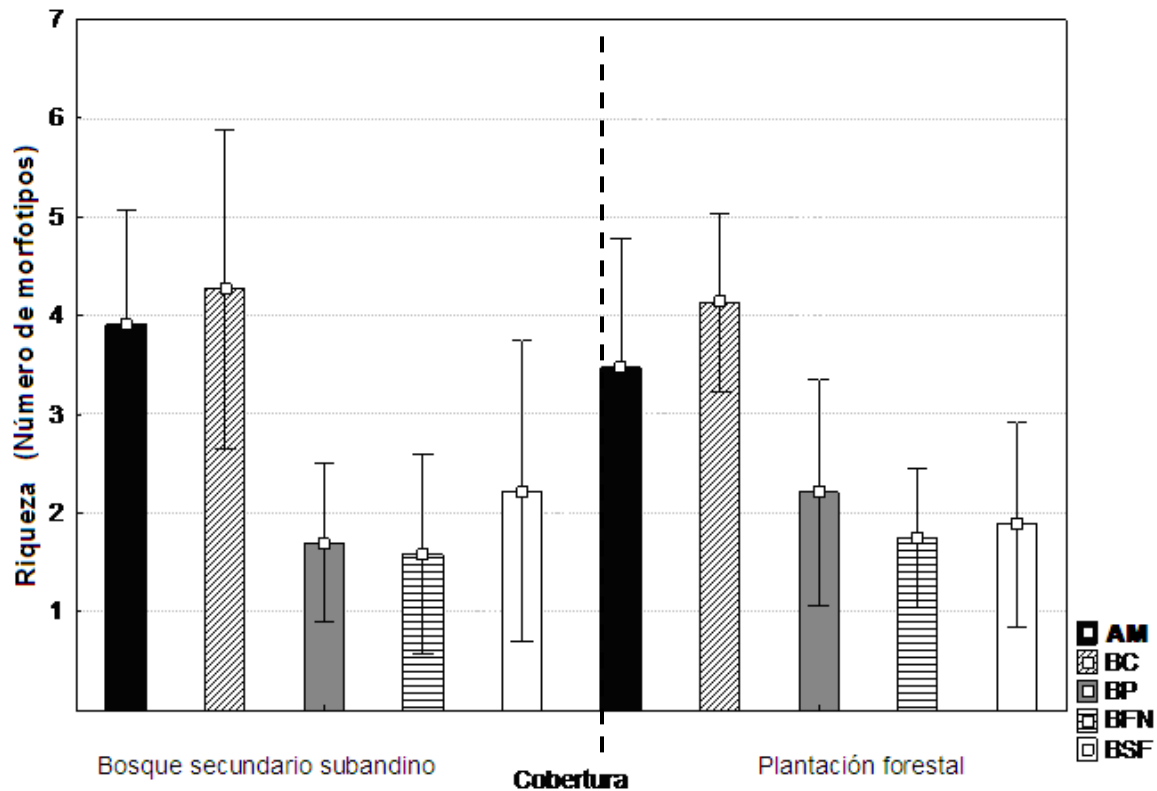
bacterias celulolíticas (BC) ($Z=1,6$; $P=0,051$), bacterias proteolíticas (BP) ($Z=1,4$; $P=0,15$) y bacterias solubilizadoras de fósforo (BSP) ($t= 1,4$ $P= 0,61$). Sólo en el caso de plantaciones forestales se encontró una densidad significativamente mayor de bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) que la que se encontró en el bosque ($Z=-2,4$; $P=0,009$).

Los valores de densidad más altos se presentaron en el grupo de bacterias proteolíticas (BP) tanto en bosques como en plantaciones forestales. Sin embargo el promedio de bacterias aerobias mesófilas fue significativamente mayor que el de bacterias proteolíticas ($Z=-6,17$ $P\leq 0,1$), posiblemente debido a que las bacterias cultivadas en agar nutritivo incluyen muchas de las especies que son proteolíticas, celulolíticas o solubilizadoras de fosfatos. Los valores de densidad más altos en las bacterias proteolíticas pueden deberse a una sobreestimación del conteo del número de colonias, ya que en algunas placas de agar leche crecieron colonias satélites que hicieron difícil estimar el número de colonias por caja. Es importante tener en cuenta que las bacterias proteolíticas mostraron una varianza mayor que la calculada para los otros grupos funcionales (BP-BC: ($Z=11,88$ $P\leq 0,01$); BP-AM: ($Z=9,86$ $P\leq 0,01$); BP-BFN ($Z=2.33$ $P\leq 0,01$) BP-BSP ($Z=2.25$ $P\leq 0,01$), lo cual puede que el método de recuento no es el más apropiado y que las sobreestimaciones fueron comunes en el recuento

En general se observó la tendencia de que las mayores densidades de los grupos funcionales menos específicos (bacterias celulolíticas, bacterias proteolíticas) se presentaron bajo la cobertura de bosque nativo, mientras que los grupos funcionales más específicos (fijadoras de nitrógeno, solubilizadoras de fósforo) mostraron mayor densidad bajo la cobertura de plantación forestal.

La figura 6-2 muestra el promedio y desviación estándar de la riqueza de morfotipos para cada grupo funcional estudiado (BC, BP, BFN, BSP) y AM en bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales. No se encontraron muchos morfotipos diferentes dentro de los grupos funcionales y la riqueza varió entre 1 y 4 morfotipos considerando todos los grupos, sólo en el caso de las BC se observaron valores de riqueza superiores a 5 (entre 5 y 6). Tanto en bosques como plantaciones se observó un patrón en el que la mayor riqueza fue la de bacterias celulolíticas BC y las bacterias aerobias mesófilas AM. En el caso de los bosques los valores de riqueza más bajos se encontraron en el grupo de bacterias fijadoras de N, mientras que en las plantaciones fue en el grupo de bacterias solubilizadoras de P ($H=45,91$, $P < 0,001$).

Figura 6-2. Promedio \pm desviación estándar de morfotipos de colonia de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales



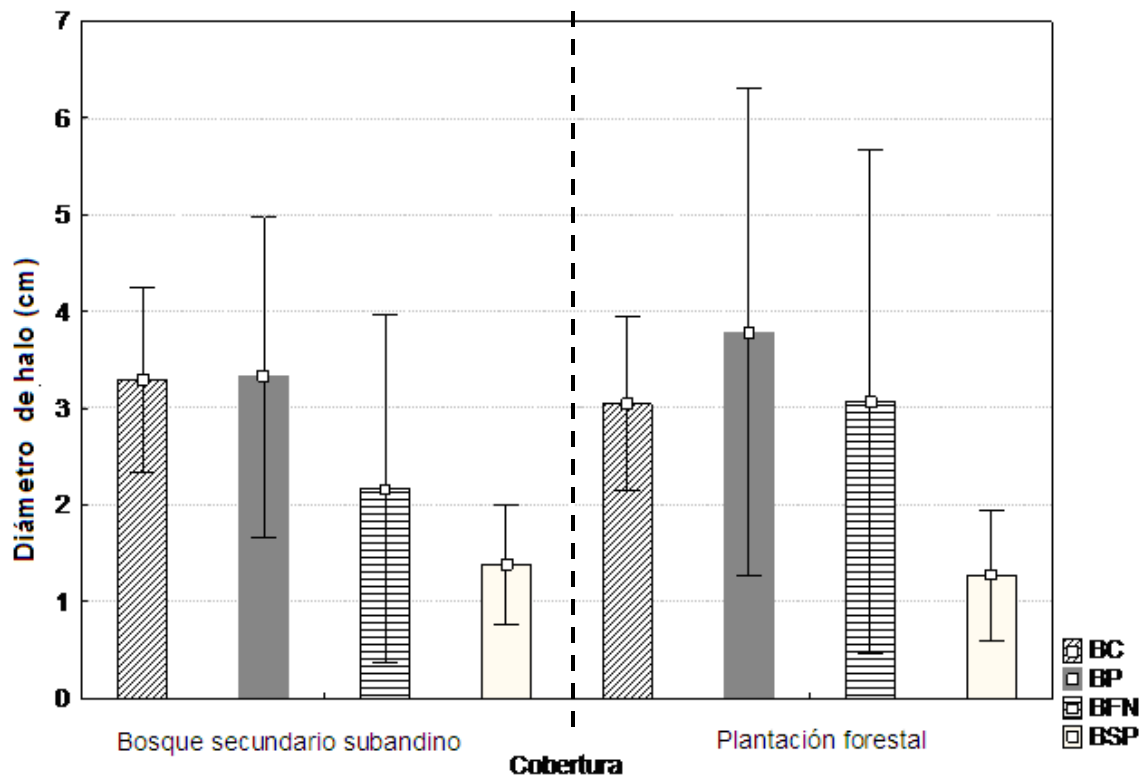
AM=aerobias mesófilas, BC= bacterias celulolíticas, BP= bacterias proteolíticas, BFN= bacterias fijadoras de nitrógeno y BSF= bacterias solubilizadoras de fosfatos.

No se encontraron diferencias significativas entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales para la riqueza de morfotipos de ninguno de los grupos funcionales evaluados: AM ($t=1,09$; $P=0,28$), BC ($t=0,33$; $P=0,74$), BP ($t=-1,6$; $P=0,11$) BFN ($t=0,57$; $P=0,57$) y BSF ($t=0,78$; $P=0,43$). En general, los valores de riqueza para todos los grupos funcionales estudiados fueron bajos (1,5 a 5,8), lo cual es sorprendente dado que la riqueza de microorganismos del suelo es bastante alta (Fierer & Jackson, 2006). Estos resultados sugieren que el método de evaluación no permitió cuantificar toda la riqueza de los grupos funcionales, por lo que se recomienda usar herramientas de biología molecular. Por otro lado, en este estudio no se determinó la identidad de los morfotipos, por lo que es probable que aunque las riquezas sean

similares, haya diferencias en los tipos de bacterias involucrados en cada grupo funcional entre coberturas.

En cuanto a la actividad, la Figura 6-3 muestra el diámetro promedio de degradación o solubilización en medio de cultivo, generado por la actividad de cada uno de los grupos funcionales estudiados (BC, BP, BFN, BSF y aerobias mesófilas) en bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.

Figura 6-3. Promedio \pm desviación estándar de los diámetros de halos de solubilización y degradación de los distintos grupos funcionales, en suelos de bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.



BC= bacterias celulolíticas, BP= bacterias proteolíticas, BFN= bacterias fijadoras de nitrógeno y BSP= bacterias solubilizadoras de fosfatos.

No se encontraron diferencias significativas entre plantaciones forestales y bosques para la actividad de BC ($t=0,9$; $P=0,37$), BP ($Z=-0,67$; $P=0,46$), BFN ($t=-1,21$; $P=0,23$) y BSF ($t=0,52$; $P=0,59$). Aunque el diámetro promedio de halo fue mayor para las plantaciones en el caso de las BP, BFN y BSF y sólo para las BC se observó una actividad ligeramente mayor bajo la cobertura de bosque, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas y probablemente no tienen un impacto en las tasas los procesos de solubilización de fosfatos, la fijación de nitrógeno, degradación de la celulosa e hidrólisis de las proteínas en que se llevan a cabo en los ecosistemas muestreados (Figura 6-3).

El hecho de que en general no se hayan encontrado diferencias significativas en ninguna de las propiedades microbiológicas evaluadas, sugiere que los ensamblajes de grupos funcionales estudiados (BC, BP, BFN y BSP), son poco sensibles al cambio de cobertura, lo cual se debe probablemente a la alta diversidad y gran abundancia de microorganismos en el suelo (Torsvik *et al.*, 1990) y a la plasticidad fenotípica de muchas especies bacterianas (Pett-Ridge & Firestone, 2005). De hecho se ha visto que en plantaciones de pino, la diversidad funcional y en general otras propiedades microbianas no se ven influenciadas por tratamientos fuertes como la remoción de cobertura vegetal o la compactación (Li *et al.*, 2004). Esto sugiere que estos aspectos, que pueden ser resultado de los cambios en la cobertura, tienen pocos efectos adversos en las variables microbiológicas.

Por otro lado si se tiene en cuenta que existe una redundancia en muchos de los procesos que están mediados por las bacterias del suelo (Yin *et al.*, 2000), es posible que aún después de un cambio importante en la cobertura y en las condiciones del suelo, las comunidades se adapten y continúen realizando la misma función en el ecosistema. Adicionalmente vale la pena resaltar que las plantaciones forestales que se estudiaron llevaban bastante tiempo de establecidas (más de quince años). Dada la gran diversidad de las bacterias y su rápida evolución (Kassen & Rainey, 2004) es posible que los ensamblajes de grupos funcionales se hayan adaptado a las nuevas condiciones microambientales y que por lo tanto no se puedan observar diferencias significativas entre las dos coberturas.

