

**DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA**

---

*Ecología de las comunidades criptozoicas en suelos de la Pampa Húmeda  
y sus cambios a partir de la forestación con Eucalyptus sp.*

---

Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencia y Tecnología de la  
Universidad Nacional de General Sarmiento

Autor: **María Leticia Sabatté**

Director: Fernando Roberto Momo  
Co-Director: Marcelo Juan Massobrio

Fecha: 2011

## DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

### FORMULARIO “E” TESIS DE POSGRADO

- a. Título completo del trabajo de Tesis: Ecología de las comunidades criptozoicas en suelos de la Pampa Húmeda y sus cambios a partir de la forestación con *Eucalyptus sp.*
- b. Presentado por: Sabatté, María Leticia.
- c. E-mail del autor: sabatte@agro.uba.ar
- d. Estudiante del Posgrado: Doctorado en Ciencia y Tecnología de la UNGS.
- e. Institución o Instituciones que dictaron el Posgrado (consignar los nombres desarrollados y completos):
- f. Para recibir el título de Doctor en Ciencia y Tecnología  
Grado académico que se obtiene:  
Nombre del grado académico:
- g. Fecha de la defensa:
- h. Directores de la Tesis: Momo, Fernando Roberto. Massobrio, Marcelo Juan.
- i. Tutor de la Tesis:
- j. Colaboradores con el trabajo de Tesis: Dr. Pablo Martinez (UNMP); Lic. Verónica Bernava (UNMP); Ing. Agr. Liliana Falco (UNLu) y Lic. Macarena Rionda (UNGS).
- k. Descripción física del trabajo de Tesis: 116 páginas más cuatro Apéndices.
- l. Alcance geográfico y/o temporal de la Tesis: el estudio se realizó en el partido de Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina, durante los años 2004 y 2005; los procesos estudiados tienen una ventana temporal de 20 años y las conclusiones obtenidas son extensibles a los suelos Argiudoles de la región pampeana y probablemente en líneas generales a otros suelos de la región.
- m. Temas tratados en la Tesis (palabras claves): criptofauna; redes tróficas del suelo; forestación; *Eucalyptus sp.*

n. Resumen en español (hasta 1000 caracteres): Esta tesis estudió el efecto de la implantación de *Eucalyptus* sp. sobre la composición y estructura trófica de las comunidades de la criptofauna en dos suelos de pastizal de la Pampa Húmeda. Los muestreos se realizaron en forma sistemática y estacional durante un año en dos campos, donde se estudiaron pastizales y plantaciones de eucaliptos de diferente antigüedad. Se evaluó la presencia y abundancia de la criptofauna y la estructura de las redes tróficas en términos de densidad y número de especies tróficas (S), número de conexiones (L) y conectividad (C), comparando los diferentes tratamientos. Verificamos que la implantación de eucaliptos produce cambios en la presencia y abundancia de la mayoría de los taxones estudiados, así como en aquellas características de las redes tróficas más relacionadas con los flujos de energía; estos cambios dependen de la edad de las plantaciones. Las plantaciones de 10 años de antigüedad constituyen ambientes de transición con menor diversidad y mayor variación en S, L y C. Las redes tróficas presentan características propias de los sistemas subsidiados.

o. Resumen en portugués (hasta 1000 caracteres): Esta tese estudou o efeito da introdução de *Eucalyptus* sp. sobre a composição e estrutura trófica das comunidades na criptofauna em dois solos de pastagem dos Pampas. A amostragem foi realizada de forma sistemática e sazonalmente para um ano em dois campos. Foram estudados pastagens e plantações de eucalipto de diferentes idades. Avaliamos a presença e abundância de criptofauna e la estrutura das teias alimentares em termos de densidade e número de espécies tróficas (S), número de conexões (L) e conectividade (C), comparando diferentes tratamentos. Verificamos que a introdução do eucalipto produz alterações na presença e abundância da maioria dos táxons estudados, bem como as características das teias alimentares mais relacionados com os fluxos de energia. Essas mudanças dependem da idade das plantações. As plantações são 10 anos de idade ambientes de transição com menos diversidade e mais variação em S, L e C. Teias alimentares têm características de sistemas subsidiados.

p. Resumen en inglés (hasta 1000 caracteres): This thesis studied the effect of the introduction of *Eucalyptus* sp. on the composition and trophic structure of cryptofaunal communities in two grassland soils of the Pampas. Sampling was conducted systematically and seasonally for one year in two fields with grassland and eucalyptus plantations of different ages. We studied the presence and abundance of different cryptofaunal groups; moreover, we describe and compare the soil food webs under the different treatments. Food web comparisons were made using the density and number of trophic species (S), number of connections (L) and network connectivity (C). We found changes in the presence and abundance of several taxa, as well as changes on food webs characteristics related to energy flows. These changes depend on the age of the plantation. Ten years old stands of eucalyptus shown be transitional environments with low diversity and high variation in the trophic variables (S, L and C). Studied food webs can be characterised as donor systems.

q. Aprobado por (Apellidos y Nombres del Jurado):

Firma y aclaración de la firma del Presidente del Jurado:

Firma del autor de la tesis:

## DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

---

*Ecología de las comunidades criptozoicas en suelos de la Pampa Húmeda  
y sus cambios a partir de la forestación con Eucalyptus sp.*

---

### Publicaciones:

**Sabatté** M.L., Momo, F.R. y Massobrio, M.J. (2010). Análisis de las redes tróficas del suelo en ambientes de pastizal forestados con Eucalyptus. Resumen expandido. XXII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo.

Presentaciones en Congresos:

**Sabatté** M.L., Massobrio, M.J. y Momo, F.R. (2007). Cambios en las redes tróficas criptozoicas asociados a la forestación con Eucalyptus en un suelo de la Pampa Argentina. III Reunión Bi Nacional de Ecología. La Serena. Chile.

**Sabatté** M.L., Massobrio, M.J. y Momo, F.R. (2006). Efectos de la implantación de Eucalyptus sobre la comunidad de la mesofauna edáfica. Reunión Argentina de Ciencias Naturales. IX Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral. Paraná. 22 al 24 de noviembre de 2006.

**Sabatté** M.L., Massobrio, M.J. y Momo, F.R. (2006). Cambios en la comunidad criptozoica por implantación de Eucalyptus en un argiudol típico: la taxocenosis de coléopteros. XXII Reunión Argentina de Ecología. 22 al 25 de Agosto de 2006. Córdoba.

**Sabatté** L., Momo F., Massobrio M. Efectos de la implantación de Eucalyptus sobre la criptofauna en suelos de la pcia. de Buenos Aires. Bienal de Ciencia y Tecnología 2005 de la Provincia de Buenos Aires. Comisión de Investigaciones Científicas. 2 al 4 de noviembre de 2005. La Plata.

### Aportes Originales:

La presente tesis plantea un problema escasamente tratado antes que es el del efecto de la forestación de los suelos de pastizal en la pampa argentina. La metodología escogida

incluye también un enfoque novedoso por cuanto no se limita al análisis de los cambios en la composición de la criptofauna o en la estructura de esta comunidad sino que explora los efectos de la forestación en la estructura y funcionamiento de la red trófica de estos sistemas.

El capítulo 3 contiene información novedosa acerca de los grupos biológicos presentes en la criptofauna de los suelos estudiados, su abundancia y las variaciones que presentan entre lotes sin forestación y con forestación de diferente antigüedad. Lo exhaustivo de la información y su puesta en el contexto de los cambios en el hábitat y la disponibilidad de recursos constituyen también una novedad por la extensión y profundidad de la información presentada. También es nueva y valiosa la información relativa a los tiempos de respuesta de los diferentes grupos ya que esto se enlaza con la idea de resiliencia de los sistemas.

El capítulo 4 desarrolla la información referida a las redes tróficas. Tampoco existía hasta el momento una descripción tan completa de las mismas a nivel edáfico con un análisis además cuantitativo y temporal. Las hipótesis relativas a las redes tróficas subsidiadas pueden ser discutidas con bases sólidas a partir de la información contenida en este capítulo. Lo mismo sucede con la estructura de los grafos secundarios que dan información novedosa sobre la superposición de nichos real entre los grupos tróficos.

El análisis teórico y la síntesis presentada en el capítulo 5 de “síntesis y conclusiones” contiene numerosos aportes originales a la aplicación concreta de la teoría ecológica para interpretar los cambios en ecosistemas edáficos producidos por un manejo particular (la forestación) que tiene un impacto real y extendido en la provincia de Buenos Aires especialmente. Además, muchos de estos conceptos serán aplicables a estudios de la intensidad y extensión temporal de los impactos ecológicos de este tipo de manejo.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis padres y mis hermanos, por acompañarme en este y en cada uno de mis proyectos.

A Jorge, por estar siempre.

A Marcelo y Fernando, que me enseñaron a trabajar y a disfrutar haciendo esto.

A Elena, por ayudarme desde el principio, por las ideas y la confianza.

A Juan, por las revisiones y sugerencias.

A Pablo, Veronica, Liliana, Carlos y Macarena, que me ayudaron con la identificación del material.

A toda la gente de Ecología de la UNLu, de la Cátedra de Manejo de FAUBA y del Instituto de Ciencias de la UNGS, quienes aportaron desde su lugar y a su manera a la realización de esta tesis.

A mis compañeros de la Administración de Parques Nacionales y en especial a Fernanda, por permitirme seguir adelante desde un nuevo lugar.

Parte de este trabajo de tesis fue realizado con becas de Estudio y Perfeccionamiento de la Comisión de Investigaciones Científicas (CIC) de la Provincia de Buenos Aires.

## ÍNDICE

Planteo del problema, hipótesis y objetivos de la tesis.....	9
1. Introducción.....	14
1.1 La fauna del suelo o criptofauna.....	14
1.1.1 La mesofauna.....	16
1.1.2 La macrofauna.....	18
1.2 El análisis de redes tróficas.....	19
2. Materiales y métodos.....	22
2.1 Área de estudio.....	22
2.2 Técnicas de muestreo de fauna y suelo.....	24
2.3 Identificación de la criptofauna.....	25
2.4 Análisis de redes tróficas.....	26
2.5 Tratamiento estadístico de los datos.....	29
3. Resultados (parte 1) – La criptofauna.....	31
3.1 Identificación y análisis de la densidad de Acari.....	31
3.2 Identificación y análisis de la densidad de Collembola .....	32
3.3 Identificación y análisis de la densidad de Symphyla.....	37
3.4 Identificación y análisis de la densidad de Oligochaeta.....	38
3.5 Identificación y análisis de la densidad de Coleoptera (Adultos).....	41
3.6 Identificación y análisis de la densidad de Coleoptera (Larvas).....	43
3.7 Identificación y análisis de la densidad de Diptera (Larvas).....	45
3.8 Análisis de la densidad de Isopoda.....	46
3.9 Análisis de la densidad de Diplopoda.....	48
3.10 Análisis de la densidad de Chilopoda.....	49
3.11 Análisis de la densidad de Araneae.....	50
3.12 Análisis de la densidad de Pseudoescorpionida .....	52

Síntesis.....	54
Discusión.....	55
4. Resultados (parte 2) – Análisis de redes tróficas.....	68
4.1 Las redes tróficas en el suelo. ....	68
4.2 Construcción de las redes tróficas basadas en restos vegetales y detritos.....	71
4.3 Las redes tróficas en los sistemas estudiados.....	76
4.3.1 Densidad de especies tróficas... ..	76
4.3.2 Número de conexiones, número de especies y conectividad de las redes tróficas.....	82
4.3.3 Gráficos de superposición de nichos (Grafos secundarios).....	83
4.3.4 Índices de diversidad y similitud.....	85
Síntesis y Discusión.....	90
5. Conclusiones.....	98
Bibliografía.....	104



## PLANTEO DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DE LA TESIS

Las comunidades del suelo comprenden una gran diversidad de organismos, vinculados entre sí a través de complejas interacciones y organizados en redes de alimentación con varios niveles tróficos. Los detritos constituyen la base energética de estas redes a partir de los cuales se origina el flujo de nutrientes y energía hacia los diferentes niveles tróficos, desde los descomponedores primarios, hongos y bacterias, hacia la fauna fungívora y detritívora, y desde ésta hacia los depredadores primarios y secundarios.

Los invertebrados del suelo, también denominados «criptofauna», representan más del 20% de la diversidad total de especies descrita hasta la fecha y constituyen un componente clave en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Jacot 1936; Filser 2002). Además, estos animales pueden aportar información útil respecto del estado ecológico o la fertilidad del suelo (Momo & Falco 2003).

La criptofauna se suele catalogar de acuerdo al tamaño corporal en micro, meso y macrofauna (Wallwork 1970, Swift et al. 1979). Las especies también pueden ser clasificadas como transitorias, temporarias, periódicas o permanentes según la cantidad de estadios de desarrollo transcurridos en el suelo, o siguiendo un criterio funcional en diferentes gremios de alimentación (por ejemplo ver Lavelle 1997). Sin embargo, todas estas especies interactúan entre sí formando intrincadas redes tróficas basadas en detritos, que son denominadas redes «subsidiadas» (“donnor systems” según Pimm 2002). El material detrítico cae al suelo a partir de la muerte de organismos o sus partes y forma un reservorio de materia orgánica con diferentes niveles de descomposición por la acción de los hongos y las bacterias. La dinámica de estos ecosistemas subsidiados suele ser muy estable.

La materia orgánica presente en el suelo se asocia, generalmente, a la calidad del mismo y se sabe que existe una fuerte interacción entre la dinámica de la materia orgánica, la estructura del suelo y la acción de los invertebrados (Scheu 2002; Coleman & Whitman 2005; Moore et al. 2005). Por lo tanto, la composición y abundancia de la comunidad de invertebrados del suelo pueden ser indicadores bastante fieles del nivel de calidad o de deterioro del sistema edáfico (Lofs-Holmin 1986; Pankhrust et al. 1997; Cassagne et al. 2003; Momo et al. 2003).

Diferentes tipos de vegetación y distintos usos de la tierra se asocian a ensambles de especies particulares en la criptofauna, de tal modo que un cambio en el uso de la tierra o la introducción o invasión de especies vegetales pueden ocasionar cambios dramáticos en la composición y dinámica de la fauna edáfica. En este sentido, la forestación en ambientes de pastizal constituye una perturbación para todo el sistema que afecta de diferente manera a cada grupo de la criptofauna. La influencia de la vegetación sobre la fauna puede ser directa por efecto de la hojarasca, las raíces y exudados, o indirecta, a través de cambios en la microflora, la abundancia de nutrientes o el microclima (Rombke 1987, Lavelle et al. 1989, Martin et al. 1997, Dilly & Irmiler 1998). Además, esta influencia depende de la especie forestal considerada debido a las diferencias en las características físico-químicas de la hojarasca, el ritmo de extracción de los árboles, la reposición de nutrientes, la absorción de agua y la intercepción de la radiación solar (Binkley & Giardina 1998).

En Argentina, el ritmo de forestación se ha incrementado en forma progresiva durante los últimos 20 años, pasando de 20.000 has forestadas por año en 1992 a tasas cercanas a las 100.000 has/año en el 2000 (SAGPyA 2004). Actualmente, los bosques implantados en nuestro país cubren una superficie de aproximadamente 800.000 hectáreas, concentradas en las provincias de la Mesopotamia y Buenos Aires, y están constituidos fundamentalmente por especies exóticas de rápido crecimiento:

un 54% corresponden a *Pinus* spp. y un 32% a *Eucalyptus* spp. En la provincia de Buenos Aires las plantaciones forestales se han realizado principalmente para la producción de madera, aunque también para la protección de los cultivos, sombra y protección de rodeos ganaderos. Las variedades de *Eucalyptus* más utilizadas son: *E. globulus maidenni*, *E. globulus globulus*, *E. dunnii*, *E. viminalis* y *E. camaldulensis*. Si bien se ha planteado que la introducción de *Eucalyptus* spp. ocasiona efectos desfavorables sobre el ambiente relacionados principalmente con la degradación del suelo, la disminución del nivel de la napa freática y la inhibición del crecimiento de otras especies vegetales por alelopatía (Florence 1996), los posibles efectos de la implantación de *Eucalyptus* spp. y la magnitud de los mismos no están todavía lo suficientemente claros, y no hay una fuerte evidencia experimental de los cambios que podría producir en el suelo y las comunidades de la fauna edáfica. En particular, ha sido poco estudiado el efecto de la implantación de las variedades de *Eucalyptus* antes mencionadas en los pastizales de la pampa húmeda.

Por otra parte, el conocimiento de las comunidades de la criptofauna en los suelos pampeanos difiere según el grupo taxonómico considerado y en muchos casos tanto la información de base como el conocimiento taxonómico son escasos. Por ejemplo, en relación a la macrofauna existe información sobre Oligochaeta (Momo & Falco 2003; Momo & Falco 2009; Duhour et al. 2009) y Coleoptera (Marasas et al. 1997; Marasas et al. 2001) principalmente, mientras que el resto de los grupos han sido poco estudiados. Respecto de la mesofauna, se han realizado varios trabajos sobre Acari (Martínez & Velis 2000, Salazar Martínez et al. 2004; Bedano & Ruf 2005; Bedano & Ruf 2007; Martínez 2008) y Collembola (Bernava Laborde & Palacios Vargas 2008) y algunos sobre Paupoda y Shymphyla (Scheller et al. 2004; Bedano et al. 2006). Además, se han realizado también algunos trabajos referidos al efecto de ciertas prácticas de manejo sobre los grupos de la fauna edáfica en general, como por

ejemplo el de Ferraro & Ghera (2007), Prieto & Ves Losada (2007) y Arofo et al. (2010). Sin embargo, es poca la información que existe en bibliografía sobre la ecología de estos grupos en los suelos pampeanos y menor aún aquella referida a las redes tróficas de detritos en estos suelos. Recientemente se ha publicado la primera bibliografía exhaustiva sobre los principales grupos de la criptofauna argentina (Momo & Falco 2009) que viene a subsanar estas carencias para varios de los grupos importantes.

En este contexto, resulta de gran importancia evaluar la comunidad de la fauna edáfica en los suelos pampeanos y estudiar su ecología y dinámica, así como su respuesta frente a cambios en el uso de la tierra.

En esta tesis se estudiarán los efectos sobre la composición y la estructura trófica de la criptofauna generados por la forestación con *Eucalyptus* sp. en dos suelos de pastizal pertenecientes a la Pampa Ondulada.

Las hipótesis y objetivos de esta tesis son:

### **Hipótesis**

- Las plantaciones de *Eucalyptus* spp. modifican el ambiente edáfico por los efectos combinados del nuevo aporte de recursos, la oferta de refugios y la modificación del microclima edáfico a través del aporte de hojarasca, la intercepción de la radiación solar, la actividad de las raíces y la producción de exudados.
- Estas modificaciones producen cambios sobre la comunidad de la fauna del suelo que pueden ser cuantificadas evaluando la presencia y abundancia de las diferentes especies y grupos tróficos.

- Los cambios producidos por los *Eucalyptus* spp. varían con el tiempo y dependen por lo tanto de la edad de las plantaciones.

### **Objetivo general**

- Evaluar y cuantificar los efectos directos e indirectos de la implantación de *Eucalyptus* sp. sobre la estructura de la comunidad de la fauna criptozoica del suelo.

### **Objetivos particulares.**

- 1) Identificar la fauna criptozoica en suelos y hojarasca de *Eucalyptus* sp. en plantaciones de diferente antigüedad y en pastizales vecinos sin forestación.
- 2) Describir y caracterizar las comunidades criptozoicas en las plantaciones y pastizales estudiados (abundancia, grupos funcionales de alimentación).
- 3) Describir la estructura trófica de esas comunidades y caracterizar la composición y abundancia de los distintos grupos funcionales presentes (especies tróficas, conectividad de las redes, grafos secundarios, diversidad).

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN

### 1.1 LA FAUNA DEL SUELO O CRIPTOFAUNA

Los invertebrados del suelo son también denominados criptofauna por las características de los hábitats que utilizan, ya que en su mayoría viven debajo de troncos y piedras, entre la hojarasca, en huecos y grietas o asociados a la porosidad del suelo; esta particularidad los torna poco visibles y es el origen del nombre utilizado (del griego *kryptós* = oculto).

Existen diferentes formas de clasificar a la criptofauna. Considerando el tiempo de permanencia de las especies en el suelo se las puede clasificar en transitorias, temporarias, periódicas o permanentes (Coleman et al. 2004). Las especies *transitorias* son aquellas que se refugian durante el invierno en el suelo, pero pasan el resto de su ciclo de vida en los diferentes estratos vegetales, como sucede con las larvas o pupas de muchas especies de Coleoptera y Lepidoptera. Las especies *temporarias*, por el contrario, sólo pasan fuera del suelo la etapa adulta, mientras que las *periódicas* cumplen todo su ciclo en el suelo pero emergen como adultos para reproducirse. Finalmente, las especies *permanentes* habitan en la superficie o dentro del suelo durante toda su vida, como los ácaros (Acari) y colémbolos (Collembola).

La fauna del suelo también puede clasificarse de acuerdo al largo corporal (Wallwork 1970) en microfauna (hasta 0.16 mm), mesofauna (0.16 a 10.4 mm) y macrofauna (más de 10.4 mm); o según al ancho corporal (Swift et al. 1979) en microfauna (hasta 100 µm), mesofauna (100 µm hasta 2 mm), macrofauna (2 a 20 mm) y megafauna (más de 20 mm). La clasificación de acuerdo al ancho corporal

resulta interesante por la relación que existe entre esa característica y la utilización por parte de la criptofauna de los diferentes hábitats en el suelo: la microfauna habita en las películas de agua que se encuentran alrededor y entre las partículas del suelo y la mesofauna utiliza los espacios porosos ocupados por aire en el suelo y la broza, mientras que la macrofauna y megafauna poseen la capacidad de excavar el suelo y crear una nueva porosidad (galerías y bioporos). Además, esta clasificación por tamaño corporal resulta conveniente por su relación con las escalas espaciales y temporales en las cuales los organismos actúan e influyen sobre los procesos edáficos (Anderson 1988a). En este sentido, por ejemplo, el ancho del cuerpo determina el tipo de interacción que se produce entre la criptofauna y el ambiente, es decir, en que medida las diferentes actividades de la criptofauna influyen sobre las propiedades del suelo y la descomposición de los detritos y restos vegetales, y a su vez, como se ven restringidos estos organismos por las características del suelo y la broza u hojarasca.

Por otra parte, siguiendo un criterio funcional los organismos de la criptofauna pueden ser clasificados en gremios. Por ejemplo, Lavelle (1997) distingue tres gremios sobre la base de las relaciones entre la fauna y los microorganismos del suelo. Las «*micro-redes de alimentación*» comprenden a los microorganismos, principalmente hongos y bacterias, y a sus depredadores, nematodos y protozoos. Algunos integrantes de la meso y macrofauna pueden también formar parte de las micro-redes de alimentación, por ejemplo ciertos ácaros depredadores de nematodos y las lombrices que se alimentan de protozoos. Los depredadores de estas micro-redes ejercen una gran influencia sobre las poblaciones de microorganismos del suelo y por lo tanto, sobre la liberación de los nutrientes que se encuentran inmovilizados en la biomasa microbiana. En el gremio de los «*transformadores de detritos*» se encuentran la mesofauna y algunos artrópodos de la macrofauna, que se alimentan principalmente de restos vegetales y materia orgánica en diferente estado de descomposición y que

han desarrollado diferentes grados de asociación con la microflora para la digestión de los compuestos orgánicos complejos. El tercer gremio, el de los «*ingenieros del ecosistema*», se encuentra constituido por aquellos organismos de la macrofauna, principalmente las lombrices, termitas y hormigas, que poseen la capacidad de modificar la estructura física del suelo a través de la creación de estructuras órgano-minerales como excreciones, bioporos y galerías. De esta manera, los ingenieros del ecosistema influyen sobre la dinámica del agua y los nutrientes en el suelo, y regulan en su esfera de influencia la actividad microbiana y la de otros grupos menores de la fauna.

En esta tesis se siguió principalmente la clasificación de los organismos de Swift et al. (1979) y se estudiaron en particular a aquellos grupos de la criptofauna pertenecientes a la meso y macrofauna.

### **1.1.1 La mesofauna**

Este grupo incluye a los microartrópodos y enquitreidos (Enchytraeidae, Oligochaeta). Estos últimos requieren un sistema de extracción diferente al utilizado para el resto de la mesofauna, similar al empleado en la extracción de nematodos (Coleman et al. 2004), por lo cual no fueron incluidos en esta tesis. Los microartrópodos, por su parte, presentan una gran diversidad de formas y hábitos alimenticios y pueden ser muy abundantes en los suelos, alcanzando valores entre 35 y  $77 \times 10^3$  ind/m<sup>2</sup> en ecosistemas de pastizal. En general, los microartrópodos dominantes en la mayoría de los suelos son los ácaros (Acari) y colémbolos (Collembola), aunque también se encuentran otros grupos como Diplura, Protura, Microcoryphia, Shymphylla y Pauropoda, así como algunas especies de Araneae y Miriapoda y las larvas de algunos insectos. Sus tiempos generacionales varían desde



pocas semanas hasta varios meses dependiendo de las condiciones ambientales, observándose frecuentemente valores máximos de densidad poblacional en otoño y primavera en los climas templados. En general los ácaros son más abundantes que los colémbolos, aunque éstos pueden predominar en determinadas situaciones (Coleman et al. 2004). Por ejemplo, los colémbolos resultan dominantes durante los primeros estadios de la sucesión y en los suelos disturbados en general, mientras que los ácaros oribátidos se ven favorecidos en ambientes más estables, con un alto contenido de materia orgánica y generalmente con bajo pH (Petersen 2000).

La abundancia de los microartrópodos se encuentra asociada al contenido y calidad de la materia orgánica de los suelos, las características ecológicas de las especies, la calidad del hábitat y las relaciones biológicas inter e intraespecíficas (Anderson 1988a; Berg et al. 1998; Rantalainen et al. 2004). Asimismo, las perturbaciones del ambiente edáfico, como por ejemplo las labranzas, la aplicación de agroquímicos, los incendios y la actividad de la macrofauna también ejercen una importante influencia sobre estas comunidades (Lavelle et al. 1997; McLean & Parkinson 1998; Maraun et al. 2003b; Reeder et al. 2006). La sensibilidad frente a estas perturbaciones, así como la capacidad de recuperación de estas comunidades de la criptofauna, dependen en gran medida de las características de los grupos taxonómicos y las especies afectadas.

De acuerdo a sus hábitos alimenticios, los microartrópodos pueden agruparse en diferentes grupos funcionales. Sin embargo, esta agrupación no resulta simple en el caso de la fauna del suelo y en particular en el caso de la mesofauna, debido a que las especies presentan una gran flexibilidad en la dieta en función de la disponibilidad de los recursos alimenticios (Scheu 2002; Maraun et al. 2003a; Schneider et al. 2004a). Como consecuencia de la diversidad de hábitos alimenticios y la posición que ocupan dentro de las redes tróficas, los organismos de la mesofauna cumplen una importante

función de conexión: los microartrópodos que se alimentan de hongos y bacterias vinculan a la microfauna con la mesofauna, mientras que estos y otros microartrópodos, a su vez, son presa de depredadores de mayor tamaño, vinculando a la mesofauna con la macrofauna.

### **1.1.2 La macrofauna**

La macrofauna comprende a las lombrices (Oligochaeta) y a los macroartrópodos, un grupo altamente diverso de organismos que incluye especies de Araneae, Formicidae, Isoptera, Coleoptera, Isopoda y Miriapoda, entre otros. Las lombrices son el grupo dominante de la macrofauna en muchos de los ecosistemas terrestres, mientras que los macroartrópodos detritívoros, por ejemplo Miriapoda, Isopoda y algunas especies de Coleoptera, parecen predominar en aquellos ecosistemas donde hay suficiente disponibilidad de hojarasca o broza debido a una menor actividad de las lombrices y termitas (Lavelle et al. 1997). En estos ecosistemas las comunidades de la mesofauna también presentan densidades mayores que en aquellos sistemas dominados por las lombrices y termitas.

Por esta influencia sobre el resto de las comunidades de la criptofauna, y en particular por su influencia directa sobre la estructura del suelo, algunos organismos de la macrofauna, principalmente las lombrices, hormigas y termitas, son considerados «ingenieros del ecosistema» (Lavelle 1997). También las larvas de algunas especies de Coleoptera y Diptera pueden ocasionar impactos sobre la estructura del suelo a través de la generación de galerías y bioporos (Coleman et al. 2004). Los macroartrópodos detritívoros, por el contrario, ejercen una influencia indirecta sobre el ambiente edáfico, ya que contribuyen al proceso de descomposición de la materia orgánica y el ciclo de los nutrientes a través de la fragmentación de los detritos,

generando un aumento en la superficie expuesta que favorece la acción de los microorganismos e incrementa la tasa de descomposición. Sin embargo, los mayores impactos que causan estos macroartrópodos están vinculados al cambio en el balance entre los hongos y las bacterias en sus heces, comparado con el balance de los restos vegetales antes de ser ingeridos. Por ejemplo, las heces de muchas especies de Miriapoda e Isopoda pueden contener hasta 500 veces más bacterias que el material vegetal original. Esta diferencia se debe a que las condiciones en el tracto digestivo de la macrofauna detritívora resultan más favorables para las bacterias que para los hongos (Anderson 1988b). Otro grupo importante de macroartrópodos son los depredadores, por ejemplo las arañas, los ciempiés y algunos coleópteros.

Finalmente, la macrofauna, además de influir sobre los procesos ecosistémicos en las formas mencionadas, constituye como grupo un nexo importante entre los sistemas superficiales y subsuperficiales, ya que algunas especies pasan parte de su ciclo de vida fuera del suelo, por ejemplo alimentándose sobre las plantas, participando de esta manera tanto en las redes tróficas del suelo basadas en restos vegetales y detritos como en las redes tróficas superficiales basadas en herbivoría. Algo similar sucede con aquellas especies que constituyen un recurso alimenticio para ciertas aves u otros vertebrados integrantes de las redes tróficas superficiales.

## **1.2 EL ANÁLISIS DE REDES TRÓFICAS**

Los sistemas ecológicos consisten en complejos ensamblajes de especies vinculadas entre sí a través de diferentes tipos de interacciones, como la depredación, el mutualismo y la competencia, entre otras. El estudio de estas interacciones resulta fundamental para entender la organización y funcionamiento de los ecosistemas, dada la relación que existe entre la estructura de las redes definidas por las interacciones

interespecíficas en cada ecosistema y su fragilidad, estabilidad y persistencia (Montoya et al. 2001). Por lo tanto, la visión jerárquica de la organización biológica y la perspectiva de redes constituyen herramientas importantes para encarar el estudio de los sistemas ecológicos. En este sentido, recientemente se han obtenido interesantes avances a partir del análisis de la topología y estructura de las redes ecológicas, entendiendo por topología la existencia de interacciones entre las especies y por estructura, la dirección, el signo o la magnitud de esas interacciones (Jordán & Scheuring 2004).

En este contexto, el análisis de redes tróficas se refiere particularmente al estudio de las relaciones de alimentación entre las especies y constituye el análisis de redes más utilizado, por tratarse de las interacciones que más atención han recibido por parte de los ecólogos. A partir de la publicación de la primera red trófica realizada por Summerhays & Elton en 1923 muchos investigadores se han interesado en esta temática, discutiendo la complejidad e importancia de las redes tróficas y analizado su estructura en busca de patrones generales (Pimm 1980; Sugihara et al. 1989; Cohen 1990). A partir de estos análisis se han sugerido una serie de patrones estadísticos característicos de la estructura de las redes tróficas en diferentes ambientes (Pimm et al. 1991; Pimm 2002), cuya importancia se relaciona principalmente con la influencia de estos patrones sobre la dinámica de la comunidad y las especies que la forman. En este sentido resulta de particular interés la relación entre la estructura de las redes tróficas y la respuesta de los ecosistemas frente a diferentes tipos de perturbaciones, es decir, la relación entre estructura y función en los ecosistemas. Muchas de las supuestas regularidades de las redes tróficas han sido cuestionadas o relativizadas (para una revisión reciente puede consultarse Dunne 2005), sin embargo siguen siendo una buena base para la proposición de hipótesis contrastables por observación o experimentación.

Las redes tróficas del suelo basadas en restos vegetales y detritos presentan características particulares respecto de otras redes, por ejemplo, una mayor proporción de omnivoría y una mayor complejidad medida en términos de conectividad, que serían consecuencia de la dinámica que caracteriza a estos sistemas «subsidiados» (Pimm 2002) y de la existencia de diferentes compartimentos de utilización de recursos asociados a dos canales de energía: el de los hongos y sus consumidores, y el de las bacterias y sus consumidores (Moore & Hunt 1988; Moore et al. 2005). Esto significa que tanto el efecto de las perturbaciones como la respuesta de las comunidades de la criptofauna están relacionados con los cambios que se producen sobre la biomasa de los hongos y las bacterias, y directa o indirectamente sobre los grupos de la fauna asociados a cada uno de estos canales de energía. La evidencia empírica indica que las interacciones tróficas y el flujo de materia y energía en las redes tróficas se ve afectado por cambios en las condiciones ambientales (Hendrix et al. 1986; Moore & de Ruiter 1991). Para el problema planteado en esta tesis, estos cambios estarían representados por diferencias en las características y la disponibilidad de los recursos, así como por diferencias en las condiciones microclimáticas a nivel del suelo y la superficie, como se mencionó en la introducción.

En base a estas consideraciones, en esta tesis se decidió utilizar el análisis de las redes tróficas basadas en restos vegetales y detritos en el suelo como herramienta para describir e interpretar desde un punto de vista funcional los cambios sufridos por las comunidades de la criptofauna como consecuencia de la forestación con *Eucalyptus* sp. (Capítulo 4).

## CAPÍTULO 2

### MATERIALES Y MÉTODOS

#### 2.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra comprendida en la subregión Pampa Ondulada y forma parte de una microcuenca perteneciente a la cuenca media del Río Luján. El clima de la región es templado húmedo con una temperatura promedio anual de 16.4 °C y una precipitación promedio anual de 938 mm, con máximo de lluvias en verano. Los suelos muestran déficit hídrico en diciembre y enero.

Dentro del área mencionada se trabajó en dos sitios: el campo de la Universidad Nacional de Luján (UNLu) y el campo de la empresa Linera Bonaerense en la localidad de Jáuregui (Linera), ambos pertenecientes al partido de Luján, Provincia de Buenos Aires (Figura 2.1).

En UNLu se estudiaron dos plantaciones de *Eucalyptus* sp., una del año 1986 y otra del año 1996, y en Linera una plantación del año 1992. En cada sitio se estudió además un pastizal sin forestación ni otro uso productivo de la tierra durante los últimos 20 años (pastizales de referencia). De esta manera se definieron cinco tratamientos de acuerdo al sitio y la edad de los árboles (Tabla 2.1). Para algunos de los análisis consideramos como simplificación que la plantación de 1996 de UNLu y la plantación de 1992 de Linera constituían ambientes similares en antigüedad.

Los suelos son Argiudoles típicos con fase por pendiente (1-3%), fase ligeramente erosionada (con una pérdida de la capa superior inferior al 25%) y fase moderadamente erosionada (con una pérdida de 25 a 50% de su capa superficial).



Figura 2.1. Ubicación de los sitios de muestreo: el campo de la Universidad Nacional de Luján (UNLu) y el campo de la empresa Linera Bonaerense (Linera).

Para los suelos en cada uno de los tratamientos se realizaron los análisis físico-químicos de rutina, a partir de muestras compuestas que fueron procesadas en el laboratorio del INTA (Tabla 2.2).

Tabla 2.1. Tratamientos definidos en función de los ambientes y sitios estudiados.

TRATAMIENTO	AMBIENTE	SITIO
PL	Pastizal	Linera
E10L	<i>Eucalyptus</i> sp. de 6 años de antigüedad	Linera
PU	Pastizal	UNLu
E10U	<i>Eucalyptus</i> sp. de 10 años de antigüedad	UNLu
E20U	<i>Eucalyptus</i> sp. de 20 años de antigüedad	UNLu

Tabla 2.2. Análisis físico-químicos para los suelos de los tratamientos estudiados.

	PASTIZAL LINERA	<i>Eucalyptus</i> sp. LINERA 1992	PASTIZAL UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. UNLu 1986	<i>Eucalyptus</i> sp. UNLu 1996
Arcilla					
<2 $\mu$	21.6	19.5	18.6	19.0	18.5
Limo					
2-20 $\mu$	28.1	30.6	31.2	33.6	29.2
2-50 $\mu$	57.7	61.2	63.0	64.2	57.1
Arena					
50-74 $\mu$	10.3	8.2	10.6	8.7	10.9
74-100 $\mu$	5.9	5.4	4.4	3.7	5.6
100-250 $\mu$	2.4	3.9	1.8	2.9	5.7
250-500 $\mu$	1.3	1.9	1.2	1.0	1.4
0.5-1 mm	0.6	0.7	0.3	0.3	0.6
1-2 mm	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2
MO %	4.53	4.00	3.65	4.67	4.15
CO %	2.63	2.32	2.12	2.71	2.41
P asim	2.3	10.8	4.5	17.4	4.6
K meq %	1.8	1.2	1.2	1.3	1.3
CIC	26.9	25.7	23.9	25.1	24.5

## 2.2 TÉCNICAS DE MUESTREO DE FAUNA

En cada una de las cinco parcelas correspondientes a los tratamientos PL, E10L, PU, E10U y E20U se realizaron muestreos estacionales y sistemáticos para la extracción de la meso y macrofauna edáfica. Para esto se trazó en cada parcela una transecta de 50 m en sentido N-S y tres sub-transectas perpendiculares a esa transecta principal a partir de los puntos 0, 25 y 50 m; en cada una de las sub-transectas se tomaron tres muestras de suelo de 25 x 25 x 20 cm con la hojarasca acompañante (Southwood y Henderson 2000, Manly 2001). La separación mínima entre los puntos de extracción de las muestras fue de 5 m.

La separación de los distintos componentes de la fauna en las muestras se realizó en laboratorio y de forma diferencial de acuerdo al tamaño y tipo de organismo (Oligochaeta, macro y microartrópodos). Para la separación de Oligochaeta se revisaron a ojo desnudo todas las muestras extraídas (9 muestras por tratamiento), mientras que para los macro y microartrópodos se seleccionaron al azar tres muestras



por tratamiento, que fueron procesadas de diferente forma: para la separación de la macrofauna se trabajó a ojo desnudo y para la extracción de la mesofauna se realizó la técnica de flotación con Sulfato de Magnesio (Jackson y Raw 1974) sobre una submuestra de 200 cm<sup>3</sup>, obtenida de cada una de las 3 muestras previamente seleccionadas. Los ejemplares obtenidos en cada caso fueron fijados en alcohol al 70% para su conservación y posterior identificación taxonómica. Esta técnica de extracción asegura una representatividad adecuada de todos los grupos en comparación con otras técnicas.

Los muestreos se realizaron en invierno (agosto de 2004), primavera (noviembre de 2004), verano (febrero de 2005) y otoño (abril de 2005).

### **2.3 IDENTIFICACIÓN DE LA CRIPTOFAUNA (CAPÍTULO 3)**

Los diferentes grupos de la criptofauna fueron identificados utilizando claves dicotómicas y recurriendo al asesoramiento de taxónomos especialistas para determinados taxones, como Acari (Dr. Pablo Martínez, UNMP), Collembola (Lic. Verónica Bernava, UNMP) y Oligochaeta (Ing. Agr. Liliana Falco, UNLu). Sin embargo, para la mayoría de los grupos estudiados no fue posible realizar la identificación a nivel de especie por la complejidad que presentan los distintos componentes de la criptofauna y el nivel de especialización que se requiere para su identificación. Los diferentes niveles de resolución taxonómica alcanzados se presentan en la Tabla 2.3 junto con la bibliografía utilizada. Asimismo, en cada sitio estudiado (UNLu y Linera) y para cada época del año se realizó el conteo de individuos en las muestras y se calculó la densidad por taxón, la densidad al menor nivel de resolución taxonómica alcanzado en cada caso, la densidad por grupo funcional de alimentación para Coleoptera y la densidad por categoría ecológica para Collembola. Además, se realizó

una revisión y recopilación bibliográfica sobre la biología y ecología de los diferentes taxones identificados (Apéndice I).

Tabla 2.3. Taxón, nivel de resolución taxonómica alcanzado en la identificación y referencias bibliográficas utilizadas para la identificación de los distintos grupos de la criptofauna.

<b>TAXÓN</b>	<b>RESOLUCIÓN TAXONÓMICA</b>	<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>
ACARI (1)	Suborden/familia/ género/especie	Dindal (1990); Balogh & Balogh (1990, 1992); Subías (2004)
COLLEMBOLA (2)	Familia	Borrer et al. (1989)
SYMPHYLA	Familia	Dindal (1990)
OLIGOCHAETA	Género/especie	Righi (1979); Momo & Falco (2009)
COLEOPTERA (ADULTOS)	Familia	Borrer et al. (1989)
COLEOPTERA (LARVAS)	Familia	Dindal (1990)
DIPTERA (LARVAS)	Familia	Teskey (1990)
DIPLOPODA	Clase	Hoffman (1990)
CHILOPODA	Clase	Mundel (1990)
ARANEAE	Orden	Dondale (1990)
ISOPODA	Orden	Muchmore (1990)
PSEUDOESCORPIONIDA	Orden	Muchmore (1990)

(1) Para Acari se realizó una primera identificación de todo el material a nivel de suborden, y luego se tomaron submuestras para continuar con la identificación al menor nivel de resolución taxonómica posible: los Prostigmata fueron identificados a nivel de familia, los Mesostigmata a nivel de género y los Oribátida a nivel de especie. De esta manera se logró cuantificar la densidad de Acari por suborden para cada situación estudiada y se obtuvo una estimación a modo descriptivo de la riqueza de especies, géneros y familias en las muestras.

(2) Los Collembola fueron clasificados además en categorías ecológicas (epiedáficos, hemiedáficos y euedáficos) de acuerdo a sus caracteres morfológicos: largo de antenas y patas, presencia/ausencia de ojos y fúrcula, pigmentación y tamaño corporal (Apéndice I).

## **2.4 ANÁLISIS DE REDES TRÓFICAS (CAPÍTULO 4)**

Para la construcción de las redes tróficas se utilizaron los datos sobre densidad de los diferentes taxones de la criptofauna identificados (Ver Capítulo 3 y Tabla 2.3), pero en este caso siguiendo un criterio funcional: el de especies tróficas, es decir,

conjuntos de organismos que poseen exactamente las mismas presas y los mismos depredadores, y que constituyen la unidad de análisis para este enfoque. De esta manera, se definieron las especies tróficas utilizando información bibliográfica referida a los hábitos alimenticios de las especies, géneros, familias, órdenes o clases identificados en cada tratamiento (Apéndice I). Luego se calculó la densidad de especies tróficas (individuos/m<sup>2</sup>) para cada tratamiento y época del año y se construyeron las redes tróficas expresando esos valores de densidad como proporción del valor máximo alcanzado durante el año por cada especie trófica en cada sitio; estos valores se compararon mediante un análisis de varianza no paramétrico.

Para cada tratamiento se obtuvieron entonces cuatro redes tróficas estacionales, correspondientes a las cuatro épocas del año, y una red trófica anual construida a partir del promedio de los datos estacionales. Para cada una de estas 25 redes tróficas se calculó:

- El número de especies tróficas (S).
- El número de conexiones (L), es decir, el número de interacciones existentes en cada red y representadas por líneas que unen dos especies tróficas entre sí.
- La conectividad (C), calculada como  $C = L^2/(S*(S-1))$ ; donde el numerador representa las conexiones existentes y el denominador el número máximo de conexiones posibles.

Los parámetros S, L y C de las redes tróficas entre tratamientos se compararon de forma no paramétrica.

Para cada red trófica se construyó además un gráfico de superposición de nichos o grafo secundario, en el cual aquellos consumidores que comparten un mismo recurso o presa se unen mediante líneas (Pimm 1980).

Por otra parte, con el objetivo de comparar las comunidades entre sí se calcularon los siguientes índices, utilizando en cada caso el menor nivel de resolución

taxonómica alcanzado para cada grupo de la criptofauna (especies, géneros, familias, subordenes u órdenes, tabla 2.4):

1) Índice de diversidad de Shannon,  $H = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$ . Este índice se calculó para

cada época del año y en cada uno de los ambientes estudiados (2 ambientes en Linera y 3 ambientes en UNLu). Las diferencias entre ambientes para cada sitio se evaluaron mediante análisis de varianzas no paramétrico. En UNLu se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para k muestras independientes y en Linera la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes.

2) Índice cualitativo de similitud de Jaccard. Se aplica para pares de muestras y se calcula como el cociente entre el número de especies comunes a ambas muestras y el número total de especies sumadas entre ambas. Este índice fue calculado para todos los pares posibles entre las veinte muestras (cinco lugares en cuatro épocas del año). Los valores obtenidos se utilizaron para evaluar el grado de similitud entre ambientes y épocas del año a través de un análisis de conglomerados jerárquicos.

3) Índice cuantitativo de diferencia de Jaccard (McCune & Grace 2002)

$$D_{hk} = \frac{2 \sum_{i=1}^{S_1+S_2} |n_{ih} - n_{ik}|}{\sum_{j=1}^{S_1} n_{jh} + \sum_{j=1}^{S_2} n_{jk} + \sum_{i=1}^{S_1+S_2} |n_{ih} - n_{ik}|}$$

donde los  $n_{ih}$  y  $n_{ik}$  representan las abundancias de la especie  $i$ -ésima en las muestras  $h$  y  $k$  respectivamente. Este índice, que varía entre 0 y 1, se calculó como en el caso anterior para todos los pares de muestras. Con estos valores se realizó también un análisis de conglomerados jerárquicos para evaluar el grado de similitud entre ambientes y épocas del año.

## 2.5 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

En cada sitio se realizaron análisis no paramétricos de varianza para evaluar las diferencias entre ambientes en la densidad poblacional de cada grupo taxonómico a nivel de orden o clase (Capítulo 3) y en la densidad de las especies tróficas (Capítulo 4). En UNLu se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para k muestras independientes y en Linera la prueba U de Mann-Whitney para dos muestras independientes. En los análisis de conglomerados jerárquicos se utilizó el método de vinculación completa y como medida la distancia euclídea al cuadrado. Para todos los análisis realizados se utilizó el programa SPSS.

Tabla 2.4. Taxón, nivel de resolución taxonómica alcanzado en la identificación y detalle de las unidades taxonómicas utilizadas para el cálculo de los índices de diversidad y similitud (índice de diversidad de Shannon; índice cualitativo de similitud de Jaccard; índice cuantitativo de similitud de Jaccard) de las comunidades de la criptofauna en los ambientes estudiados.

TAXÓN	RESOLUCIÓN TAXONÓMICA	UNIDADES TAXONÓMICAS
ACARI	Suborden	Oribatida Mesostigmata Prostigmata
COLLEMBOLA	Familia	Entomobryidae Isotomidae Onychiuridae Hypogastruridae Sminthuridae
SYMPHYLA	Familia	Scolopendrellidae
OLIGOCHAETA	Género / especie	<i>Aporrectodea caliginosa</i> <i>Aporrectodea rosea</i> <i>Aporrectodea trapezoides</i> <i>Microscolex dubius</i> <i>Microscolex phosphoreus</i> <i>Octolasion tyrtaeum</i> <i>Bimastos parvus</i> <i>Eukerria</i> sp. Juveniles Oligochaeta
COLEOPTERA (ADULTOS)	Familia	Carabidae Curculionidae Staphylinidae

		Scarabeidae Anthicidae Scaphidiidae Cryptophagidae Corylophidae Ptiliidae Endomychidae Elateridae Scolytidae Cucujidae Pselaphidae Apionidae Nitidulidae Histeridae Phalacridae Chrysomelidae
COLEOPTERA (LARVAS)	Familia	Staphylinidae Carabidae Elateridae Scarabeidae Curculionidae Otros Coleoptera (sin identificar)
DIPTERA (LARVAS)	Familia	Cecidomyiidae Chironomidae Sciaridae Tipulidae Phoridae Empididae Scenopinidae Trichoceridae Asilidae Otros Diptera (sin identificar)
DIPLOPODA	Clase	Diplopoda
CHILOPODA	Clase	Chilopoda
ARANEAE	Orden	Araneae
ISOPODA	Orden	Isopoda
PSEUDOESCORPIONIDA	Orden	Pseudoescorpionida
LEPIDOPTERA (LARVAS)	Familia	Noctuidae Otros Lepidoptera (sin identificar)

## CAPÍTULO 3

### RESULTADOS (PARTE 1) - LA CRIPTOFAUNA

#### 3.1 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE ACARI

Se identificaron 27 especies del suborden Oribatida (14 familias), 9 géneros del suborden Mesostigmata (7 familias) y 9 familias del suborden Prostigmata (Tabla 3.1). En el Apéndice I se presenta una revisión bibliográfica sobre la biología y ecología de estos subórdenes.

En cuanto a la riqueza de especies, el valor observado para el suborden Oribatida resultó similar a los reportados por otros autores en zonas templadas (Martínez & Velis 2000; Martínez 2008). Además, para este suborden se registró una posible especie nueva: *Eremulus sp2* (Tabla 3.1) (Martínez, comunicación personal) y se encontraron también especies cosmopolitas muy abundantes, como por ejemplo *Opiella nova* y *Suctobelbella sp.*

Respecto de las densidades poblacionales, en todos los ambientes y sitios estudiados los valores medios de Oribatida superan a los de Mesostigmata y Prostigmata en uno o dos órdenes de magnitud (Tabla 3.2). También se observó una densidad promedio anual de ácaros menor en el pastizal de la UNLu que el resto de los ambientes. Tanto en Linera como en UNLu se observa una mayor densidad de Oribatida en las plantaciones de eucaliptos que en los pastizales, coincidiendo con las referencias bibliográficas que indican que los oribátidos constituyen el suborden dominante de Acari en los suelos orgánicos de bosque, con valores de densidad superiores a los encontrados en suelos de pastizal (Coleman et al. 2004). Sin

embargo, las densidades observadas en este trabajo no alcanzan aún los valores reportados para plantaciones o parcelas de bosques en regeneración (Migge et al. 1998) y en general para suelos de bosque (Norton 1990). Tanto los Prostigmata como los Mesostigmata se encontraron siempre en densidades bajas, inferiores a las reportadas en bibliografía. Si bien en bibliografía se menciona al suborden Prostigmata como potencialmente dominante en ambientes con vegetación herbácea (Dindal 1990), esta tendencia no se observa claramente en nuestros resultados.

El análisis estadístico de los datos a nivel de orden sólo permitió detectar diferencias significativas en la densidad de Acari entre P y E20 en UNLu (Figura 3.1). En este sentido, la ausencia de diferencias significativas entre P y E10 en los dos sitios analizados estaría dando una idea del tiempo de respuesta de este grupo de la criptofauna para los ambientes y el tipo de perturbación estudiados; es decir que debe transcurrir un período de tiempo superior a 10 años para que se manifiesten claramente los cambios en las densidades.

### **3.2 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE COLLEMBOLA**

Se identificaron cinco familias de Collembola: Entomobryidae, Isotomidae, Onychiuridae, Hipogastruridae y Sminthuridae (Tabla 3.3). En el Apéndice I se presenta una revisión bibliográfica sobre la biología y ecología de estas familias.



Tabla 3.1. Especies y familias de Oribatida, géneros y familias de Mesostigmata y familias de Prostigmata identificados en los ambientes y sitios estudiados.

ORIBATIDA		MESOSTIGMATA		PROSTIGMATA
FAMILIA	ESPECIE	FAMILIA	GÉNERO	FAMILIA
Eremobelbidae	<i>Eremobelba cf zicsii</i>	Ologamacidae	<i>Gamacellus</i>	Eupodidae
Eremulidae	<i>Eremulus cf crispus</i>	Laelapidae	<i>Cosmolaelaps</i>	Rhagidiidae
	<i>Eremulus sp2</i>		<i>Pseudoparasitus</i>	Cunaxidae
Oppiidae	<i>Opiella nova</i>		<i>Androlaelaps</i>	Bdellidae
	<i>Striatoppia sp1</i>	Macrochelidae	(sin identificar)	Penthalaeidae
	<i>Ramusella merimna</i>	Parasitidae	<i>Pergamasus</i>	Erithraeidae
	<i>Ramusella sp2</i>	Ascidae	<i>Lasioseius</i>	Trombidiidae
	<i>Brachioppia cf cuscensis</i>	Phytoseiidae	<i>Amblyseius</i>	Anystidae
	<i>Globoppia sp1</i>		<i>Propioseius</i>	
Astegistidae	<i>Cultroribula zicsii</i>	Podocinidae	<i>Podocinus</i>	
Lohmanniidae	<i>Lohmannia sp1</i>			
	<i>Epilohmannia pallida</i>			
Epilohmanniidae	<i>americana</i>			
Euphthiracaridae	<i>Rhyzotritia peruensis</i>			
	<i>Protoribates</i>			
Protoribatidae	<i>praeoccupatus</i>			
Liebstadiidae	<i>Totobates discifer</i>			
Thyrisomidae	<i>Banksinoma monoceros</i>			
Gallumnidae	<i>Gallumna flabellifera</i>			
	<i>Gallumna cf pallida</i>			
	<i>Pergalumna sp1</i>			
	<i>Pergalumna sp2</i>			
	<i>Nothrus biciliatus</i>			
Suctobelbidae	<i>Suctobelbela sp1</i>			
	<i>Hemileius cf</i>			
Scheloribatidae	<i>suramericanus</i>			
	<i>Scheloribates sp1</i>			
	<i>Scheloribates sp2</i>			
	<i>Scheloribates sp3</i>			
Camisiidae	<i>Platynothrus robustor</i>			

Tabla 3.2. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Oribatida, Mesostigmata y Prostigmata (Acari) ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
ORIBATIDA	17496 $\pm$ 2883	26016 $\pm$ 6917	7651 $\pm$ 1730	24451 $\pm$ 7731	22111 $\pm$ 4838
MESOSTIGMATA	889 $\pm$ 383	2455 $\pm$ 1016	442 $\pm$ 191	687 $\pm$ 314	1949 $\pm$ 530
PROSTIGMATA	83 $\pm$ 19	276 $\pm$ 234	113 $\pm$ 82	367 $\pm$ 148	101 $\pm$ 84
TOTAL	18468 $\pm$ 2899	28747 $\pm$ 7815	8206 $\pm$ 1892	25505 $\pm$ 7828	24161 $\pm$ 5112

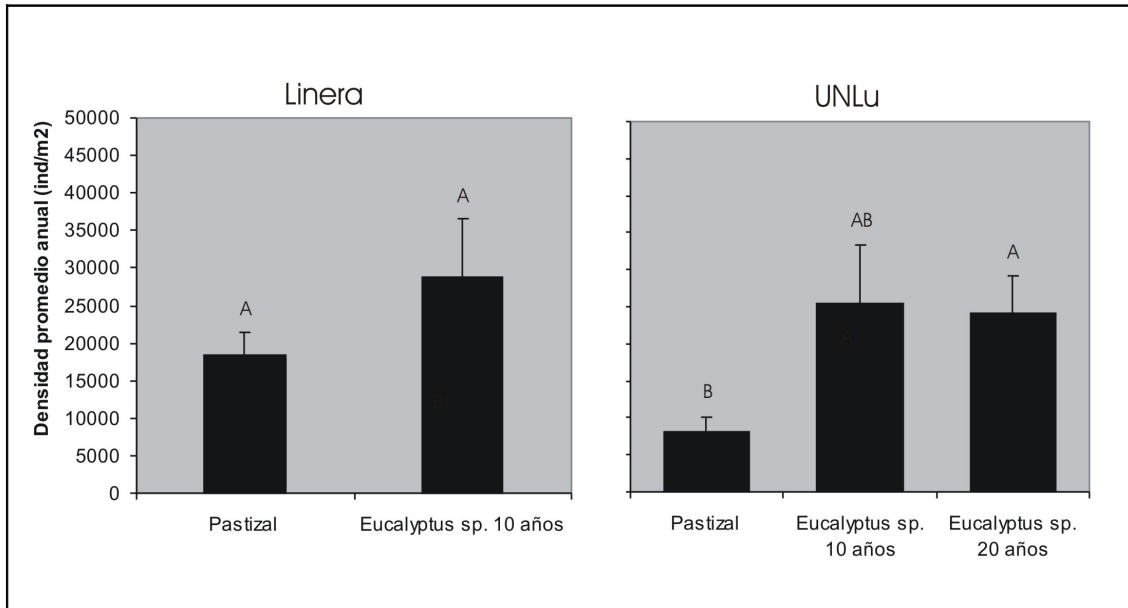


Figura 3.1. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Acari en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

La proporción de Entomobryidae es superior al resto de las familias en todos los ambientes excepto en E20U, donde Onychiuridae alcanza valores más altos que el resto de las familias. Esta tendencia hacia cambios en la proporción de las familias presentes E20U se asocia con cambios en las categorías ecológicas (Tabla 3.4), dado que Entomobryidae es una familia compuesta en su mayoría por especies epiedáficas, mientras que Onychiuridae incluye principalmente especies euedáficas (Hopkin 1997); lo que podría indicar una respuesta a largo plazo en la estructura de la comunidad de Collembola frente a la perturbación originada por la forestación. La familia Sminthuridae está ausente o en densidades mínimas en las plantaciones de eucaliptos, coincidiendo con las referencias bibliográficas que indican que esta familia es típica de ambientes de pastizal o vegetación herbácea baja (Hopkin 1997; Gillott 2005).

Respecto de las densidades poblacionales, se observaron diferentes comportamientos a nivel de clase según el sitio considerado. En Linera la densidad de Collembola fue significativamente menor en E10 que en P (Figura 3.2), mientras que en UNLu no se observaron diferencias significativas entre ambientes. Esta ausencia de diferencias entre P y E20 en UNLu (o incluso entre E10 y E20) a pesar de la tendencia mencionada respecto del cambio en la proporción de familias y el aumento en la densidad de Onychiuridae, podría ser el resultado de la mayor variación estacional en la densidad de Collembola que se observa en E20 (Figura 3.3), posiblemente asociada a un mayor aporte de hojarasca durante el otoño en este ambiente.

Tabla 3.3. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Entomobryidae, Isotomidae, Onychiuridae, Hipogastruridae y Sminthuridae (Collembola) ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
ENTOMOBRYIDAE	552 $\pm$ 66	201 $\pm$ 35	273 $\pm$ 70	311 $\pm$ 89	333 $\pm$ 92
ISOTOMIDAE	21 $\pm$ 13	15 $\pm$ 7	1 $\pm$ 1	8 $\pm$ 7	1 $\pm$ 1
ONYCHIURIDAE	85 $\pm$ 31	35 $\pm$ 12	75 $\pm$ 28	169 $\pm$ 59	789 $\pm$ 381
HIPOGASTRURIDAE	17 $\pm$ 6	3 $\pm$ 2	3 $\pm$ 2	12 $\pm$ 7	9 $\pm$ 7
SMINTHURIDAE	24 $\pm$ 13	0 $\pm$ 0	11 $\pm$ 7	1 $\pm$ 1	1 $\pm$ 1
TOTAL	700 $\pm$ 70	253 $\pm$ 45	363 $\pm$ 77	501 $\pm$ 125	1135 $\pm$ 438

Tabla 3.4. Abundancia relativa de Collembola por categorías ecológicas (epiedáficos, hemiedáficos, euedáficos) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
EPIEDÁFICOS	0.82	0.79	0.78	0.62	0.23
HEMIEDÁFICOS	0.03	0.06	0.00	0.02	0.00
EUEDÁFICOS	0.15	0.15	0.21	0.36	0.77

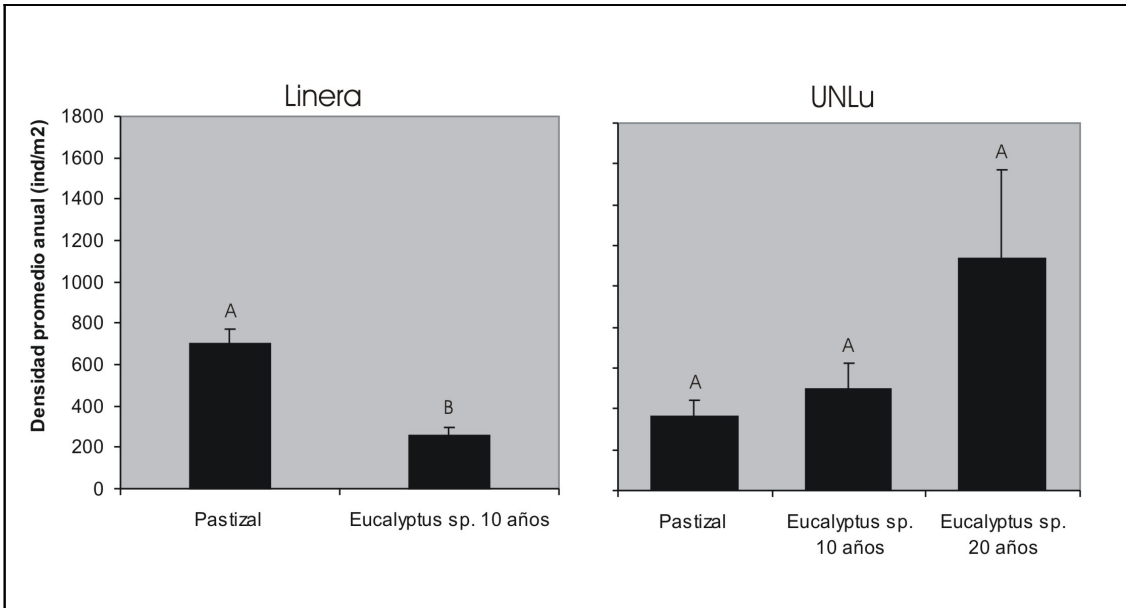


Figura 3.2. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Collembola en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estandar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

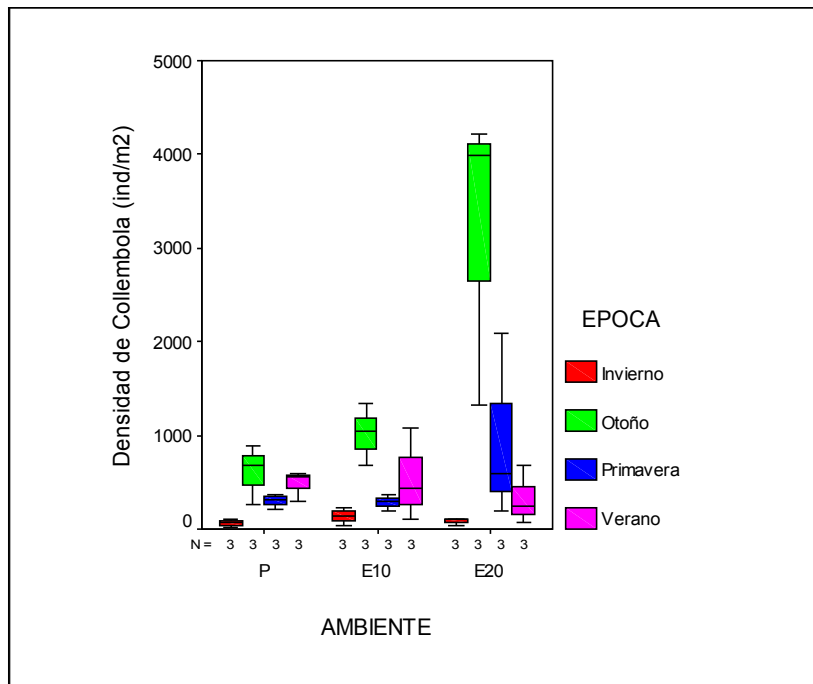


Figura 3.3. Densidad de Collembola para cada época del año en Pastizal (P), *Eucalyptus* sp. de 10 años (E10) y *Eucalyptus* sp. de 20 años (E20) en UNLu. En cada caja se muestra la mediana, los cuartiles y los valores extremos para ese grupo de observaciones (N=3).

### 3.3 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE SYMPHYLA

Todos los Symphyla identificados pertenecen a la familia Scolopendrellidae. En el Apéndice I se presenta una descripción de la biología y ecología de esta familia, así como información a nivel de clase.

Si bien existe poca información sobre la presencia y abundancia de Symphyla en los suelos, los valores de densidad promedio anual encontrados en este trabajo (Tabla 3.5) son en general menores a los reportados en bibliografía (Bedano et al. 2006; Salmon et al. 2008). Sin embargo, en las referencias bibliográficas mencionadas se observaron variaciones importantes en la densidad de estos organismos entre los diferentes sitios o ambientes estudiados, lo cual coincide con lo observado en este trabajo respecto de una posible tendencia hacia diferentes valores de densidad entre UNLu y Linera (Tabla 3.5).

Respecto a las diferencias entre ambientes, dado que las especies pertenecientes a esta familia son detritívoras (Edwards 1990), se podría esperar que sus densidades poblacionales aumentaran a causa de la forestación como consecuencia del aumento en la disponibilidad de recursos, constituidos principalmente por los restos vegetales que se acumulan sobre la superficie del suelo en estos ambientes. En este sentido, si bien se observó una mayor densidad en E20 frente a P y E10 en UNLu (Figura 3.4), no se encontraron diferencias significativas entre P y E10 en ninguno de los sitios estudiados. Este comportamiento, similar al presentado por Acari, podría estar indicando el tiempo que debe transcurrir para que se evidencien cambios en la estructura de estas comunidades de la criptofauna como respuesta a la perturbación ocasionada por la forestación.

Tabla 3.5. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Scolopendrellidae (Symphyla) ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
SCOLOPENDRELLIDAE	3 $\pm$ 3	1 $\pm$ 1	11 $\pm$ 6	133 $\pm$ 97	833 $\pm$ 310

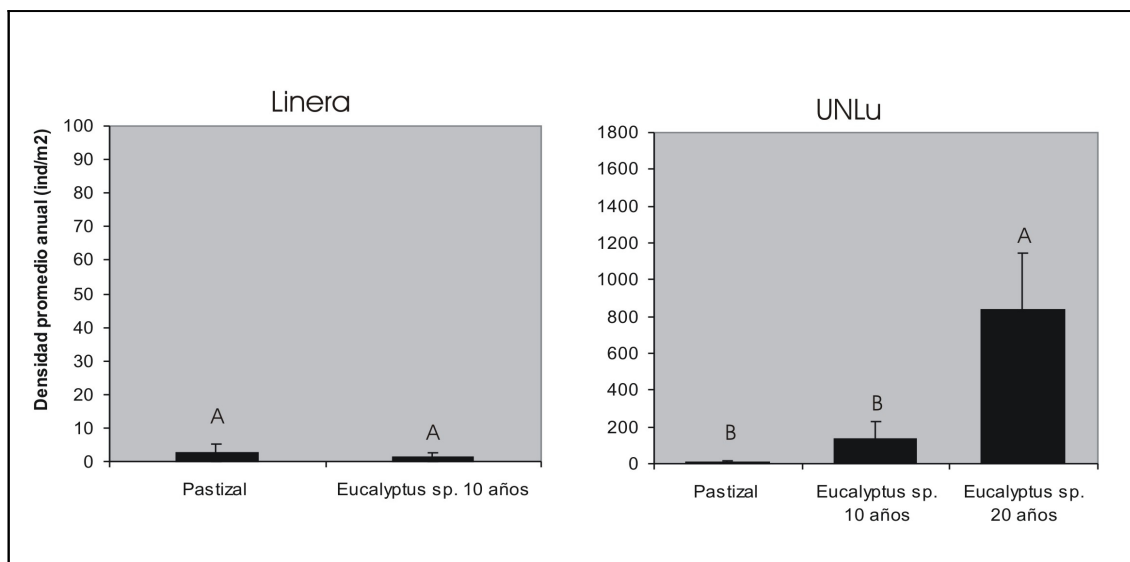


Figura 3.4. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Scolopendrellidae (Symphyla) en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ). Nótese que las escalas de los gráficos son diferentes.

### 3.4 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE OLIGOCHAETA

Dentro de la clase Oligochaeta se identificaron cinco especies pertenecientes a la familia Lumbricidae, dos especies pertenecientes a la familia Acanthodrilidae y un género perteneciente a la familia Ocnerodrilidae (Tabla 3.6). En el Apéndice I se presenta una revisión bibliográfica sobre la biología y ecología de esta clase, así como de las familias identificadas en este trabajo.

Las densidades poblacionales en los pastizales estudiados se encuentran dentro de los rangos mencionados en bibliografía (entre 100 y 500 ind/m<sup>2</sup>, Lavelle et al. 1997), sin embargo en el caso de las plantaciones se observan valores menores. En

este sentido, las diferencias en densidad a nivel de clase resultaron significativas en todos los casos, con valores más bajos en E10 que en P en ambos sitios (Figura 3.5). Por otra parte, en E20 UNLu se observó una densidad intermedia, menor que en P pero mayor a la registrada en E10, lo que indicaría cierto grado de recuperación de la comunidad en el largo plazo. Estos resultados coinciden con lo indicado por diferentes autores respecto de la influencia de la vegetación sobre las comunidades de lombrices (Momo et al. 2003; Momo & Falco 2003) y la menor densidad que se registra en los ambientes de bosques (Lavelle et al. 1997). En este sentido, la distribución de las lombrices está determinada a escala regional por el tipo de suelo y la vegetación, presentando mayores abundancias en pastizales templados de zonas húmedas, y a escala local por variaciones en las propiedades de los suelos, como por ejemplo la disponibilidad de nutrientes y el contenido de materia orgánica, así como cambios en los patrones de la vegetación y el uso de la tierra (Lavelle et al. 1997).

Respecto de las categorías ecológicas todas las especies identificadas son endógeas, encontrándose tanto especies oligohúmicas como mesohúmicas y polihúmicas (Tabla 3.6).

Por otra parte, en las plantaciones se observó una menor riqueza de especies, encontrándose sólo especies de los géneros *Aporrectodea*, *Octolasion* y *Bismastos*, que constituyen, junto con *Allolobophora*, *Eisenia*, *Dendrobaena* y *Dendrodrilus*, los géneros exóticos más comunes en la Argentina, generalmente dominantes en tierras de uso agrícola y ganadero de las zonas templadas (Momo & Falco 2009).

Tabla 3.6. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de las especies y juveniles de Oligochaeta ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados. O= oligohúmicas, M= mesohúmicas y P=polihúmicas.