Si bien es posible que las comunidades microbianas sean diferentes a otras escalas como la composición genética, su actividad parece ser la misma y se puede decir que con respecto a las bacterias cultivables celulolíticas, proteolíticas y solubilizadoras de fosfatos, los bosques nativos y las plantaciones forestales se comportan de manera similar. El único grupo en el que se encontraron diferencias fue el de BFN, el cual mostró un incremento en la densidad bajo la cobertura de plantación forestal; sin embargo se puede observar que los valores de densidad se encuentran dentro del mismo orden de magnitud (10^3 UFC/g), lo que indica que biológicamente estas diferencias no son importantes. En general la actividad de las BFN libres está restringida en la mayoría de suelos forestales (tanto nativos como plantados) en áreas tropicales y subtropicales, debido a la abundancia de fijadoras mutualistas (Sprent, 1999), pero puede ser ligeramente mayor en plantaciones debido a que hay menos especies vegetales con las que se puedan establecer simbiosis mutualistas (Binkley & Giardina, 1997). Sin embargo debido a que se ha comprobado que bosques de pino pueden acumular grandes cantidades de nitrógeno (Bormann *et al.*, 1993), es posible que haya otras entradas diferentes a la fijación libre de nitrógeno o incluso fijadores mutualistas que se subestimaron en este estudio (micorrizas, fijadoras que no usen sucrosa como fuente de carbono).

Las variables de riqueza de morfotipos de colonia y diámetro de halo mostraron ser altamente variables dentro de los grupos y poco sensibles para diferenciar las comunidades microbianas entre bosques y plantaciones. La variación empieza a verse como una propiedad genuina de los sistemas ecológicos y esta misma variación puede proporcionar información acerca de los sistemas que se están estudiando (Benedetti-Cecchi, 2003). En ese sentido la alta variabilidad de los datos obtenidos acerca de la actividad de los grupos funcionales, sugiere que la capacidad de llevar a cabo estas reacciones y su potencial impacto en los procesos ecosistémicos es altamente variable entre sitios.

Los datos de la densidad, riqueza y actividad de grupos funcionales microbianos obtenidos en este estudio fueron altamente variables entre sitios y entre puntos de muestreo, lo que da una idea de la complejidad de la actividad de la microbiota en el

suelo, sabiendo que los ensamblajes de grupos funcionales bacterianos proporcionan muchos servicios importantes en el suelo, pero que la forma en que estos procesos intervienen en la función ecosistémica aún se está empezando a estudiar (Lodge *et al.*, 1996), es posible que la regulación de muchos de estos procesos esté mediada por varios factores que se relacionan de manera no lineal, donde imperan relaciones sinérgicas y antagónicas entre los diferentes grupos de microorganismos (Paul 2007) y que la respuesta a las preguntas relacionadas con el efecto de la cobertura vegetal sobre la microbiota esté en precisamente en los cambios que se den en la variabilidad. Se compararon las varianzas de los aspectos microbiológicos entre bosques y plantaciones, usando la prueba de razón de varianzas (Zar, 1999). No se encontraron diferencias significativas entre las varianzas de la densidad de los distintos grupos funcionales microbianos (AM: $F=1,86$; $P=0,20$, BC: $F=2,99$; $P=0,17$, BP: $F=1,35$; $P=0,52$, BFN: $F=1,06$; $P=0,90$, BSP: $F=1,08$; $P=0,85$) En cuanto a la riqueza de morfotipos y la actividad promedio en medio de cultivo tampoco se encontraron diferencias significativas entre las dos coberturas. Esto muestra que las variables microbiológicas presentan una alta variabilidad bajo las dos coberturas y que aunque esta variabilidad es similar, es posible que haya diferencias relacionadas con cómo diferentes factores contribuyen a esta variabilidad.

Ya que sólo una cantidad limitada de los microorganismos del suelo crecen fácilmente en medios de cultivo (Torsvik *et al.*, 2002) es posible que la alta variabilidad de los datos esté relacionada con las limitaciones de los métodos dependientes de cultivo para la determinación de la riqueza bacteriana, que son ampliamente conocidas (Hill *et al.*, 2000). Además la riqueza de morfotipos de colonia, es un indicador bastante grueso, debido a que la riqueza de especies en el suelo puede superar en varios órdenes a la de morfotipos.

Por otra parte si bien el tamaño de los halos de degradación, acidificación y solubilización proporciona información acerca del potencial metabólico de un morfotipo, esta medida no necesariamente da suficiente información sobre su actividad en campo y dentro del ecosistema. Por ejemplo la actividad celulolítica está relacionada con las

características estructurales del sustrato (Mansfield *et al.*, 1999) y estas características son diferentes en campo y en condiciones de laboratorio.

Es importante entonces tener en cuenta que en el suelo muchos factores ambientales afectan la habilidad de los microorganismos para expresar su actividad *in situ* como el pH, la temperatura variable, el estatus nutricional y la concentración de oxígeno, entre otros (Saleh-Lakha *et al.*, 2005). Una alternativa complementaria para determinar la actividad *in vivo* de los microorganismos es el uso de herramientas de biología molecular y bioquímica, que pueden mejorar la comprensión de las relaciones entre la estructura y función de las comunidades microbianas y los efectos de distintos factores sobre estas (Torsvik & Øvreås, 2002).

Debido a que en general no se encontraron diferencias en las variables microbiológicas y fisicoquímicas entre bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales, se analizaron los datos en conjunto de las dos coberturas para establecer las correlaciones entre variables físicoquímicas y variables biológicas. Algunas variables microbiológicas se correlacionaron significativamente con las variables fisicoquímicas. La tabla 6-2 muestra los valores de *R* para estas correlaciones.

La riqueza de morfotipos de bacterias aerobias mesófilas (AM) mostró una correlación positiva con la humedad pero de manera débil (ver tabla 6-2). Aunque la humedad es un factor que afecta de manera significativa las comunidades microbianas, en este estudio no se encontró un patrón de relación entre la humedad del suelo y las variables microbiológicas. En cuanto a otras variables se encontró que para la densidad de bacterias celulolíticas (BC) hay una correlación positiva con las pérdidas por ignición (%), que dan un estimado de la materia orgánica presente en el suelo. Este parámetro no se relacionó significativamente con ningún otro grupo funcional. Por otro lado, la densidad de BC muestra una relación positiva con el porcentaje de arcilla del suelo, pero este patrón no se observa en los otros grupos estudiado. El grupo de BSP no mostró relación con ninguno de los parámetros físicos y químicos analizados, lo que

sugiere que este grupo está regulado por factores diferentes a los analizados en este estudio.

Tabla 6-2. Valores de R para las correlaciones entre variables fisicoquímicas y microbiológicas.

En negrilla se resaltan los valores de R que mostraron correlación significativa y sombreados las correlaciones con $R \geq 0,4$.

	AM			BC		
	Densidad (UFC/g PS)	Riqueza (Número de morfotipos)	Actividad en medio de cultivo (cm)	Densidad (UFC/g PS)	Riqueza (Número de morfotipos)	Actividad en medio de cultivo (mm)
pH	-0,07	0,21	NA	-0,02	0,25	-0,14
Densidad aparente	-0,22	-0,59	NA	0,28	-0,18	-0,20
Humedad (%)	0,20	0,29	NA	-0,03	-0,04	0,00
Perdidas por ignición (%)	0,20	-0,40	NA	0,40	-0,01	-0,06
Carbono (%)	0,06	-0,24	NA	0,03	-0,08	0,18
Nitrógeno (%)	-0,02	-0,15	NA	-0,03	-0,07	0,18
Fósforo disponible (mg/ml)	-0,11	0,11	NA	-0,08	-0,09	-0,14
Arcilla (%)	0,02	-0,34	NA	0,18	-0,17	-0,22
Limo (%)	0,19	0,04	NA	-0,07	-0,09	-0,41
Arena (%)	-0,21	-0,01	NA	0,03	0,11	0,40
Microagregados (%)	0,09	-0,07	NA	0,28	0,15	-0,18
Macroagregados (%)	-0,09	0,08	NA	-0,27	-0,15	0,18

Tabla 6-2 (Continuación)

	Densidad (UFC/g PS)	Riqueza (Número de morfortipos)	Actividad en medio de cultivo (cm)	Densidad (UFC/g PS)	Riqueza	Actividad en medio de cultivo (mm)
	BP			BFN		
pH	0,02	0,07	-0,17	-0,02	0,02	-0,12
Densidad aparente	0,19	0,24	0,27	-0,25	-0,27	-0,01
Humedad (%)	-0,01	-0,37	-0,21	-0,18	-0,07	-0,33
Perdidas por ignición (%)	-0,06	0,08	0,02	-0,12	-0,25	0,15
Carbono (%)	-0,30	0,01	0,07	-0,19	-0,23	0,12
Nitrógeno (%)	-0,33	0,00	-0,15	-0,18	-0,25	0,02
Fósforo disponible (mg/ml)	0,36	0,32	0,06	0,12	0,29	0,02
Arcilla (%)	0,28	0,32	-0,01	-0,13	-0,11	-0,02
Limo (%)	0,22	-0,04	-0,02	-0,35	-0,25	-0,11
Arena (%)	-0,26	0,01	0,01	0,37	0,25	0,12
Microagregados (%)	0,00	-0,21	-0,09	-0,16	0,03	-0,18
Macroagregados (%)	0,00	0,22	0,09	0,15	-0,03	0,19
BSP						
pH	0,12	0,04	0,08			
Densidad aparente	0,00	0,24	-0,13			
Humedad (%)	0,24	0,04	0,04			
Perdidas por ignición (%)	-0,01	0,17	0,10			
Carbono (%)	-0,10	-0,05	0,18			
Nitrógeno (%)	-0,09	-0,15	0,05			
Fósforo disponible (mg/ml)	0,08	0,15	-0,09			

Tabla 6-2 (continuación)

Arcilla (%)	0,05	-0,02	-0,24
Limo (%)	0,20	0,28	0,10
Arena (%)	-0,23	-0,26	-0,08
Microagregados (%)	-0,07	0,13	-0,17
Macroagregados (%)	0,08	-0,13	0,17

No se observó un patrón característico en las correlaciones entre los parámetros físicoquímicos con las variables microbiológicas. En general, las correlaciones fueron relativamente bajas entre las variables edáficas medidas y las propiedades de los grupos funcionales, sin evidenciarse alguna relación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la densidad de los grupos funcionales involucrados en su ciclaje.

Los valores de riqueza promedio de morfotipos mostraron muy poca asociación con los parámetros físicoquímicos evaluados en todos los grupos funcionales, lo que sugiere que esta variable no está relacionada o se relaciona de una manera no lineal con las propiedades físicoquímicas evaluadas en este estudio.

La actividad de los grupos funcionales medida en medio de cultivo tampoco mostró correlaciones importantes con las variables físicoquímicas evaluadas. Se sabe que la actividad de los microorganismos *in situ* puede verse afectada por la disponibilidad de nutrientes, como ocurre con la solubilización de fosfatos. Sin embargo este efecto no se detectó en el medio de cultivo, probablemente porque aunque los ensamblajes estudiados pueden tener individuos con genes para actividad solubilizadora o degradadora, estos sólo se activan o transcriben cuando sea necesario en el suelo o bajo condiciones de estrés (Nautiyal, 2000). De esta manera el estudio de la relación entre la disponibilidad de nutrientes y los grupos funcionales microbianos podría realizarse analizando la producción de estas enzimas en el suelo (Debosz *et al.*, 1999; Deng & Tabatabai, 1997; Rózycki *et al.*, 1999; Watanabe & Hayano, 1995), mediante pruebas de biología molecular o, midiendo el ARN de transferencia de estas enzimas (Rudolf- Amann, 2000).

Adicionalmente se analizó si las variables microbiológicas y las variables físicas y químicas del suelo se relacionaban de una manera no lineal. No se encontró ninguna relación significativa cuando se probaron los modelos exponencial, logarítmico y potencial. Esto puede deberse a que en general, las variables físicas y químicas mostraron poca variación entre sitios y en general los datos estuvieron dentro de rangos estrechos. Sería necesario ampliar el muestreo a otras coberturas para poder tener un rango más amplio de valores para los datos físicos y químicos del suelo de modo que se puedan evidenciar relaciones con las variables microbiológicas.

Es interesante resaltar que aunque no se observaron correlaciones muy altas, los diferentes grupos funcionales se relacionan de forma particular con algunas variables fisicoquímicas y que esta relación no es igual para todos los grupos. Por ejemplo, la humedad relativa se relacionó positivamente con la riqueza de bacterias aerobias mesófilas AM, pero negativamente con la riqueza de BP y la densidad de BFN; el porcentaje de arcillas se relacionó positivamente con la densidad de BC y BP pero no mostró ninguna relación con los otros grupos funcionales estudiados. Esto puede sugerir que los factores relacionados con los ensamblajes de grupos funcionales son diferentes en los distintos grupos y por lo tanto es importante evaluar varios grupos si se quiere tener información de los diferentes procesos que éstos median.