FAMILIA	ESPECIE	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa</i> (P)	4 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	2 $\pm$ 1	11 $\pm$ 6
	<i>Aporrectodea rosea</i> (P)	23 $\pm$ 6	0 $\pm$ 0	5 $\pm$ 3	3 $\pm$ 2	11 $\pm$ 4
	<i>Aporrectodea trapezoides</i> (P)	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	3 $\pm$ 2
	<i>Microscolex dubius</i> (M)	17 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	2 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
	<i>Microscolex phosphoreus</i> (M)	6 $\pm$ 4	0 $\pm$ 0	5 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
Acanthodrilidae	<i>Octolasion tyrtaeum</i> (M)	5 $\pm$ 5	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	5 $\pm$ 3
	<i>Bismastos parvus</i> (M/O)	12 $\pm$ 4	2 $\pm$ 2	9 $\pm$ 7	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
Ocnerodrilidae	<i>Eukerria</i> sp. (O)	3 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	9 $\pm$ 5	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
	Juveniles (sin identificar)	270 $\pm$ 36	5 $\pm$ 2	197 $\pm$ 41	30 $\pm$ 10	50 $\pm$ 12
TOTAL		340 $\pm$ 43	7 $\pm$ 4	228 $\pm$ 44	35 $\pm$ 10	80 $\pm$ 14

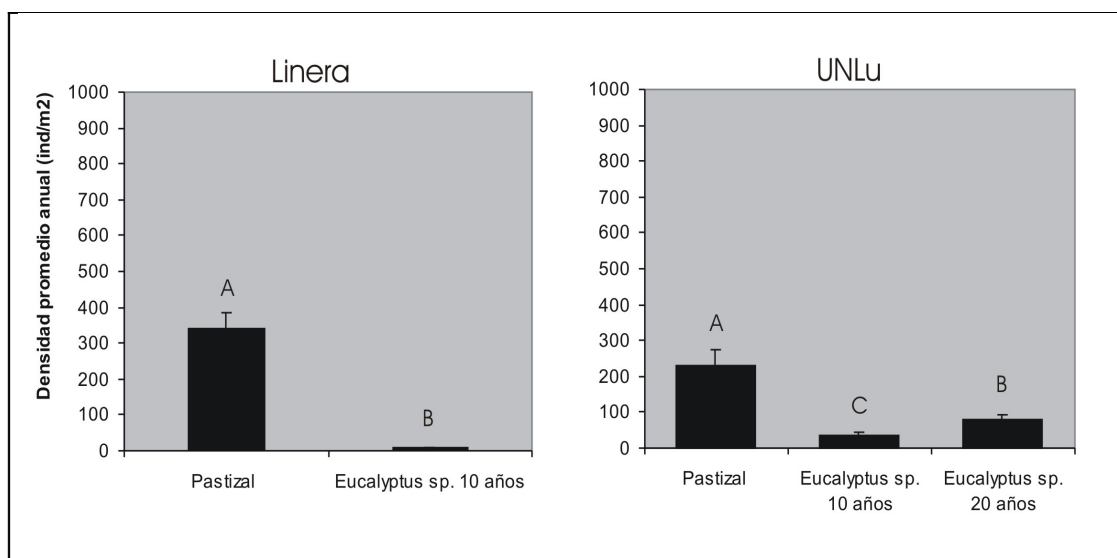


Figura 3.5. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Oligochaeta en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).



### **3.5 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE COLEOPTERA (ADULTOS)**

Se identificaron 15 familias de adultos de Coleoptera (Tabla 3.7). En el Apéndice I se presenta una revisión bibliográfica sobre la biología y ecología de estas familias.

En el pastizal de Linera se observó una densidad promedio anual de Coleoptera mayor a la encontrada por diferentes autores en bosques (Theenhaus & Schaefer 1995) y ambientes de pastizal con distintos usos de la tierra (Decaëns et al. 1998; Holland & Reynolds 2003), mientras que en el pastizal de UNLu la densidad promedio anual se encontró dentro de los rangos mencionados en bibliografía (Tabla 3.7). En las plantaciones, por el contrario, las densidades encontradas resultaron inferiores a las registradas en bibliografía.

En cuanto a las diferencias entre ambientes, las densidades de Coleoptera resultaron menores en E10 que en P, tanto en Linera como en UNLu (Figura 3.6). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la densidad de E20 y el resto de los ambientes en UNLu. Este comportamiento resulta similar al observado para Oligochaeta, pudiendo indicar también en este caso un cierto grado de recuperación de la comunidad en el largo plazo. Las diferencias observadas entre P y E10 podrían atribuirse a cambios en la estructura de la vegetación y en las condiciones microclimáticas (contenido de humedad en el suelo y la superficie, temperatura y sombra) y estar acompañadas por un cambio en la estructura de la comunidad (Ings & Hartley 1999; Pihlaja et al. 2006).

Respecto de los grupos funcionales y las familias presentes, en todos los ambientes y en ambos sitios parecen dominar las mismas familias de depredadores: Carabidae y Staphylinidae, aunque en las plantaciones con densidades menores (Tabla 3.7). Por el contrario, la importancia relativa de las familias de detritívoros y

fungívoros parece cambiar en función del ambiente y el sitio: en los pastizales sería más importante Corylophidae, y en las plantaciones Scaphidiidae (Linera) y Criptophagidae (UNLu), lo cual podría indicar una mayor especificidad o dependencia frente a cambios en los recursos de los grupos de fungívoros y detritívoros. Por otra parte, en los pastizales se observó una mayor riqueza de familias que en las plantaciones.

Tabla 3.7. Grupos tróficos y densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de las familias de Coleoptera ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados. Dep.= depredadores; Fung.= fungívoros; Det.= detritívoros; Fit.= fitófagos.

FAMILIA	Grupo trófico	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
CARABIDAE	Dep.	196 $\pm$ 55	4 $\pm$ 2	51 $\pm$ 15	7 $\pm$ 2	15 $\pm$ 7
STAPHYLINIDAE	Dep.	85 $\pm$ 15	9 $\pm$ 4	33 $\pm$ 10	8 $\pm$ 5	17 $\pm$ 4
PSELAPHIDAE	Dep.	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
CORYLOPHIDAE	Fung.	73 $\pm$ 21	0 $\pm$ 0	11 $\pm$ 5	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
SCAPHIDIIDAE	Fung.	0 $\pm$ 0	12 $\pm$ 6	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	3 $\pm$ 2
CRYPTOPHAGIDAE	Det.	11 $\pm$ 4	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	3 $\pm$ 2	9 $\pm$ 3
PTILIIDAE	Fung.	25 $\pm$ 17	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
ANTHICIDAE	Det.	3 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	9 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
ENDOMYCHIDAE	Fung.	3 $\pm$ 2	0 $\pm$ 0	4 $\pm$ 2	0 $\pm$ 0	4 $\pm$ 4
SCARABEIDAE	Det.	7 $\pm$ 5	1 $\pm$ 1	9 $\pm$ 4	1 $\pm$ 1	9 $\pm$ 4
PHALACRIDAE	Fung.	5 $\pm$ 4	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
NITIDULIDAE	Det.	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	4 $\pm$ 3
ELATERIDAE	Fit.	24 $\pm$ 21	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
CURCULIONIDAE	Fit.	20 $\pm$ 5	0 $\pm$ 0	6 $\pm$ 2	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
SCOLITIDAE	Fit.	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1
TOTAL		455 $\pm$ 74	28 $\pm$ 9	127 $\pm$ 25	23 $\pm$ 8	63 $\pm$ 13

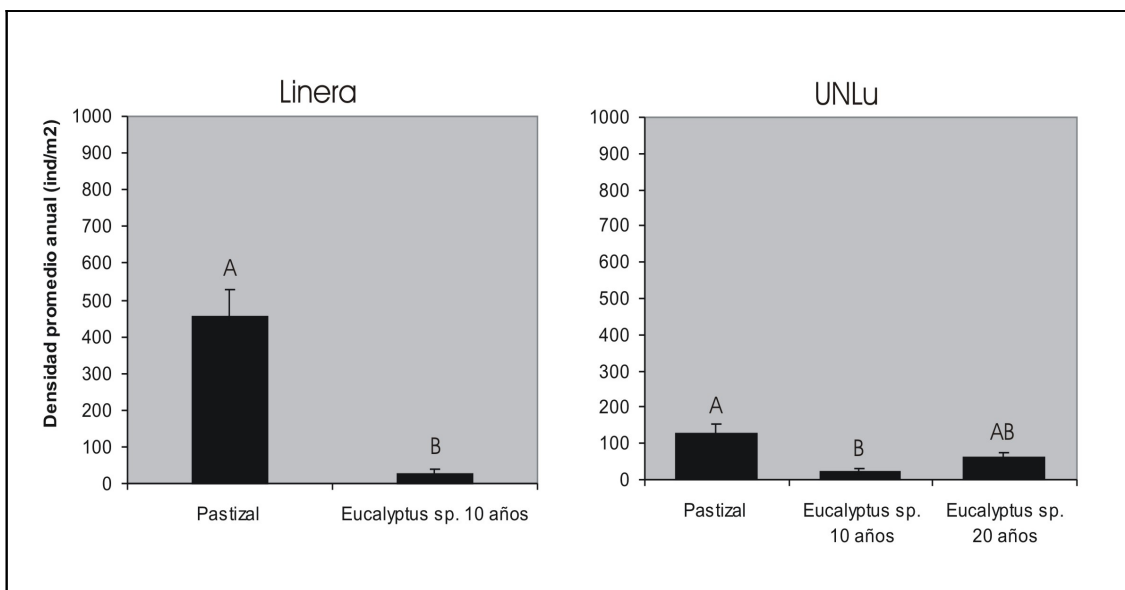


Figura 3.6. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Coleoptera en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ). En UNLu se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para k muestras independientes y en Linera la U de Mann-Whitney para dos muestras independientes.

### 3.6 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE COLEOPTERA (LARVAS)

Se identificaron larvas de cinco familias de Coleoptera (Tabla 3.8). En el Apéndice I se presenta una revisión bibliográfica sobre la biología y ecología de estas familias.

La densidad promedio de larvas de Coleoptera en los ambientes estudiados resultó en todos los casos inferior a los valores registrados para plantaciones forestales (Jabin et al. 2004).

En general, se observó una tendencia hacia menores densidades de todas las familias en las plantaciones que en los pastizales, coincidiendo con la tendencia observada para los adultos (Tablas 3.7 y 3.8). Asimismo, los resultados del análisis estadístico a nivel de orden son también similares a los obtenidos para los adultos: la

densidad de larvas de Coleoptera en las plantaciones de 10 años resultó menor que en los pastizales en ambos sitios y no se observaron diferencias significativas entre E20 y el resto de los ambientes en UNLu (Figura 3.7). Por lo tanto, también en este caso podría pensarse en una posible recuperación de la comunidad en el largo plazo, dada la ausencia de diferencias entre E20 y P.

Por otra parte, a diferencia de la tendencia observada para los adultos en los pastizales, las familias de depredadores, Carabidae y Staphylinidae, no parecen ser en este caso las de mayor importancia relativa (Tabla 3.8), presentándose en mayor proporción Curculionidae y Scarabeidae. En este sentido, otros autores también han encontrado diferencias en cuanto a la importancia relativa de las familias de Coleoptera en las comunidades de larvas y adultos (Siira et al. 2003).

Tabla 3.8. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de familias de Coleoptera (larvas) ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
STAPHYLINIDAE	7 $\pm$ 4	11 $\pm$ 9	5 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	3 $\pm$ 2
CARABIDAE	13 $\pm$ 9	1 $\pm$ 1	5 $\pm$ 3	1 $\pm$ 1	5 $\pm$ 4
ELATERIDAE	7 $\pm$ 7	7 $\pm$ 4	5 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
SCARABEIDAE	12 $\pm$ 4	0 $\pm$ 0	27 $\pm$ 18	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
CURCULIONIDAE	27 $\pm$ 6	0 $\pm$ 0	24 $\pm$ 11	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
TOTAL	65 $\pm$ 20	19 $\pm$ 9	67 $\pm$ 19	4 $\pm$ 2	8 $\pm$ 4

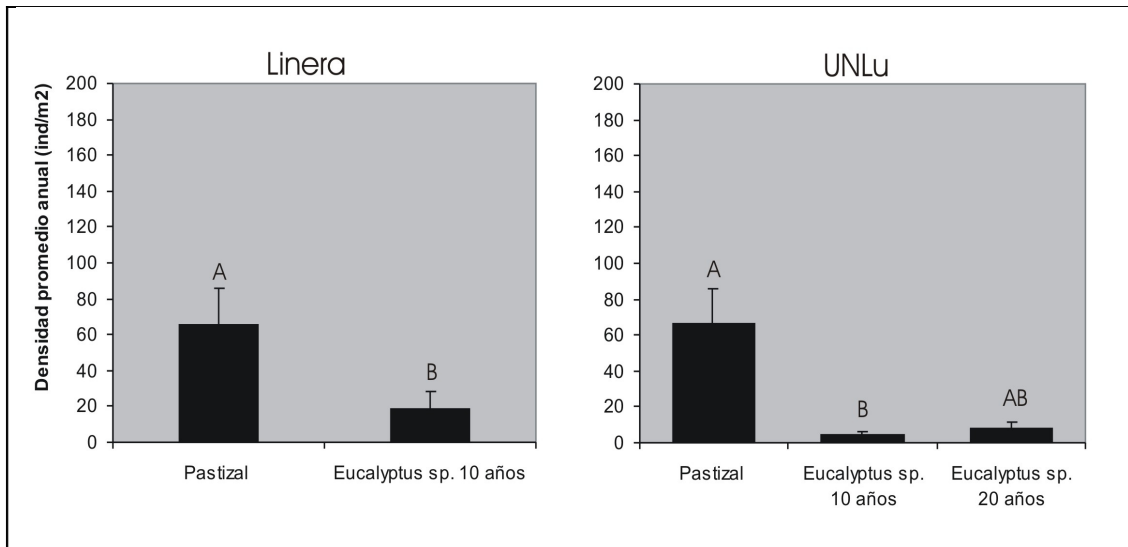


Figura 3.7. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Coleoptera (larvas) en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

### 3.7 IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE DIPTERA (LARVAS)

Se identificaron larvas de siete familias de Diptera (Tabla 3.9), incluyendo a las familias frecuentemente más abundantes en los suelos: Cecidomyiidae, Chironomidae y Sciaridae.

En el Apéndice I se presenta una caracterización biológica y ecológica de este grupo de la criptofauna y en particular de las familias identificadas.

Considerando que los factores que más influyen sobre la distribución de las lavas de Diptera son los aportes de material orgánico y el contenido de humedad del suelo, se esperaba encontrar cambios importantes entre los ambientes estudiados respecto de las densidades de Diptera. Sin embargo, en todos los casos se observaron bajas densidades promedio en relación con los valores de bibliografía (Frouz 1999) y los análisis estadísticos a nivel de orden no permitieron identificar diferencias significativas entre ambientes (Figura 3.8).

Tabla 3.9. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de familias de Diptera (larvas) ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
CECIDOMYIIDAE	4 $\pm$ 2	1 $\pm$ 1	11 $\pm$ 6	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
CHIRONOMIDAE	0 $\pm$ 0	40 $\pm$ 16	7 $\pm$ 4	0 $\pm$ 0	11 $\pm$ 7
SCYARIDAE	1 $\pm$ 1	4 $\pm$ 3	11 $\pm$ 11	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
TIPULIDAE	4 $\pm$ 2	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
PHORIDAE	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	1 $\pm$ 1	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
EMPIDIDAE	0 $\pm$ 0	16 $\pm$ 16	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0
ASILIDAE	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1 $\pm$ 1	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
TOTAL	9 $\pm$ 5	63 $\pm$ 30	31 $\pm$ 18	4 $\pm$ 3	11 $\pm$ 7

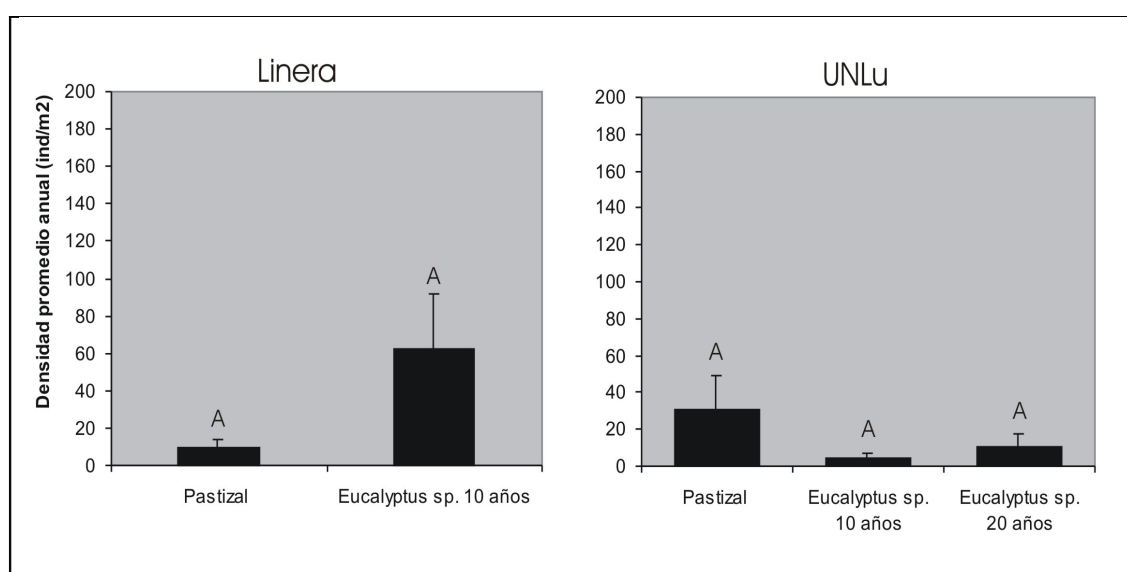


Figura 3.8. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Diptera (larvas) en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

### 3.8 ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE ISOPODA

La densidad promedio anual de Isopoda en todos los ambientes estudiados (Tabla 3.10) se encontró dentro de los valores mencionados en bibliografía (Paoletti & Hassall 1999).

Respecto a las diferencias entre ambientes, dado que estos organismos son detritívoros generalistas y que se encuentran asociados a la vegetación en descomposición y otros restos orgánicos, podría esperarse una mayor densidad de Isopoda en las plantaciones, como consecuencia de la acumulación de hojarasca sobre la superficie del suelo en esos ambientes. Sin embargo, este comportamiento sólo se observó para la plantación de mayor antigüedad en UNLu, donde la densidad de Isopoda resultó mayor que en E10 y P (Figura 3.9). Por el contrario, no se observaron diferencias significativas entre E10 y P en ninguno de los sitios analizados.

Estos resultados son similares a los obtenidos para otros grupos de detritívoros, Acari y Symphyla, e indicarían el tiempo de respuesta de estas comunidades frente a la forestación con eucaliptos en los ambientes estudiados.

Tabla 3.10. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Isopoda ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
ISOPODA	205 $\pm$ 87	125 $\pm$ 38	32 $\pm$ 16	131 $\pm$ 42	656 $\pm$ 162

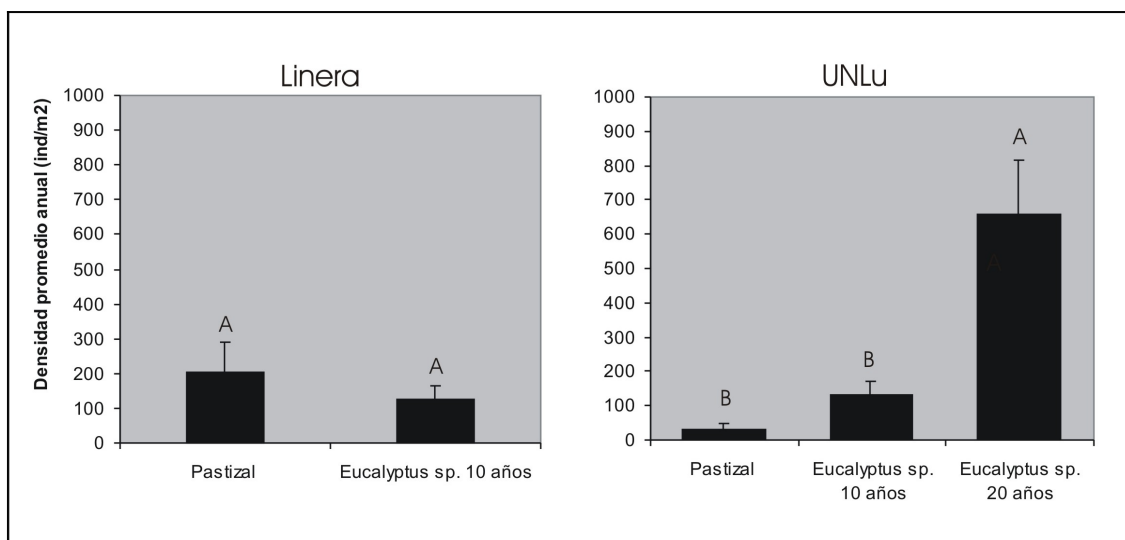


Figura 3.9. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Isopoda en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

### 3.9 ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE DIPLOPODA

En todos los ambientes se registraron bajas densidades de Diplopoda (Tabla 3.11) excepto en E10 en Linera, donde se presentó una densidad promedio anual superior a los valores reportados en bibliografía para diferentes plantaciones forestales (Warren & Zou 2002; Jabin et al. 2004).

En cuanto a las diferencias entre ambientes, se esperaría encontrar mayores densidades de Diplopoda en las plantaciones que en los pastizales, dado que estos organismos constituyen un grupo importante de detritívoros en los bosques templados y tropicales, donde se los encuentra asociados a la hojarasca (Hoffman 1990). Sin embargo, esta tendencia sólo se observó en Linera, donde la densidad de Diplopoda resultó mayor en E10 que en P (Figura 3.10). En UNLu, por el contrario, no se observaron diferencias entre ambientes.

Tabla 3.11. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Diplopoda ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
DIPLOPODA	0 $\pm$ 0	124 $\pm$ 72	1 $\pm$ 1	11 $\pm$ 5	1 $\pm$ 1



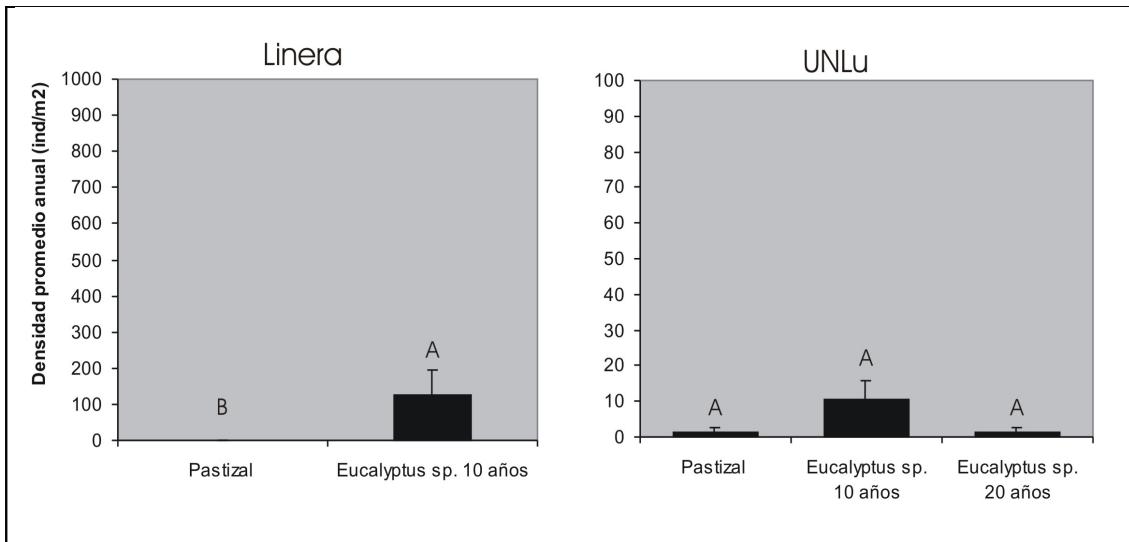


Figura 3.10. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Diplopoda en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ). Nótese que las escalas de los gráficos son diferentes.

### 3.10 ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE CHILOPODA

La densidad promedio anual de Chilopoda en los diferentes ambientes estudiados (Tabla 3.12) resultó menor a los valores registrados en bibliografía para bosques bajo manejo (Theenhaus & Schaefer 1995; Jabin et al. 2004; Grgič & Kos 2005).

En relación al efecto del ambiente sobre la abundancia de este grupo de depredadores, se podría esperar una tendencia similar a la presentada por sus presas, es decir, mayores densidades promedio en aquellos ambientes con mayor disponibilidad de recursos. Por otra parte, dado que la disponibilidad de refugios húmedos también puede ejercer un efecto favorable sobre la abundancia de Chilopoda (Coleman et al. 2004; Eisenbeis 2006), sería esperable encontrar mayores densidades en las plantaciones como consecuencia de la acumulación de ramas y hojarasca sobre la superficie del suelo. Sin embargo, los análisis estadísticos no permitieron identificar

diferencias significativas entre ambientes en la densidad de Chilopoda para los sitios estudiados (Figura 3.11).

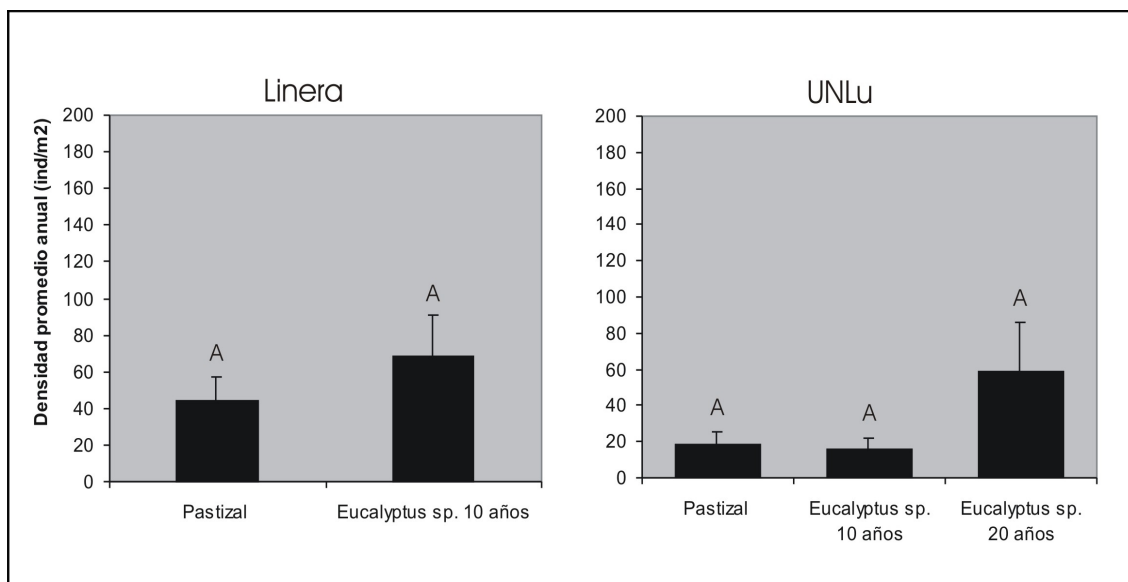


Figura 3.11. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Chilopoda en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

Tabla 3.12. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Chilopoda ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
CHILOPODA	44 $\pm$ 13	68 $\pm$ 23	19 $\pm$ 7	16 $\pm$ 6	59 $\pm$ 28

### 3.11 ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE ARANEAE

Si bien se sabe poco sobre la biología y ecología de las arañas que habitan en el suelo y la hojarasca (Coleman et al. 2004), se podría esperar, como en el caso de Chilopoda, que las densidades fueran mayores en los ambientes con mayor densidad de presas y en aquellos con una mejor oferta de refugios, sobre todo considerando que algunos autores han encontrado relaciones entre las condiciones del microhábitat

y la ocurrencia y densidad de las especies de arañas (Gurdebeke et al. 2003; Pearce et al. 2004; Noel & Finch 2010). Sin embargo, en este caso tampoco se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad poblacional de este grupo de la criptofauna (Figura 3.12). Esta ausencia de diferencias entre ambientes podría estar relacionada con la fuerte territorialidad que presentan estos depredadores y por la cual tienden a mantener bajos sus niveles poblacionales incluso en condiciones de alta disponibilidad de presas (Coleman et al. 2004).

Tabla 3.13. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Araneae (± error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
ARANEAE	97 ± 28	55 ± 10	48 ± 14	44 ± 11	95 ± 41

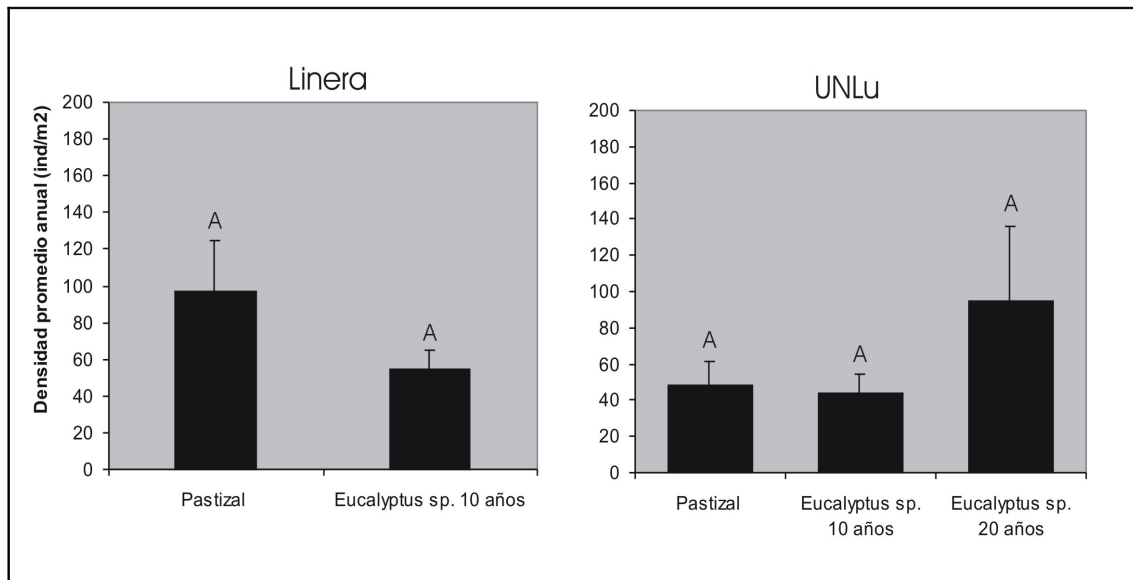


Figura 3.12. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Araneae en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

### 3.12 ANÁLISIS DE LA DENSIDAD DE PSEUDOESCORPIONIDA

Este grupo de depredadores sólo se encontró presente en dos de los ambientes estudiados, E10 (Linera) y E20 (UNLu), y en ambos casos con bajos valores de densidad promedio (Tabla 3.14) comparados con los valores encontrados por diferentes autores para bosques y plantaciones forestales (Jabin et al 2004; Eisenbeis 2006; Palacios-Vargas et al. 2007). Sin embargo, estas diferencias entre ambientes resultaron significativas: la densidad de Pseudoescorpionida en E10 fue mayor que en P en Linera y la densidad en E20, mayor que en E10 y P en UNLu (Figura 3.13). En este sentido, aunque en ambos sitios se observó la misma tendencia, los tiempos de respuesta parecerían ser diferentes según el sitio considerado, siendo más rápidos en Linera que en UNLu. Las diferencias en la densidad de Pseudoescorpionida entre ambientes y sitios podrían ser explicadas considerando posibles cambios en la disponibilidad de presas y la oferta de refugios, como se mencionó para otros los grupos de depredadores de la criptofauna estudiados. Además, en el caso particular de los pseudoescorpiones se debería considerar también la existencia de un horizonte orgánico bien desarrollado, como el que se encuentra en los bosques o en las plantaciones forestales (Yamamoto et al. 2001) y que para los ambientes analizados sólo estaría presente en E10 o E20.

Tabla 3.14. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Pseudoescorpionida ( $\pm$  error estándar) en los ambientes y sitios estudiados.

	Pastizal Linera	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años Linera	Pastizal UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años UNLu	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años UNLu
PSEUDOESCORPIONIDA	0 $\pm$ 0	7 $\pm$ 3	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	21 $\pm$ 6

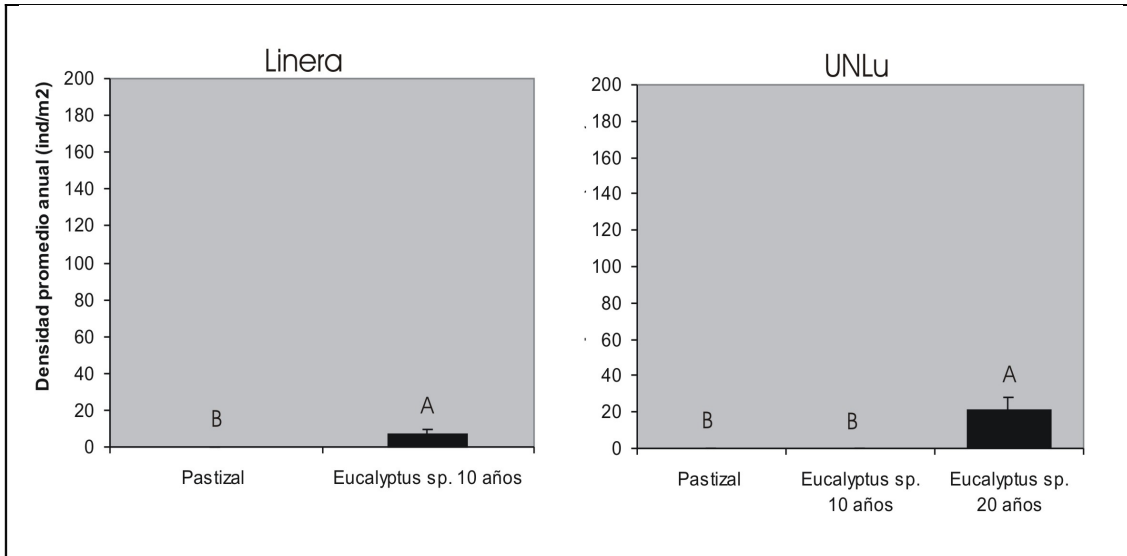


Figura 3.13. Densidad promedio anual (ind/m<sup>2</sup>) de Pseudoescorpionida en los ambientes estudiados (pastizal, *Eucalyptus* sp. de 10 años y *Eucalyptus* sp. de 20 años) en Linera y UNLu. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes en cada gráfico indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

## SÍNTESIS

Se describieron las comunidades de la criptofauna presentes en el suelo y la hojarasca de tres plantaciones de *Eucalyptus* sp. de 10 y 20 años de antigüedad y en dos pastizales de referencia, ubicados en dos sitios diferentes (UNLu y Linera). Se identificaron en total 11 taxones: Acari (tres subordenes), Collembola (cinco familias), Symphyla (una familia), Oligochaeta (siete familias y un género), Coleoptera (adultos y larvas; 15 familias), Diplopoda, Chilopoda, Diptera (larvas; siete familias), Isopoda, Araneae y Pseudoescorpionida. Para cada ambiente se calculó la densidad promedio anual por clase, orden, suborden, familia, género o especie, según el nivel de resolución taxonómica alcanzado en cada caso. Debido a estas diferencias en la identificación taxonómica, la comparación entre ambientes en cada sitio se realizó a nivel de orden o clase, utilizando análisis de varianzas no paramétricos.

Se observaron diferencias en la densidad de Oligochaeta, Coleoptera, Acari, Symphyla, Isopoda y Pseudoescorpionida entre ambientes para ambos sitios analizados, así como en la densidad de Collembola y Diplopoda entre ambientes en Linera. Por el contrario, la densidad de Chilopoda, Diptera y Araneae resultó similar entre ambientes, tanto en UNLu como en Linera.