1.15 Determinación de la descomposición de hojarasca propia y material estándar

Las figuras 6-4 y 6-5 muestran el porcentaje de peso remanente en las bolsas de descomposición de cada sitio. Se puede observar que en los bosques secundarios, la pérdida de peso de las bolsas después de ocho meses se encontró entre 10% y 80% mientras que en las plantaciones forestales la pérdida de peso en el mismo lapso de tiempo estuvo entre 10% y 50%.

En las graficas se observa que hay un comportamiento exponencial o lineal en la pérdida de peso, pero que hay una alta variabilidad entre las bolsas. Llegando incluso a

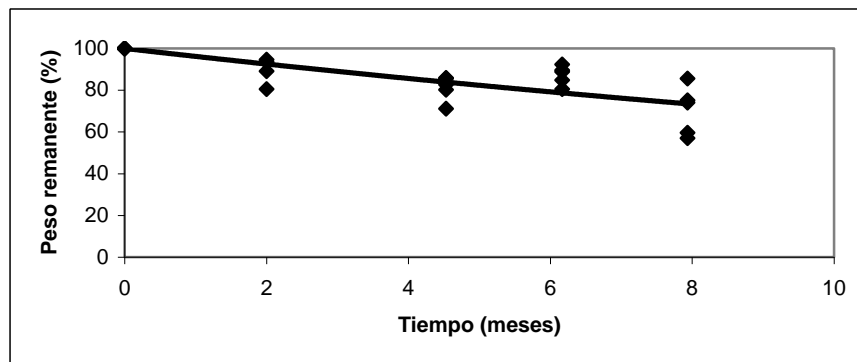
verse como si se ganara peso entre un muestreo y otro, lo que evidencia una importante limitación del método de bolsas de descomposición. Una de las causas que puede causar este efecto, es que aunque se controle la riqueza de especies (morfotipos de hojas) y la masa en las bolsas es muy difícil controlar la composición química de las mismas y se sabe que la composición química del sustrato influye en las tasas de pérdida de peso del material (Berg, 2008).

Aunque este método pueda subestimar la descomposición, es posible ver patrones generales de la descomposición que son útiles para comparar entre especies, sitios o manipulaciones experimentales (Wider & Lang, 1982). Por lo tanto, en este estudio no se pretendió determinar con alta precisión la tasa de descomposición de hojarasca pero si comparar los patrones entre sitios y entre coberturas, lo que es posible mediante el método de bolsas de descomposición.

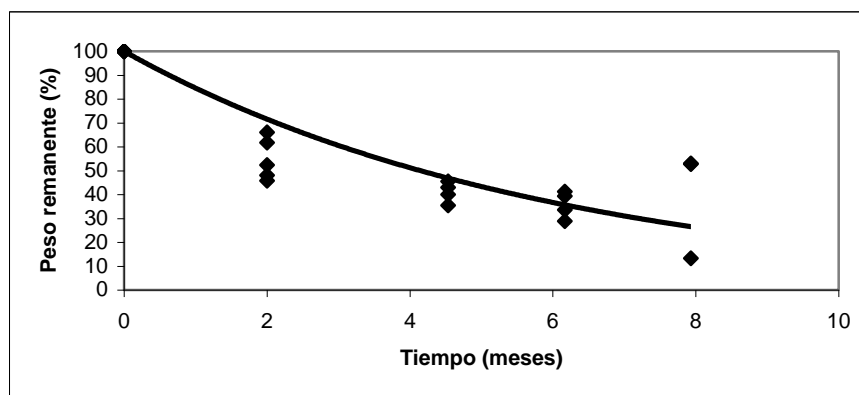
Para poder analizar los datos se determinó la constante de descomposición k para cada cobertura usando el modelo exponencial simple (Berg, 2008) cuando fue posible como se observa en la tabla 5.

Figura 6-4. Porcentaje de peso remanente en las bolsas de descomposición en bosques secundarios subandinos. A=Bejucos, B=La Selva, C=Manzanos

A.



B.



C.

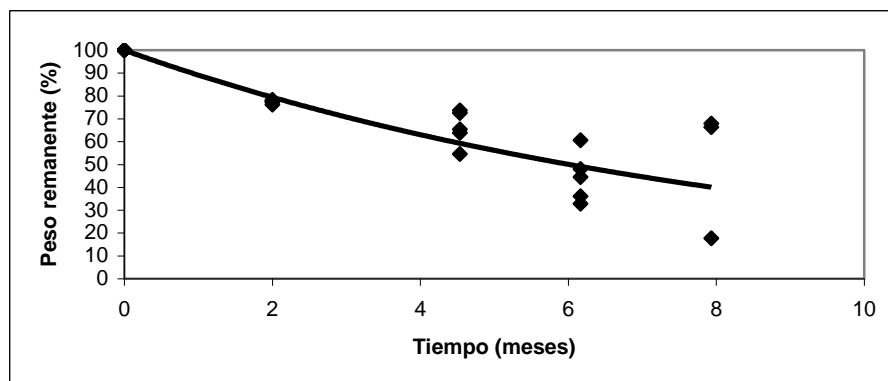
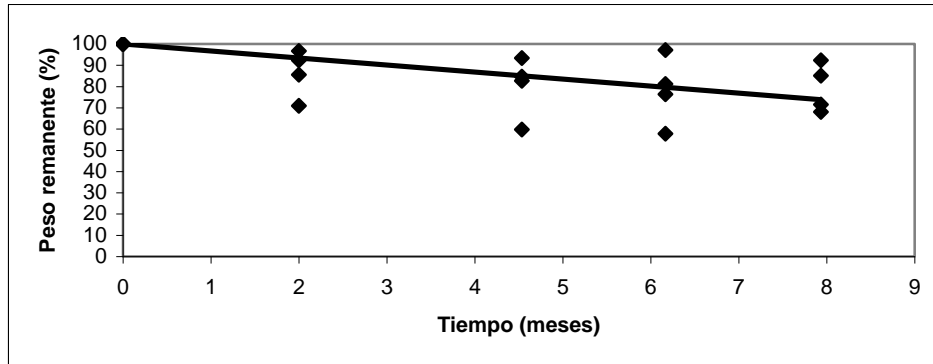
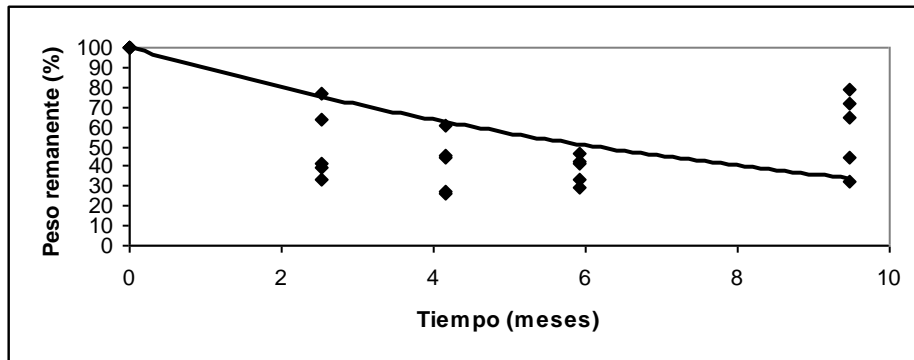


Figura 6-5. Porcentaje de peso remanente en las bolsas de descomposición en plantaciones forestales. A=Lisbrán, B=Playa Rica, C=Selva

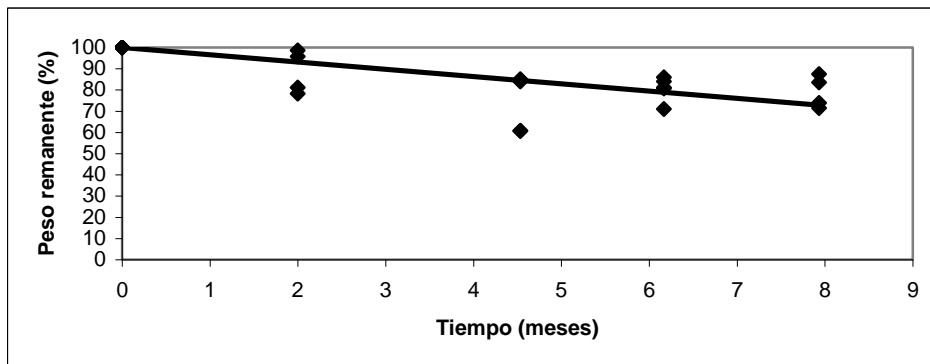
A.



B.



C.



Es importante resaltar que se obtuvieron valores de R que no son muy altos (sólo en un caso mayor a 0,7). Esto pudo deberse a que la variabilidad en los datos de cada momento de tiempo fue muy alta y es posible que con un mayor número de repeticiones se pudiese obtener un mejor ajuste. Esta alta variabilidad evidencia que procesos como la descomposición de hojarasca varían de forma importante no sólo entre sitios sino incluso dentro de la misma parcela, lo cual puede estar asociado con la topografía (Dwyer & Merriam, 1981).

En este estudio no se evaluaron los modelos asintóticos para un sustrato unificado, debido a que estos modelos requieren un conjunto de datos mayor, de al menos diez mediciones por muestreo y con intervalos que superen un año, para poder tener un ajuste apropiado (Berg, 2008).

La tabla 6-3 muestra los valores de k (meses⁻¹) para los diferentes sitios. No se encontraron diferencias significativas en los valores de k para los bosques nativos y plantaciones forestales ($t=0,952$; $P=0,39$). Sin embargo, dado que el modelo exponencial no mostró un buen ajuste, no se pueden generar conclusiones con respecto a la tasa de descomposición (k) bajo estas dos coberturas.

Al observar las gráficas se pueden hacer algunas inferencias acerca del comportamiento de la descomposición de hojarasca en los sitios evaluados. En el caso de los bosques se observó que después de ocho meses, algunas de las bolsas mostraron pérdidas de peso de cerca del 90%, mientras que en las plantaciones forestales los máximos valores de pérdida de peso fueron de alrededor de 70%. Vale la pena analizar el caso de la finca La Selva en el cual se pudo medir en parcelas adyacentes la descomposición bajo las dos coberturas. En este sitio mientras que los datos de descomposición bajo bosque nativo se ajustaron a un modelo exponencial simple ($R=0,76$), los datos bajo la cobertura de plantación mostraron un mejor ajuste a un modelo lineal simple ($R=0,61$). La explicación de este comportamiento diferencial puede estar relacionada con la calidad del recurso, ya que mientras que en las plantaciones forestales el recurso es relativamente

homogéneo (aunque hay variaciones en la edad de las hojas) en un bosque nativo se tiene una gran variedad de calidad de hojarasca por lo que no se espera que la tasa de descomposición sea un proceso lineal de pérdida de peso. Además se puede asumir que en los bosques hay al menos dos fracciones de hojarasca, una lábil que se descompone rápidamente y una recalcitrante que se descompone más lentamente (Berg 2007); de esta manera se observa primero una rápida pérdida de peso asociada a la descomposición del material lábil y luego se ve que la tasa disminuye a medida que queda el material recalcitrante.

Cabe resaltar que en este estudio sólo se analizó la pérdida de peso por descomposición durante ocho meses y en este tiempo no se alcanzó el 100% de pérdida de peso en ninguna bolsa. Esto indicaría que sólo se observó una parte del proceso de descomposición y es posible que después de un mayor período de tiempo, la hojarasca del bosque alcance un valor asintótico (Prescott, 2002). Entonces con este conjunto de datos puede ser difícil predecir una relación entre las tasas iniciales de descomposición y la disponibilidad de nutrientes en diferentes tipos de bosques.

En el caso de la finca La Selva el porcentaje de pérdida de peso en el bosque nativo fue mayor que en las plantaciones forestales, después de ocho meses. Este caso puede sugerir que el ciclaje de materiales es ligeramente más rápido en bosques nativos que en las plantaciones adyacentes, lo cual puede tener implicaciones en la productividad de los ecosistemas, ya que en este bosque nativo se puede asumir una producción más rápida de biomasa, pero al mismo tiempo pérdidas más rápidas asociadas a la descomposición.

Tabla 6-3. Valores de k (meses⁻¹) para los diferentes sitios medidos.