A continuación se describen las principales diferencias entre ambientes en la densidad de los grupos mencionados:

- La densidad de Oligochaeta y Coleoptera (larvas y adultos) fue mayor en los pastizales que en las plantaciones de 10 años de antigüedad, tanto en UNLu como en Linera. Sin embargo, para ambos grupos parece observarse una tendencia de recuperación a largo plazo en UNLu, dado que la densidad de Oligochaeta fue mayor en E20U que en E10U, aunque todavía menor que en

PU, y no se observaron diferencias significativas en la densidad de Coleoptera (larvas y adultos) entre E20U y PU.

- La densidad de Acari, Symphyla e Isopoda fue mayor en E20U que en PU. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en las densidades de estos grupos entre E10 y P para ninguno de los sitios estudiados, por lo cual parecería tratarse también de una tendencia a largo plazo.
- Se observó una mayor densidad de Pseudoescorpionida en E20U y en E10L respecto de los pastizales de referencia. Si bien la tendencia es la misma en ambos sitios, parece haber una diferencia en el tiempo de respuesta en cada caso, ya que en UNLu no se observaron diferencias significativas entre E10 y P.
- En Linera, la densidad de Collembola fue mayor en P que en E10 y la densidad de Diplopoda mayor en E10 que en P. Por el contrario, en UNLu no se observaron diferencias entre ambientes para estos taxones, siendo los únicos en presentar distintos resultados según el sitio.

## DISCUSIÓN

Las diferencias entre ambientes en la densidad de los taxones analizados pueden ser interpretadas en función de cambios generados en los pastizales como consecuencia de la forestación con *Eucalyptus* sp. sobre:

- las condiciones microclimáticas en el ambiente edáfico y la estructura de la vegetación (heterogeneidad y disponibilidad de refugios).
- la disponibilidad y calidad de los recursos (restos vegetales y detritos).

## **Cambios en las condiciones microclimáticas en el ambiente edáfico y en la estructura de la vegetación (heterogeneidad y disponibilidad de refugios)**

Los organismos de la criptofauna son extremadamente sensibles a las modificaciones microclimáticas en el suelo y la superficie, así como a los cambios en la estructura de la vegetación, frente a los cuales responden en forma diferencial según los requerimientos y tolerancias particulares de cada taxón.

Algunos grupos, como Symphyla, Isopoda y Diplopoda, son particularmente dependientes del contenido de humedad en el suelo o la superficie, encontrándose generalmente asociados a ambientes húmedos (Dindal 1990, Coleman et al. 2004). Además, por el tipo de hábitat que utilizan, estos grupos de la criptofauna responden también a los cambios en la estructura de la vegetación (Scheu 2005; Salmon et al. 2008). Por ejemplo, los Isopoda se encuentran generalmente bajo rocas o troncos caídos, asociados a la vegetación en descomposición y otros restos orgánicos, y los Diplopoda se encuentran asociados a la hojarasca de los bosques (Dindal 1990). Por lo tanto, respecto de la situación analizada en esta tesis, las condiciones más favorables para estos grupos de la criptofauna se encontrarían en las plantaciones a nivel de superficie, debido a las condiciones microclimáticas y de oferta de refugios que se generan en estos ambientes producto de la menor incidencia de la radiación solar y la acumulación de hojarasca y detritos. En este sentido, la mayor densidad de Symphyla e Isopoda en E20U y de Diplopoda en E10L respecto de los pastizales de referencia podría explicarse por la influencia del microclima y la estructura del hábitat sobre esos taxones.

También para Acari ha sido establecida la importancia del microclima y la heterogeneidad del hábitat sobre la abundancia y la diversidad de especies. Gill



(1969), trabajando en ensayos con hojarasca sintética de poliéster encontró cambios en la abundancia de los microartrópodos en función de los factores físicos del hábitat (presencia de hojarasca, contenido de humedad y temperatura en el suelo), demostrando la importancia de los efectos de la hojarasca sobre las propiedades microclimáticas del hábitat y su influencia sobre las comunidades de microartrópodos. Respecto de la heterogeneidad del hábitat, Hansen (2000) observó, en experimentos realizados en suelos de bosque, una menor abundancia y diversidad de Oribatida en los tratamientos con hojarasca de una sola especie que en aquellos tratamientos con hojarasca de diferentes especies, atribuyendo estos resultados a la simplificación en la estructura del hábitat. Los resultados obtenidos en esta tesis coinciden con estas tendencias, proporcionando evidencias de la relación entre la densidad de Acari y las condiciones del hábitat en el largo plazo. En este sentido, la mayor densidad observada en la plantación de *Eucalyptus* sp. de mayor antigüedad (E20U) frente al pastizal de referencia (PU) indicaría un efecto favorable de las condiciones microclimáticas y estructurales en el largo plazo, posiblemente relacionado con una mayor complejidad del hábitat y una menor variabilidad en las condiciones microclimáticas en esos ambientes (Stanton 1979).

En cuanto a Collembola, numerosos autores han demostrado la influencia de los factores microclimáticos y la estructura de la vegetación sobre las comunidades de estos microartrópodos (Gill 1969; Setälä et al. 1995; Wolters 1998; Wiwatwitaya & Takeda 2005), sin embargo, las especies epiedáficas y euedáficas presentan diferencias en cuanto a sus requerimientos ecológicos. En este sentido, Pedigo (1970) encontró una asociación significativa entre la actividad de los colémbolos que habitan en la superficie del suelo y diferentes factores ambientales, resultando positiva la relación con la intensidad de la luz y el crecimiento herbáceo y negativa con el porcentaje de cobertura arbórea. Por otra parte, para las especies euedáficas,

Chagnon et al. (2000) observaron cambios en la estructura de las comunidades en función del tipo de humus. Posteriormente, otros autores han registrado cambios en las comunidades de Collembola frente a cambios en el uso de la tierra, por ejemplo forestación y agricultura (Vanbergen et al. 2007), observando un reemplazo de las especies típicas de bosques por especies de pastizal (Ponge et al. 2003). En esta tesis, la menor densidad de colémbolos encontrada en E10L frente a PL podría responder al cambio en la estructura de la vegetación y las condiciones de luminosidad, ya que en esos ambientes se encontraron principalmente especies epiedáficas, sobre las cuales la mayor cobertura de árboles y la menor luminosidad influirían en forma negativa. En este sentido, resulta difícil interpretar la ausencia de diferencias entre las densidades de Collembola entre E10U y PU, dado que también en este caso son dominantes las especies epiedáficas, las que deberían responder en el mismo sentido frente a los cambios en el hábitat. Por otra parte, la mayor proporción de especies euedáficas en E20U coincide con las tendencias antes mencionadas respecto del cambio en la estructura de las comunidades de Collembola en función del tipo de uso de la tierra.

Los órdenes de Chilopoda característicos de regiones templadas, Lithobiomorpha, Geophilomorpha y Craterostigmomorpha, también son dependientes de la humedad en el ambiente (Eisenbeis 2006) y las características de la vegetación, habiéndose reportado diferencias en la abundancia y composición de especies entre distintos estadios sucesionales de bosques bajo manejo forestal (Grgič & Kos 2005), así como un efecto positivo de los fragmentos leñosos gruesos sobre la densidad y riqueza de especies (Jabin et al. 2004; Jabin et al. 2007). También para Araneae se ha establecido la importancia de la vegetación y las condiciones microambientales sobre la abundancia y ocurrencia de especies (Gurdebeke et al. 2003; Jabin et al. 2004; Pearce et al. 2004; Varady-Szabo & Buddle 2006; Bultman & DeWitt 2008), influyendo

principalmente el contenido de humedad ambiental, la presencia de troncos caídos, las características de la hojarasca y las especies vegetales presentes. Sin embargo, y a pesar de las diferencias entre los pastizales y las plantaciones de eucaliptos estudiadas respecto de la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas, en esta tesis no se han observado diferencias entre ambientes en la densidad de Chilopoda y Araneae. Estos resultados podrían ser consecuencia de la escala espacial en la que se mueven estos organismos, ya que al poder trasladarse a mayores distancias que el resto de la criptofauna estarían en condiciones de migrar entre diferentes ambientes en busca de condiciones ambientales favorables.

En forma similar, para Pseudoescorpionida se ha observado una relación positiva entre las densidades poblacionales y la disponibilidad de fragmentos leñosos gruesos en suelos de bosque (Jabin et al. 2004), así como entre la estructura de la vegetación y la profundidad del horizonte orgánico (Ao) y la densidad y riqueza de especies, habiéndose sugerido la existencia de un umbral mínimo de cobertura vegetal necesario para la ocurrencia de estos organismos (Yamamoto et al. 2001). En este sentido, nuestros resultados coinciden con las tendencias mencionadas, dado que sólo se encontraron pseudoescorpiones en las plantaciones de eucaliptos, lo cual podría interpretarse en función de la mayor cobertura vegetal y de la acumulación de hojarasca en los suelos de esos ambientes.

En el caso de Diptera, las larvas que habitan en los suelos dependen principalmente del contenido de humedad edáfico, por lo cual se observan mayores densidades en aquellos ecosistemas con horizontes orgánicos bien desarrollados, donde estos organismos encuentran condiciones adecuadas de humedad (Frouz 1999). En este sentido, Frouz y Paoletti (2000) trabajando en agroecosistemas encontraron una correlación positiva entre el contenido de materia orgánica en el suelo, la cantidad de broza, la cobertura vegetal, la altura de la vegetación y la

abundancia de larvas de Diptera. En otros trabajos se han registrado cambios en las comunidades de Diptera siguiendo la sucesión en las comunidades vegetales (Frouz 1997; Frouz et al. 2008). Sin embargo, en esta tesis no se han encontrado diferencias en la densidad de larvas de Diptera entre los pastizales y las plantaciones de eucaliptos, contrariamente a lo esperado en función de las particularidades ya mencionadas respecto de la estructura de la vegetación y los microhábitats que se generan en cada ambiente.

Respecto de Coleoptera, las diferentes especies presentan requerimientos particulares en relación al contenido de humedad en los suelos y las características del hábitat, pudiendo ser clasificadas de acuerdo a su preferencia por ambientes sombríos de vegetación cerrada o ambientes luminosos de vegetación abierta. Numerosos autores han encontrado diferentes ensambles de especies de Coleoptera asociados a pastizales, plantaciones forestales o bosques de diferente edad o estadio sucesional (Ings & Hartley 1999; Magura et al. 2005; Koivula et al. 2002), registrándose importantes disminuciones en la densidad de las especies características de ambientes abiertos por efecto del sombreado generado por los árboles al cerrarse el canopy (Magura et al. 2003). En este sentido, las disminuciones registradas en esta tesis en la densidad de Coleoptera en E10L y E10U respecto de los pastizales de referencia coinciden con las tendencias mencionadas, pudiendo ser interpretadas en función de las diferencias en la estructura de la vegetación y las condiciones de luminosidad entre los ambientes analizados.

En cuanto a Oligochaeta, es conocida la preferencia de este taxón por ambientes de pastizal con humus tipo mull, presentándose mayores densidades poblacionales en estos suelos que en los suelos de bosques (Lavelle et al. 1997). Por otra parte, la relación entre las comunidades de lombrices y el tipo de vegetación ha sido informada por numerosos autores (Decaëns et al. 1998; Vanbergen et al. 2007;

Salmon et al. 2008) así como la importancia de la temperatura y humedad del suelo, los que constituyen factores limitantes para la actividad y supervivencia de estos organismos (Presley et al. 1996; Wever et al. 2001; Perreault & Whalen 2006). Dado que todos los ambientes estudiados en esta tesis presentan el mismo tipo de suelos (arguidoles con humus tipo mull), considero que la menor densidad de Oligochaeta observada en las plantaciones frente a los pastizales está relacionada con la presencia de los árboles, en particular con el aporte de hojarasca y la modificación de las condiciones microclimáticas en el ambiente edáfico, por ejemplo a través de la disminución en el contenido de agua del suelo por el consumo de los eucaliptos. Esta menor densidad de lombrices observada en las plantaciones coincide con los resultados obtenidos por Zou & González (1997), quienes al estudiar la sucesión secundaria en pastizales encontraron una correlación negativa entre la abundancia de lombrices y la biomasa de hojarasca en superficie, señalando la importancia de la composición química de la hojarasca sobre estos organismos. Asimismo, teniendo en cuenta que las especies encontradas en todos los ambientes estudiados son endógeas, y por lo tanto particularmente sensibles a las diferentes propiedades de los suelos como pH, saturación de bases, porosidad y materia orgánica lábil (Hernández et al. 2003; Ammer et al. 2006), las posibles modificaciones sobre estas propiedades por efecto de los árboles no deberían ser descartadas como determinantes de las diferencias observadas. En cuanto a las comunidades de Oligochaeta, la menor riqueza y el reemplazo de las especies nativas por exóticas observado en las plantaciones coinciden con los resultados obtenidos por otros autores al estudiar el efecto de diferentes cambios en el uso de la tierra sobre estos organismos (Bhadauria et al. 2000).

## **Cambios en la disponibilidad y calidad de los recursos (restos vegetales y detritos)**

En los pastizales la mayor parte de la productividad primaria neta se genera en el suelo por el crecimiento de las raíces (Elliott et al. 1988), originándose en la rizofera una comunidad compleja y característica de microfauna y microflora (Stanton 1988). La implantación de árboles en estos ambientes implica un cambio en la distribución vertical de la productividad primaria y de los aportes de restos vegetales en el sistema como consecuencia de la acumulación de hojarasca en la superficie del suelo. Por otra parte, la calidad y composición química de los restos vegetales, principalmente el contenido de nutrientes y polifenoles, influyen sobre la actividad y estructura de las comunidades de la criptofauna (Scheu 2005; Witt & Setälä 2010). La calidad de los restos vegetales determina también el tipo de microorganismos que resultarán predominantes: las bacterias en el caso de restos vegetales de mayor calidad (baja relación C/N) y los hongos en el caso de restos vegetales con mayor proporción de celulosa o lignina (alta relación C/N). De esta manera, la acumulación de hojarasca a nivel de superficie en las plantaciones de eucaliptos representa, de acuerdo a su calidad y composición química, una oferta de recursos para las comunidades de la criptofauna que influye en forma diferencial sobre los distintos organismos de acuerdo a los hábitos alimenticios y el tipo de hábitat que utiliza cada taxón (especies epígeas vs. especies endógeas). En este sentido, la mayor densidad poblacional de Isopoda y Scolopendrellidae (Symphyla) en E20U indica que la oferta de recursos representada por la hojarasca de eucaliptos pudo ser aprovechada por estos descomponedores primarios generalistas, a pesar de las posibles diferencias en la calidad y composición química de esta nueva especie comparada con las especies características del pastizal. En el caso de Diplopoda, taxón que reúne especies detritívoras dominantes en ambientes forestales (Warren & Zou 2002) y cuyas especies muestran ciertas

preferencias en cuanto a la selección de los recursos alimenticios (Cárcamo et al. 2000), esta tendencia hacia mayores densidades en las plantaciones que en los pastizales sólo fue observada en Linera.

En cuanto a los microartrópodos, Acari y Collembola, en diversos trabajos se han registrado aumentos en las densidades poblacionales como respuesta al incremento en la disponibilidad de recursos, tanto en pastizales (Cole et al. 2005; Cole et al. 2008) como bosques (Chen & Wise 1999; Rantalainen et al. 2004). Estos aumentos en la densidad de Acari y Collembola serían el resultado de la mayor disponibilidad de recursos como consecuencia del aumento en la productividad primaria y la biomasa microbiana en los pastizales, así como de la mayor disponibilidad de hojarasca en los bosques. Los resultados obtenidos en esta tesis permiten apoyar parcialmente esta hipótesis en el largo plazo, dado que la densidad de Acari resultó mayor en E20U que en PU, pero para Collembola no se observó una tendencia clara: en Linera la densidad de Collembola fue mayor en el pastizal que en la plantación de eucaliptos, mientras que en UNLu no se observaron diferencias entre ambientes en la densidad de este taxón. Por otra parte, respecto de las categorías ecológicas de Collembola se observó una mayor proporción de especies euedáficas que epiedáficas en la plantación más antigua (E20U), contrariamente a lo esperado en función de la mayor oferta de recursos a nivel de superficie en ese ambiente. En conjunto, la respuesta de Acari y Collembola frente a la nueva oferta de recursos representada por la acumulación superficial de hojarasca no resulta tan clara como la de los descomponedores primarios, posiblemente por tratarse de una respuesta indirecta mediada a su vez por la respuesta de otros organismos: los hongos y las bacterias (Scheu 2002; Ilieva-Makulec & Szanser 2006).

Las comunidades de Oligochaeta generalmente se encuentran limitadas por la disponibilidad de alimento, aumentando en número y biomasa en respuesta al

incremento en los recursos (Scheu & Schaefer 1998). Sin embargo, las especies encontradas en esta tesis son endógeas y se alimentan en el suelo y la rizofera (Lavelle 1983), por lo cual el incremento en la disponibilidad de hojarasca en la superficie no constituye un recurso que pueda ser directamente aprovechado por estas especies. Además, el cambio en la calidad de los recursos en el suelo que se produce por el reemplazo de las raíces de especies herbáceas de pastizal por raíces de eucaliptos en las plantaciones, podría afectar negativamente a las especies endógeas que se alimentan en la rizofera (Zou & González 1997). En esta tesis, la menor densidad de lombrices registrada en las plantaciones de eucaliptos respecto de los pastizales de referencia podría ser explicada por estas diferencias en la calidad de los recursos vegetales a nivel del suelo. Sin embargo, a diferencia de los resultados obtenidos por otros autores (Zou & González 1997; Bhadauria et al. 2000) no se han observado cambios en los grupos funcionales de lombrices (endógeas vs. epigeas) en función de los cambios en el tipo de vegetación dominante (pastizales vs. forestaciones).

En el caso de Coleoptera, la tendencia hacia una menor densidad en las plantaciones que en los pastizales resulta opuesta a lo esperado en función de la mayor oferta de recursos (Chen & Wise 1999). Una posible explicación para este resultado sería el efecto particularmente negativo de la hojarasca de eucaliptos sobre estos macroartrópodos. En este sentido, Sileshi & Mafongoya (2007) encontraron una asociación positiva entre la abundancia de Coleoptera y la biomasa de hojarasca pero una asociación negativa entre la abundancia de estos organismos y la relación C/N de la hojarasca. Alternativamente, estos resultados podrían indicar que la influencia perjudicial de los árboles sobre la comunidad de Coleoptera, en cuanto a la modificación de las condiciones de luminosidad, fueron de mayor importancia (ver apartado anterior).



En forma similar, los resultados obtenidos para Diptera también resultan difíciles de interpretar, dado que para este grupo de la criptofauna se esperaría una mayor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales, en función de los resultados obtenidos por diferentes autores quienes han observado respuestas positivas de la abundancia de estos organismos frente al incremento en los recursos por fertilización o agregado de abonos (Chen & Wise 1999; Frouz 1999).

El análisis de la densidad de los depredadores de la macrofauna (Chilopoda, Araneae y Pseudoescorpionida) también puede realizarse en función de la mayor disponibilidad de recursos en las plantaciones a nivel de superficie y por lo tanto la mayor disponibilidad de presas. Sin embargo, los resultados obtenidos por diferentes autores respecto de la adición de recursos en ensayos de campo o mesocosmos han sido muy variables (Scheu & Schaefer 1998; Wardle et al. 1999; Santos et al. 2008), reflejando la complejidad de las interacciones entre las especies y entre los diferentes factores que influyen sobre las comunidades de los depredadores: disponibilidad de alimento, estructura del hábitat y condiciones microclimáticas (Chen & Wise 1999). Teniendo en cuenta estos antecedentes, no resulta extraño que en esta tesis sólo se haya observado en el caso de Pseudoescorpionida una tendencia hacia mayores densidades poblacionales en las plantaciones que en los pastizales, en respuesta al incremento en la disponibilidad de recursos sobre la superficie del suelo en esos ambientes.

### **Tiempos de respuesta de la criptofauna**

El haber incluido en esta tesis dos plantaciones de 10 años de antigüedad y una de 20 años de antigüedad para estudiar el efecto de la forestación con *Eucalyptus* sp. sobre las comunidades de la criptofauna permite hacer algunas consideraciones

respecto de los tiempos de respuesta de cada grupo frente a la perturbación representada por la forestación.

Para todos los grupos de la criptofauna analizados, excepto para Collembola y Diplopoda, se observó la misma tendencia de cambio en la densidad tanto en Linera como en UNLu. Estos dos taxones sólo presentaron diferentes densidades entre ambientes en uno de los sitios estudiados (Linera), siendo suficientes 10 años de forestación para que se manifiesten cambios en las densidades de estos organismos.

El resto de los taxones puede ser agrupado en tres categorías, considerando tanto la tendencia como el tiempo de respuesta de la densidad frente a la perturbación analizada:

1) Oligochaeta y Coleoptera (larvas y adultos). Estas comunidades presentaron dos respuestas en el tiempo frente a la perturbación generada por la forestación: una menor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales en el corto plazo (10 años de forestación) y una tendencia hacia la recuperación de las densidades en el largo plazo (20 años de forestación).

2) Acari, Symphyla e Isopoda. Para este grupo, por el contrario, sólo se observó una mayor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales en el largo plazo (20 años de forestación), no siendo evidente ninguna respuesta en las densidades de estos organismos en el corto plazo (10 años de forestación).

3) Pseudoescorpionida. Este taxón fue el único en presentar la misma tendencia pero diferente tiempo de respuesta según el sitio considerado. En Linera el tiempo de respuesta de la comunidad de Pseudoescorpionida fue menor, registrándose en el corto plazo (10 años de forestación) los cambios en la densidad poblacional. En UNLu,

por el contrario, los mismos cambios se observaron en el largo plazo, con 20 años de forestación.

En estos resultados se evidencia la importancia del tiempo en la expresión de las respuestas de las comunidades de la criptofauna frente a la perturbación representada por la forestación, coincidiendo con lo señalado por otros autores respecto del período de tiempo que requieren estos organismos para responder frente a cambios en el uso de la tierra (Ponge et al. 2003; Huhta & Ojala 2006).

## **CAPÍTULO 4**

### **RESULTADOS (PARTE 2) - ANÁLISIS DE REDES TRÓFICAS**

#### **4.1 LAS REDES TRÓFICAS EN EL SUELO**

Las redes tróficas son diagramas que representan las relaciones de alimentación entre las especies de una comunidad. En general, el análisis de estas redes se plantea en términos de “especies tróficas”: conjuntos de organismos que poseen exactamente las mismas presas y los mismos depredadores. Por lo tanto, cada especie trófica constituye un componente específico dentro de los ciclos de la materia y la energía, pudiendo representar a un conjunto de especies biológicas, a una sola especie biológica, o a un determinado estadio en el ciclo de vida de una o varias especies biológicas. Existen diferentes tipos de redes tróficas. Las más simples son las redes cualitativas de tipo binario, donde las especies que interactúan, presas y depredadores, se unen entre sí mediante flechas. Si bien este tipo de red permite visualizar fácilmente las relaciones entre las especies, no brinda información sobre la magnitud de las interacciones, y por lo tanto, sobre su importancia relativa. En este sentido y considerando que las interacciones cambian por lo menos estacionalmente y pueden presentar diferente intensidad, un paso importante para la mejor comprensión del sistema consiste en incluir los flujos de energía asociados a estas interacciones. Este ha sido el enfoque más utilizado en el análisis de las redes tróficas del suelo, debido a que los objetivos de investigación planteados para estos sistemas han estado principalmente orientados a comprender el rol de las comunidades edáficas en el proceso de descomposición de la materia orgánica y el ciclo de los nutrientes (Scheu 2002). En esta tesis se construyeron redes tróficas de tipo cualitativo pero se utilizó la

densidad de las especies tróficas como variable para cuantificar en forma relativa la importancia de las interacciones tróficas, analizando su variación entre ambientes y épocas del año para cada sitio considerado.

Sobre la base del análisis de las diferentes redes tróficas publicadas, Pimm et al. (1991) plantearon la existencia de patrones generales para la estructura de las redes tróficas, determinados por procesos biológicos simples y que pueden ser explicados por las restricciones propias de la dinámica poblacional, el flujo de energía y la biología animal. Algunos de estos patrones son: ausencia de ciclos; proporción promedio de depredadores tope, especies intermedias y especies basales constante; proporción promedio de conexiones tróficas constante; densidad de conexiones aproximadamente constante en redes con pocas especies y mayor en redes con muchas especies; número modal de niveles tróficos entre 3 y 4; baja frecuencia de omnivoría; complejidad limitada; baja frecuencia de compartimentación dentro de los hábitats; tendencia a una mayor cantidad de presas y menor cantidad de depredadores para las especies en los niveles tróficos superiores que para las especies en los niveles tróficos inferiores dentro de una misma red.

La importancia de describir estos patrones en la estructura de las redes tróficas se debe a su relación con los procesos y funciones en los ecosistemas y por lo tanto, con el comportamiento de los mismos frente a las perturbaciones. Algunos ejemplos de esta relación entre estructura y función son: la influencia de la complejidad y el número de niveles tróficos sobre la resiliencia; la importancia de la estructura de las redes tróficas en relación con la producción primaria y el ciclo de los nutrientes en los ecosistemas (Pimm 2002).

Si bien muchos trabajos han corroborado la generalidad de estos patrones, también se han observado excepciones. En este sentido, la mayor complejidad, el mayor número de niveles tróficos y la alta frecuencia de omnivoría observados en las

redes tróficas del suelo basadas en restos vegetales y detritos (ver capítulo 1), están relacionados con las características y dinámica propias de los sistemas subsidiados donde, a diferencia de lo que ocurre en los sistemas basados en herbivoría, el aporte de los recursos que constituyen la base de las redes tróficas es independiente del efecto de las especies presentes. Esto significa que la densidad de las especies detritívoras no influye significativamente sobre la abundancia de los detritos, pero sí sucede lo contrario: la disponibilidad de detritos influye sobre la densidad de las especies detritívoras; esto permite la existencia de una relación positiva entre complejidad y estabilidad. Por el contrario, en los sistemas con dinámica clásica de tipo Lotka-Volterra, como lo son las redes tróficas basadas en herbivoría, la densidad de los depredadores ejerce un efecto importante sobre la densidad de sus presas, generando una restricción dinámica para la complejidad en función de los requerimientos de estabilidad, la cual sería responsable del patrón  $C * S < k$  que se observa en la mayoría de esas redes (C = conectividad, S = número de especies, k = constante) según los trabajos clásicos de May (1973).

En este capítulo se analizará la estructura de las redes tróficas basadas en restos vegetales y detritos y su variación estacional en los pastizales y las plantaciones de *Eucalyptus* sp. de 10 y 20 años de antigüedad, con el objetivo de describir las diferencias observadas entre ambientes y los posibles efectos asociados a la forestación con *Eucalyptus* sp. Asimismo, se analizarán las características de estas redes tróficas en relación a los patrones generales descritos por Pimm et al. (1991) y las características particulares observadas en los sistemas «subsidiados».

## **4.2 CONSTRUCCIÓN DE LAS REDES TRÓFICAS BASADAS EN RESTOS VEGETALES Y DETRITOS**

A partir de la información taxonómica sobre los diferentes grupos de la criptofauna identificados y utilizando información bibliográfica referida a sus hábitos alimenticios (Apéndice I), se definieron ocho especies tróficas para los ambientes estudiados (Tabla 4.1). Las especies 1 a 6 forman parte del grupo de los descomponedores ya que se alimentan en diferente medida de restos vegetales, partículas de suelo, detritos, hongos y/o bacterias. Estos descomponedores, a su vez, pueden ser clasificados en descomponedores primarios o secundarios, según predominen en su dieta los restos vegetales y detritos o, por el contrario, los microorganismos. Sin embargo, esta clasificación solo constituye una separación conceptual dado que en realidad los organismos que conforman la criptofauna son consumidores generalistas que varían su dieta en función de la disponibilidad de los recursos, constituyendo, en el caso de los descomponedores, un único nivel trófico formado por un gradiente de especies con distintas preferencias alimenticias antes que distintos niveles tróficos (Scheu 2002). Las especies 7 y 8, por el contrario, constituyen dos niveles tróficos: el de los depredadores primarios y el de los depredadores secundarios. La especie 7 reúne a aquellos microartrópodos que se alimentan principalmente de otros microartrópodos de menor tamaño (especie 4) y que utilizan a los hongos como recurso alimenticio complementario, comportándose como omnívora al alimentarse en dos niveles tróficos diferentes. Por su parte, la especie 8 agrupa a diferentes taxones de la macrofauna que se alimentan de otros artrópodos y Oligochaeta de menor tamaño, incluidos los depredadores primarios. Esta especie también es omnívora y es una «especie tope» para la comunidad analizada, ya que

constituye el último nivel trófico al no existir dentro de la comunidad de la criptofauna otros organismos que se alimenten de ella.

De esta manera, en una primera etapa fueron definidas para los ambientes analizados y con el nivel de resolución taxonómica alcanzado, ocho especies tróficas pertenecientes a tres o cuatro niveles tróficos en la comunidad de la criptofauna: descomponedores primarios, descomponedores secundarios, depredadores primarios y depredadores secundarios.

En una siguiente etapa, estas especies se ordenaron en un diagrama de red trófica de acuerdo a sus relaciones de alimentación, en el que se incluyeron también los principales recursos que conforman la base de las redes tróficas en los suelos: los restos vegetales, las partículas de suelo y los detritos, así como también los hongos, que además de contribuir al proceso de descomposición de los restos vegetales y detritos constituyen el recurso principal de muchas de las especies mencionadas (Figura 4.1). Sin embargo, otros componentes de las redes tróficas del suelo no fueron incluidos por corresponder a escalas espacio-temporales menores, por ejemplo las bacterias y la microfauna (protozoos y nematodos) que se encuentran también asociados a los restos vegetales y detritos y contribuyen al proceso de descomposición del material orgánico en los suelos. Por lo tanto, en estas redes tróficas pueden observarse las transferencias de energía entre los hongos y sus consumidores pero no el canal de las bacterias. Este último está implícito en el esquema descrito a través de los microartrópodos depredadores que se alimentan de nemátodos en forma complementaria, así como a través de los descomponedores secundarios que consumen microorganismos asociados a los detritos (Pokarzhevskii et al. 2003).

Los restos vegetales y los detritos fueron considerados como diferentes fuentes de alimentación, dado que, si bien el proceso de descomposición puede ser entendido



como un continuo que comienza con la incorporación de restos vegetales -raíces y hojas muertas principalmente- y termina con la formación de la materia orgánica humificada, en este proceso pueden distinguirse diferentes etapas o estadios de descomposición del material orgánico. Los restos vegetales incorporados más recientemente al suelo constituyen un primer estadio en este proceso, mientras que los detritos constituyen un estadio más avanzado, que resulta de la degradación de los restos vegetales por la acción de los microorganismos y determinados grupos de la fauna edáfica.

En la red trófica descrita se pueden observar también los diferentes niveles tróficos antes mencionados y las conexiones (relaciones de alimentación entre los depredadores y sus presas así como entre los consumidores y sus recursos) representadas mediante diferentes tipos de flechas según se trate de conexiones de mayor intensidad correspondientes a fuentes principales de alimentación, o de conexiones de menor intensidad correspondientes a fuentes complementarias de alimentación.

En forma similar, se construyeron las redes tróficas para los diferentes ambientes estudiados en cada sitio y época del año, utilizando los datos estacionales de densidad de las especies y su promedio anual (Sección 4.3 y Apéndice II). El análisis de redes tróficas para estos ambientes se planteó en términos de: densidad de especies tróficas (Sección 4.3.1); número de especies tróficas (S), número de conexiones (L) y conectividad (C) (Sección 4.3.2); gráficos de superposición de nichos o grafos secundarios (Sección 4.3.3); índices de diversidad y similitud (Sección 4.3.4).

Tabla 4.1. Clasificación en especies tróficas de los taxones identificados en los suelos de los pastizales y las plantaciones de *Eucalyptus* sp. en los sitios estudiados. Recursos alimenticios y depredadores de cada especie trófica.

ESPECIES TRÓFICAS	TAXONES	RECURSOS ALIMENTICIOS	DEPREDADORES
1	Symphyla (Scolopendrellidae); Isopoda; Diplopoda; Diptera (Sciaridae).	Principalmente restos vegetales y en menor medida detritos.	Especie 8
2	Coleoptera (Scarabeidae, Cryptophagidae, Anthicidae, Phalacridae).	Detritos y hongos.	Especie 8
3	Diptera (Cecidomyiidae). Coleoptera (Scaphidiidae, Endomychidae, Corylophidae, Ptiliidae).	Hongos.	Especie 8
4	Collembola; Acari (Oribatida).	Principalmente detritos y los microorganismos asociados a ellos. Restos vegetales como recurso complementario.	Especies 7 y 8
5	Oligochaeta ( <i>A. caliginosa</i> , <i>A. rosea</i> , <i>A. trapezoides</i> , <i>M. dubius</i> , <i>M. phosphoreus</i> , <i>O. tyrtaeum</i> , <i>B. parvus</i> , <i>Eukerria</i> sp.).	Partículas de suelo y detritos.	Especie 8
6	Diptera (Chironomidae).	Partículas de suelo y los microorganismos asociados a ellas.	Especie 8
7	Acari (Mesostigmata, Prostigmata).	Principalmente Collembola y Acari (Oribatida). Hongos como recurso complementario.	Especie 8
8	Arachnida (Araneae); Chilopoda; Pseudoescorpionida; Coleoptera (Carabidae, Staphylinidae, Cucujidae, Pselaphidae, Histeridae).	Otros artrópodos y Oligochaeta (Especies 1 a 7).	-----

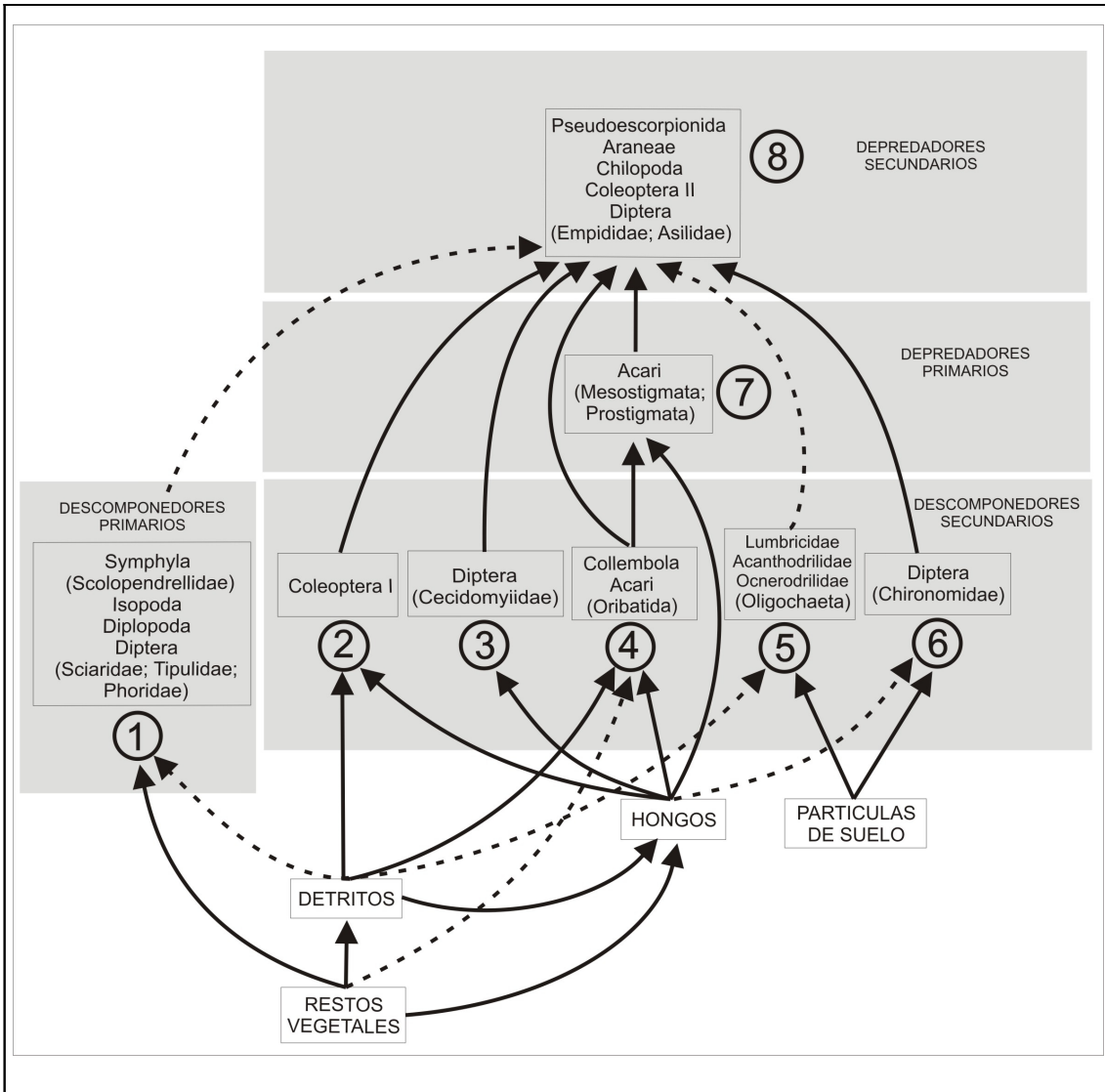


Figura 4.1. Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los suelos de los ambientes estudiados. Los números representan las especies tróficas identificadas. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación).