Sitio	Cobertura	k (meses ⁻¹)
Bejucos	Bosque	0,0389
La Selva	Bosque	0,1672
Manzanos	Bosque	0,1154
Lisbrán	Plantación	0,0388
Playa Rica	Plantación	0,1148
Selva	Plantación	0,0395

Si se interpreta la constante de descomposición como un indicador de la cantidad de materia orgánica que se deposita superficialmente en el suelo, en las plantaciones se observan valores menores que en los bosques subandinos, con excepción de la parcela Bejucos. Esto que puede sugerir que los nutrientes se están liberando más lentamente en las plantaciones que en los bosques. Al liberarse nutrientes más lentamente en los primeros estados de descomposición hay un flujo más lento de nutrientes hacia las plantas, lo que tendría un efecto en el crecimiento de las mismas, haciendo que la productividad disminuya (Chapin *et al.*, 2002a). Lo anterior implica que las plantaciones forestales en la zona puede tener una mayor capacidad de almacenamiento de carbono. Aunque estos datos se refieren a las primeras fases del proceso de descomposición, muestran que los suelos de bosques montanos podrían tener menor potencial que las plantaciones forestales para actuar como sumideros de carbono. Para poder determinar esto, sería muy importante hacer estudios a largo plazo que describan la dinámica de la materia orgánica del suelo en las diferentes coberturas.

Los porcentajes de descomposición a los seis meses para la hojarasca propia del sitio fueron de $44,22\% \pm 27,55$ para los bosques secundarios subandinos y de $35,2\% \pm 24,83$ para las plantaciones forestales. En los bosques nativos el porcentaje de descomposición de la hojarasca propia del sitio se encuentra dentro de los

rangos reportados para ecosistemas similares (Anderson & Swifft, 1983), que están entre 35 y 55% y por lo encontrado por Monedero y González (1995) en bosques montanos del Orinoco que mostraron porcentajes de descomposición de 44,7%. En las plantaciones el valor encontrado en este estudio tiene un promedio mayor que el reportado en Chile (Pérez *et al.*, 1991), en el que se encontró que la tasa de descomposición de las coníferas era de 30%, y que el promedio de otros estudios para coníferas en zonas subtropicales (Kavvadias *et al.*, 2001). Lo anterior puede deberse a que al tratarse de plantaciones en zonas tropicales es probable que el porcentaje de descomposición aumente gracias a que hay temperaturas relativamente más altas (Hardy, 1970).

En el caso del material estándar *Guadua angustifolia* (Kunth) se encontraron valores de $18,21 \pm 6,10$ para bosques y de $21,2 \pm 3,11$ para plantaciones. El material estándar se descompuso más lentamente ($z=1,96$; $P=0,04$) que la hojarasca propia del sitio y mostró una menor variabilidad ($P=0,054$).

En el experimento de descomposición con la hojarasca propia del sitio, que difería en composición y calidad entre los sitios, no se encontraron diferencias significativas entre bosques secundarios y plantaciones forestales ($t=0,53$; $P=0,67$). Lo anterior indica que en este estudio no se observaron diferencias en la tasa de descomposición, aún cuando hay diferencias en la riqueza de la hojarasca entre las dos coberturas evaluadas. Cabe la pena resaltar que se encontró una varianza muy alta entre los datos de porcentaje de pérdida de peso para cada sitio, lo que puede sugerir que las tasas de descomposición se vieron afectadas como consecuencia de las características del micrositio, debido a condiciones suficientemente diferentes entre los distintos puntos de muestreo, como humedad o temperatura.

Dado que se ha reportado que la diversidad de la hojarasca tiene un efecto sobre las tasas de descomposición en diferentes sitios (Gartner & Cardon, 2004), el usar un material estándar permitió controlar el efecto del tipo de hojarasca sobre el proceso de descomposición para conocer la influencia de otros factores como las

propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo afectadas por la cobertura vegetal. En este estudio no se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de descomposición de hojarasca del material estándar entre bosques secundarios y plantaciones forestales ($t=0,754$ $P=0,47$). Dado que la descomposición está influenciada por las propiedades físicas y químicas del suelo (Berg & MacLaugherty 1998) y que en este estudio no se encontraron diferencias en las propiedades físicas y químicas de este, la falta de diferencias en las tasas de descomposición de *Guadua angustifolia* (Kunth), evidencia que los dos sistemas son funcionalmente similares.

Aunque en este estudio no se evidenciaron diferencias en la descomposición de material estándar entre bosques secundarios y plantaciones forestales, es importante resaltar que la descomposición de hojarasca estándar se ha usado como indicador de la calidad del suelo en sistemas intervenidos y ha demostrado ser útil para diferenciar sitios con distintas clases de manejo (Hauser *et al.* 2005). En ese sentido varios factores pueden haber influenciado el hecho de no encontrar diferencias. Por un lado el material estándar elegido *Guadua angustifolia* (Kunth) no es un elemento de fácil descomposición y de hecho se acumula en el suelo de los bosques de guadua. Esta característica ligeramente recalcitrante del material pudo haber tenido un efecto fuerte sobre los porcentajes de descomposición que pudo enmascarar las diferencias entre las dos coberturas para este proceso. Es posible que con un sustrato de más fácil descomposición se puedan evidenciar algunas diferencias que no se observaron en este estudio como se ha propuesto en estudios para coberturas similares con *Musae* sp. (Gelvez 2008). Al usar material de más fácil descomposición es posible ver estados más avanzados de descomposición donde se pueden evidenciar diferencias entre los sistemas.

Los resultados de este estudio para la descomposición de material estándar, sumados a que variables medidas en este estudio que están relacionadas con la descomposición no mostraron ser significativamente diferentes bajo las dos coberturas, sugieren que a pesar de tener coberturas vegetales distintas, tanto

bosques como plantaciones tienen una funcionalidad similar, que se reflejó en las primeras etapas de la descomposición evaluadas.

Se observó que la descomposición de hojarasca estándar fue mucho menos variable de la descomposición de hojarasca propia de sitio, lo que podría explicarse si se piensa que se trata de un sustrato más homogéneo (Gartner & Cardon, 2004). Sin embargo la hojarasca de las plantaciones es también un sustrato homogéneo (solo agujas de pino), pero este mostró una alta variación entre sitios. Aquí cabe la pena resaltar, que si bien las tres fincas estudiadas bajo la cobertura plantación forestal estaban plantadas con pino, cada una tenía una especie diferente, cuyas espículas pueden diferir en sus cualidades físicas y químicas, influenciando de forma diferencial la velocidad de la descomposición. Al comparar las tasas de descomposición entre sitios con la misma cobertura, se encontró que en el caso de las plantaciones forestales, las tasas de descomposición para la hojarasca propia del sitio mostraron ser significativamente diferentes entre sí ($f=12,07$; $P=0,001$) lo que sugiere que si bien a nivel general los ecosistemas se comportan de forma similar, existen condiciones propias del sitio que afectan el proceso de descomposición, como la calidad de la hojarasca.

En general se puede decir que a nivel local, existen diferentes factores relacionados con el proceso de descomposición de hojarasca, que pueden diferir entre las coberturas estudiadas. Estos factores son entre otros, la calidad del recurso y la biota descomponedora (Berg & Mcclaugherty, 2008). La calidad del recurso varía mucho entre bosques subandinos y plantaciones forestales. La hojarasca de pino es altamente recalcitrante y tiene un alto contenido de lignina; adicionalmente posee numerosos compuestos secundarios que la hacen difícil de degradar (Taylor *et al.*, 1989). De hecho las tasas de descomposición de hojarasca difieren bastante entre especies diferentes cuando se descomponen bajo condiciones ambientales idénticas y estas diferencias se pueden atribuir a la variación en características de la hojarasca como la dureza de las hojas, las concentraciones de nitrógeno, lignina y polifenoles. Las variaciones de las propiedades de la hojarasca afectan a la actividad microbiana y la utilización de sustratos (Berg & Mcclaugherty, 2008).

Por otro lado, la calidad del recurso está relacionada de alguna manera con la diversidad de las especies vegetales que producen esta hojarasca. En teoría el efecto de la diversidad de hojarasca en la descomposición se debe a efectos puramente aditivos, es decir la suma de las proporciones de cada especie individual de hojarasca (Hattenschwiler *et al.*, 2005a). Sin embargo debido a que existen efectos sinérgicos o antagónicos entre las especies (Ball *et al.*, 2008), la influencia de la diversidad de la hojarasca sobre la descomposición es más difícil de predecir (Gartner y Cardon, 2004). Los estudios acerca de los efectos de la mezcla de hojarasca tienen resultados variables; la mayoría muestran efectos sinérgicos, seguidos por efectos no significativos y efectos antagónicos (Hattenschwiler *et al.*, 2005a). Aparentemente los efectos sinérgicos son el doble de frecuentes que los antagónicos y predominan los efectos no aditivos (Hattenschwiler *et al.*, 2005a). Estos efectos pueden deberse a la transferencia de nutrientes entre distintos tipos de hojarasca, a la influencia de compuestos específicos de la hojarasca por ejemplo la cantidad de polifenoles, a la presencia de una mayor variedad de hábitats en una capa de hojarasca más diversa estructuralmente y a diferentes interacciones entre niveles tróficos (Hattenschwiler *et al.*, 2005b).

En este estudio no se encontraron diferencias significativas en la tasa de descomposición cuando se compararon sistemas con mayor diversidad de especies vegetales arbóreas (bosques nativos) con monocultivos (plantaciones forestales). Sin embargo estos hallazgos deben verse sólo en un aspecto descriptivo de los sistemas estudiados y, no se pueden hacer conclusiones acerca del efecto de la diversidad de la hojarasca sobre el proceso de descomposición en otros sistemas ya que no se determinó la diversidad de la misma en ninguna de los casos.

El otro factor importante en la descomposición de la materia orgánica es la biota descomponedora. Se puede esperar que la biota de un sitio esté adaptada para descomponer un recurso en particular y haya sido seleccionada evolutivamente para esto (Ayres *et al.*, 2006). Algunas plantas promueven el desarrollo de una comunidad edáfica adaptada a la descomposición rápida de su hojarasca. Sin embargo, existe poca evidencia experimental al respecto y los resultados muestran

patrones variables (Ayres *et al.*, 2006). Es posible que los resultados obtenidos en este estudio en los que se muestra que las tasas de descomposición de hojarasca en bosques secundarios y plantaciones forestales son similares se deban a que aún con calidades de recurso tan diferentes, las comunidades descomponedoras de cada sitio se han adaptado a descomponer estos recursos.

1.16 Estimación de la productividad de los sistemas vegetales

La tabla 6-4 presenta los valores de biomasa área al comienzo del estudio en bosques secundarios y plantaciones forestales. Se observó una mayor variabilidad de los datos en la biomasa aérea de los bosques que en las plantaciones. Esto se debe probablemente a que las plantaciones son más homogéneas y todos los individuos son de la misma edad y especie, con excepción de algunas especies de sotobosque en las plantaciones no manejadas. Por otro lado, los bosques nativos son más heterogéneos y varían con respecto a su composición y estructura entre los distintos sitios.

Dado que el estudio duró sólo 8 meses se extrapolaron los datos de las mediciones de producción de hojarasca y de aumento de biomasa a un año, asumiendo un comportamiento lineal, con el fin de tener resultados comparables con otros estudios.

Tabla 6-4 Promedio y desviación estándar de la biomasa aérea, el aumento de biomasa, la cantidad de hojarasca caída y la productividad por encima del suelo, en bosques secundarios subandinos y plantaciones forestales.

Cobertura	Biomasa aérea al inicio del estudio (Ton ha⁻¹)	Aumento de biomasa aérea (Ton ha⁻¹ año⁻¹)	Caída de hojarasca (Ton ha⁻¹ año⁻¹)	Productividad (Ton ha⁻¹ año⁻¹)
Bosque secundario	170,483 ± 84,27	11,84 ± 8,69	6,15 ± 0,61	17,996 ± 8,16
subandino				
Plantación forestal	141,58 ± 33,715	13,91 ± 8,55	5,19 ± 2,18	19,023 ± 5,46

La biomasa aérea de los bosques secundarios subandinos se encontró dentro de los promedios para bosques montanos en el trópico (Vitousek & Sanford, 1986), que es de alrededor de las 200 Ton/ha de materia seca en bosques maduros (Sánchez y Camacho 1981). La biomasa fue mayor a la estimada para las plantaciones forestales ($t=3,94$; $P<0,001$), probablemente debido a la presencia de árboles maduros con diámetros de tronco muy grandes. Si bien se trata de bosques secundarios, algunos individuos son mayores y han acumulado grandes cantidades de biomasa. Adicionalmente en este tipo de bosques existen numerosas especies del sotobosque propias de la regeneración natural (Hughes *et al.*, 1999) y al incluir en el inventario individuos con DAP >5 cm, que no se incluyen normalmente en inventarios de bosques secundarios, se aumentó la biomasa medida en los bosques secundarios. Cabe la pena resaltar que aunque se encontraron diferencias significativas en la biomasa aérea al inicio del estudio entre bosques nativos y plantaciones forestales, esta fue de aproximadamente 30 ton y debido a que esta estimación se hizo a través de una extrapolación que implica aumentar la incertidumbre, no se puede concluir de manera definitiva acerca de las diferencias en esta variable entre las coberturas estudiadas.