## **4.3 LAS REDES TRÓFICAS EN LOS SISTEMAS ESTUDIADOS**

### **4.3.1 Densidad de especies tróficas**

Las densidades de las especies tróficas presentan variación estacional tanto en UNLu como en Linera (Apéndice II); no obstante las variaciones no presentan un patrón temporal discernible. Por el contrario, las diferencias entre ambientes parecen ser consistentes a pesar de la variación temporal. Dicha variación es lógica dado que en las distintas épocas del año existen diferencias entre los ambientes en cuanto a la calidad del hábitat para las especies tróficas consideradas (disponibilidad de recursos, microclima, etc.), así como diferencias a nivel de especie en la composición y abundancia relativa de los taxones y variaciones de densidad debidas a los ciclos de vida de los organismos.

Al realizar el análisis comparativo entre sitios y tipos de vegetación se utilizaron redes con datos de densidad promedio (Figuras 4.2 y 4.3, Apéndice IV), incorporando la variabilidad estacional en las barras de error. De esta forma se pueden analizar los cambios debidos a la vegetación y el sitio como describiremos a continuación.

En Linera se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad de las especies 2, 3, 5, 6 y 8 (Figura 4.2), mientras que en UNLu se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad de las especies 1, 2, 3, 4, 5 y 8 (Figura 4.3).

La densidad de los descomponedores primarios (especie 1) resultó mayor en E20 que en P y E10 en UNLu, sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre E10 y P en ninguno de los sitios analizados. Dado que esta especie se alimenta principalmente de restos vegetales, la mayor densidad registrada en la plantación más antigua podría estar relacionada con la calidad (relación C/N), disponibilidad y/o distribución de los restos vegetales en este ambiente. Además, la ausencia de

diferencias entre E10 y P indica que el cambio en la densidad de este grupo de descomponedores constituye una respuesta a largo plazo de la comunidad de la criptofauna.

Respecto de los coleópteros fungívoros y detritívoros (especie 2), en ambos sitios se observó una mayor densidad en P que en E10, sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre E20 y P en UNLu. Considerando que esta especie trófica pertenece a los descomponedores secundarios, las diferencias observadas podrían atribuirse a cambios en la cantidad y/o disponibilidad de los detritos, así como en las poblaciones de hongos asociados a ellos. También podrían ser importantes las diferencias entre ambientes respecto de aquellas condiciones ambientales que afectan a los coleópteros en particular, como se indicó en el capítulo 3. Por otra parte, la ausencia de diferencias entre E20 y P en UNLu constituye un indicador de la recuperación en el largo plazo de la comunidad de Coleoptera y/o de la especie 2 como grupo funcional de alimentación.

La densidad de los Diptera y Coleoptera fungívoros (especie 3) resultó mayor en P que en las plantaciones de eucaliptos en ambos sitios, de forma similar a lo descrito para la especie 2. Sin embargo, en este caso no se observó una recuperación de la densidad en el largo plazo. Dada la forma de alimentación de esta especie, la variación entre ambientes podría deberse también a cambios en la cantidad y/o disponibilidad de los detritos, pero principalmente a cambios en las poblaciones de hongos asociados a ellos. La ausencia de una recuperación en la densidad poblacional de esta especie trófica en E20 indica que se trata de un grupo particularmente sensible a la perturbación analizada.

En la densidad de Oligochaeta (especie 5) se observó una respuesta similar a la presentada por los coleópteros fungívoros y detritívoros (especie 2), observándose valores mayores en P que en E10 para ambos sitios. También para Oligochaeta los

resultados obtenidos pueden ser analizados en términos de diferencias entre ambientes en cuanto a la cantidad y/o disponibilidad de los detritos, así como diferencias en las condiciones ambientales que influyen sobre este taxón. La recuperación en la densidad poblacional de esta especie trófica a largo plazo se evidencia en los mayores valores registrados en E20 frente a E10 en UNLu, aunque estos valores son todavía inferiores a los de P.

Tanto para Acari (Oribatida) y Collembola (especie 4), como para Diptera (especie 6), se observaron diferentes resultados según el sitio considerado. En UNLu la densidad de la especie 4 fue mayor en las plantaciones que en el pastizal de referencia y no se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad de la especie 6. Por el contrario, en Linera la densidad de la especie 6 fue mayor en E10 que en P y no se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad de la especie 4. A pesar de las diferencias mencionadas, estos resultados resultan en cierto sentido similares, ya que en ambos casos se trata de especies de descomponedores secundarios que presentan mayores densidades en las plantaciones frente a los pastizales. En este sentido, la mayor densidad en las plantaciones podría atribuirse a una mayor cantidad y/o disponibilidad de los detritos y de las poblaciones de microorganismos asociados a ellos. En el caso particular de la especie 6, formada por un solo taxón (Chironomidae), también podrían ser importantes las condiciones ambientales específicas que influyen sobre este grupo de la criptofauna, por ejemplo el contenido de humedad de los suelos.

En cuanto a la densidad de los depredadores secundarios (especie 8), también se observaron diferentes resultados según el sitio. En UNLu la densidad de esta especie fue mayor en E20 que en E10, mientras que en Linera su densidad fue mayor en P que en E10. Dado que la especie 8 reúne a diferentes taxones de la criptofauna de hábitos depredadores y que es además una especie tope, estas diferencias entre

ambientes pueden ser analizadas en función de los cambios en la disponibilidad de las presas. De esta manera, la mayor densidad observada en E20 frente a E10 en UNLU podría ser consecuencia de la mayor densidad en ese ambiente de descomponedores primarios (especie 1) y/o de Oligochaeta (especie 5). Esto podría indicar que, para el sistema analizado, estos grupos de descomponedores de la macrofauna no son sólo una fuente complementaria de alimentación, sino que constituyen un recurso importante para los depredadores tope. En Linera, por el contrario, la mayor densidad de depredadores tope en P sería consecuencia de la mayor densidad de Diptera y Coleoptera (especies 2 y 3) y/o de Oligochaeta (especie 5). Por otra parte, si bien las condiciones microclimáticas y la oferta de refugios son factores que también influyen sobre la densidad de los depredadores tope, resulta difícil explicar en base a estos factores las distintas respuestas observadas en la densidad de los depredadores en función del ambiente entre UNLU y Linera.

Finalmente, no se observaron diferencias significativas entre ambientes en la densidad de los microartrópodos depredadores (especie 7) en ninguno de los sitios analizados. Este grupo, por tratarse de depredadores primarios, está regulado tanto por la disponibilidad de las presas (especie 4 y hongos) como por el efecto de los depredadores de orden superior (especie 8). En este sentido, la ausencia de diferencias entre ambientes indica la existencia de algún tipo de compensación entre esos factores.

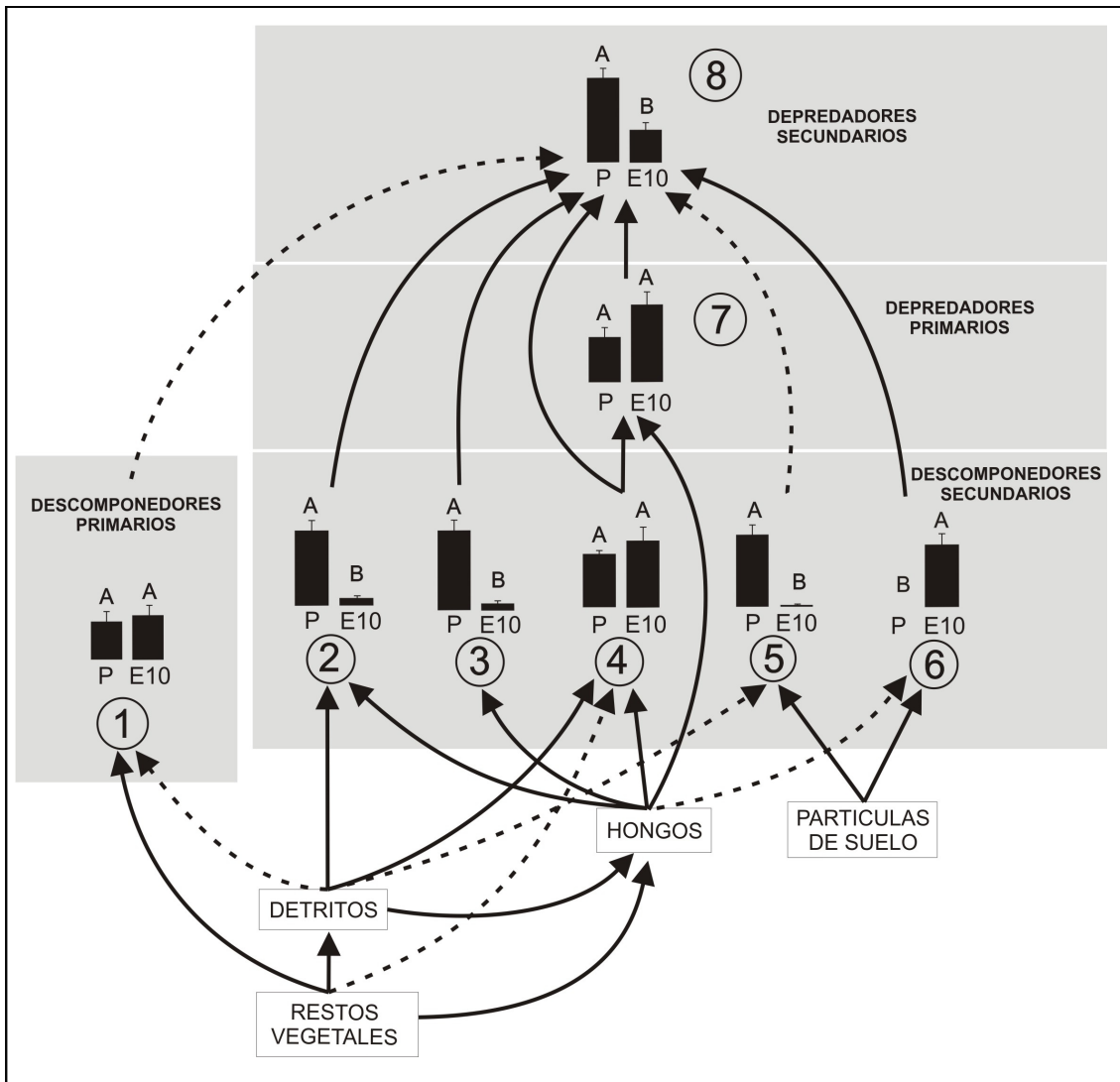


Figura 4.2. Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en Linera. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas (promedio anual) + error estándar de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año. Letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes en la densidad promedio anual ( $\text{ind}/\text{m}^2$ ) de las especies tróficas ( $p < 0.01$ ). En el promedio anual de la densidad de las especies 4 y 7 no se incluyeron los muestreos de otoño, tanto en P como en E10, por falta de datos en P.



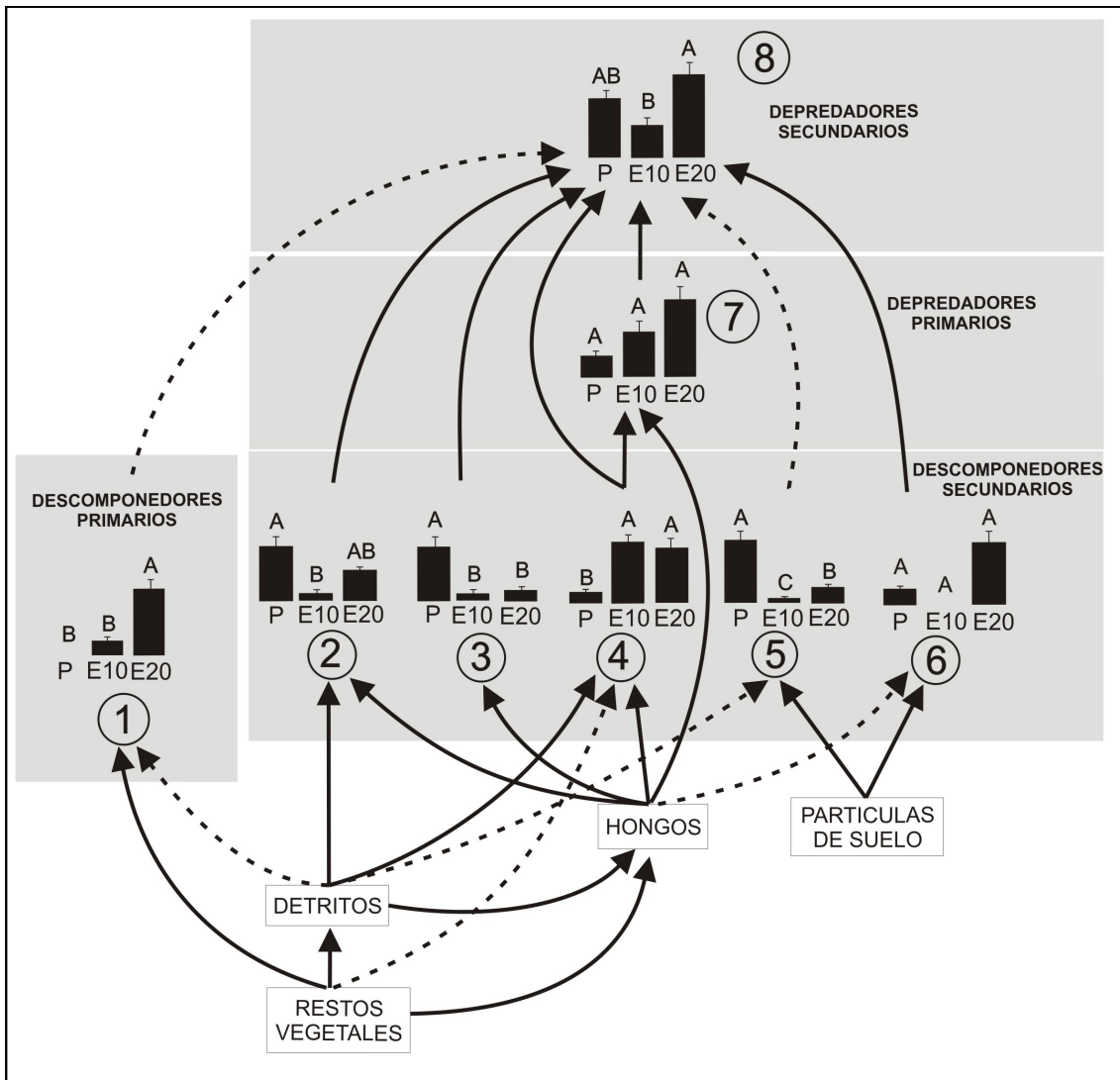


Figura 4.3. Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en UNLu. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años, E20= *Eucalyptus* sp. de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas (promedio anual) + error estándar de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año. Letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes en la densidad (ind/m<sup>2</sup>) de las especies tróficas ( $p < 0.01$ ).

### 4.3.2 Número de especies tróficas, número de conexiones y conectividad de las redes tróficas

No se observaron diferencias significativas (ANOVA no paramétrico) entre ambientes en el número de conexiones (L), el número de especies (S) y la conectividad (C) de las redes tróficas en ninguno de los sitios estudiados. Sin embargo, en ambos sitios se observó una mayor dispersión en las tres variables analizadas (L, S y C) en E10 que en P y E20 (Tabla 4.2 y Figura 4.4), lo cual apoya la hipótesis de que E10 constituye un ambiente de transición con mayor variabilidad y menor estabilidad que P y E20.

SITIO	AMBIENTE	ÉPOCA	Nº de conexiones (L)	Nº de especies (S)	Conectividad (C)
Linera	Pastizal	Invierno	18	10	0.40
		Primavera	21	11	0.38
		Verano	24	12	0.36
		Otoño	12	8	0.43
	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años	Invierno	24	12	0.36
		Primavera	19	10	0.42
		Verano	19	10	0.42
		Otoño	6	6	0.40
UNLu	Pastizal	Invierno	21	11	0.38
		Primavera	18	10	0.40
		Verano	21	11	0.38
		Otoño	24	12	0.36
	<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años	Invierno	21	11	0.38
		Primavera	21	11	0.38
		Verano	13	8	0.46
		Otoño	16	9	0.44
	<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años	Invierno	22	11	0.40
		Primavera	22	11	0.40
		Verano	19	10	0.42
		Otoño	19	10	0.42

Tabla 4.2. Número de conexiones (L), número de especies tróficas (S) y conectividad (C) de las redes tróficas estacionales en los ambientes de Linera y UNLu. En Linera no se consideraron las especies 4 y 7 por falta de datos.

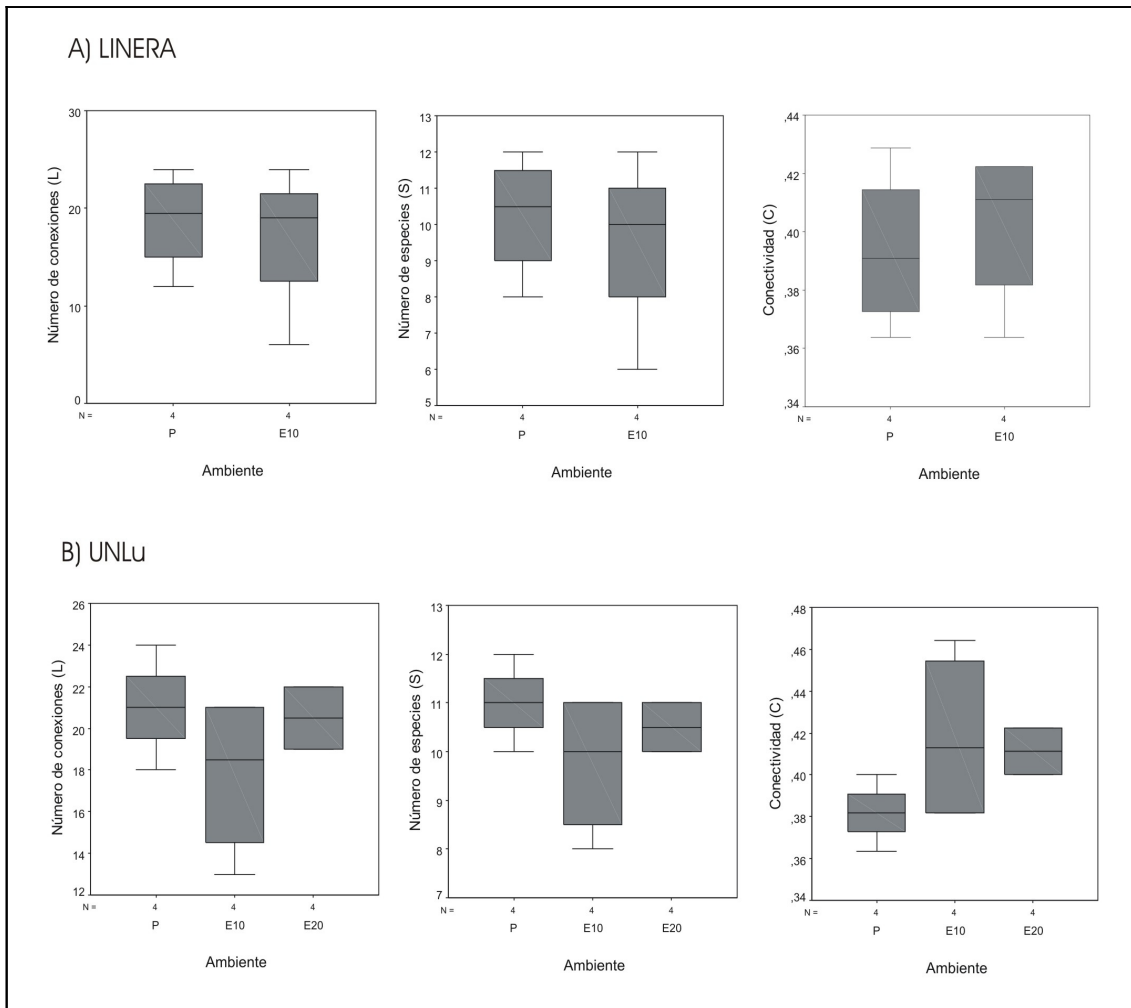


Figura 4.4. Mediana, cuartiles y valores extremos para las variables: número de conexiones (L), número de especies tróficas (S) y conectividad (C) de las redes tróficas de los ambientes estudiados en Linera y UNLu. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años, E20= *Eucalyptus* sp. de 20 años.

### 4.3.3 Gráficos de superposición de nichos (Grafos secundarios)

El análisis de los gráficos de superposición de nichos para las redes tróficas de los ambientes estudiados permitió verificar la existencia de circuitos rígidos de tipo triangular en la disposición de las relaciones de superposición de consumo (Figura 4.5). De esta manera, todos los subgráficos que se pueden generar a partir de estos gráficos contienen circuitos triangulares, excepto aquellos que incluyen a la especie 8. Por lo tanto, considerando que este tipo de gráficos “triangulados”, con una estructura física y matemáticamente rígida, se asocian con redes tróficas de configuraciones

estables (Pimm 1988), los resultados obtenidos constituyen una evidencia de la estabilidad de los sistemas estudiados.

Por otra parte, se observaron diferencias entre ambientes al analizar las variaciones temporales en las relaciones de superposición de consumo, a través de los gráficos estacionales de superposición de nichos (Apéndice III). Tanto en UNLu como en Linera las relaciones de superposición son más numerosas en los pastizales, donde se observa además una mayor proporción de interacciones fuertes y no parece haber evidencia de compartimentación, estando las especies conectadas entre sí durante las cuatro épocas del año analizadas. En las plantaciones, por el contrario, las interacciones débiles son más frecuentes y la superposición de consumo menor que en los pastizales, sobre todo en determinadas épocas del año, como por ejemplo verano y otoño en E10 UNLu, otoño en E20 UNLu y primavera, verano y otoño en E10 Linera. En las plantaciones de 10 años incluso se observa cierto grado de compartimentación, que se evidencia en el aislamiento de algunas especies, como sucede con la especie 8 durante el verano en UNLu, o a través de la existencia de grupos aislados de especies, por ejemplo los dos grupos que se observan durante el otoño en Linera (especies 7 y 8; especie 1).

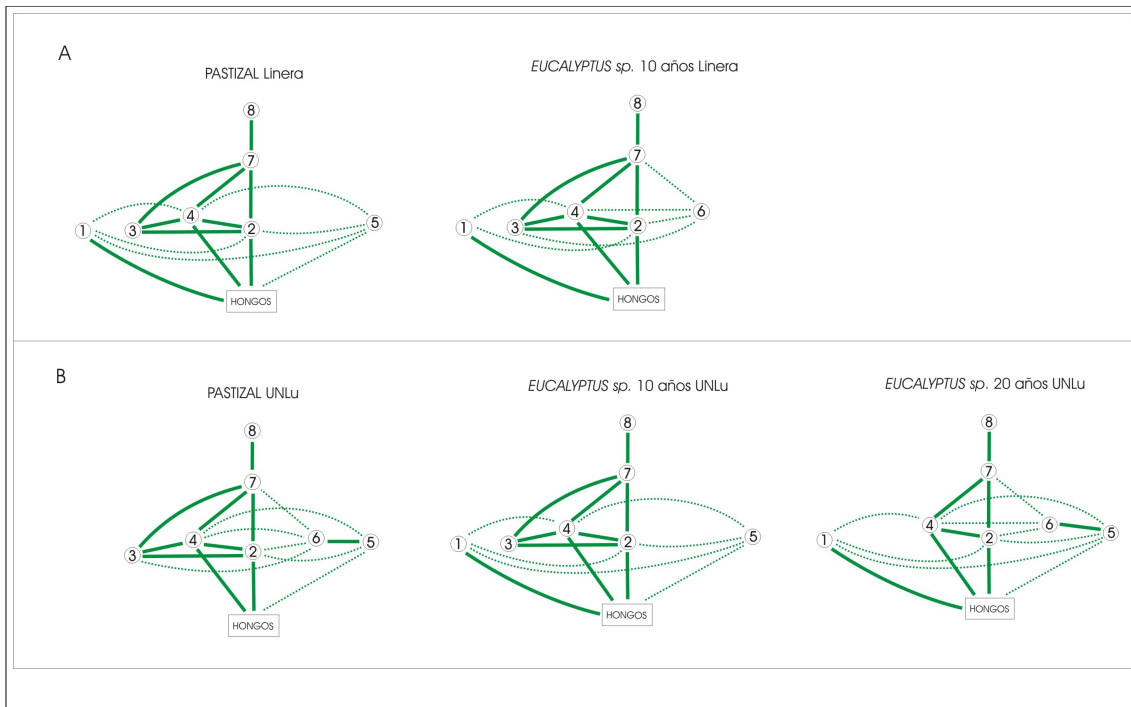


Figura 4.5. Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas anuales para los ambientes estudiados en Linera (A) y UNLu (B). P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años, E20= *Eucalyptus* sp. de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representarían fuentes complementarias de alimentación para las especies.

### 4.3.4 Índices de diversidad, similitud y diferencia

#### Índice de diversidad de Shannon (H)

En ambos sitios el índice de Shannon resultó significativamente menor en E10 que en P, y no se observaron diferencias entre E20 y P en UNLu (Figura 4.6). Estos resultados, en forma similar a lo analizado para la conectividad, el número de conexiones y en número de especies tróficas (Sección 4.3.2), apoyan la hipótesis de que E10 constituye un ambiente de transición con mayor variabilidad y menor estabilidad que P y E20. Sin embargo, en este caso no se observan diferencias significativas entre E10 y E20 en UNLu.

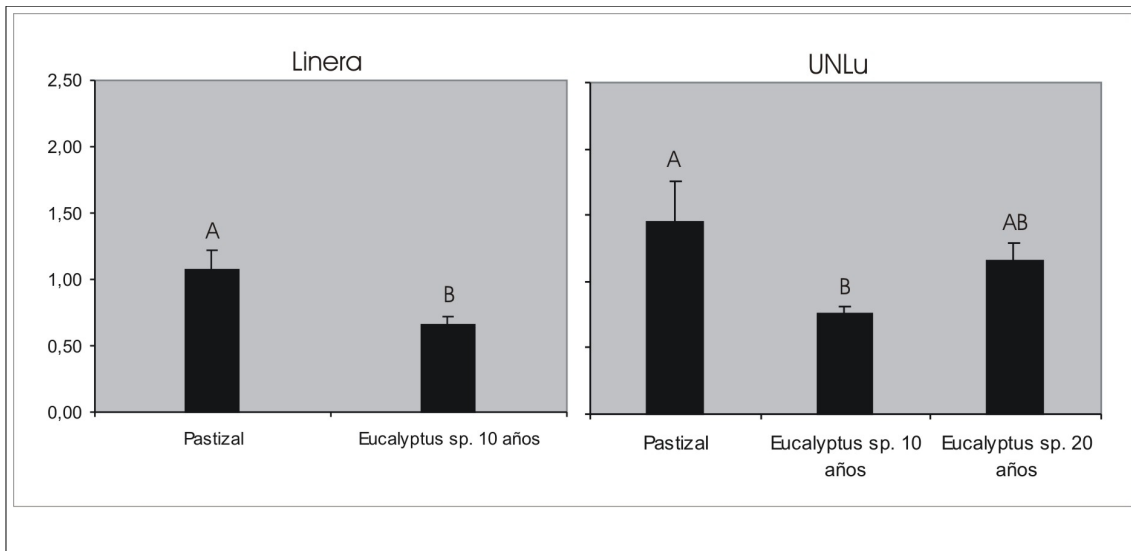


Figura 4.6. Índice de diversidad de Shannon para los ambientes y sitios estudiados. Letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes para cada sitio ( $p=0.06$  en UNLu y  $p<0.01$  en Linera).

#### Índices de similitud y de diferencia

Tanto en UNLu como en Linera, los índices cualitativos de similitud de Jaccard permitieron separar a las comunidades de los pastizales de las comunidades de las plantaciones, a través del análisis de conglomerados. En Linera se identificaron dos grupos, uno correspondiente a las comunidades de P y el otro a las comunidades de E10 (Figura 4.7). En forma similar, en UNLu se identificaron tres grupos: el primero conformado por todas las comunidades de P, el segundo por las comunidades de invierno y primavera de E10 y E20 y el tercero por las comunidades de verano y otoño de E10 y E20 (Figura 4.8). De esta manera, los resultados obtenidos indican que las comunidades de la criptofauna en las plantaciones de eucaliptos son diferentes en cuanto a composición de especies de las comunidades encontradas en los pastizales de referencia. Además, en las plantaciones en UNLu se observó también un efecto estacional sobre la composición de especies, dado que las comunidades de esos ambientes se separaron en dos grupos de acuerdo a las épocas del año: las comunidades de invierno y primavera en un grupo y las comunidades de verano y

otoño en el otro; entonces, en las plantaciones de eucaliptos, el efecto estacional predominó sobre el efecto de la antigüedad de la plantación. Por el contrario, al utilizar los índices cuantitativos de diferencia Jaccard se obtuvieron resultados diferentes, dado que tanto en UNLu como en Linera se observaron similitudes entre las comunidades de P y E10 en los análisis de conglomerados. En este caso se identificaron dos grupos conformados tanto por comunidades de P como de E10, e incluyendo también comunidades de E20 en el caso de UNLu, aunque estas últimas parecen ser más semejantes entre sí que con el resto de las comunidades (Figuras 4.9 y 4.10). Por lo tanto, si bien en cuanto a la composición de especies parece observarse una clara diferenciación entre las comunidades de los pastizales y las plantaciones, al incluir la densidad de las especies en el análisis aparecen similitudes entre las comunidades de P y E10, lo que indica una vez más que este ambiente constituye una situación de transición, similar a E20 en cuanto a composición de especies y similar al pastizal respecto de la densidad de especies.

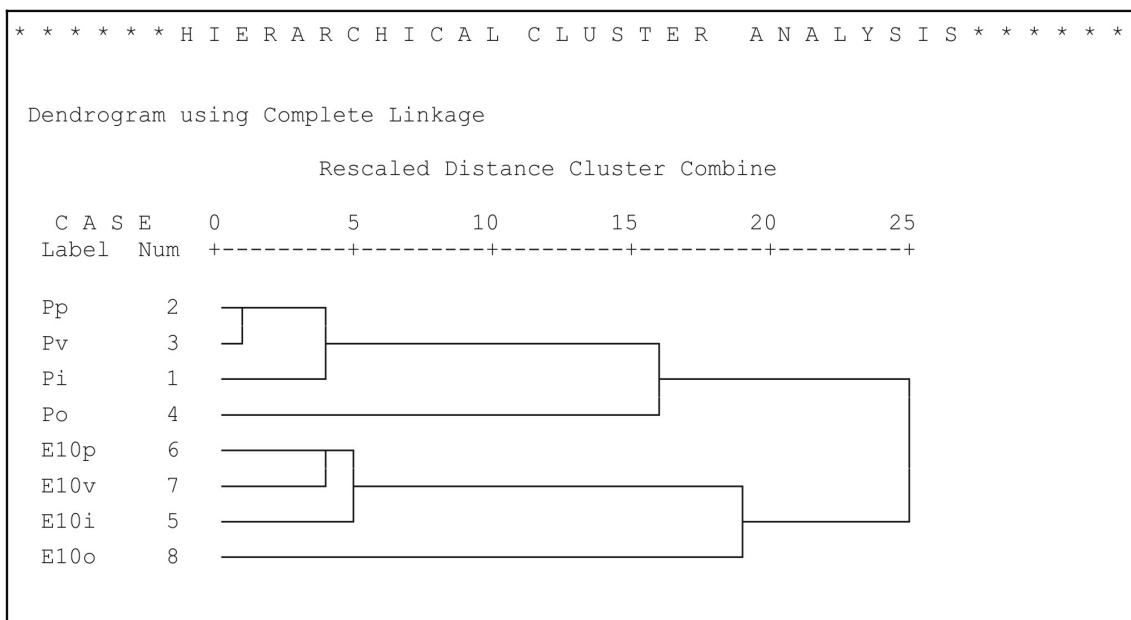


Figura 4.7. Análisis de conglomerados utilizando como variable el índice cualitativo de similitud de Jaccard para cada ambiente y época del año en Linera. P: Pastizal y E10: *Eucalyptus* sp. de 10 años. i: invierno; p: primavera; v: verano y o: otoño.

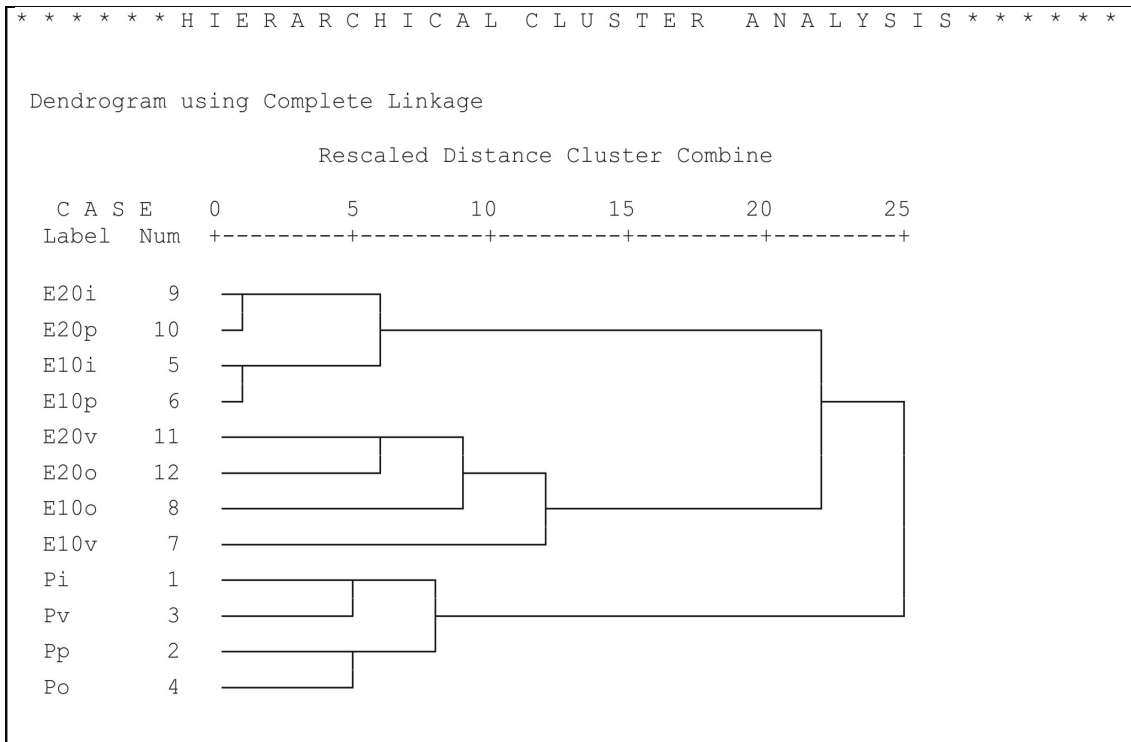


Figura 4.8. Análisis de conglomerados utilizando como variable el índice cualitativo de similitud de Jaccard para cada ambiente y época del año en UNLu. P: Pastizal, E10: *Eucalyptus* sp. de 10 años y E20: *Eucalyptus* sp. de 20 años. i: invierno; p: primavera; v: verano y o: otoño.

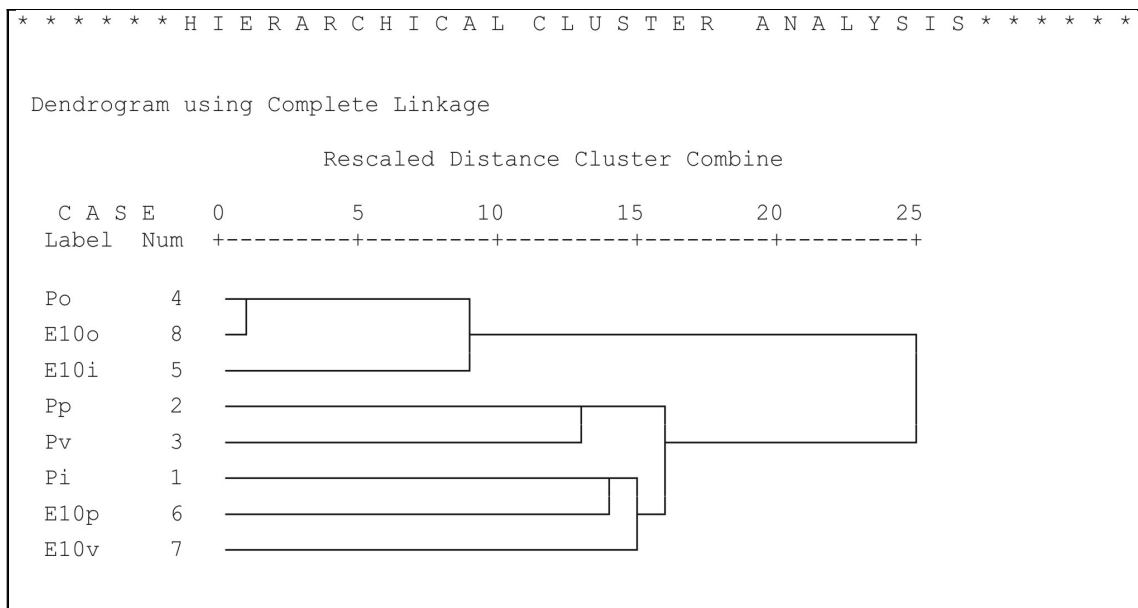


Figura 4.9. Análisis de conglomerados utilizando como variable el índice cuantitativo de diferencia de Jaccard para cada ambiente y época del año en Linera. P: Pastizal y E10: *Eucalyptus* sp. de 10 años. i: invierno; p: primavera; v: verano y o: otoño.



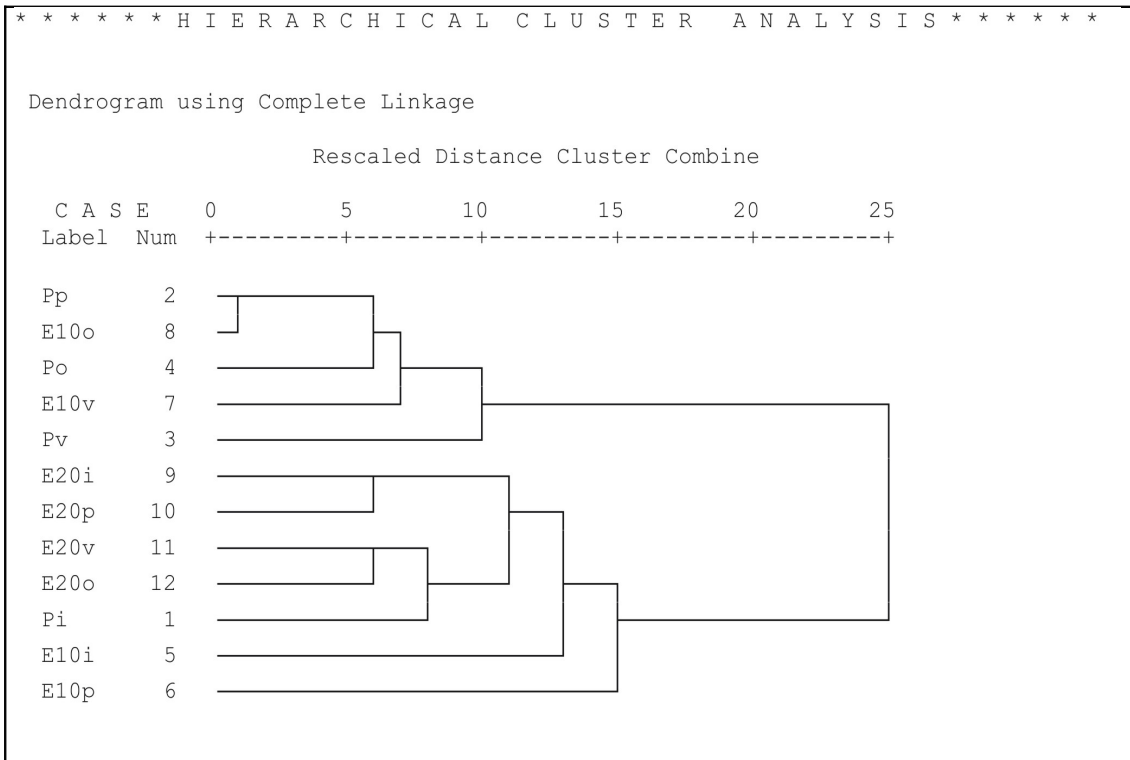


Figura 4.10. Análisis de conglomerados utilizando como variable el índice cuantitativo de diferencia de Jaccard para cada ambiente y época del año en UNLu. P: Pastizal, E10: *Eucalyptus* sp. de 10 años y E20: *Eucalyptus* sp. de 20 años. i: invierno; p: primavera; v: verano y o: otoño.

## SÍNTESIS Y DISCUSIÓN

### **Construcción de las redes tróficas basadas en restos vegetales y detritos**

Se describieron las redes tróficas del suelo basadas en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados: dos plantaciones de *Eucalyptus* sp. de 10 y 20 años de antigüedad y un pastizal de referencia en UNLu; una plantación de *Eucalyptus* sp. de 10 años de antigüedad y un pastizal de referencia en Linera.

En estas redes tróficas se observó una mayor cantidad de especies tróficas pertenecientes a los descomponedores secundarios (especies 2 a 6) que a los descomponedores primarios (especie 1). Estos resultados pueden ser interpretados en función de las características de los sistemas bajo estudio antes de la perturbación: la mayor parte de la producción primaria en los pastizales ocurre bajo la superficie por el crecimiento de las raíces, constituyendo un recurso de alta calidad que es rápidamente degradado por los microorganismos (Elliott et al. 1988; Stanton 1988) y determinando una escasa acumulación de restos vegetales en superficie. Por este motivo no resulta extraña la mayor importancia de los descomponedores secundarios frente a los descomponedores primarios en estos sistemas. Sin embargo, las diferencias que se generan a partir de la forestación en cuanto a la cantidad, calidad y distribución espacial de los recursos entre las plantaciones de eucaliptos y los pastizales determinan cambios en la importancia relativa de los descomponedores primarios y secundarios entre ambientes.

El número de niveles tróficos observado en las redes tróficas se encontró dentro de los valores esperados según la teoría clásica de redes tróficas (May 1972; Cohen 1978; Yodzis 1981; Pimm 1982; Briand 1983; Cohen & Briand 1984; Briand & Cohen 1984; Cohen et al. 1990; Pimm et al. 1991; Martinez 1992). Sin embargo, y de acuerdo

a los objetivos planteados en esta tesis, sólo se han incluido en las descripciones de las redes tróficas a los organismos de la meso y macrofauna y a sus fuentes primarias de alimentación: partículas de suelo, detritos, restos vegetales y hongos. Las bacterias y la microfauna (protozoos y nematodos) fueron explícitamente excluidas del análisis por formar parte de otro canal de transferencia de energía (Scheu 2002; Moore et al. 2005) perteneciente a una escala espacio temporal diferente (Pokarzhevskii et al. 2003), para el cual no se cuenta con información cualitativa o cuantitativa que permita inferir su participación en las redes tróficas de los ambientes estudiados. Teniendo en cuenta que la incorporación de estos organismos incrementaría la complejidad y el número de niveles tróficos en las redes analizadas, considero que los resultados obtenidos coinciden más en este aspecto con lo señalado por diversos autores respecto del mayor número de niveles tróficos y la mayor complejidad observada en los sistemas que dependen energéticamente de los detritos en los suelos (Polis 1991; Pimm et al. 1991; Moore et al. 2004). En este sentido, Hunt et al. (1987) en su descripción de las redes tróficas de detritos para suelos de pastizal incluyeron doce grupos de la micro y mesofauna distribuidos en ocho niveles tróficos, planteando la similitud que existe entre esa red y aquellas presentadas por otros autores para ambientes similares de pastizal. Asimismo, en las redes tróficas de detritos descrita por Polis (1991) para suelos de desierto también se observó una alta complejidad, con cadenas de cuatro a cinco conexiones, es decir, cinco a seis niveles tróficos.

Por otra parte, en las redes tróficas analizadas en esta tesis se observó la presencia de dos especies omnívoras (especies 7 y 8), definiendo la omnivoría como la alimentación a partir de recursos pertenecientes a diferentes niveles tróficos. Estas especies se alimentan de diferentes recursos dentro de la misma cadena trófica en los ambientes estudiados, lo que podría condicionar la estabilidad en el caso de sistemas

con dinámicas clásicas tipo Lotka-Volterra (Pimm 2002). Sin embargo, las redes tróficas basadas en detritos constituyen sistemas subsidiados con una dinámica particular (Capítulo 1), en los cuales la presencia de omnivoría no afecta la estabilidad. Estos sistemas constituyen una de las excepciones al patrón general de baja omnivoría, descrito por la teoría clásica de redes tróficas (Pimm 2002). En este sentido, nuestros resultados coinciden con las referencias bibliográficas (Hunt et al. 1987; Polis 1991) que mencionan la alta frecuencia de omnivoría en las redes tróficas basadas en detritos.

### **Densidad de especies tróficas**

El análisis de las variaciones en la densidad de las especies tróficas entre los pastizales y las plantaciones de eucaliptos permitió identificar diferentes tendencias de cambio, observándose en todos los casos variaciones más marcadas en la densidad de los descomponedores (especies 1 a 6) que en la densidad de los depredadores (especies 7 y 8). Esta mayor variación en la densidad de los descomponedores reflejaría la estrecha relación que existe entre este grupo funcional y los recursos de base constituidos por los restos vegetales y detritos. En este sentido, y siguiendo el enfoque de redes tróficas utilizado en este capítulo, la disponibilidad de los recursos de base puede interpretarse como una de las fuerzas determinantes de la estructura de las redes tróficas: el control denominado «bottom-up» (Scheu 2002). De esta manera, tanto el incremento en los aportes de restos vegetales como consecuencia de una mayor productividad primaria, como el incremento en las poblaciones microbianas en el suelo, por ejemplo a través de la fertilización, se traducen en incrementos en la densidad de sus consumidores, los descomponedores primarios y secundarios (Cole et al. 2005; Cole et al. 2008; Doblas Miranda et al. 2009). Por otra parte, la calidad de

los recursos en la superficie y la rizosfera también ejercen una fuerte influencia sobre la densidad de los descomponedores, tanto en forma directa (Doblas Miranda et al. 2009) como a través de su influencia sobre las poblaciones microbianas (Moore et al. 2004; Moore et al. 2005). Por lo tanto, la sensibilidad observada en este grupo funcional es producto de las diferencias entre los ambientes estudiados en cuanto a la calidad y cantidad de los aportes vegetales (hojarasca o broza), así como en la calidad de los recursos en la rizosfera.

En cuanto al sentido de los cambios, se observó una tendencia en el largo plazo hacia aumentos en la densidad de los descomponedores primarios (especie 1) en las plantaciones, mientras que para la mayor parte de los descomponedores secundarios (especies 2, 3 y 5) se observó la tendencia contraria, con densidades menores en las plantaciones que en los pastizales. Considero que estas diferencias en la respuesta de los descomponedores son consecuencia de diferencias en la calidad y la distribución vertical de los recursos entre los pastizales y las plantaciones: la menor calidad de los restos vegetales (alta relación C/N) y la acumulación de hojarasca sobre la superficie del suelo en las plantaciones constituye un nuevo recurso que favorece a los descomponedores primarios de hábitos epigeos, como es el caso de organismos de la macrofauna que conforman la especie 1. Por el contrario, la modificación de los recursos característicos del pastizal y su reemplazo por otros de menor calidad, tanto a nivel de superficie como en la rizosfera (raíces de eucaliptos vs. raíces de gramíneas u otras especies herbáceas de pastizal), resultan menos favorables para los descomponedores secundarios típicos del pastizal: Coleoptera fungívoros y detritívoros (especie 2), Diptera y Coleoptera fungívoros (especie 3) y Oligochaeta (especie 5).

Por otra parte, se observó una menor variación en los descomponedores secundarios que en los primarios: tres especies tróficas de un total de cinco

presentaron diferentes densidades entre los ambientes estudiados. Estos resultados indican que los descomponedores secundarios presentan una mayor estabilidad estructural que los descomponedores primarios, es decir, que como conjunto tienen menos variabilidad. Probablemente esto se debe a que pueden recibir la energía a través de varios caminos alternativos y a que su acceso a los recursos está mediado por los hongos, que son los primeros en procesar los detritos que ingresan; de esta forma pueden amortiguar las fluctuaciones en la entrada de materia orgánica fresca.

En cuanto al grupo funcional de los depredadores, los efectos del incremento en los recursos de base pueden transferirse hacia los niveles tróficos superiores (Chen & Wise 1999; Cole et al. 2005), generando también aumentos en la densidad de estas especies tróficas en función de la disponibilidad de las presas. Sin embargo, en los resultados no parece observarse una tendencia clara de cambio en la densidad de este grupo funcional. Este efecto de amortiguación no tiene en este contexto una explicación clara.

Finalmente, para todas las especies analizadas, excepto para las especies 4 y 6, se obtuvieron resultados consistentes, observándose la misma tendencia de cambio en la densidad tanto en UNLu como en Linera. Por lo tanto, considero que el agrupamiento de los organismos de la criptofauna en especies tróficas y la cuantificación de las variaciones en sus densidades poblacionales, pueden constituir una herramienta apropiada para la evaluación de los impactos generados sobre estas comunidades como consecuencia de la perturbación del ambiente edáfico.

## **Número de especies tróficas, número de conexiones y conectividad de las redes tróficas**

La ausencia de diferencias significativas entre ambientes en el número de conexiones (L), el número de especies (S) y la conectividad (C) de las redes tróficas indica que la estructura general de las redes tróficas estudiadas no sufrió cambios frente a la perturbación generada por la forestación con eucaliptos en los ambientes estudiados. Por otra parte, sí se observó una mayor dispersión de estas variables utilizadas para caracterizar la estructura de las redes tróficas (L, S y C) en E10 que en P y E20, apoyando la hipótesis de que E10 constituye un ambiente de transición con mayor variabilidad y menor estabilidad que P y E20.

A pesar de que la estructura general de las redes tróficas estudiadas no se modificó frente a la perturbación analizada, sí se observaron cambios en aquellas características topológicas más relacionadas con los flujos de energía: las abundancias relativas de las especies tróficas (Sección 4.3.1). Por lo tanto, estos resultados apoyan la hipótesis de que la estructura de las redes tróficas es robusta frente a las perturbaciones asociadas al uso de las tierras y responde a determinantes más generales, como por ejemplo el clima y el tipo de suelos, mientras que los flujos de energía de las redes tróficas sí varían frente a cambios en el uso de las tierras (Caswell 2005). En este sentido, los resultados de esta tesis constituyen una evidencia de la importancia de la aproximación energética en el estudio de las redes tróficas como una manera de evaluar los impactos generados por la utilización y manejo de los ecosistemas.

## **Gráficos de superposición de nichos o grafos secundarios**

El análisis de los gráficos de superposición de nichos permitió identificar diferencias entre los ambientes estudiados en cuanto a las relaciones de consumo: en los pastizales la superposición es mayor, con una proporción más alta de interacciones fuertes y la permanencia de las conexiones durante todo el año; en las plantaciones, por el contrario, la superposición de consumo es menor, las interacciones débiles son más frecuentes, y hay cierto grado de compartimentación en las plantaciones de 10 años.

La alta conectividad de estos gráficos de superposición de nichos indica la existencia de una competencia posiblemente intensa, a menos que los recursos sean muy abundantes (Pimm 2002). En este sentido, la simplificación de los flujos energéticos de mayor intensidad observada en E20U y su concentración en una menor cantidad de caminos implican una relajación de la competencia entre las especies tróficas, posiblemente por un aumento en los recursos disponibles.

Por otra parte, la existencia de circuitos principalmente triangulares en todas las redes tróficas analizadas, tanto en los pastizales como en las plantaciones, constituyen una evidencia de la estabilidad de sus configuraciones (Pimm 1988), característica que se observó incluso en las plantaciones de menor antigüedad.

## **Índices de diversidad, similitud y diferencia**

En los dos sitios estudiados se observó una menor diversidad (H) en las plantaciones de 10 años de antigüedad que en los pastizales. Por otra parte, utilizando los análisis de conglomerados sobre la base de índices cualitativos de similitud y cuantitativos de diferencia, se observó que E10 presenta semejanzas tanto con P



como con E20. Cuando se analiza la similitud entre estos ambientes en función de la abundancia relativa de las especies, E10 resulta más parecido a P; mientras que cuando este análisis se realiza utilizando la composición de especies se obtiene el resultado contrario: E10 es más parecido a E20 que a P. Estos resultados, en forma similar a los presentados en la Sección 4.3.2, apoyan la hipótesis de que las plantaciones con 10 años de forestación son ambientes de transición, dado que presentan una menor diversidad que el resto de los ambientes, así como cierto grado de similitud tanto con el pastizal de referencia como con la plantación de mayor antigüedad.

## CAPÍTULO 5

### CONCLUSIONES

- 1) **Los ambientes estudiados - pastizales y plantaciones de *Eucalyptus* sp. de 10 y 20 años de antigüedad - presentan diferencias en la densidad de la mayoría de los taxones que conforman las comunidades de la criptofauna del suelo y la hojarasca.**

De los 11 taxones considerados en esta tesis, ocho presentan diferente densidad entre los ambientes estudiados: Oligochaeta, Coleoptera, Acari, Symphyla, Isopoda, Pseudoescorpionida, Collembola y Diplopoda, mientras que tres presentan densidades similares en los pastizales y las plantaciones: Chilopoda, Diptera y Araneae.

- 2) **Las diferencias entre ambientes en la densidad de los taxones de la criptofauna dependen de la edad de las plantaciones, observándose distintas tendencias de cambio en función del tiempo transcurrido desde la forestación.**

Oligochaeta y Coleoptera presentan una menor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales en el corto plazo (10 años de forestación) y una tendencia hacia la recuperación de las densidades en el largo plazo (20 años de forestación).

Acari, Symphyla e Isopoda sólo presentan una mayor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales en el largo plazo (20 años de forestación), no siendo evidente ninguna respuesta en las densidades de estos organismos en el corto plazo.

Pseudoescorpionida es el único taxón que presenta la misma tendencia de cambio - mayor densidad poblacional en las plantaciones que en los pastizales - pero distinto tiempo de respuesta en función del sitio: las diferencias entre ambientes en la densidad de estos organismos se observan en el corto plazo en Linera y en el largo plazo en UNLu.

Collembola y Diplopoda sólo presentan cambios en las densidades entre ambientes en Linera, con mayores densidades de Collembola y menores densidades de Diplopoda en el pastizal que en la plantación de eucaliptos en el corto plazo (10 años de forestación).

- 3) **Las diferencias entre ambientes en la densidad de los taxones de la criptofauna pueden ser interpretadas en función de cambios generados en los pastizales como consecuencia de la forestación con *Eucalyptus* sp. sobre:**

**3.1) La estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas en el ambiente edáfico.**

Las modificaciones en la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas que resultan favorables para los taxones de la criptofauna que presentan mayores densidades poblacionales en las plantaciones son:

- Condiciones adecuadas de humedad y oferta de refugios a nivel de superficie (Symphyla, Isopoda, Diplopoda).
- Mayor complejidad del hábitat y menor variabilidad en las condiciones microclimáticas (Acari).

→ Mayor cobertura vegetal y acumulación de hojarasca y fragmentos leñosos gruesos en la superficie del suelo (Pseudoescorpionida).

Las modificaciones en la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas que resultan limitantes para los taxones de la criptofauna que presentan menores densidades poblacionales en las plantaciones son:

→ Mayor cobertura arbórea y menor luminosidad (Collembola epiedáficos y Coleoptera).

→ La presencia de los árboles en relación a la composición química de la hojarasca aportada a la superficie y la modificación de las condiciones de temperatura y humedad en el perfil del suelo (Oligochaeta euedáficos).

### **3.2) La disponibilidad y calidad de los recursos.**

La acumulación de hojarasca a nivel de superficie en las plantaciones de eucaliptos constituye una nueva oferta de recursos para ciertos taxones, correspondientes a los descomponedores primarios (Isopoda, Scolopendrellidae (Symphyla), Diplopoda) y descomponedores secundarios (Acari), así como para sus depredadores (Pseudoescorpionida).

Para el resto de los taxones analizados - Collembola, Oligochaeta, Diptera, Chilopoda y Araneae - esta nueva oferta de recursos no se traduce en incrementos en sus densidades poblacionales.

## **4) Las redes tróficas en todos los ambientes estudiados presentan características propias de los sistemas subsidiados.**

La presencia de dos especies omnívoras, la mayor complejidad y el mayor número de niveles tróficos comparados con los que presentan las redes tróficas basadas en herbivoría, así como la estabilidad de las configuraciones que se evidencia en la existencia de circuitos principalmente triangulares en los grafos secundarios, son características propias de los sistemas subsidiados.

**5) Las relaciones de consumo son diferentes entre los pastizales y las plantaciones de *Eucalyptus* sp.**

En los pastizales la superposición de consumo es mayor, con una proporción más alta de interacciones fuertes y la permanencia de las conexiones durante todo el año.

En las plantaciones la superposición de consumo es menor y las interacciones débiles son más frecuentes, presentándose cierto grado de compartimentación en las plantaciones de 10 años.

**6) Las características de las redes tróficas más relacionadas con los flujos de energía - las densidades de las especies tróficas - difieren entre los ambientes estudiados. Estas diferencias en la densidad de las especies tróficas son más evidentes en el caso de los descomponedores que en el de los depredadores.**

Los descomponedores primarios (especie 1) presentan mayores densidades en las plantaciones que en los pastizales, mientras que la mayor parte de los descomponedores secundarios (especies 2, 3 y 5) presentan una tendencia contraria, con densidades menores en las plantaciones que en los pastizales. En el caso de los depredadores, si bien existen diferencias entre ambientes

para algunas especies, no parece presentarse una tendencia clara de cambio en la densidad en función del ambiente.

Los descomponedores secundarios constituyen un bloque de mayor estabilidad estructural que el de los descomponedores primarios: tres especies tróficas de un total de cinco presentaron diferentes densidades entre los ambientes estudiados.

**7) Las plantaciones de *Eucalyptus* sp. de 10 años de antigüedad constituyen ambientes de transición.**

- En las plantaciones de 10 años de antigüedad la diversidad (H) es menor que en los pastizales.
- Las plantaciones de 10 años de antigüedad son similares a la plantación de 20 años de antigüedad en cuanto a la composición de especies, y similares al pastizal respecto de las abundancias relativas de las especies comunes.
- En las plantaciones de 10 años de antigüedad las variables utilizadas para caracterizar la estructura de las redes tróficas (L, S y C) presentan una mayor variación que en el resto de los ambientes.

**8) La estructura general de las redes tróficas basadas en restos vegetales y detritos es similar en los suelos de todos los ambientes estudiados.**

La ausencia de diferencias entre ambientes en el número de conexiones (L), el número de especies (S) y la conectividad (C) de las redes tróficas indica que la estructura general de las redes no sufrió cambios frente a la perturbación generada por la forestación con eucaliptos en los ambientes estudiados.



## BIBLIOGRAFÍA

Ammer, S., Weber, K., Abs, C., Ammer, C., Prietzel, J., 2006. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands. *Applied Soil Ecology* 33: 10-21.

Anderson, J.M., 1988a. Invertebrate-Mediated Transport Processes in Soils. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 5-19.

Anderson, J.M., 1988b. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. *Biology and Fertility of Soils* 6: 216-227.

Arolfo, R.V., Bedano, J.C., Becker, A.R., 2010. Efectos del cultivo de soja transgénica en siembra directa sobre la taxocenosis de ácaros edáficos en haplustoles del centro de Córdoba. *Ciencia del Suelo* 28: 191-200.

Balogh, J. & Balogh, P., 1990. Oribatid mites of the Neotropical Region II. Amsterdam. Elsevier.

Balogh, J. & Balogh, P., 1992. The Oribatid Mites Genera of the World. Budapest. The Hungarian National Museum Press.

Bedano, J.C., Cantú, M.P., Doucet, M.E., 2006. Soil springtails (Hexapoda: Collembola), symphylans and pauropods (Arthropoda: Myriapoda) under different management systems in agroecosystems of the subhumid Pampa (Argentina). *European Journal of Soil Biology* 42: 107-119.

Bedano, J.C. & Ruf, A., 2005. The community structure of soil mites in four different management systems with different types of vegetation composition in agroecosystems of the subhumid Pampa (Argentina). *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 1-2.

Bedano, J.C. & Ruf, A., 2007 Soil predatory mite communities (Acari: Gamasina) in agroecosystems of central Argentina. *Applied Soil Ecology* 36: 22-31.

Behan-Pelletier, V.M., 1999. Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 411-423.

Berg, M.P., Kniese, J.P., Bedaux, J.J.M., Verhoef, H.A., 1998. Dynamics and stratification of functional groups of micro- and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils* 26: 268-284.

Bernava Laborde, V., Palacios Vargas, J.G., 2008. Collembola En: L. Claps G. Debandi & Roig-Juñent, S., (Eds.). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos vol. 2. Sociedad Entomológica Argentina ediciones. 151-166.

Bhadoria, T., Ramakrishnan, P.S., Srivastava, K.N., 2000. Diversity and distribution of endemic and exotic earthworms in natural and regenerating ecosystems in the central Himalayas, India. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 2045-2054.



- Binkley, D. & Giardina, C., 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Breure, A.M., Mulder, C., Rombke, J., Ruf, A., 2005. Ecological classification and assessment concepts in soil protection. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62: 211–229.
- Briand, F., 1983. Environmental Control of Food Web Structure. *Ecology* 64: 253-263.
- Briand, F. & Cohen, J.E., 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307: 264-267.
- Brussaard, L., Behan-Pelletier, V.M, Bignell, D.E., Brown, V.K., Didden, W., Folgarait, P., Fragoso, C., Wall Freckman, D., Gupta, V.V.S.R., Hattori, T., Hawksworth, D.L., Klopatek, C., Lavelle, P., Malloch, D.W., Rusek, J., Söderström, B., Tiedje, J.M., Virginia, R.A., 1997. Biodiversity and Ecosystem Functioning in Soil. *Ambio* 26: 563 - 570.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A., Johnson, N.F., 1989. An introduction to the study of insects. Sixth edition. Saunders College Publishing. USA.
- Bouché, M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. *Ecological Bulletin* 25: 122-132.
- Bultman, T.L. & DeWitt, D.J., 2008. Effect of an invasive ground cover plant on the abundance and diversity of a forest floor spider assemblage. *Biological Invasions* 10: 749–756.
- Carcamo, H.A., Abe, T.A., Prescott, C.E., Holl, F.B., Chanway, C.P., 2000. Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 817-826.
- Cassagne, N., Gers, C., Gauquelin, T., 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biology and Fertility of Soils* 37: 355-361.
- Caswell, H. (editor) 2005. Food webs: From connectivity to energetics. Serie: *Advances in Ecological research*, volumen 36. Elsevier Academic Press.
- Chagnon, M., Hébert, C., Paré, D., 2000. Community structures of Collembola in sugar maple forests: relations to humus type and seasonal trends. *Pedobiologia* 44: 148–174.
- Chen, B. & Wise, D.H., 1999. Bottom-Up Limitation of Predaceous Arthropods in a Detritus-Based Terrestrial Food Web. *Ecology* 80: 761-772.
- Cohen, J.E., 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Cohen, J.E., 1990. A Stochastic Theory of Community Food Webs. VI Heterogeneous Alternatives to the Cascade Model. *Theoretical Population Biology* 32: 55-90.

- Cohen, J.E., Briand, F., Newman, C.N., 1990. *Community Food Webs: Data and Theory*. Springer-Verlag. Berlín.
- Cohen, J.E. & Briand, F., 1984. Trophic links of community food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 81: 4105-4109.
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2005. Relating microarthropod community structure and diversity to soil fertility manipulations in temperate grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 37: 1707-1717.
- Cole, L., Buckland, S.M., Bardgett, R.D., 2008. Influence of disturbance and nitrogen addition on plant and soil animal diversity in grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 505–514.
- Coleman, D.C., Crossley, D.A.Jr., Hendrix, P., 2004. "Fundamentals of Soil Ecology" Second Edition. Academic Press. 386 pp.
- Coleman, D.C. & Whitman, W.B., 2005. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia* 49: 479—497.
- Dale, V.H. & Beyeler, S.C., 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3–10.
- Decaëns, T., Dutoit, T., Alard, D., Lavelle, P., 1998. Factors influencing soil macrofaunal communities in post-pastoral successions of western France. *Applied Soil Ecology* 9: 361-367.
- Dilly, O. & Irmiler, U., 1998. Succession in the Food Web During the Decomposition of Leaf Litter in a Black Alder (*Alnus Glutinosa* (Gaertn.) L.) Forest. *Pedobiologia* 42: 109-123.
- Dindal, D.L. (Ed.), 1990. *Soil Biology Guide*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Doran, J.W. & Zeiss, M.R., 2000. Soil Health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology* 15: 3-11.
- Doblas-Miranda, E., Sánchez-Piñero, F., González-Megías, A., 2009. Different structuring factors but connected dynamics shape litter and belowground soil macrofaunal food webs. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 2543–2550.
- Dondale, C., 1990. Litter Araneae (Araneida). Pp. 477- 502. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Duhour, A., Costa, C., Momo, F., Falco, L., Malacalza, L., 2009. Response of earthworm communities to soil disturbance: Fractal dimension of soil and species' rank-abundance curves. *Applied Soil Ecology* 43: 83–88.
- Dunne, J.A., 2005. The network structure of food webs. En "Ecological Networks. Linking Structure to Dynamics in Food Webs", editado por Mercedes Pascual y Jennifer A. Dunne. Oxford University Press. Pp. 27-86.

- Edwards, A., 1990. Symphyla. Pp. 891 - 910. En Soil Biology Guide. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Eisenbeis, G., 2006. Biology of Soil Invertebrates. Capítulo 1. pp 3-53. Soil Biology, Volume 6. Intestinal Microorganisms of Soil Invertebrates. König, H. & Varma, A., (Eds.). Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg.
- Elliott, E.T., Hunt, H.W., Walter, D.E., 1988. Detrital Foodweb Interactions in North American Grassland Ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24: 41-56.
- Ferraro, D.O. & Ghersa, C.M., 2007. Exploring the natural and human-induced effects on the assemblage of soil microarthropod communities in Argentina. *European Journal of Soil Biology* 43: 109-119.
- Filser, J., 2002. The role of collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46: 234–245.
- Finn, E.M., 2003. Robber Flies, Asilidae (Insecta: Diptera: Asilidae). EENY 281. Entomology and Nematology Department, University of Florida. <http://entomology.ifas.ufl.edu/creatures>.
- Florence, R.G., 1996. Ecology and Silviculture of Eucalypt Forests. CSIRO Publishing. Collingwood, Vic., Australia. 413 pp.
- Frouz, J., 1997. The Effect of Vegetation Patterns on Oviposition Habitat Preference: A Driving Mechanism in Terrestrial Chironomid (Diptera: Chironomidae) Succession? *Researches Population Ecology* 39: 207-213.
- Frouz, J., 1999. Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators: a review of ecological requirements and response to disturbance. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 167-186.
- Frouz, J. & Paoletti, M.G., 2000. Spatial distribution of different life stages of one Dipteran community along hedgerow and field margin. *Landscape and Urban Planning* 48: 19-29.
- Frouz, J., Prach, K., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Tajovský, K., Materna, J., Balik, V., Kalčík, J., Řehouňková, K., 2008. Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *European Journal of Soil Biology* 44: 109-121.
- Gill, R.W., 1969. Soil Microarthropod Abundance Following Old-Field Litter Manipulation. *Ecology* 50: 805-816.
- Gillott, C., 2005. Entomology. Third edition. Springer. Netherlands. 831 pp.
- Grgič, T. & Kos, I., 2005. Influence of forest development phase on centipede diversity in managed beech forests in Slovenia. *Biodiversity and Conservation* 14: 1841–1862.
- Guéorguiev, B., Doychev, D., Ovcharov, D., 2008. Cucujidae (Coleoptera: Cucujoidea) – a new family to the fauna of Bulgaria. *Historia naturalis bulgarica* 19: 93-97.