La producción de hojarasca (excluyendo material leñoso en los dos casos) fue de $6,15 \pm 0,6$ ton/ha.año en el caso de las parcelas de bosques y de $5,19 \pm 2,18$ ton/ha.año para las plantaciones. No se observó una diferencia estadísticamente significativa ($t = -0,73$; $P = 0,5058$). Algunos trabajos reportan que la producción de hojarasca en plantaciones no manejadas puede llegar a superar a la de los bosques nativos (Lugo, 1992). Sin embargo en este caso se trataba de plantaciones con algo de manejo y con un sotobosque poco desarrollado que aportó poco a la producción de hojarasca.

No se encontraron diferencias significativas entre bosques secundarios y plantaciones forestales en la productividad primaria neta calculada como el aumento de biomasa más la producción de hojarasca ($t = -1,22$; $P = 1,22$). Es importante recalcar que la hojarasca se recogió en las trampas cada dos meses y que aunque las trampas estaban sobre el suelo, cuando se hicieron las recolecciones se pudo observar que en algunos casos el material se estaba descomponiendo. Si se piensa que el porcentaje de descomposición de este material es similar al porcentaje sobre el suelo en las primeras etapas, es posible que la producción de hojarasca se haya subestimado entre un 9% y un 50%, como lo muestran las tasas de descomposición de los diferentes sitios para los dos primeros meses del proceso (ver gráficas 6-4 y 6-5).

Aunque al parecer hubo un mayor incremento en la biomasa en las plantaciones forestales, este no fue significativo. Esto puede deberse a la fisiología propia de las especies de coníferas que son cultivadas por ser de rápido crecimiento (Riser, 2002). Otro aspecto es la edad del rodal, ya que los bosques nativos son más maduros que las plantaciones y por lo tanto las especies arbóreas no muestran mucho incremento diamétrico. En este caso es más probable que el aumento de biomasa esté representado en el recambio de individuos y la producción de raíces finas (Cairns *et al.*, 1997).

Se hicieron correlaciones entre las propiedades edáficas y las variables de función ecosistémica, tanto en bosques como plantaciones. La tabla 6-5 muestra los valores de R en cada caso. Las propiedades microbiológicas mostraron poca asociación con los procesos ecosistémicos tanto en bosques como en plantaciones; por otro lado factores como el porcentaje de macroagregados del suelo, el porcentaje de carbono y de fósforo se relacionaron de forma significativa con la descomposición y la productividad.

Tabla 6-5. Valores de R para las correlaciones entre procesos ecosistémicos y variables fisicoquímicas del suelo. En negrita los valores que fueron significativos y sombreados se resaltan las correlaciones con $R \geq 0,4$.

	% Descomposición hojarasca propia	% Descomposición material estándar	k	Caída de hojarasca (Ton Ha ⁻¹ año ⁻¹)	Productividad (Ton Ha ⁻¹ año ⁻¹)
BOSQUE NATIVO SECUNDARIO					
pH	-0,32	-0,39	0,22	0,46	-0,53
Densidad aparente (g/ml)	-0,01	0,01	0,02	0,01	0
Humedad (%)	0,49	-0,08	-0,28	-0,44	0,24
Pérdidas por ignición (%)	-0,6	0,34	0,34	0,44	-0,09
Carbono (%)	-0,09	0,8	0,04	-0,23	0,61
Nitrógeno (%)	0,02	0,74	-0,02	-0,31	0,63
Fósforo disponible (mg/ml)	0,65	-0,35	-0,37	-0,48	0,11
Arcilla (%)	0,19	-0,19	-0,11	-0,1	-0,04
Limo (%)	-0,04	-0,41	0,02	0,2	-0,37
Arena (%)	-0,03	0,37	0,02	-0,12	0,3
Microagregados (%)	-0,01	-0,97	0,02	0,4	-0,83
Macroagregados (%)	0,01	0,97	-0,02	-0,4	0,83

Tabla 6-5 (Continuación)

	% Descomposición hojarasca propia	% Descomposición material estándar	k	Caída de hojarasca (Ton Ha⁻¹ año⁻¹)	Productividad (Ton Ha⁻¹ año⁻¹)
PLANTACION FORESTAL					
pH	-0,29	0,22	0,2	0,51	-0,23
Densidad aparente (g/ml)	0,12	-0,1	-0,01	-0,22	0,11
Humedad (%)	-0,11	0,59	0,22	0,68	-0,59
Pérdidas por ignición (%)	0,18	-0,21	-0,23	-0,38	0,21
Carbono (%)	-0,73	-0,5	0,31	0,21	0,53
Nitrógeno (%)	-0,16	0,15	0,17	0,28	-0,12
Fósforo disponible (mg/ml)	0,61	0,66	0,05	0,06	-0,68
Arcilla (%)	0,28	-0,01	-0,2	-0,28	0
Limo (%)	-0,05	0,6	0,13	0,62	-0,59
Arena (%)	0,03	-0,58	-0,11	-0,59	0,58
Microagregados (%)	0,6	0,03	-0,33	-0,54	-0,05
Macroagregados (%)	-0,6	-0,03	0,33	0,54	0,05

En este estudio se encontró que el porcentaje de macro agregados fue mayor en plantaciones que en bosques nativos y además, esta variable se correlacionó de forma diferencial con las variables de función ecosistémica. El porcentaje de macroagregados mostró una relación diferencial con la caída de hojarasca, ya que hubo una relación positiva con esta variable en los bosques nativos pero negativa en las plantaciones.

Dado que la formación y la estabilidad de los agregados del suelo está relacionada con muchos factores como el sistema radicular y la fauna del suelo (Six *et al.* 2004) es difícil explicar por qué este factor está relacionado de forma diferencial con la producción de hojarasca en las coberturas estudiadas. Esto muestra que si bien la agregación del suelo es un parámetro importante en la determinación de la calidad del mismo, no es posible determinar una relación directa entre el porcentaje de macroagregados y la productividad (medida como la producción de hojarasca) que sea válida para diferentes sistemas. Esta relación al menos en este estudio, parece ser fuertemente dependiente de las condiciones del sitio, por lo que es necesario ampliar el muestreo a diferentes coberturas para poder hacer conclusiones al respecto. Sin embargo, se pueden proponer algunas explicaciones tentativas; dado que las diferencias en el porcentaje de macroagregados entre los sistemas tienen consecuencias en la retención hídrica del suelo y en la retención de la materia orgánica (Six *et al.*, 2004), se esperaría una relación proporcional entre la presencia de macroagregados y la productividad de un sistema, pero el hecho de que existan más macroagregados no provee información acerca de a qué tasas se descompone la materia orgánica o cómo interactúa con el sistema radicular de las plantas para controlar el flujo de agua o la difusión de oxígeno, procesos que varían según la cobertura vegetal y la fisiología específica de las plantas (Powers, 2002).

Adicionalmente el porcentaje de descomposición de la hojarasca propia no mostró una relación significativa en los bosques pero se relacionó negativamente con el porcentaje de macroagregados en las plantaciones. Lo contrario ocurrió con el porcentaje de descomposición del material estándar (guadua) que se correlacionó de forma positiva con los macroagregados en el caso del bosque pero no mostró una relación en el caso de las plantaciones. El hecho de que la agregación se haya relacionado con la descomposición del material estándar, pero no de la hojarasca propia de los bosques puede sugerir que cuando se trata de la descomposición de hojarasca propia, la variedad en la calidad del material a descomponer (dada por la hojarasca de varias especies vegetales) es un factor más importante que la agregación del suelo; sin embargo cuando se trata de un material de calidad homogénea, se pueden evidenciar efectos de otras variables como en este caso lo sería la agregación.

Otras variables asociadas a la estructura del suelo, como el porcentaje de limo y arena también mostraron un comportamiento diferencial con respecto a las dos coberturas estudiadas. En el caso de la descomposición del material estándar se observó una tendencia contraria entre las dos coberturas, así mientras el porcentaje de descomposición de guadua se relacionó de forma positiva con el porcentaje de arena en los bosques, lo hizo de forma negativa en las plantaciones. Lo contrario ocurre en el caso del porcentaje de limo. Lo anterior es coherente con varias publicaciones que afirman que las relaciones entre la comunidad vegetal, la hojarasca y la agregación son complejas y actúan en muchas vías (Bronick & Lal, 2005; Six *et al.*, 2004) y por lo tanto la explicación para estos hallazgos puede estar mediada por diferentes interacciones de distintas variables.

El porcentaje de macro y micro agregados fue la variable del suelo que mostró relación con los procesos de descomposición, de material estándar en los bosques y de material propio del sitio en las plantaciones. La agregación puede favorecer la descomposición de la materia orgánica ya que en los poros que se forman entre los agregados de mayor tamaño se almacena aire, agua y nutrientes, creando un ambiente apropiado para los microorganismos (Bronick & Lal, 2005) y la fauna del suelo (Brussaard, 1998). Al mismo tiempo una mayor disponibilidad de materia orgánica favorece la macroagregación (Six, 2001).

El porcentaje de macroagregados mostró una correlación positiva fuerte con la productividad en los bosques secundarios. Este resultado es coherente, si se tiene en cuenta que la disminución en la productividad de los suelos tropicales está asociada usualmente a una reducción en la disponibilidad de agua y nutrientes como resultado de la degradación estructural del suelo. De hecho se observa que los suelos con estructuras poco estables son susceptibles a la compactación, la cual impide el crecimiento y la distribución de raíces, hasta el punto que se altera la toma de agua y nutrientes y por lo tanto disminuye la productividad sobre el suelo (Unger & Kaspar 1994).

A partir de estos resultados se puede proponer al porcentaje de macro y microagregados como potencial variable de podotransferencia para evaluar la calidad de un suelo, debido a que es una variable de fácil medición y a que el porcentaje de macroagregados se correlacionó significativamente con diferentes procesos del ecosistema como la descomposición de material propio y estándar, la caída de hojarasca y la productividad y, mostró diferencias en la correlación en bosques y plantaciones. En el caso de los bosques, el porcentaje de macroagregados se relacionó positivamente con la descomposición de material estándar y con la productividad y lo hizo negativamente con la caída de hojarasca, mientras en las plantaciones forestales, esta variable física del suelo, mostró relación negativa con la descomposición de la hojarasca propia y una relación positiva con la producción de hojarasca. Esto ya se registró anteriormente al establecerse que la agregación y la materia orgánica del suelo pueden ser buenos indicadores de la calidad del mismo, debido a que influyen varios procesos del suelo como la regulación de la infiltración de aire y agua, la conservación de nutrientes y la permeabilidad del suelo (Carter, 2002).

Es importante mencionar que además del porcentaje de macro y microagregados, la estabilidad de los mismos es un factor relevante para varios procesos ecosistémicos relacionados con la estructura del suelo, como el recambio de la materia orgánica y, la fertilidad química y biológica del suelo (Charman & Murphy, 2000). La agregación puede incluso usarse como un indicador de calidad del suelo, tomando los datos de suelo sin vegetación como referencia del nivel mínimo de agregación o datos de la máxima agregación bajo vegetación en estado de clímax; sin embargo hay que tener en cuenta que esta variable es altamente dependiente de las características locales y por lo tanto sólo puede ser usada como una medida relativa también local (Cammeraat & Imeson, 1998).

Tabla 6-6. Valores de *R* para las correlaciones entre procesos ecosistémicos y variables microbiológicas del suelo. En negrita los valores que fueron significativos y sombreados se resaltan las correlaciones con $R \geq 0,4$.