- Gurdebeke, S., De Bakker, D., Vanlanduyt, N., Maelfait, J.P., 2003. Plans for a large regional forest in eastern Flanders (Belgium): assessment of spider diversity and community structure in the current forest remnants. *Biodiversity and Conservation* 12: 1883–1900.
- Hansen, R.A., 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81: 1120-1132.
- Hendrix, P.F., Parmelee, R.W., Crossley, D.A., Coleman, D.C., Odum, E.P., Groffman, P.M., 1986. Detritus food webs in conventional and no-tillage agroecosystems. *Bioscience* 36: 374-380.
- Hernández, P., Gutiérrez, M., Ramajo, M., Trigo, D., Díaz Cosín, D.J., 2003. Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain): The 7th international symposium on earthworm ecology. Cardiff, Wales. 2002., *Pedobiologia* 47: 568-573.
- Hoffman, R.L., 1990. Diplopoda. Pp. 835 - 860. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Holland, J.M. & Reynolds, C.J.M., 2003. The impact of soil cultivation on arthropod (Coleoptera and Araneae) emergence on arable land. *Pedobiologia* 47: 181–191.
- Hopkin, S.P., 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. Oxford. 330 pp.
- Huhta, V. & Ojala, R., 2006. Collembolan communities in deciduous forests of different origin in Finland. *Applied Soil Ecology* 31: 83–90.
- Hunt, H.W., Coleman, D.C., Ingham, E.R., Ingham, R.E., Elliott, E.T., Moore, J.C., Rose, S.L., Reid, C.P.P., Morley, C.R., 1987. The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils* 3: 57-68.
- Ings, T.C. & Hartley, S.E., 1999. The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest. *Forest Ecology and Management* 119: 123-136.
- Jabin, M., Mohr, D., Kappes, H., Topp, W., 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak–beech forest. *Forest Ecology and Management* 194: 61–69.
- Jabin, M., Topp, W., Kulfan, J., Zach, P., 2007. The distribution pattern of centipedes in four primeval forests of central Slovakia. *Biodiversity and Conservation* 16: 3437–3445.
- Jackson, R. M. & Raw, F., 1974. *La vida en el suelo*. Ediciones Omega. Barcelona. 70 pp.
- Jacot, A., 1936. Soil Structure and Soil Biology. *Ecology*, Vol. 17, No. 3. (Jul., 1936), pp. 359-379.

- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlo, J., Lavelle, P., Lepage, M., 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153–164.
- Jordán, F. & Scheuring, I., 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews* 1: 139-172.
- Kethley, J.B., 1990. Acarina: Prostigmata (Actinedida). Pp. 667 - 756. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Koivula, M., Kukkonen, J., Niemelä, J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11: 1269–1288.
- Krantz, G.W. & Ainscough, B., 1990. Mesostigmata. Pp. 583 - 665. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Lavelle, P. 1997. Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function. *Advances in Ecological Research* 27: 93-132.
- Lavelle, P. 1983. The structure of earthworm communities. En *Earthworm Ecology*. J.E. Satchell Ed. Londres. Chapman & Hall. pp 449-466.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W., Dhillión, S., 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159-193.
- Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z., Schaefer, R., editores. 1989. Management of earthworm populations in Agroecosistem. A posible way to maintain soil quality? *Ecology of arable lands*, Kluwer, Dordrecht. Kluwer, Dordrecht.
- Lee, C. & Satô, M., 2007. A Review of the Genus *Cucujus* Fabricius (Insecta: Cucujoidea: Cucujidae) from Taiwan, Japan, and China, with Descriptions of Two New Species and the Larvae of *Cucujus mnischechi* Grouvelle. *Zoological Studies* 46: 311-321.
- Ilieva-Makule, K., Olejniczak, I., Szanser, M., 2006. Response of soil micro- and mesofauna to diversity and quality of plant litter. *European Journal of Soil Biology* 42: S244-S249.
- Löbl, L. & Leschen, R.A.B., 2003. Scaphidiinae (Insecta: Coleoptera: Staphylinidae). *Fauna of New Zealand* 48. 94 pp.
- Lofs-Holmin, A., 1986. Occurrence of Eleven Earthworms Species (Lumbricidae) in Permanent Pastures in Relation to Soil-pH. *Swedish Journal of Agricultural Research* 16: 161-165.
- Luxton, M., 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beechwood soil. 1. Nutritional biology. *Pedobiologia* 12: 434-463.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation* 12: 73–85.

- Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2005. Impacts of leaf-litter addition on carabids in a conifer plantation. *Biodiversity and Conservation* 14: 475–491.
- Majka, C.G., Webster, R., Cline, A.R., 2008. New records of Nitidulidae and Kateretidae (Coleoptera) from New Brunswick, Canada. *ZooKeys* 2: 337-356.  
[www.pensoftonline.net/zookeys](http://www.pensoftonline.net/zookeys).
- Manly, B.F.J., 2001. *Statistics for Environmental Science and Management*. Chapman & Hall/CRC. Wyoming (USA). 336 pp.
- Marasas, M.E., Sarandon, S.J., Cicchino, A.C., 1997. Efecto de la labranza sobre la coleopterofauna edáfica en un cultivo de trigo en la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ciencia del Suelo* 15: 59-63.
- Marasas, M.E., Sarandon, S.J., Cicchino, A.C., 2001. Changes in soil arthropod functional group in a wheat crop under conventional and no tillage systems in Argentina. *Applied Soil Ecology* 18: 61–68.
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., Scheu, S., 2003a. Adding to ‘the enigma of soil animal diversity’: fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology* 39: 85–95.
- Maraun, M., Salamon, J.A., Schneider, K., Schaefer, M., Scheu, S., 2003b. Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 1387-1394.
- Martin, A., Gallardo, J.F., Regina, I.S., 1997. Long-term decomposition process of leaf litter from *Quercus pyrenaica* forests across a rainfall gradient (Spanish central system). *Annales des Sciences Forestieres*. Paris. 54: 191-202.
- Martínez, N.D., 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* 139: 1208-1218.
- Martínez, P.A., 2008. Oribatida. En: Claps, L.E.; G. Debandi & S.A. Roig-Juñent (Dirs.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos vol. 2*. Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Mendoza, pp.: 129-140.
- Martínez, P.A. & Velis, G.J., 2000. Listado de los oribátidos (Acari: Oribátida) de la República Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 59: 119-134.
- May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.
- May, R.M., 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.
- McCune, B. & Grace, J.B., 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design: Gleneden Beach. Oregon. 300 p.
- McLean, M.A. & Parkinson, D., 1998. Impacts of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* on oribatid mite community diversity and microarthropod abundances in pine forest floor: a mesocosm study. *Applied Soil Ecology* 7: 125-136.

Migge, S., Maraun, M., Scheu, S., Schaefer, M., 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* 9: 115-121.

Momo, F. & Falco, L., 2003. Mesofauna del suelo. *Biología y ecología*. Pp. 51-58. En *Microbiología agrícola. Un aporte de la investigación Argentina*. Albanesi, Anriquez, Luna, Kunst, Ledesma (eds.). Editorial de la Universidad Nacional de Santiago del Estero. 275 pp.

Momo, F., Falco, L.B., Craig, E.B., 2003. Las lombrices de tierra como indicadores del deterioro del suelo. *Revista de Ciencia y Tecnología. Serie Científica*. N° 8: 55-63.

Momo, F. & Falco, L. (compiladores), 2009. *Biología y ecología de la fauna del suelo*. Ediciones Imago Mundi. 208 pp.

Montoya, J.M., Solé, R.V., Rodriguez, M.A., 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 10(2). <http://www.revistaecosistemas.net>

Moore, J.C. & de Ruiter, P.C., 1991. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within belowground food webs. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 34: 371-394.

Moore, J.C. & Hunt, H.W., 1988. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature* 333: 261-263.

Moore, J.C., McCann, K., de Ruiter, P.C., 2005. Modeling trophic pathways, nutrient cycling, and dynamic stability in soils. *Pedobiologia* 49: 499-510.

Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584-600.

Moreira Rovedder, A.P., Foletto Eltz, F.L., Drescher, M.S., Bergamo Schenato, R., Antonioli, Z.I., 2009. Organismos edáficos como bioindicadores da recuperação de solos degradados por arenização no Bioma Pampa . Edaphic organisms as bioindicators of restoration of degraded soils by arenização on the Bioma Pampa. *Ciência Rural* 39: 1061-1068.

Muchmore, W.B., 1990. Pseudoescorpionida. Pp. 503 - 527. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.

Muchmore, W.B., 1990. Terrestrial Isopoda. Pp. 805 - 817. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.

Mundel, P., 1990. Chilopoda. Pp. 819 - 833. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.

Noel, N.M. & Finch, O.D., 2010. Effects of the abandonment of alpine summer farms on spider assemblages (Araneae). *Journal of Insect Conservation* 14: 427-438.

- Norton, R.A., 1990. Acarina: Oribatida. Pp: 779-804. En Soil Biology Guide. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Palacios-Vargas, J.G., Castaño-Meneses, G., Gómez-Anaya, J.A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B.E., Martínez-Sánchez, J., 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16: 3703-3717.
- Pankhurst C.E., Doube B.M., Grupta V.V.S.R., editores. 1997. *Biological Indicators of Soil Health*. CABI Publishing. UK.
- Paoletti, M.G. & Hassall, M., 1999. Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 157-165.
- Parisi, V., Menta, C., Gardi, C., Jacomini, C., Mozzanica, E., 2005. Microarthropod communities as a tool to assess soil quality and biodiversity: a new approach in Italy. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 323–333.
- Parker, L.W., Santos, P.F., Phillips, J., Whitford, W.G., 1984. Carbon and nitrogen dynamics during the decomposition of litter and roots of a Chihuahuan desert annual, *Lepidium lasiocarpum*. *Ecological Monographs* 54: 339-360.
- Patten, B.C., 2006. Network perspectives on ecological indicators and actuators: Enfolding, observability, and controllability. *Ecological Indicators* 6: 6–23.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., Eccles, G., Pedlar, J., McKenney, D., 2004. Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation* 13: 1305–1334.
- Pedigo, L.P., 1970. Activity and Local Distribution of Surface-Active Collembola (Insecta): I. Woodland Populations. *American Midland Naturalist* 83: 107-118.
- Perreault, J.M. & Whalen, J.K., 2006. Earthworm burrowing in laboratory microcosms as influenced by soil temperature and moisture. *Pedobiologia* 50: 397-403.
- Petersen, H., 2000. Collembola populations in an organic crop rotation: Population dynamics and metabolism after conversion from clover-grass ley to spring barley. *Pedobiologia* 44: 502–515.
- Petersen, H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46: 246-260.
- Pihlaja, M., Koivula, M., Niemela, J., 2006. Responses of boreal carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation. *Forest Ecology and Management* 222: 182-190.
- Pimm, S.L., 1980. Properties of food webs. *Ecology* 61: 219-225.
- Pimm, S.L., 1988. The geometry of niches. *Community Ecology. A workshop held at Davis, CA, April 1986 (Hastings, A.):* 92-111. Springer-Verlag. Berlin.



- Pimm, S.L., 2002. Food webs. The University of Chicago Press. Chicago & London. Originalmente publicado por London: Chapman & Hall; 1982.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., Cohen, J.E., 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.
- Pokarzhevskii, A.D., van Straalen, N.M., Zaboev, D.P., Zaitsev, A.S., 2003. Microbial links and element flows in nested detrital food-webs. *Pedobiologia* 47: 213–224.
- Polis, G.A., 1991. Complex Trophic Interactions in Deserts: An Empirical Critique of Food-Web Theory. *The American Naturalist* 138: 123-155.
- Ponge, J.F., Gillet, S., Dubs, F., Fedoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 813–826.
- Ponsard, S. & Ardití, R., 2000. What can stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) tell about the food web of soil macroinvertebrates? *Ecology* 81: 852-864.
- Presley, M.L., McElroy, T.C., Diehl, W.I., 1996. Soil Moisture and Temperature Interact to Affect Growth, Survivorship, Fecundity, and Fitness in the Earthworm *Eisenia fetida*. *Comparative Biochemistry Physiology* 114: 319-326.
- Prieto, S.E. & Ves Losada, J.C., 2007. Efecto del fuego sobre la fauna edáfica en un área del Caldenal de la provincia de La Pampa, Argentina. Publicación Técnica N° 68. Pp 26. EEA INTA Anguil.
- Rantalainen, M.L., Kontiö, L., Haimi, J., Fritze, H., Setälä, H., 2004. Influence of resource quality on the composition of soil decomposer community in fragmented and continuous habitat. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1983-1996.
- Reeleder, R.D., Miller, J.J., Ball Coelho, B.R., Roy, R.C., 2006. Impacts of tillage, cover crop, and nitrogen on populations of earthworms, microarthropods, and soil fungi in a cultivated fragile soil. *Applied Soil Ecology* 33: 243–257.
- Righi, G., 1979. Introducción al estudio de las lombrices de suelo (Oligoquetos, Megadrilos) de la Provincia de Santa Fe (Argentina). En *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 10: 89 – 155.
- Rombke, J., 1987. The annual cycle in populations of earthworms (Lumbricidae, Oligochaeta) in three types of oak-hornbeam of the Niepolomicka Forest. II Dynamics of population number, biomass and age structure. *Pedobiologia* 31: 169–178.
- Rombke, J., Jansch, S., Didden, W., 2005. The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62: 249–265.
- Ruf, A., 1998. A maturity index for predatory soil mites (Mesostigmata: Gamasina) as an indicator of environmental impacts of pollution on forest soils. *Applied Soil Ecology* 9: 447–452 .

- SAGPyA, 2004. Informe Inventario Nacional. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. Argentina.
- Salazar Martínez, A., Accattoli, C., Rusiñol, P., Schnack, J.A., 2004. Oribatidos (Acari:Oribatida) de la comunidad edáfica de un bosque urbano de la ciudad de La Plata (provincia de Buenos Aires Argentina). *Revista Biología*. Vol 20. Cuba.
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L., Zampedri, R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 1707–1715.
- Scheller, U., Bedano, J.C., Salazar Martínez, A., 2004. New records of Pauropoda (Myriapoda) from Argentina with descriptions of six new species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39: 167-183.
- Scheu, S., 2002. The soil food web: structure and perspectives. *European Journal of Soil Biology* 38: 11-20.
- Scheu, S., 2005. Linkages Between Tree Diversity, Soil Fauna and Ecosystem Processes. Capitulo 11. pp 211-233. En *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. M. Scherer-Lorenzen, Ch.Körner, and E.-D. Schulze (Eds.). *Ecological Studies*, Vol. 176. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Scheu, S. & Falca, M., 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia* 123: 285-286.
- Scheu, S. & Schaefer, M., 1998. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology* 79: 1573-1585.
- Scheu, S. & Simmerling, F., 2004. Growth and reproduction of fungal feeding Collembola as affected by fungal species, melanin and mixed diets. *Oecologia* 139: 347–353.
- Schneider, K., Renker, C., Scheu, S., Maraun, M., 2004a. Feeding biology of oribatid mites: a minireview. *Phytophaga*, XIV: 247-256. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1983-1996.
- Schneider, K, Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., Maraun, M., 2004 b. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ). *Soil Biology & Biochemistry* 36: 1769-1774.
- Setälä, H., Marshall, V.G., Trofymow, J.A., 1995. Influence of micro- and macro-habitat factors on collembolan communities in Douglas-fir stumps during forest succession. *Applied Soil Ecology* 2: 227-242.
- Siepel, H. & de Ruiter-Dijkman, 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 1491-1497.

- Siira-Pietikainen, A., Haimi, J., Siitonen, J., 2003. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *Forest Ecology and Management* 172: 339-353.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P.A., 2000. *Ecological Methods*. Third edition. Blackwell Science. 592 pp.
- Stanton, N.L., 1979. Patterns of Species Diversity in the Temperate and Tropical Litter Mite. *Ecology* 60: 295-304.
- Stanton, N.L., 1988. The Underground in Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 573-589.
- Subías, L.S., 2004. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los Ácaros Oribátidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758-2002). *Graellsia* 60 (número extraordinario): 3-305.
- Sugihara, G., Schoenly, K., Trombla, A., 1989. Scale Invariance in Food Web Properties. *Science* 245: 48-52.
- Summerhayes, V.S. & Elton, C.S., 1923. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. *Journal of Ecology* 11: 214-286.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press, Berkeley.
- Theenhaus, A. & Schaefer, M., 1995. The effects of clear-cutting and liming on the soil macrofauna of a beech forest. *Forest Ecology and Management* 77: 35-51.
- Teskey, H.J., 1990. Insecta: Diptera Larvae. Pp. 1253 - 1276. En *Soil Biology Guide*. Dindal, D.L. (ed). John Wiley & Sons. Nueva York.
- Van Straalen, N.M., 1997. Community Structure of Soil Arthropods as Bioindicator of Soil Health. CABI Publishing. *Biological Indicators of Soil Health*. Eds. Pankhurst C.E., Doube B.M., Gupta V.V.S.R.
- Vanbergen, A.J., Watt, A.D., Mitchell, R., Truscott, A., Palmer, S.C.F., Ivits, E., Eggleton, P., Jones, T.H., Sousa, J.P., 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* 153: 713-725.
- Varady-Szabo, H. & Buddle, C.M., 2006. On the relationships between ground-dwelling spider (Araneae) assemblages and dead wood in a northern sugar maple forest. *Biodiversity and Conservation* 15: 4119-4141.
- Wallwork, J.A., 1958. Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos* 9: 260 - 271.
- Wallwork, J.A., 1970. *Ecology of Soil Animals*. McGraw-Hill, London.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I., Barker, G.M., Yeates, G.W., Nicholson, K.S., Bardgett, R.D., Watson, R.N., Ghani, A., 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation

- dynamics, decomposers, soil biodiversity and ecosystem properties. *Ecological Monographs* 69: 535-568.
- Warren, M.W. & Zou, X., 2002. Soil macrofauna and litter nutrients in three tropical tree plantations on a disturbed site in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 170: 161–171.
- Wever, L.A., Lysyk, T.J., Clapperton, M.J., 2001. The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae). *Pedobiologia* 45: 121-133.
- Witt, C. & Setälä, H., 2010. Do plant species of different resource qualities form dissimilar energy channels below-ground? *Applied Soil Ecology* 44: 270-278.
- Wiwatwitaya, D. & Takeda, H., 2005. Seasonal changes in soil arthropod abundance in the dry evergreen forest of north-east Thailand, with special reference to collembolan communities. *Ecological Research* 20: 59–70.
- Wolters, V., 1998. Long-term dynamics of a collembolan community. *Applied Soil Ecology* 9: 221-227.
- Yamamoto, T., Nakagoshi, N., Touyama, Y., 2001. Ecological study of pseudoscorpion fauna in the soil organic layer in managed and abandoned secondary forests. *Ecological Research* 16: 593-601.
- Yodzis, P., 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289: 674-676.
- Zou, X. & González, G., 1997. Changes in earthworm density and community structure during secondary succession in abandoned tropical pastures. *Soil Biology & Biochemistry* 29: 621-629.

## APÉNDICE I

**CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA Y ECOLÓGICA DE LOS PRINCIPALES**

**GRUPOS DE LA CRIPTOFAUNA**

**PRESENTES EN LOS AMBIENTES ESTUDIADOS EN UNLU Y LINERA**

**(pastizal, *Eucalyptus sp.* de 10 años, *Eucalyptus sp.* de 20 años)**

## **1. ACARI**

Los ácaros son en muchos casos el grupo más abundante de microartrópodos de suelo. En diferentes tipos de bosque se han registrado densidades de entre 57.500 y 683.600 individuos por m<sup>2</sup> de suelo (Coleman et al. 2004). Son además el grupo más diverso de artrópodos, reuniendo especies con diferentes estrategias de reproducción, alimentación y dispersión. En todo el mundo se han descrito 45.000 especies de ácaros, las cuales se cree que representan sólo el 5% del número total de especies (Brussard et al. 1997). Esta baja proporción de especies conocidas se debe no sólo a la riqueza de este grupo sino también a la dificultad que presenta su identificación taxonómica. Frecuentemente se encuentran cuatro subordenes de ácaros en el suelo: Oribatida, Mesostigmata, Astigmata y Prostigmata.

### **1.1. Oribatida**

Los oribátidos constituyen el suborden más característico en el suelo. Son numéricamente dominantes en los horizontes orgánicos de la mayoría de los suelos, donde alcanzan densidades de cientos de miles de individuos por m<sup>2</sup> (Norton 1990). En suelos de diferentes tipos de bosque se han registrado, utilizando embudos Tullgren, densidades de 56.000 a 425.000 ind/m<sup>2</sup>. Los bosques de coníferas por lo general presentan las densidades más altas, seguidos por los bosques deciduos, los pastizales, los desiertos y la tundra (Coleman et al. 2004). Existen alrededor de 7.000 especies descritas, correspondientes a 1.000 géneros y más de 150 familias (Balogh & Balogh 1992), aunque la fauna de gran parte de los trópicos y el hemisferio sur no se conoce todavía (Behan-Pelletier 1999).

En general presentan polimorfismo juvenil, es decir que los estadios juveniles son morfológicamente diferentes a los adultos, aunque presentan hábitos alimenticios

similares. Son considerados especies "K" por sus características reproductivas: presentan generalmente una o dos generaciones por año y las hembras ponen una cantidad relativamente baja de huevos, en comparación con otros microartrópodos (Coleman et al. 2004). Además, se diferencian de otros microartrópodos por poseer un exoesqueleto esclerotizado, frecuentemente calcáreo, similar al de los miriápodos e isópodos. La mayoría presenta colores oscuros, con excepción de algunas especies primitivas. Su tamaño corporal varía entre 150 y 1.500 mm, pero la mayoría se encuentra entre 300 y 700 mm.

Influyen indirectamente sobre la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de los nutrientes a través de la alimentación selectiva sobre las poblaciones microbianas, la dispersión de propágulos de hongos y bacterias y la fragmentación de restos vegetales (Norton 1990). Por el contrario, su influencia sobre la dinámica del calcio es directa, ya que los oribátidos pueden almacenar y procesar una gran proporción del calcio contenido en la hojarasca (Coleman et al. 2004).

Sus hábitos alimenticios no están del todo claros, a pesar de haber sido ampliamente estudiados. Tradicionalmente, los grupos de alimentación fueron establecidos en base al análisis de contenidos estomacales (Wallwork 1958) distinguiéndose tres gremios principales: macrophytófagos, que se alimentan principalmente de la corteza de los árboles, raíces y broza u hojarasca; microphytófagos, que se alimentan principalmente de hongos, líquenes, algas y polen; panphytófagos o no especialistas, que utilizan ambos recursos, tanto detritos como hongos, líquenes, algas y polen. Posteriormente, Luxton (1972) agregó a esta clasificación las categorías de zoogafos, necrófagos y coprófagos. Por otra parte, los primeros experimentos de laboratorio demostraron que la fuente principal de alimentación de los oribátidos son los hongos, y en una gran cantidad de casos se observaron preferencias por especies con hifas o esporas pigmentadas (ver revisión de Schneider et al. 2004). Más recientemente, Siepel y Ruiten-Dijkman (1993)

realizaron una clasificación en siete grupos de alimentación en función de la actividad enzimática predominante (quitinasa, celulasa y/o trehalasa). Finalmente, a partir de la utilización de isótopos estables de nitrógeno, algunos autores (Scheu & Falca 2000; Ponsard & Arditi 2000) proponen la existencia para este suborden de dos niveles tróficos como un continuo: descomponedores primarios (que se alimentan principalmente de restos vegetales) y descomponedores secundarios (que se alimentan de restos vegetales fragmentados, residuos microbianos, microorganismos). En cualquiera de los casos mencionados, la asignación de las especies a los grupos funcionales de alimentación resulta complicado: es difícil separar las especies que se alimentan de restos vegetales de aquellas que los ingieren para alimentarse de los microorganismos asociados a estos restos vegetales; los experimentos de laboratorio pueden no estar correlacionados con el comportamiento de las especies en el campo; la actividad enzimática puede depender del material ingerido más recientemente y de la presencia de enzimas no funcionales provenientes de los microorganismos ingeridos y por último, la interpretación de los resultados obtenidos con isótopos estables debe ser considerada con precaución, ya que se conoce poco sobre la variación en las marcas de  $^{15}\text{N}$  en especies de hongos de suelo (Schneider et al. 2004 a y b).

## **1.2. Prostigmata**

Este suborden reúne una gran cantidad de especies, con una amplia diversidad de formas y comportamientos. En el suelo existen por lo menos 6.400 especies, pertenecientes a 681 géneros y 60 familias (Kethley 1990). Se encuentran ampliamente distribuidas en los ecosistemas terrestres y pueden ser el suborden dominante en ambientes con vegetación herbácea, llegando a representar el 85% del total de ácaros, con densidades de entre 10.000 y 95.000 ind/m<sup>2</sup> (Kethley 1990). En cambio, en los bosques sólo representan el 20 a 30% del total de ácaros a pesar de presentar densidades entre 20.000 y 120.000 ind/m<sup>2</sup>,



ya que los Oribatida son más abundantes en estos ambientes. En relación a su distribución espacial, algunas especies se encuentran restringidas a nivel de microhábitat, mientras que otras son capaces de considerables desplazamientos diarios, estacionales o periódicos. Una fracción importante de los Prostigmata se encuentra en el suelo a profundidades mayores a 10 cm, observándose una pronunciada migración entre horizontes en los desiertos, pastizales y sabanas. Por el contrario, en los ecosistemas de bosque esta migración vertical es mínima. En general, se observa una importante variación estacional en las densidades poblacionales de este grupo, presentando valores más altos durante el invierno, coincidiendo con la época de mayor precipitación. Sin embargo, algunas especies son más abundantes durante fines de primavera o verano, como por ejemplo *Eupodes sp.* y *Linopodes sp.*

La mayoría de los Prostigmata son depredadores, pero también existen especies fungívoras que pueden volverse numerosas, algunas especies fitófagas y otras parásitas. Tanto hongos como nematodos parecen ser recursos complementarios ampliamente utilizados por los Prostigmata de menor tamaño, mientras que los de mayor tamaño parecen alimentarse principalmente de microartrópodos y sus huevos. En algunos casos se han observado patrones de depredación bien definidos. Los colémbolos son un recurso importante para algunas familias de Prostigmata de mayor tamaño, como por ejemplo Cunaxidae, Bdellidae y Trombidiidae (Coleman et al. 2004).

### **1.3. Mesostigmata**

Este suborden presenta un número menor de especies y una menor abundancia que los anteriores: los Mesostigmata del suelo están representados por 30 familias y 120 géneros. Sin embargo, se encuentran ampliamente distribuidos en la mayoría de los suelos y pueden constituir un grupo importante de depredadores. Su tamaño varía entre 200 y 2.000  $\mu\text{m}$ , y poseen reproducción sexual o partenogenética facultativa. La mayor

proporción de individuos se encuentra dentro del perfil del suelo, aunque en determinadas situaciones pueden predominar en la interfase humus-hojarasca (Krantz 1990). En general, y como sucede en otros grupos de la fauna edáfica, las especies más pequeñas se encuentran a mayor profundidad, mientras que las de mayor tamaño se encuentran en la superficie, asociadas a la hojarasca. Las densidades poblacionales varían considerablemente en función del lugar y la época del año. También puede observarse una sucesión determinada de especies siguiendo la descomposición de la hojarasca en los bosques (Krantz 1990).

La mayoría de los Mesostigmata de suelo son depredadores de nematodos, enquitreidos, o microartrópodos y sus huevos (Krantz 1990). Como en el caso de los Prostigmata, las especies más grandes se alimentan de pequeños artrópodos o sus huevos, y las especies más pequeñas se alimentan principalmente de nemátodos (Coleman et al. 2004). Algunos pocos grupos son fungívoros (por ejemplo, algunos Ameroseiidae y Uropodidae), bacteriófagos (algunos Uropodina) o fitófagos facultativos (algunos Phytoseiidae) (Krantz 1990).

## **2. COLLEMBOLA**

Los Collembola constituyen un importante grupo de microartrópodos en el suelo, de amplia distribución y presentes en todos los biomas. Se han descrito por lo menos 6.500 especies (Hopkin 1997). Estos microartrópodos pueden igualar a los ácaros en abundancia, alcanzando frecuentemente densidades de 100.000 individuos por m<sup>2</sup> de suelo. Presentan una distribución agregada en el suelo debido a que poseen feromonas de agregación, probablemente asociadas a la reproducción. Además, muchas especies son capaces de aumentar rápidamente su densidad poblacional en respuesta a condiciones ambientales favorables.

El principal efecto de los colémbolos sobre la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de los nutrientes en el suelo es a través del consumo selectivo de hongos (Hopkin 1997). Sin embargo, la relación entre las distintas poblaciones de colémbolos y de hongos no es simple, y se han reportado interacciones complejas y simultáneas entre diferentes especies (Coleman et al. 2004). Por otra parte, al alimentarse en forma selectiva los colémbolos pueden influir sobre la distribución de ciertas especies de hongos, por ejemplo basidiomicetes y contribuir a la dispersión de propágulos de hongos y bacterias (Hopkin 1997).

Pueden diferenciarse distintos grupos ecomorfológicos de colémbolos (Petersen 2002), que habitan a diferente profundidad en el perfil del suelo y presentan distintas estrategias de vida. Las formas epiedáficas se encuentran en la superficie asociadas a la hojarasca o broza; son de mayor tamaño, con apéndices largos (patas, fúrcula y antenas), ojos y pigmentación; presentan reproducción sexual y una alta tasa de actividad metabólica, y consumen alimentos de alta calidad pero con distribución poco uniforme en el espacio. Estas características sugieren una estrategia de vida más arriesgada y oportunista que la de las formas euedáficas, que viven dentro del suelo, asociadas a los poros, en un ambiente más estable y protegido. Las especies de este grupo se caracterizan por presentar menor tamaño y movilidad, apéndices cortos o ausentes, menor pigmentación y a menudo ausencia de ojos; se reproducen partenogenéticamente, presentan una menor tasa de actividad metabólica y consumen recursos de menor calidad pero con una distribución espacial más uniforme. Entre estas dos formas principales se encuentran las formas hemi-edáficas, presentando características intermedias.

Los colémbolos son considerados fungívoros, con ingestión ocasional de otros animales, detritos y material fecal (Scheu & Simmerling 2004; Coleman et al. 2004). Sin embargo, se ha generado cierta controversia en relación a su especificidad en la utilización de los recursos, posiblemente relacionada con la metodología de muestreo utilizada para la

determinación de los hábitos alimenticios (Petersen 2002). En trabajos realizados sobre la base del análisis de contenidos estomacales se concluyó que los colémbolos son generalistas, mientras que los experimentos de laboratorio de selección de dieta parecerían indicar que las especies son altamente selectivas. Petersen (2002) propone que los colémbolos seleccionan los recursos de mayor calidad o más preferidos en función de su disponibilidad, ajustando el tiempo de permanencia en determinado parche según la calidad del recurso alimenticio disponible.

Estudios sobre selección de dieta indican que los colémbolos utilizan recursos similares a los oribátidos, siendo capaces de diferenciar entre especies de hongos y mostrando preferencias por los restos vegetales colonizados por hongos frente a aquellos sin colonizar (Maraun et al. 2003a). Sin embargo, estas preferencias varían en función de las especies de colémbolos: los epiedáficos presentan una mayor tendencia a seleccionar hongos pigmentados, mientras que los hemi-edáficos serían de hábitos más generalistas. Existen dos subordenes y alrededor de 12 familias de colémbolos (Hopking 1997). El suborden Arthropleona (colémbolos "lineales"), que incluye a la mayoría de las especies, se divide en dos secciones: Poduromorpha y Entomobryomorpha. El suborden Symphypleona (colémbolos "globulares") constituye un grupo más reducido y con características más uniformes que el anterior.

En este trabajo de tesis se han encontrado especies pertenecientes a las siguientes familias:

### **2.1. Hypogastruridae (Poduromorpha)**

La mayoría de las especies de esta familia, y todas las que se encuentran en el suelo, pertenecen a la subfamilia Hypogastrurinae (577 especies y 39 géneros). Los miembros de esta subfamilia pueden encontrarse en una gran variedad de hábitats, como por

ejemplo la corteza de árboles y las líneas de costa. Algunas especies euedáficas son comunes y pueden volverse muy numerosas.

## **2.2. Onychiuridae (Poduomorpha)**

Esta familia incluye 602 especies. La mayoría son pequeñas, euedáficas, y se alimentan en la rizoofera. En general no poseen pigmentación ni fúrcula, y los ojos están reducidos o ausentes. Poseen pseudoocelos que no están relacionados con la visión, y que excretan feromonas de alarma o defensa.

## **2.3. Entomobryidae (Entomobryomorpha)**

Esta es una familia muy numerosa, que incluye 1.365 especies distribuidas en 2 subfamilias: Entomobryinae y Orchesellianae. La mayoría son epiedáficas, muy activas y con fúrcula muy desarrollada. Se las encuentra en diferentes ambientes, pero más frecuentemente entre la hojarasca, en la superficie del suelo o bajo la corteza de los árboles, en la copa de los árboles o en cuevas.

## **2.4. Isotomidae (Entomobryomorpha)**

Esta familia constituye un grupo muy heterogéneo, que alcanza un total de 1.028 especies. La mayoría vive en el suelo, en las líneas de costa o asociadas a cursos de agua. Algunas especies son características de ambientes con condiciones extremas, como los desiertos o la Antártida.

## **2.5. Sminthuridae (Symphypleona)**

Esta familia incluye a una gran cantidad de especies cosmopolitas, epiedáficas y muy activas, generalmente de colores brillantes. Se han identificado 890 especies. Habitan principalmente en la hojarasca, sobre vegetación baja o en la copa de los árboles.

## **3. SYMPHYLA (Edwards 1990)**

Los Symphylla son invertebrados pequeños, de entre 0.2 y 1.5 cm de largo, blancos, sin ojos y de forma alargada, con 12 pares de patas en estado adulto. Son habitantes muy comunes en los suelos de todo el mundo. Se han encontrado en altas densidades tanto en bosques y pastizales como en campos cultivados. Tienen la capacidad de penetrar en profundidad dentro del perfil del suelo, volviendo a la superficie sólo cuando necesitan alimento y las condiciones ambientales son favorables. Esta migración vertical está relacionada con el contenido de humedad del suelo, la temperatura, la disponibilidad de alimento cerca de la superficie, los ciclos reproductivos y el ritmo diurno. En los climas templados se observan variaciones estacionales importantes en sus densidades poblacionales y en su distribución vertical dentro del perfil del suelo.

La mayoría de las especies son omnívoras y pueden alimentarse de tejidos blandos de plantas o animales. Las especies de la familia Scutigereidae prefieren alimentarse de material vegetal vivo y pueden volverse plagas importantes de los cultivos. Cuando no hay disponibilidad de material vegetal fresco pueden consumir microorganismos, material vegetal en descomposición o carroña. Por el contrario, las especies de la familia Scolopendrellidae se alimentan principalmente material orgánico en descomposición. Son extremadamente voraces y atacan los restos vegetales en su primer estadio de descomposición, antes de que lo haga el resto de los invertebrados del suelo.

#### 4. OLIGOCHAETA

Las lombrices de tierra (clase Oligochaeta, orden Opisthophora, cohorte Terrimegadriili) se encuentran distribuidas en 10 familias y comprenden alrededor de 200 especies. Las familias Lumbricidae y Megascolecidae son las más importantes en América del Norte, Europa, Australia y Asia. Algunas especies de estas familias, denominadas “peregrinas”, han sido accidentalmente distribuidas por el hombre en todo el mundo y son actualmente dominantes en la mayoría de las regiones templadas (Coleman et al. 2004).

Las lombrices de tierra ocupan una gran diversidad de hábitats, desde climas templado fríos hasta climas tropicales, donde la temperatura y humedad del suelo sean favorables al menos en algún momento del año. Cuando las condiciones ambientales son desfavorables muchas especies entran en estado de quiescencia (anhidrobiosis en respuesta a la sequía e hibernación en respuesta a las bajas temperaturas), permaneciendo inactivas mientras duran las condiciones adversas (Momo & Falco 2009).