		Descomposición hojarasca propia (%)	Descomposición material estándar (%)	<i>k</i>	Caída de hojarasca (Ton Ha ⁻¹ año ⁻¹)
BOSQUES NATIVOS					
AM	Densidad UFC/g PS	-0,03	-0,21	0,23	0,03
	Riqueza morfotipos de colonia	0,06	-0,09	0,03	-0,06
BC	Densidad UFC/g PS	-0,27	-0,1	0,33	0,27
	Riqueza morfotipos de colonia	-0,33	0,1	0,3	0,33
	Actividad en medio de cultivo (cm)	0,44	0,18	-0,27	-0,44
BP	Densidad UFC/g PS	0,13	-0,13	-0,07	-0,13
	Riqueza morfotipos de colonia	0,25	-0,11	-0,19	-0,25
	Actividad en medio de cultivo (cm)	-0,13	0,08	0,21	0,13
BFN	Densidad UFC/g PS	0,58	-0,25	-0,13	-0,58
	Riqueza morfotipos de colonia	0,56	-0,38	-0,45	-0,56
	Actividad en medio de cultivo (cm)	0,35	-0,01	-0,32	-0,35
BSP	Densidad UFC/g PS	-0,18	0,09	-0,15	0,18
	Riqueza morfotipos de colonia	-0,39	-0,25	-0,54	0,39

Tabla 6-6 (continuación)

	Descomposición hojarasca propia (%)	Descomposición material estándar (%)	k	Caída de hojarasca (Ton Ha ⁻¹ año ⁻¹)
Actividad en medio de cultivo (cm)	-0,4	0,4	-0,37	0,4
PLANTACION FORESTAL				
Densidad UFC/g PS	0,05	0,22	0,06	0,23
AM Riqueza morfotipos de colonia	0,11	0,29	0,14	0,37
Densidad UFC/g PS	-0,04	-0,28	0,03	-0,24
Riqueza morfotipos de colonia	0,08	-0,02	-0,04	-0,11
BC Actividad en medio de cultivo (cm)	0,21	-0,24	-0,36	-0,44
Densidad UFC/g PS	0,18	0,04	0,09	-0,14
Riqueza morfotipos de colonia	0,27	0,23	-0,08	-0,05
BP Actividad en medio de cultivo (cm)	-0,16	-0,16	0,19	0
Densidad UFC/g PS	0,23	-0,08	-0,36	-0,3
BFN Riqueza morfotipos de colonia	0,06	-0,13	-0,16	-0,18

La reducción de variables por medio de la extracción de factores usando análisis de componentes principales permitió determinar la relación entre algunas de las variables estudiadas. La tabla 6-6 muestra los factores de carga para cada factor.

Tabla 6-7. Factores de carga obtenidos para cada factor.

VARIABLES	FACTOR	BOSQUE		PLANTACION	
Densidad AM (UFC/g)		0,746994		0,385339	0,384807
Densidad BC (UFC/g)		0,802361		0,533509	0,672501
Densidad BP(UFC/g)	Densidad de microorganismos	0,639792		0,769074	-0,435985
Densidad BFN (UFC/g)		-0,497412		0,202760	0,613806
Densidad BSP (UFC/g)		0,481486		0,838505	-0,353268
Riqueza AM		-0,205277	0,797069	0,772485	-0,338072
Riqueza BC		0,547665	0,688753	0,660580	-0,380213
Riqueza BP	Riqueza de microorganismos	-0,651365	-0,100552	0,641104	0,646917
Riqueza BFN		-0,780522	0,111718	0,519511	-0,446143
Riqueza BSP		0,511665	-0,375019	0,393703	0,836549
Actividad BC (mm)		-0,730426	-0,143935	0,898748	-0,034373
Actividad BP (mm)		-0,393754	0,814773	-0,768036	-0,222234
Actividad BFN (mm)	Actividad de microorganismos	-0,649152	-0,541850	0,231775	-0,843369
Actividad BSP (mm)		-0,629058	0,216286	0,075713	0,735409
Humedad (%)		0,175974		0,342969	0,417090
Densidad (g/ml)		0,016729		0,470289	-0,205458
Limo (%)	Variables edáficas asociadas a la estructura del suelo	-0,695785		0,066393	-0,756396
Arcilla (%)		-0,863194		0,773650	-0,587666
Arena (%)		0,895633		-0,743640	0,638966
Microagregados (%)		-0,723608		-0,717439	-0,650650
Macroagregados (%)		0,723608		0,717439	0,650650
pH		0,608006		0,389729	0,715720
Carbono (%)	Variables edáficas asociadas a la disponibilidad de nutrientes	-0,599035		-0,561517	-0,533848
Nitrógeno (%)		-0,959066		-0,818305	0,088981
P (mg/ml)		-0,853736		-0,762860	0,244240
PPI (%)		0,569083		0,505818	-0,631782

Los resultados mostraron que en las densidades de AM y BC fueron importantes en el factor de de los grupos funcionales bacterianos para los bosques, pero no para el caso de las plantaciones forestales, donde la densidad de BP y BSP fue la que mostró mayor relación. En el caso de la riqueza de los grupos funcionales la de bacterias aeróbicas mesófilas (AM) se encontró una relación significativa el factor, tanto en bosques como en plantaciones, pero se observó que mientras en los bosques las BFN eran importantes, en las plantaciones las BSP fueron las que más contribuyeron al factor. Por otro lado cuando se evaluó la actividad de los grupos funcionales, las actividades de BP y BC fueron las que más contribuyeron al factor en los dos sistemas. El factor resultante de las variables asociadas a la estructura

del suelo mostró estar fuertemente relacionado con la textura, particularmente con los porcentajes de arcilla y arena presentes en los suelos de bosques y plantaciones así como con la agregación, los cuales mostraron factores de carga significativos y altos, mientras que otras variables como la densidad y la humedad relativa contribuyeron poco al factor. Por otro lado los contenidos de nitrógeno y fósforo fueron las variables más importantes en el factor de variables asociadas a la disponibilidad de nutrientes.

Vale la pena resaltar que al hacer la reducción de variables se encontró que con respecto a los grupos funcionales microbianos, la relación de las variables estudiadas fue diferente en bosques y en plantaciones, mientras que con respecto a las variables físicas y químicas del suelo, fueron las mismas variables las que contribuyen al factor en los dos sistemas. Esto sugiere que la cobertura vegetal puede tener un efecto en la estructura de la relación entre las variables asociadas a los parámetros de grupos funcionales bacterianos (riqueza, actividad, densidad), pero no parece afectar la forma en que se relacionan las variables asociadas a los factores físicos y químicos.

Si se tiene en cuenta que tanto los organismos como los factores ambientales regulan los diferentes procesos en el suelo, se podría ver que aunque la función de bosques y plantaciones no haya mostrado diferencias en este estudio, sí parece haber diferencias entre coberturas, en la forma en que se relacionan los diferentes factores involucrados en estos procesos.

Como las variables biológicas generalmente son multivariadas, una regresión múltiple permite establecer qué conjunto de variables independientes explican una proporción de la varianza de una variable dependiente en un nivel de significancia dado y permite determinar la importancia predictiva relativa de las variables independientes (Mcgarigal *et al.*, 2000). La regresión múltiple no mostró relaciones significativas entre ninguna de las nuevas variables y los procesos ecosistémicos

tanto en bosques como en plantaciones. La tabla 6-7 muestra los valores de R y P para cada caso.

Tabla 6-8. Valores de R y P para las regresiones múltiples

Sistema	Porcentaje de descomposición		k		Productividad	
	R ajustado	P	R ajustado	P	R ajustado	P
Bosque	-0,03	0,52	0,07	0,14	-0,05	0,72
Plantacion	-0,06	0,87	-0,05	0,66	-0,06	0,91

Esto demuestra que aunque algunas de las variables están relacionadas no es posible explicar los procesos ecosistémicos en función de ninguno de los factores obtenidos por medio del análisis de componentes principales. Esto sugiere que los procesos estudiados (descomposición y productividad) son explicados localmente por otros factores diferentes a los evaluados en este estudio, o que estos factores aportan muy poco a la varianza de las variables independientes con relación a otras variables más importantes como puede ser la calidad del recurso en la descomposición (Berg & Mcclaugherty, 2008) y, la disponibilidad hídrica (Krohne, 1998) y la edad del rodal (Hunt *et al.*, 1999), a la productividad.

Los resultados encontrados en este estudio sugieren que hay pocas diferencias en la función ecosistémica entre las plantaciones forestales y los bosques nativos estudiados, que son consecuentes con la falta de diferencias significativas en otras variables asociadas a esta, como son los grupos funcionales bacterianos relacionados con el ciclaje de nutrientes o las propiedades físico químicas del suelo. Si bien los hallazgos de este estudio dejan interrogantes acerca los factores que regulan la descomposición y la productividad a nivel local, es importante resaltar que estos resultados soportan la iniciativa de usar plantaciones forestales como estrategias de restauración en paisajes altamente degradados, ya que al menos en cuanto a los procesos relacionados con el ciclaje de nutrientes, estos sistemas se comportan de forma similar a los sistemas nativos.

7. Conclusiones y recomendaciones

1.17 Conclusiones

Se evidenció un efecto de la cobertura únicamente sobre el grupo de BFN, el cual mostró incremento bajo la cobertura de plantación de pino, pero sin importancia biológica.

Las variables de riqueza y actividad de los distintos grupos funcionales poco sensibles para diferenciar los ensamblajes de grupos funcionales microbianos entre bosques y plantaciones, al ser altamente variables dentro de los grupos.

Las variables microbiológicas analizadas en este estudio no permitieron determinar diferencias funcionales entre suelos de las dos coberturas vegetales, ya que no se observó un patrón característico en cómo se relacionaron con parámetros físicoquímicos del suelo ni se evidenció alguna relación entre la disponibilidad de nutrientes en el suelo y la densidad de los grupos funcionales involucrados en su reciclaje.

Los bosques subandinos funcionalmente se comportan de manera similar a las plantaciones forestales, ya que las variables medidas asociadas con la función ecosistémica (biomasa aérea, productividad, tasa de descomposición de hojarasca propia del sitio y porcentaje de descomposición de material estándar), no fueron diferentes entre estas dos coberturas vegetales.

Las propiedades microbiológicas mostraron poca asociación con los procesos ecosistémicos tanto en bosques como en plantaciones; por otro lado factores como la agregación y los porcentajes de carbono y fósforo se relacionaron de forma significativa con la descomposición y la productividad.

El porcentaje de macroagregados se correlacionó positivamente con la descomposición y la productividad en los bosques nativos, mientras que en el caso de las plantaciones forestales mostró una relación negativa.

Los porcentajes de carbono y fósforo se relacionaron de forma positiva y significativa con la descomposición y la productividad en los bosques nativos, mientras que en el caso de las plantaciones el carbono mostró una relación negativa con la descomposición y positiva con la productividad

Es posible usar el porcentaje de macroagregados como un indicador de la calidad del suelo asociado a su función ya que las variables asociadas a la función ecosistémica se correlacionaron de forma diferencial este aspecto en diferentes coberturas

Para las coberturas estudiadas este estudio muestra que los procesos de descomposición y productividad son explicados localmente por otros factores diferentes a los evaluados en este estudio, o que estos factores aportan muy poco a la varianza de las variables independientes en relación a otras variables más importantes como pueden ser la calidad del recurso en la descomposición y la disponibilidad hídrica y la edad del rodal en la productividad.

1.18 Recomendaciones

Evaluar las comunidades microbianas del suelo usando técnicas de biología molecular o bioquímica que permitan determinar a un nivel más profundo, si existen cambios en los ensamblajes de los grupos funcionales evaluados y adicionalmente medir la actividad en situ de cada uno de los grupos.

Ampliar el muestreo a otras coberturas como pastizales y cultivos agrícolas para tener mejores indicadores de la variabilidad de los procesos ecosistémicos evaluados y de las propiedades edáficas estudiadas.

Evaluar otras variables como la estabilidad de agregados o la materia orgánica del suelo que han demostrado una importante relación con la función ecosistémica.

Analizar la composición química de la hojarasca para estimar el efecto que tiene la calidad del recurso sobre los procesos ecosistémicos y las variables edáficas.

Bibliografía

Abbasi Mk, R. G. (2005). Effects of different land-use types on soil quality in the hilly area of Rawalakot Azad Jammu and Kashmir. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*, 55(3), 221-228.

Anderson, J. M., Swift, M.J. (1983), Decomposition in tropical forests. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. Editors, *Tropical Rainforests: Ecology and Management*, British Ecological Society, Spec. Publ. 2, Blackwell Scientific, Oxford

Armenteras, D., Rudas, G., Rodríguez, N., Sua, S., Romero, M. (2006). Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. *Ecological Indicators*, 6(2), 353-368.

Atlas, R.M., Corzo, A. (2002). *Ecología microbiana y microbiología ambiental*. Pearson Educación. Madrid, 667p

Australian Greenhouse Office. (2002). National greenhouse gas inventory 2000: Fact sheets. Australian Greenhouse Office. Canberra

<http://www.greenhouse.gov.au/publications/factsheets/index.html>.

Avila, F., Cruz, A (2008). Efecto de coberturas vegetales y época climática sobre la densidad de microorganismos totales y heterótrofos en suelos del eco-región cafetero colombiano. Trabajo de grado para optar al grado de Microbióloga industrial. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, 124p

Ayres, E., Dromph. K.M., Bardgett. R.D. (2006). Do plant species encourage soil biota that specialize in the rapid decomposition of their litter? *Soil Biology & Biochemistry*, 38(1), 183-186.

Azcón Aguilar. C., Barea. J.M. (1997). Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens – an overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza*, 6(6), 457-464.

Bach. H.J., Munch. J.C. (1996). Identification of bacterial sources of soil peptidases. *Biology and Fertility of Soils*, 31(3), 219-224.

Baker, G.H. (2000) Recognizing and responding to the influences of agriculture and other land-use practices on soil fauna in Australia. *Applied Soil Ecology*, 1998; 9(1/3), 303-310.

Balser, T.C., Kinzig, A. & Firestone, M.K. (2001). Linking soil microbial communities and ecosystem functioning. In: *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*, Kinzig, A., Pacala, S.W. & Tilman, D.. Eds (pp. 265–293). Princeton University Press, Princeton.

Bardgett, R. D.(2005). *The biology of soil: a community and ecosystem approach*, Oxford University Press. NewYork, 232p.

Bardgett, C. K.F. (1999). Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 31(7), 1007-1014.

Barros, E., Pashanasi, B., Constantino, R., Lavelle, P. (2002). Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils*, 35(5), 338-347.

Ball, B. A., Hunter, M. D., Kominoski, J. S., Swan, C. M., & Bradford, M. A. (2008). Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. *Journal of Ecology*, 96 (2), 303-313.

Benedetti Chechi, L. (2003). The importance of the variance around the mean effect size of ecological processes. *Ecology*, 2003; 84: 2335-2346.

Berg, B. (2008) *Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Second Ed, Berlin.

Binkley, D., & Giardina, C. (1997). Nitrogen Fixation in Tropical Forest Plantations. *Aciar Monograph Series*, 43, 297-338.

Binkley, D., Giradnica, C. (1998). Why do Tree Species Affect Soils? The Warp and Woof of Tree-soil Interactions. *Biogeochemistry*, 1998; 42(1/2), 89-106.

Binkley, D., Richter, D. (1987). *Nutrient cycles and H⁺ budgets of forest ecosystems*. London, Academic Press.

Bormann, B. T., Bormann, F. H., Bowden, W. B., & Pierce, R. S. (1993). Rapid N₂-fixation in pines, alder, and locust: evidence from the sandbox ecosystem study. *ESA Ecology*, 74 (2), 583.

Brussaard, L. (1998). Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology*, 9 (1/3), 123-136.

Bolívar, J., Buitrago, M.F., Cuartas, L.F. (2006). Ecuaciones de conicidad, volumen y biomasa para bosques de zonas altas del valle de San Nicolás, Colombia. Informe de Campamento, Ingeniería forestal, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. 13-45.

Bond, E.M., Chase, J.M. (2002). Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 5(4), 467-470.

Bossio, D.A., Girvan, M.S., Verchot L., Billimore, J., Borelli, T., Albrecht, A., Sscow, K.M.(2005). Soil Microbial Community Response to Land Use Change in an Agricultural Landscape of Western Kenya. *Microbial Ecology*, 49(1), 50-62.

Bradford, M.A., Jones, T.H., Bardgett, R.D., Black, H.I.J., Boag, B., Bonkowski, M. (2002) Impacts of Soil Faunal Community Composition on Model Grassland Ecosystems. *Science*, 298(5593), 615.

Bronick, C.J., Lal, R. (2005). Soil structure and management: a review. *Geoderma*, 124(1-2), 3-22.

Brown, S. (1997). A Primer for Estimating Biomass and Biomass Change in Tropical Forests. FAO Forestry Paper 134. Oregon.

Bruce, R.R., Langdale, G.W., West, L.T., Miller, W.P. (1995). Surface Soil Degradation and Soil Productivity Restoration and Maintenance. *Soil Science Society of America Journal*, 59(3), 654-660.

Brussardi, L., Bakker, J.P., Olf, H. (1996). Biodiversity of soil biota and plants in abandoned arable fields and grasslands under restoration management. *Biodiversity and Conservation*, 5(2), 211-221.

Burger, J.A., Kelting, D.L. (1999) Using soil quality indicators to assess forest stand management. *Forest Ecology and Management*, 122(1-2), 155-166.

Cairns, M.A., Brown S., Helmer, E.H., Baumgardner, G.A. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111(1), 1-11.

Callaway, R.M., Thellen, G.C., Rodriguez, A., Holben, W.E. (2004). Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427(6976), 731-733.

Cammeratt, L.H., Imelson, A.C. (1998). Deriving indicators of soil degradation from soil aggregation studies in southeastern Spain and southern France. *Geomorphology*, 23(2-4), 307-321.

Cannell, M.G.R. (1999) Environmental impacts of forest monocultures: water use, acidification, wildlife conservation, and carbon storage. *New Forests*, 17(1), 239-262.
Carter, M. R. (2002). Soil Quality for Sustainable Land Management: Organic Matter and Aggregation Interactions that Maintain Soil Functions. *Agronomy Journal*, 94, 38-47.

Celik, I.(2005). Land-use effects on organic matter and physical properties of soil in a southern Mediterranean highland of Turkey. *Soil and Tillage Research*, 83(2), 270-277.

Chapin, F.S., Matson, P.A., Monney, H.A. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer. New York, 423p.

Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E., Tolmand, D. (1997) Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504.

Charman, P.E.V, Murphy, B. W. (2007). *Soils, their properties and management*, South. Oxford University Press. Melbourne, 461p.

Clark, D.A., Brouwn, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlison, J.R. (2001). Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11, 356-370.

Daily, G.C. (1997). *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*,. Island Press. Washington, DC, 146p.

De Grootrs, M.A., Bousmann, R.M. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41(3), 393-408.

Debosz, K., Rasmussen, P.H., Pedersen, A.R (1999). Temporal variations in microbial biomass C and cellulolytic enzyme activity in arable soils: effects of organic matter input. *Applied Soil Ecology*, 13(3), 209-218.

Deng S.P., Tabatabai, M.A. (1997). Effect of tillage and residue management on enzyme activities in soils: III. Phosphatases and arylsulfatase. *Biology and Fertility of Soils*, 24(2), 141-146.

Diaz-Zorita, M., Perfect, E., Grove, J.H. (2002). Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil & Tillage Research*, 64(1-2), 3-22.

Duran, N., Kattan, G.H. (2005). A Test of the Utility of Exotic Tree Plantations for Understory Birds and Food Resources in the Colombian Andes. *Biotropica*, 37(1), 129-135.

Dwyer, L. M., & Merriam, G. (1981). Influence of Topographic Heterogeneity on Deciduous Litter Decomposition. *Oikos*, 37 (2), 228-237.

Egoh, B., Rouget, M., Reyers, B., Knigth, A.T., Cowling, R.M., VanJaarsveld, A.S., Welz A. (2007). Integrating ecosystem services into conservation assessments: A review. *Ecological Economics*, 63(4), 714-721.

Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersman, K. (2005). Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, 30, 75-115.

Elliot, W.M., Elliot, N.B., Wyman, R.L. (1993). Relative Effect of Litter and Forest Type on Rate of Decomposition. *American Midland Naturalist*, 129(1), 87-95.

Eetter, A., Van Myngaarden, W. (2000). Patterns of Landscape Transformation in Colombia, with Emphasis in the Andean Region. *AMBIO*, 29(7), 432-439.

Ezcurra, E., Becerra, J. (1987). Experimental Decomposition of Litter from the Tamaulipan Cloud Forest: A Comparison of Four Simple Models. *Biotropica*, 19(4), 290-296.

Fierer, N., Jackson, R. B. (2006). The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings- national academy of sciences PNAS*, 103, 626-631.

Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R, (2005). Global consequences of land use. *Science*,. 309(5734), 570-574.

Galloway, J.N, Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.V., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.J. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70(2), 153-226.

Gartner, T.B., Cardon, Z.G.(2004) Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104(2), 230-246.

Gélvez I. (2008) Efecto del uso del suelo sobre la descomposición de hojarasca y grupos funcionales microbianos (cuena del río La vieja, Quindío). Proyecto de grado para optar al título de Microbióloga Industrial, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, 66p.

Girvan, M.S., Campbell, C.D., Killham, K., Prosser, J.I., Glover, L.A. (2005) Bacterial diversity promotes community stability and functional resilience after perturbation. *Environmental Microbiology*, 7(3), 301-313.

González, X., González, L., Varela, A., Ahumada, J.A. (1999) Incidencia de la cobertura vegetal sobre poblaciones de bacterias nitrificantes autótrofas en un fragmento de bosque andino. *Suelos Ecuatoriales*, 29(1), 83-88.

González, G., Seastedt, T. R. (2001). Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*, 82(4), 955-964.

Gyaneshwar, P., Naresh Kumar, G., Parekh, L.K., Poole, P.S. (2002). Role of Soil microorganisms in improving nutrition of plants. *Plants and Soil*, 245,83-93.

Hardy, F. (1970). *Suelos tropicales: Pedología tropical con énfasis en América*. Herrero Hermanos. México DF, 334p.

Hartel, P.G. (1998). The soil habitat. En: *Principles and applications of soil microbiology*. Sylvia, D.M., Fuhrmann, J.J., Hartel, P.G. and Zuberer, D.A., Eds. New Jersey pp. 21-43.

Hartemink, A.E., Veldkamp, T., Bal, Z. (2008). Land covers change and soil fertility decline in tropical regions. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 32, 195-213.

Hattenschwiler, S., Tiunov, A.V, Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 191-218.

Hauser, S., Gang, E., Norgrove, L., Birang, M. (2005). Decomposition of plant material as an indicator of ecosystem disturbance in tropical land use systems. *Geoderma*, 129(1-2), 99-108.

Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., Van Haj, J.R., Faber, J.H., Verhoef, H.A. (2004). Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306(5698), 1019-1020.

Hill, G.T., Mitkowski, N.A., Aldrich Wolfe, L., Emele, J.R., Jurkonie, D.D., Ficke, A., Maldonado-Ramirez, S., Lynch, S.T. (2000). Methods for assessing the composition and diversity of soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 15(1), 25-36.

Hughes, R.F., Kauffman, J.B., Jaramillo, V.J. (1999). Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology*, 80(6), 1892-1907.

Lavigne, M.B., Franklin, S.E. (1999). Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in newfound land assessed using an ecosystem simulation model. *Ecological Modelling*, 122(3), 151-164.

Islam, K.R., Weil, R.R. (2000). Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 79(1), 9-16.

Johansson, M.B. (1995). The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests. *Forestry*, 68(1), 49-62.

Kaffure, O.U., Córdoba, C.A., Nieves, J.S., Castellanos, D. (2004). Efecto de dos tipos de compost y un biofertilizante sobre algunas poblaciones microbianas edáficas y su posible relación con el desarrollo de un cultivo de zanahoria y cebolla en el municipio de Pueblo Rico (Risaralda, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 9(2), 51-57.

Karlen, D.L., Mausbach, M.J., Doran, J.W., Cline, R.G., Harris, R.F., Schuman, G.E. (1997). Soil Quality: A Concept, Definition, and Framework for Evaluation. *Soil Science Society of America Journal*, 61(1), 4-10.

Kassen, R., Rainey, P. B. (2004). The Ecology and Genetics of Microbial Diversity. *Annual Review of Microbiology*, 58, 207-232.

Kavvadias, V. A., Alifragis, D., Tsiontsis, A., Brofas, G., & Stamatelos, G. (2001). Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management*, 144 (1-3), 113-127.

Konen, M.E., Jacobs, P.M., Burras, C.L., Talaga, B.J., Mason, J.A. (2002). Equations for Predicting Soil Organic Carbon Using Loss-on-Ignition for North Central U.S. Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 66(6), 1878-1881.

Krohne, D.T. (1998). *General ecology*. Wadsworth. Belmont, 722p

Lal R. (2004) Soils--The Final Frontier - Viewpoint - Soil Carbon Sequestration. Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science*, 304(5677), 1623.

Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A. (2005). Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science*, 310(5754), 1628-1632.

Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A. Bruce, J.W., Coomes, O.T., Dirzo, R. (2001). The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*, 11(4),261-269.

Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., Spain, A. (1993). Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. *Biotropica*, 25(2), 130-150.

Li, Q., Lee Allen, H., Wollum, A.G. (2004). Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology & Biochemistry*, 36, 571-579.

Lodge, D.J., Hawksworth, D.L., Ritchie, B.J. (1996). Microbial Diversity and Tropical Forest Functioning. En: *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests* Orians G. H., Dirzo R. Cushman J. H, eds. Springer-Verlag. New York pp.69-100.

Londoño, A., Montoya, D.C., León Peláez, J.D., Hernández, M. (2007). Ciclaje y pérdida de nutrientes en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 60(1), 3717-3734.

Loureau, M. (2001). Microbial diversity, producer-decomposer interactions and ecosystem processes: a theoretical model. *Proceedings of the Royal Society of London Series Biological Sciences*, 268(1464), 303-309.

Lovett, G. M., Jones, C. G., Turner, M. G., & Weathers, K. C, eds. (2005). *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. Springer-Verlag. New York, 489p

Lugo, A.E. (1997). The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management*, 99(1-2),9-19.

Lugo, A.E. (1992). Comparison of Tropical Tree Plantations with Secondary Forests of Similar Age. *Ecological Monographs*, 62(1), 1-41.

Lynd, L.R., Weimer, P.J, Van Zyl, W.H. (2002). Pretorius is. *Microbial Cellulose Utilization: Fundamentals and Biotechnology*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 66(3), 506-577.

Manrique, L. A., Jones, C. A. (1991). Bulk Density of Soils in Relation to Soil Physical and Chemical Properties. *Soil Science Society of America Journal*, 55, 476-481.

Mansfield, S.D., Mooney, C., Saddler, J.N. (1999). Substrate and Enzyme Characteristics that Limit Cellulose Hydrolysis. *Biotechnology progress*, 15, 804-816.

Marschner,P., Rengel, Z. (2007). *Nutrient cycling in terrestrial ecosystems*. Springer-Verlag Berlin, 391p.

Matson, P.A., Parton, W.J., Power, A.G., Swift, M.J. (1997). Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science*, 277(5325), 504-509.

Matsumoto, L.S., Martinez, A.M., Avanzi, M.A., Albino, U.B, Brasil, C.B., Saridakis, D.P., Rampazo, L.G., Zangaro, W., Andrade, G. (2005). Interactions among functional groups in the cycling of, carbon, nitrogen and phosphorus in the rhizosphere of three sucesional species of tropical woody trees. *Applied Soil Ecology*, 28(1), 57-65.

Mcgarigal, K., Cushman, S., Stafford, S.G. (2000). *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer-Verlag. New York, 279p.

Monedero, C., González, V. (1995). Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la cordillera de la costa, Venezuela. *Ecotropicos*, 8(1-2), 1-14.

Morin, P.J. (2004). Biodiversity and ecosystem functioning in aquatic microbial systems: a new analysis of temporal variation and species richness predictability relations. *OIKOS*, 104(3), 458-466.

Mouquet, N., Moore, J.L., Loreau, M. (2002). Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, 5(1), 56-65.

Myers, N (1996). Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(7), 2764-2769.

Naeems, S. (1999). Biodiversity and ecosystem functioning maintaining natural life support processes. Consulta en. <http://www.esa.org/sbi/ISSUES4.PDF> [En línea]

Nautiyals, C.S. (1999). An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms. *FEMS Microbiology Letters*, 170(1), 265-270.

Niskanen, A., Saastamoinen, O. (1996). *Tree plantations in the Philippines and Thailand: economic, social and environmental evaluation*, Helsinki: World Institute for development economics. ONU World Institute for Development Economics Research. (ONU/WIDER).

Oades, J. M. (1984). Soil organic matter and structural stability: mechanisms and implications for management. *Plant and Soil*, 76(1), 319-337.

Olander, L.P., Vitousek, P.M.(2000) Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. *Biogeochemistry*, 49(2), 175-190.

Orians, G.H., Dirzo R., Cushman, J.H. (1996). Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests, (Ecological Studies Vol. 122). New York: Springer-Verlag.) 229 p.

Palm, C., Sanchez, P., Ahamed, S., Awiti, A. (2007). Soils: A Contemporary Perspective. *Annual Review of Environment and Resources*, 32(1), 99-129.

Pansu, M., Gautheyrou, J. (2006). Handbook of soil analysis mineralogical, organic and inorganic methods. Heidelberg. Berlin, 993p.

Paul. E.A., (2007). Soil microbiology, ecology, and biochemistry. Academic Press. Amsterdam, Boston, 532 p.

Pearcy, R.W. (1992) Plant physiological Ecology: field methods and instrumentation. Chapman and Hall. London 457p.

Pett-Ridge J. Firestone M. K. (2005). Redox Fluctuation Structures Microbial Communities in a Wet Tropical Soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 6998-7007.

Powers, R. (2002) Effects of soil disturbance on the fundamental, sustainable productivity of managed forests. USDA Forest Service General. Technical Report, 63-82.

Prescott, C. E. (2003).The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22, 15-16.

Pugnaire F. I., Valladares F.(2007) Functional Plant Ecology.. CRC Press. Boca Raton, FL, 724p

Ramirez-Correa J. A., Zapata-Duque C. M., León Peláez J. D., González-Hernández M. I. (2003). Caída de Hojarasca y Retorno de Nutrientes en Bosques Montanos Andinos de Piedras Blancas. Antioquia, Colombia. *Interciencia*, 32(5), 303-311.

Ramirez, P., Cocha, J., (2003). Degradación enzimática de celulosa por actinomicetos termófilos. Aislamiento, caracterización y determinación de la actividad celulolítica. *Revista Peruana de Biología*, 10(1), 67-77.

Riser, J.P. (2002). Ecology and Biogeography of Pinus. *Systematic Botany*, 7(3), 636-637.

Rodríguez J. M. (2009). La Ecorregión del Eje Cafetero y un desarrollo sustentado en bienes y servicios ambientales. En: Valoración de la biodiversidad en la ecorregión del eje cafetero. CIEBREG. Pereira, Colombia.

Roldan F., Varela, A., Garcia, E., Sierra, L., Vallejo, V., Bermujo, M., Aguilera M., Santos, D., Cubillos, A., Gomez, Latorre, N., Vela, A.(2009) Evaluación del Efecto de Diferentes Usos del Suelo sobre Grupos Funcionales Microbianos Edáficos en la Ecorregión Cafetera Colombiana. En: Valoración de la biodiversidad en la ecorregión del eje cafetero. CIEBREG. Pereira, Colombia.

Rózycki, H., Dahm, H., Strzelczyk, E., Li, C.Y. (1999). Diazotrophic bacteria in root-free soil and in the root zone of pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L.). *Applied Soil Ecology*, 12(3), 239-250.

Rudolf-Amann, W.L. (2000). Ribosomal RNA-targeted nucleic acid probes for studies in microbial ecology. *FEMS Microbiology Reviews*, 24(5), 555-565.

Saleh-lakha, S., Miller, M., Campbell, R.G., Schneider, K., Elahimanesh, P., Hart, M.M., Trevors, J.T. (2005). Microbial gene expression in soil: methods, applications and challenges. *Journal of Microbiological Methods*, 63(1), 1-19.

Sánchez, P.A., Camacho, E. (1981). Suelos del trópico: Características y manejo. Serie de libros y materiales educativos, no. 48. San José, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.

Santos, D.J. (2007). Comparación de la abundancia de dos grupos funcionales bacterianos edáficos entre sistemas de cultivo cafeteros de la cuenca La Vieja, Departamento del Quindío. Trabajo de grado Pontificia, Universidad Javeriana. Bogotá, 81p

Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5(1), 18 - 32.

Sawyer, J. (1993). Plantations in the tropics: environmental concerns. IUCN Gland, Switzerland; Cambridge, 83p

Sayer, J., Elliot, C. (2005). The Role of Commercial Plantations in Forest Landscape Restoration. *Forest Restoration in Landscapes*, 379-383.

Schoenholtz, S.H., Miegroet, H.V., Burger, J.A. (2001). A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management*, 138-335.

Schwartz, M.W., Brigham, C.A., Hoeksema, J.D., Lyons, K.G., Mills, M.H., Van Mantgem, P.J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122(3), 297-305.

Scott, N.A., Tate, K.R., Ford-Robertson, J., Giltrap, D.J., Smith, C.T. (1999). Soil carbon storage in plantation forests and pastures: Land-use change implications. *Tellus, series B, Chemical and Physical Meteorology*, 51(2), 326.

Sherkar, C., Nautiyal, S.B., Phradeep, K., Hind L. Mondal, R.(2000). Stress induced phosphate solubilization in bacteria isolated from alkaline soils. *Fems Microbiology Letters*, 182(2), 291-296.

Silva P, A. (2006). Efecto de la fertilización nitrogenada sobre la actividad microbial y rendimiento de avena forrajera en un suelo andisol del departamento de Nariño, Colombia. *Acta Agronómica*, 55(1).

http://revistas.unal.edu.co/index.php/acta_agronomica/article/view/195

Silver, W.L, Brown, S., Lugo, A.E. (1996). Effects of Changes in Biodiversity on Ecosystem Function in Tropical Forests. *Conservation Biology*, 10(1), 17-24.

Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S., Deneff, K. (2004). A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research* 79(1), 7-31

Six, G.G., Paustian, K., Haumaier, L., Elliott, E.E., Zech, W.(2001). Sources and composition of soil organic matter fractions between and within soil aggregates. *European Journal of Soil Science*, 52(4), 607-618.

Sprent, J.I. (1999). Nitrogen fixation and growth of non-crop legume species in diverse environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(2), 149-162.

Steenwerth, K.L., Jackson, L.E., Calderon, F.J., Stromberg, M.R., Scow, K.M. (2002). Soil microbial community composition and land use history in cultivated and grassland ecosystems of coastal California. *Soil Biology & Biochemistry*, 34(11), 1599-1611.

Stevenson, F.J., Cole, M.A. (1999). *Cycles of Soil: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. 2nd Edition. Wiley. New York, 427p

Taylor, B.R., Parkinson, D., Parsons, W.F.J. (1989). Nitrogen and Lignin Content as Predictors of Litter Decay Rates: Microcosm Test. *Ecology*, 70(1), 97-104.

Teaux, M.M., Bottner, P., Berg, B. (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 63-66.

- Thornley, J.H.M., Cannell, M.G.R. (1992). Nitrogen Relations in a Forest Plantation- Soil Organic Matter Ecosystem Model. *Annals of Botany*, 70(2), 137-151.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77(2), 350-363.
- Torres, M.V., Lizarazo, L.M. (2006). Evaluación de grupos funcionales (ciclo del C, N y P) y actividad de la fosfatasa ácida en dos suelos agrícolas del departamento de Boyacá, Colombia. *Agronomía Colombiana*, 24(2), 317-325.
- Torsvik, V., Goksoyr, J., Daae, F.L. (1990). High diversity in DNA of soil bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 56(3), 782-787.
- Torsvik, V., Øvreås, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 5(3), 240-245.
- Torsvik, V., Øvreås, L., Thingstad, T.F. (2002). Prokaryotic Diversity: Magnitude, Dynamics, and Controlling Factors. *Science*, 296(5570), 1064-1066.
- Unger, P.W., Kaspar, T.C. (1994). Soil Compaction and Root Growth: A Review. *Agronomy Journal*, 86(5), 759-766.
- Van De Wal, A., Boer, W., Lubbers, I., Veen, J. (2007). Concentration and vertical distribution of total soil phosphorus in relation to time of abandonment of arable fields. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 79, 73-79.
- Vitousek, P.M. Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, 65(1), 285-298.
- Vitousek, P.M., Sanford, R.L. (1986). Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17.137-167.
- Waring, R.H., Landsberg, J.J., Williams, M. (1998). Net primary production of forests: A constant fraction of gross primary production? *Tree physiology*, 18(2), 129.

Watanabe, K., Hayano, K. (1995). Seasonal variation of soil protease activities and their relation to proteolytic bacteria and *Bacillus* spp in paddy field soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(2), 197-203.

Weller, D.M., Raaijmakers, J.M., Gardener, B.B.M., Thomashow, L.S. Microbial Populations Responsible For Specific Soil Suppressiveness to Plant Pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 40(1), 309-348.

Wider, R. K., & Lang, G. E. (1982). A Critique of the Analytical Methods Used in Examining Decomposition Data Obtained From Litter Bags. *Ecology*, 63 (6), 1636-1642.

Whitmore, T.C., Chadwick, A.H. (1995) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell, Oxford.

Wright, S.F., Upadhyaya, A. (1998). A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 198(1), 97-107.

Xie, G.H., Cai, M.Y., Tao, G.C., Steinberger, Y. (2003). Cultivable heterotrophic N₂-fixing bacterial diversity in rice fields in the Yangtze River Plain. *Biology and Fertility of Soils*. 37(1), 29-38.

Yao, H., He, Z., Wilson, M.J., Campbell, C.D. (2000). Microbial Biomass and Community Structure in a Sequence of Soils with Increasing Fertility and Changing Land Use. *Microbial Ecology*, 40(3), 223-237.

Zapata-Duque, C.M., Ramírez, J.A., León-Peláez, J.D., González-Hernández, M.I. (2007). Producción de hojarasca fina en bosques altoandinos de Antioquia, Colombia. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional, Medellín*, 60(1), 3771-3784.

Zar, J.H.(1999). *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey 718p

Zheng, H., Ouyang, Z.Y., Wang, X.K., Fang, Z.G., Zhao, T.Q., Miao, H. (2005). Effects of regenerating forest cover on soil microbial communities: A case study in hilly red soil region, Southern China. *Forest Ecology and Management*, 217(2-3), 244-254.