Las lombrices representan la mayor proporción de biomasa en un gran número de ecosistemas, presentando frecuentemente valores de peso vivo entre 30 y 100 gr/m<sup>2</sup> y alcanzando valores máximos de hasta 400 gr/m<sup>2</sup> en pasturas fertilizadas de zonas templadas y tropicales. Las densidades poblacionales frecuentemente varían entre 100 y 500 ind/m<sup>2</sup> y pueden llegar hasta 2000 ind/m<sup>2</sup>, también en pasturas de zonas templadas. En la mayoría de los casos los bosques presentan menores valores de densidad y biomasa (Lavelle et al. 1997). A escala local, las poblaciones de lombrices se ven influenciadas por las variaciones en las propiedades y características de los suelos, los patrones de vegetación, el uso de la tierra y las técnicas de cultivo y manejo.

La distribución horizontal de las lombrices depende de su estructura poblacional (Momo & Falco 2003). En primavera y verano, cuando la población se encuentra básicamente constituida por juveniles, se observa una distribución agregada. Luego, esta agregación

disminuye a causa de la dispersión y al llegar el invierno los adultos presentan una distribución al azar. En relación a la distribución vertical, cada especie se encuentra a una profundidad característica, sin embargo en cada caso se producen movimientos verticales en función del contenido de humedad y la temperatura del suelo. Si bien la mayoría de las especies se encuentran dentro de los primeros 30 cm del suelo, en invierno y verano se produce una concentración de los individuos por debajo de los 7 cm, mientras que en primavera y otoño esta concentración ocurre más cerca de la superficie, por encima de los 7 cm (Momo & Falco 2003).

En general, las lombrices son clasificadas en categorías ecológicas en base a su morfología, comportamiento, hábitos alimenticios y posición dentro del perfil del suelo (Bouché 1977, Lavelle 1983).

Las especies epígeas viven en la superficie del suelo, asociadas a la hojarasca y acúmulos de materia orgánica. Se encuentran expuestas a las variaciones climáticas y la depredación, y pasan la estación desfavorable como cocon. Son de tamaño variable, entre 1 y 15 cm de largo, con pigmentación de color rojiza. Tienen ciclos de vida cortos y altas tasas de natalidad y mortalidad. No modifican la estructura del suelo. Son polihúmicas (prefieren sustratos ricos en materia orgánica) y se alimentan de hojarasca.

Las especies endógeas viven dentro del suelo, donde generan galerías horizontales o subhorizontales a través de las cuales se mueven. Soportan las condiciones ambientales mediante la quiescencia y la migración a estratos más profundos. Son de tamaño pequeño y sin pigmentación y poseen ciclos de vida cortos. Las especies endógeas polihúmicas son de tamaño pequeño y se encuentran asociadas a la rizofera, consumiendo partículas de suelo con alto contenido de materia orgánica. Las especies endógeas mesohúmicas son de tamaño intermedio (6 a 18 cm) y consumen suelo con contenido medio de materia orgánica, mientras que las especies oligohúmicas son más grandes (25 a 50 cm) y se alimentan de suelo con bajo contenido de materia orgánica.



Las especies anécicas construyen galerías verticales, lo que les permite alimentarse en la superficie y utilizar el suelo como refugio. Son de tamaño variable, de 10 a 100 cm de largo, y pigmentadas, de colores marrones. Presentan ciclos de vida largos y entran en quiescencia cuando las condiciones son desfavorables. A través de las galerías verticales mejoran la infiltración en los suelos y por su forma de alimentación generan una importante redistribución de la materia orgánica dentro el perfil. En nuestro país no hay registro de especies anécicas, aunque algunas han sido ubicadas en una categoría intermedia, endo-anécicas, por generar galerías diagonales poco profundas (Momo y Falco 2003).

Por su influencia directa sobre la estructura del ecosistema, la lombrices de tierra son denominadas “ingenieros del ecosistema” (Lavelle et al. 1997). Esta influencia está relacionada con la generación de galerías en el suelo, el consumo selectivo de partículas de suelo y hojarasca, la mineralización de la materia orgánica ingerida y la deposición de pellets fecales (Lavelle et al. 1997). Los efectos sobre el suelo, la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de los nutrientes dependen de la densidad y las características de las poblaciones de lombrices presentes (Coleman et al. 2004).

## **5. COLEOPTERA (ADULTOS) (Borror et al. 1989)**

Los coleópteros constituyen el grupo más numeroso de los insectos. En el suelo se encuentran especies con diferentes hábitos alimenticios: depredadoras, fitófagas, fungívoras y detritívoras. Algunas especies cumplen todo su ciclo de vida en el suelo, mientras que otras son transitorias o temporarias.

En este trabajo de tesis se encontraron especies pertenecientes a las siguientes familias:

### **5.1. Endomychidae**

Las especies de esta familia son pequeñas: la mayoría mide entre 3 y 8 mm de largo. Son de forma ovalada, lisa y generalmente de colores brillantes. Son similares a los Coccinellidae, pero a diferencia de estos su cabeza es fácilmente visible desde arriba. El pronoto es generalmente excavado, con los bordes hacia atrás. Las uñas de los tarsos son simples.

La mayoría se encuentra bajo la corteza de los árboles, en troncos podridos, asociados a hongos o frutos en descomposición y algunos en las flores. Son fungívoros.

### **5.2. Carabidae**

Esta familia reúne especies de diferente tamaño, forma y color. Sin embargo, la mayoría son de color oscuro y brillante, de forma algo aplanada y con elitros estriados.

Se encuentran frecuentemente bajo piedras, hojas, troncos, corteza o detritos, o sobre la superficie del suelo. La mayoría de las especies son depredadoras de insectos y de hábitos nocturnos: se esconden durante el día y se alimentan por la noche. Muchas son atraídas por la luz. Las larvas también son depredadoras. Se encuentran en galerías en el suelo, bajo la corteza o entre los detritos.

### **5.3 Ptiliidae**

En esta familia se encuentran algunas de las especies más pequeñas de coleópteros; la mayoría no supera 1 mm de largo. Su cuerpo es de forma ovalada y presentan en las alas posteriores un conjunto de pelos largos que generalmente se extienden fuera de los elitros. Es una familia de amplia distribución, especialmente en las regiones húmedas templadas y tropicales (Dindal 1990). Se los encuentra bajo la corteza de troncos caídos, en la hojarasca, asociados a los detritos y en general en ambientes húmedos y con alto contenido de materia orgánica. Se alimentan de esporas e hifas de hongos.

#### **5.4. Staphylinidae**

Las especies de esta familia son delgadas y largas. Pueden reconocerse por los elitros muy cortos, que generalmente no son más largos que su ancho combinado y dejan expuesta una parte considerable del abdomen. Tienen 6 a 7 segmentos abdominales visibles. Las alas posteriores están bien desarrolladas y en reposo se encuentran plegadas bajo los elitros. Son insectos activos que corren y vuelan rápidamente. Cuando corren frecuentemente alzan la punta del abdomen. Poseen mandíbulas largas, finas y afiladas, que generalmente cruzan frente a la cabeza. La mayoría de las especies son de color marrón o negro y varían considerablemente en tamaño.

Se encuentran en una gran variedad de hábitats, pero más frecuentemente asociados al material en descomposición, en particular excrementos o carroña. También se los puede encontrar bajo piedras u otros objetos en el suelo, en las orillas de arroyos o cuerpos de agua, asociados a los hongos y la hojarasca, o en los nidos de aves, mamíferos, hormigas o termitas. La mayoría de las especies son depredadoras; algunas pocas son parásitos de insectos.

#### **5.5. Scarabeidae**

Esta familia agrupa especies que presentan una gran variedad de tamaños y colores. Son de cuerpo pesado, ovalado o alargado, generalmente convexos, con tarsos de 5 segmentos y antenas lameladas con 8 a 11 segmentos. Poseen los últimos 3 segmentos de las antenas unidos o separados, formando una clava de forma ovalada o alargada que es característica de esta familia. La tibia frontal se encuentra más o menos dilatada, con el borde exterior dentado.

Presentan una variación considerable en relación a los hábitats que utilizan. La mayoría de las especies se alimentan de excrementos, material vegetal en descomposición o carroña. Algunas son fungívoras y otras fitófagas, alimentándose de follaje, frutos y flores.

## **5.6. Elateridae**

Es una familia numerosa, con muchas especies comunes. Se caracterizan por poder arquearse y saltar gracias a la flexibilidad de la unión entre el protorax y el mesotorax, y por la presencia de una espina del prosterno que encaja en una grieta del mesosterno. Tienen una forma característica que permite reconocerlos: el cuerpo es alargado y redondeado en los extremos, con las esquinas posteriores del pronoto prolongándose hacia atrás en forma de espinas. Poseen antenas aserradas, ocasionalmente filiformes o pectinadas. La mayoría mide entre 12 y 30 mm de largo.

Los adultos son fitófagos y se encuentran en flores, bajo la corteza o entre la vegetación.

## **5.7. Cryptophagidae**

Las especies de esta familia miden entre 1 y 5 mm de largo. Son de forma oval alargada, de colores marrones a amarillentos y con el cuerpo cubierto por una suave pubescencia. Se alimentan de hongos y material vegetal en descomposición, al cual se encuentran generalmente asociadas. Algunas especies habitan en nidos de abejas o avispas.

## **5.8. Corylophidae**

Son de forma redondeada a ovalada y muy pequeñas: miden generalmente menos de 1 mm. Poseen pelos en las alas posteriores. Se las encuentra asociadas a material vegetal en descomposición y detritos, donde aparentemente se alimentan de esporas de hongos.

## **5.9. Anthicidae**

Son especies de apariencia similar a las hormigas, con un fuerte estrangulamiento en la cabeza detrás de los ojos y con el pronoto de forma ovalada. Miden entre 2 y 12 mm de largo. Generalmente se encuentran en las flores y el follaje, y algunas bajo las piedras, en los troncos o asociadas a los detritos.

### **5.10. Scolytidae**

Son especies chicas, que raramente superan los 6 a 8 mm y de forma cilíndrica. Generalmente presentan colores amarronados o negro. Se encuentran tanto bajo la corteza como en el interior de los troncos. Algunas especies hacen galerías muy particulares. En esta familia se incluyen dos grupos: los escarabajos de la corteza, que se alimentan de la corteza de los árboles y los escarabajos “Ambrosia”, que se alimentan de un hongo que cultivan en la madera de los árboles.

### **5.11. Curculionidae**

Estas especies se caracterizan por tener la cabeza prolongada en un rostro y las antenas quebradas. Se las encuentra en hábitats muy diversos. Son todas fitófagas, tanto las larvas como los adultos.

### **5.12. Scaphidiidae**

Algunos autores la consideran una subfamilia (Scaphidiinae) de Staphylinidae en base a numerosos caracteres presentes en larvas y adultos, mientras que para otros Scaphidiidae constituye una familia separada (Löbl & Leschen 2003).

Este grupo contiene 1.300 especies descritas y se divide en 4 tribus. Son de diferente forma que los Staphylinidae, ya que presentan un cuerpo en forma de caja y fuertemente convexo, con los elitros cubriendo el abdomen. Todas las especies son fungívoras y presentan adaptaciones morfológicas y de comportamiento particulares, por ejemplo la presencia de estructuras bucales específicas. Estos coleópteros frecuentemente presentan preferencias por cierto tipo de hongos y algunas especies se asocian con Myxomycetes (Löbl & Leschen 2003). En general, los adultos pueden alimentarse de una gran variedad de hongos, mientras que las larvas se encuentran más restringidas. Se los

encuentra en el suelo, asociados al humus y la madera podrida, así como sobre troncos o bajo la corteza.

### **5.13. Cucujidae**

Es una familia poco numerosa que contiene 4 géneros y 36 especies. En su mayoría son de tamaño medio, entre 6 y 25 mm de largo, de forma alargada y aplanada dorsoventralmente, con colores brillantes. Poseen mandíbulas largas y robustas. Tanto los adultos como las larvas se encuentran principalmente debajo de la corteza de los árboles caídos. Se los considera depredadores de pequeños insectos, pero se sabe muy poco de su biología (Lee & Satô 2007; Guéorguiev et al. 2008). Algunas especies son plaga de los productos almacenados.

### **5.14. Nitidulidae**

Es una familia abundante y de amplia distribución que incluye 2800 especies en todo el mundo. La mayoría de las especies son saprófagas y fungívoras (Majka et al. 2008). Las especies de esta familia frecuentan plantas y árboles cuando fermenta la savia que exudan, así como también frutas en descomposición y ciertas clases de hongos. Algunas especies se encuentran asociados a los animales en descomposición y unas pocas son depredadoras.

### **5.15. Chrysomelidae**

Coleópteros típicos de árboles, arbustos y otras plantas. Sus larvas y adultos son fitófagos. Se los encuentra en estado adulto sobre las plantas o refugiados bajo la corteza, las piedras y los troncos. Varían mucho en cuanto a coloración, pero en general son de colores vivos y muchas veces metálicos.

### **5.16. Pselaphidae**

Esta familia incluye un gran número de especies y varios géneros. Son coleópteros pequeños, de 0,7 a 4,5 mm de largo. Presentan elitros cortos, que dejan expuestos cinco segmentos abdominales.

Se los encuentra en zonas con alto contenido de humedad, asociados a la hojarasca, cortezas y musgos, o bajo piedras y troncos. Se observa una mayor diversidad y abundancia de especies en los bosques, aunque algunas especies pueden ser abundantes también en ambientes de pastizal. Todas las especies de esta familia tienen mandíbulas bien desarrolladas y son depredadoras de invertebrados, por ejemplo anélidos, colémbolos, ácaros, larvas de insectos y Symphyla.

### **5.17. Histeridae**

Es una familia numerosa, que incluye especies de diferentes formas pero que se reconocen por sus antenas geniculadas, con una maza compacta de 1 a 3 segmentos y por sus elitros cortos que dejan expuestos 1 a 2 segmentos abdominales. La mayoría de las especies son glabras, con una longitud del cuerpo entre 0,5 y 20 mm.

## **6. COLEOPTERA (LARVAS) (Dindal 1990)**

### **6.1. Carabidae**

La mayoría de las especies de Carabidae tienen tres generaciones por año en las zonas templadas. Las hembras ponen los huevos en el suelo, en la hojarasca o en maderas en descomposición, durante la primavera. Las larvas completan su desarrollo en otoño y empupan en el suelo, entre la hojarasca o en los troncos caídos. La mayoría de las especies presentan tres estadios larvales. En algunas especies los adultos permanecen

ocultos en la cámara de la pupa durante todo el invierno, mientras que en otras emergen para alimentarse y luego hibernar hasta la primavera.

En general, las larvas presentan los mismos hábitos alimenticios que los adultos, aunque la forma de alimentación es diferente. Las larvas dependen mucho más de la digestión extra-oral debido a su menor capacidad de masticación. La mayoría de las especies poseen mandíbulas angostas en forma de hoz adaptadas a la perforación de las presas y probablemente se alimentan de pequeños artrópodos.

## **6.2. Staphylinidae**

En zonas templadas los Staphylinidae presentan varias generaciones por año, pudiendo encontrarse simultáneamente adultos y larvas. El desarrollo de las larvas es corto en relación a la longevidad de los adultos. La eclosión de los huevos y el desarrollo de las larvas se completa generalmente en pocas semanas, luego pasan por un breve período de pupa que dura desde una a varias semanas y posteriormente emergen los adultos. Las larvas pueden también permanecer en diapausa durante el invierno y en este caso empupar durante la primavera.

En general, las larvas se encuentran en los mismos lugares que los adultos, alimentándose de los mismos recursos.

## **6.3. Scarabeidae**

La principal característica que distingue a las larvas de esta familia es la forma de "C" que adoptan cuando están en reposo, con la punta del abdomen tocando o muy cerca de las patas posteriores. La mayoría de las especies cumplen su ciclo de vida en un año en zonas templadas y presentan tres estadios larvales. En general poseen hábitos alimenticios similares al del estado adulto. La mayoría se alimenta de excrementos, restos



vegetales en descomposición, madera podrida y carroña. Algunas especies son fitófagas y consumen principalmente raíces, mientras que otras pueden alimentarse de plántulas.

## **7. DIPTERA (LARVAS)**

Las larvas de Diptera terrestres representan un grupo diverso que incluye especies de diferentes formas y tamaños y con diferentes hábitos alimenticios (por ejemplo: detritívoros, fungívoros, o depredadores). En los suelos de ecosistemas de zonas templadas la densidad promedio anual de las larvas de Diptera se encuentra entre  $10^1$  y  $10^3$  ind/m<sup>2</sup>, pudiendo alcanzar valores muy superiores en situaciones particulares (Frouz 1999). Las densidades son mayores en suelos con un horizonte orgánico bien desarrollado, como en el caso de los bosques. En general, requieren condiciones de alta humedad y son pocas las especies que toleran períodos prolongados de desecamiento. Las especies del suelo se encuentran en su mayoría en ambientes húmedos y con un alto contenido de materia orgánica, que les proporcionan no sólo alimento, en el caso de las especies detritívoras, sino también las condiciones adecuadas de humedad (Teskey 1990). Las pocas especies que se encuentran en suelos secos son depredadoras y poseen adaptaciones específicas para minimizar las pérdidas de agua.

La mayoría de las especies habitan en el suelo durante los estadios larvales y luego los adultos emergen a la superficie. Las larvas de algunas especies se desarrollan en sustratos específicos, por ejemplo tejidos vegetales, y descienden al suelo para empupar, mientras que otras pasan todo su ciclo en el suelo, incluyendo el estado adulto, como por ejemplo algunos Sciaridae o Cecidomyiidae ápteros. Las familias generalmente más abundantes en el suelo son Cecidomyiidae, Chironomidae y Sciaridae (Frouz 1999).

En este trabajo de tesis se han encontrados larvas de Diptera pertenecientes a las siguientes familias:

### **7.1. Cecidomyiidae**

Esta familia resulta abundante en los bosques, donde juega un rol importante en la descomposición de la hojarasca. También puede ser importante en los pastizales cuando las condiciones de humedad son intermedias, aunque en estos casos la abundancia total de la comunidad de Diptera es baja. Las especies de esta familia son fungívoras.

### **7.2. Chironomidae**

Esta familia frecuentemente es la más abundante en los agroecosistemas, sobre todo en ambientes húmedos. Sus especies son características de los ambientes disturbados y en general de los primeros estadios sucesionales. Consumen partículas de suelo para acceder a la microflora, microfauna y detritos adheridos a estas partículas, que utilizan como alimento.

### **7.3 Sciaridae**

Son abundantes en los bosques, al igual Cecidomyiidae, donde también cumplen una importante función como descomponedores de la hojarasca. Se los encuentra también en ambientes de pastizal con condiciones intermedias de humedad. Consumen grandes porciones de tejido vegetal vivo o muerto, junto con la microflora asociada y algunas partículas de suelo. Las especies de esta familia se encuentran asociadas a los primeros estadios sucesionales.

### **7.4 Tipulidae**

Esta familia frecuentemente representa una parte importante de la biomasa total de Diptera en ciertos ecosistemas. Sus larvas se alimentan de la misma forma que las larvas

de Sciaridae, consumiendo grandes porciones de tejido vegetal junto con partículas del suelo y la microflora asociada.

### **7.5 Phoridae**

Las larvas de esta familia se desarrollan en microhábitas específicos, por ejemplo sobre otros invertebrados o sus huevos, hongos o nidos de avispas, y empupan en el suelo. Este comportamiento hace que sean difíciles de capturar en los muestreos y que por lo tanto no hayan sido mencionadas como una de las principales familias de Diptera en los suelos. Por el contrario, los adultos son frecuentemente capturados mediante trampas de emergencia. Las larvas de Phoridae se alimentan de los microorganismos y los detritos orgánicos que se encuentran adheridos a la superficie de los restos vegetales.

### **7.6 Empididae**

Como en el caso de Tipulidae, esta familia puede contribuir en forma significativa a la biomasa total de Diptera en determinados ecosistemas. Las larvas de esta familia son depredadoras.

### **7.7 Asilidae**

Las larvas de Asilidae viven en el suelo, en troncos caídos u otros materiales orgánicos que se encuentran sobre la superficie del suelo. Son depredadoras y se alimentan de huevos, larvas u otros insectos de cuerpo blando (Finn 2003).

## 8. ISOPODA

Los isópodos terrestres son crustáceos de hábitos criptozoicos que se encuentran bajo rocas, troncos caídos o hábitas similares. La mayoría de las especies son pequeñas a medianas, de 2 a 30 mm de largo. Presentan colores que varían entre el gris oscuro, en el caso de las especies grandes y más móviles, y el blanco en las especies euedáficas más pequeñas. Existen alrededor de 5.000 especies (Muchmore 1990). Son de amplia distribución y ocupan diferentes ambientes, desde desiertos a bosques. Sin embargo, son susceptibles a la desecación y para evitarla presentan diferentes adaptaciones, como por ejemplo hábitos nocturnos, la capacidad de plegarse en forma de esfera y una baja tasa de respiración basal (Coleman et al. 2004). Generalmente se los encuentra asociados a la vegetación en descomposición u otros materiales orgánicos. Las densidades más altas se observan en pastizales con alto contenido de calcio, en algunos campos abandonados y baldíos (Paoletti & Hassall 1999) u otros lugares donde se acumulen los detritos, como por ejemplo pilas de compost, abonos, basurales o huecos en los árboles. Las densidades poblacionales reportadas en bibliografía varían entre 10 y 1.000 ind/m<sup>2</sup>. Son importantes en la fragmentación de los restos vegetales y detritos y en el ciclo de los nutrientes. Además contribuyen a la dispersión de los propágulos de hongos, bacterias y micorrizas en el suelo (Paoletti & Hassall 1999).

Son detritívoros generalistas. Consumen principalmente material vegetal y en menor medida material animal, pero pueden alimentarse también de raíces o plántulas. Poseen mandíbulas fuertes y esclerotizadas que les confieren una gran capacidad de fragmentación de los restos vegetales. Muestran una cierta selectividad frente a los diferentes tipos de hojarasca (Coleman et al. 2004). En laboratorio han presentado hábitos coprófagos, sin embargo se desconoce la importancia de este comportamiento a campo.

## 9. DIPLOPODA

Esta clase incluye 115 familias, 1.700 géneros y alrededor de 10.000 especies descritas (Hoffman 1990). La mayoría habitan en ambientes húmedos, templados o tropicales, asociadas a la hojarasca en los bosques. Se las encuentra también en regiones áridas y semiáridas, a pesar de su dependencia de la humedad: por la falta de una capa cerosa en la epicutícula se desecan fácilmente en ambientes con baja humedad relativa. Algunas especies habitan en el suelo, mientras que otras se encuentran en la hojarasca o debajo de las rocas o los troncos. Los estadios inmaduros generalmente permanecen ocultos bajo la hojarasca o incluso dentro del perfil del suelo. La abundancia de los Diplopoda parece estar relacionada con la presencia de sustratos calcáreos y pueden ser importantes en la dinámica del calcio, ya que poseen un exoesqueleto rico en este elemento. Además, la riqueza y composición de especies de la comunidad depende de la composición química de la hojarasca. Muchas especies presentan una marcada variación estacional en su densidad y la mayoría posee hábitos nocturnos.

La mayoría de las especies son detritívoras y constituyen un grupo importante en los bosques templados y tropicales, donde se alimentan de restos vegetales. Parecen ser consumidores selectivos, mostrando preferencia por hojarasca con alto contenido de calcio y evitando aquella fresca y con alto contenido de polifenoles (Coleman et al. 2004). Algunas especies son coprófagas obligadas, lo que indicaría que dependen de las bacterias para la digestión del material vegetal. En bosques mixtos de *Fagus sp.* y *Quercus sp.* de 120 años de edad se han registrado densidades poblacionales entre 11 y 31 ind/m<sup>2</sup> (Jabin et al 2004).

## 10. CHILOPODA

Existen 5 órdenes de Chilopoda: Lithobiomorpha; Scutigermorpha; Craterosigmomorpha; Geophilomorpha y Scolopendromorpha (Mundel 1990). En las regiones templadas los subórdenes dominantes son Lithobiomorpha, de hábitos epígeos, y Geophilomorpha, de hábitos euedáficos (Eisenbeis 2006).

Son depredadores comunes y muy activos en el suelo, la hojarasca y los hábitats criptozoicos. Poseen cuerpo alargado y aplanado. Habitan en diferentes biomas, desde bosques hasta desiertos. Las especies que viven dentro el suelo se alimentan de lombrices, enquitreidos o larvas de Diptera, mientras que aquellas que habitan sobre la superficie del suelo consumen pequeños artrópodos, como por ejemplo colémbolos (Coleman et al. 2004). Por las características de su epicutícula son sensibles a la desecación, mostrando preferencia por los ambientes húmedos. Juegan un rol fundamental en las redes tróficas del suelo, especialmente en los bosques. Sus densidades poblacionales dependen de las especies forestales presentes: en bosques de coníferas se observan bajas densidades de Chilopoda (2 a 3 ind/m<sup>2</sup>) mientras que en bosques de latifoliadas se observan valores más altos (50 a 180 ind/m<sup>2</sup>) (Eisenbeis 2006). En bosques mixtos de *Fagus sp.* y *Quercus sp.* de 120 años de edad se han registrado densidades poblacionales entre 84 y 193 ind/m<sup>2</sup> (Jabin et al 2004) y en bosques de *Fagus sp.* de 150 años densidades entre 37 y 80 ind/m<sup>2</sup>, en parcelas encaladas (Theenhaus & Schaefer 1995).

## 11. ARANEAE

Las arañas son depredadores solitarios. Existen alrededor de 100 familias distribuidas en varios subórdenes. Presentan diferentes estrategias de caza: hay especies que

construyen redes de seda de distinto tipo para atrapar a sus presas, mientras que otras son cazadores activos y atrapan sus presas sobre la superficie del suelo o en las plantas. Se las encuentra en todos los ecosistemas terrestres excepto en los polos. Las especies de mayor tamaño habitan en la superficie del suelo y son de hábitos criptozoicos; las de menor tamaño son euedáficas y algunas pueden ser consideradas microartrópodos por su tamaño. Se sabe poco de la ecología de las arañas que habitan en el suelo y la hojarasca. En ensayos de laboratorio, algunas especies han mostrado cierta selectividad en la selección de sus presas, pero se cree que a campo presentarían un comportamiento más oportunista. El impacto de las arañas sobre los ecosistemas tampoco es bien comprendido y su efectividad para el control biológico ha sido cuestionada a causa de su baja tasa de reproducción. Las arañas son fuertemente territoriales y esto tendería a mantener bajos sus niveles poblacionales incluso en condiciones de alta disponibilidad de presas (Coleman et al. 2004).

## **12. PSEUDOESCORPIONIDA**

Los pseudoescorpiones son arácnidos pequeños, de forma similar a los escorpiones pero que carecen de cola (metasoma) y aguijón. Poseen el cuerpo comprimido dorsoventralmente y son de colores pardos, que varían entre el marrón claro o rojizo, hasta el negro. Como la mayoría de los arácnidos, los pseudoescorpiones son depredadores. Se alimentan de ácaros y colémbolos y en general de una gran variedad de pequeños artrópodos (Coleman et al. 2004). Son de hábitos criptozoicos y por su tamaño y forma del cuerpo pueden pasar a través de pequeños espacios en el suelo y la hojarasca, o debajo de los troncos y las rocas. En general se los encuentra asociados al material orgánico donde se encuentran sus presas, principalmente pequeños artrópodos herbívoros o detritívoros. Sus principales órganos sensoriales son táctiles y consisten en

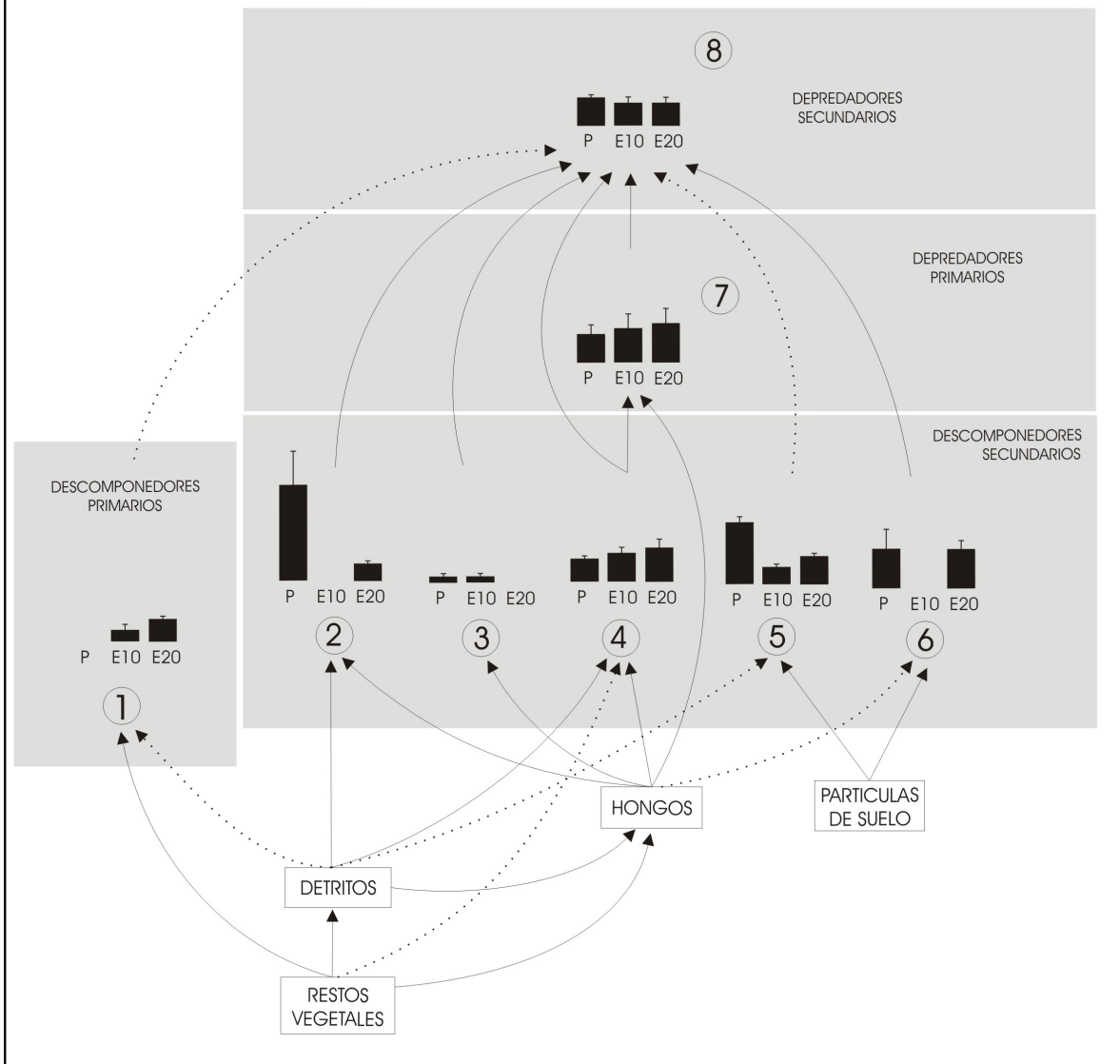
setas ubicadas en los quelíceros y segmentos terminales del abdomen. Poseen ocelos reducidos en tamaño y número y muchas especies son ciegas. En cuanto a sus densidades poblacionales, se han registrado entre 50 y 106 ind/m<sup>2</sup> en bosques mixtos de *Fagus sp.* y *Quercus sp.* de 120 años de edad en Alemania (Jabin et al 2004) y 130 ind/m<sup>2</sup> en una selva tropical seca de México (Palacios-Vargas et al. 2007).



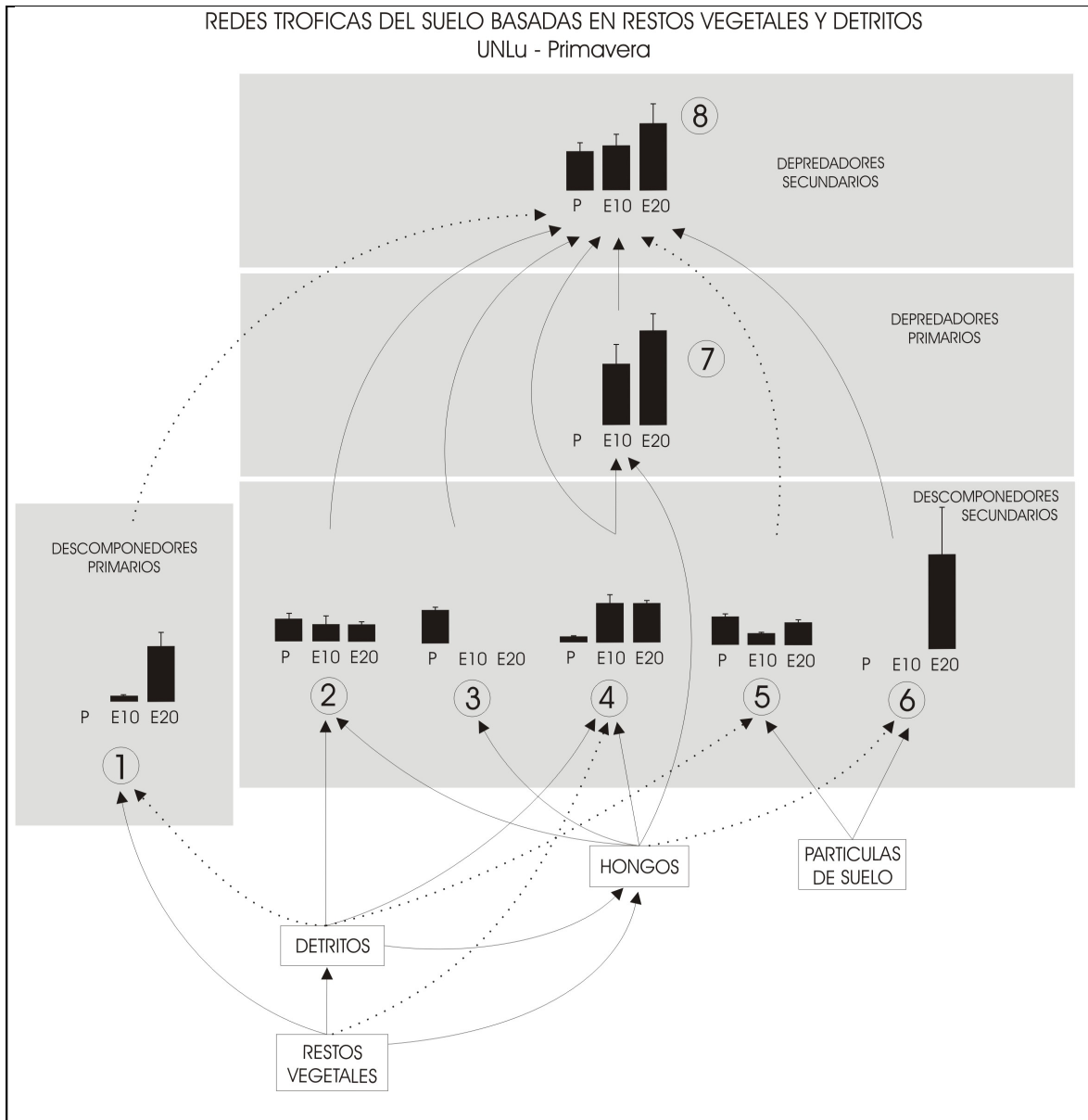
## APÉNDICE II

REDES TRÓFICAS DEL SUELO BASADAS EN RESTOS VEGETALES Y  
DETRITOS PARA LOS SISTEMAS ESTUDIADOS EN UNLU Y LINERA  
(pastizal, *Eucalyptus sp.* de 10 años, *Eucalyptus sp.* de 20 años)  
DURANTE LAS CUATRO ÉPOCAS DEL AÑO

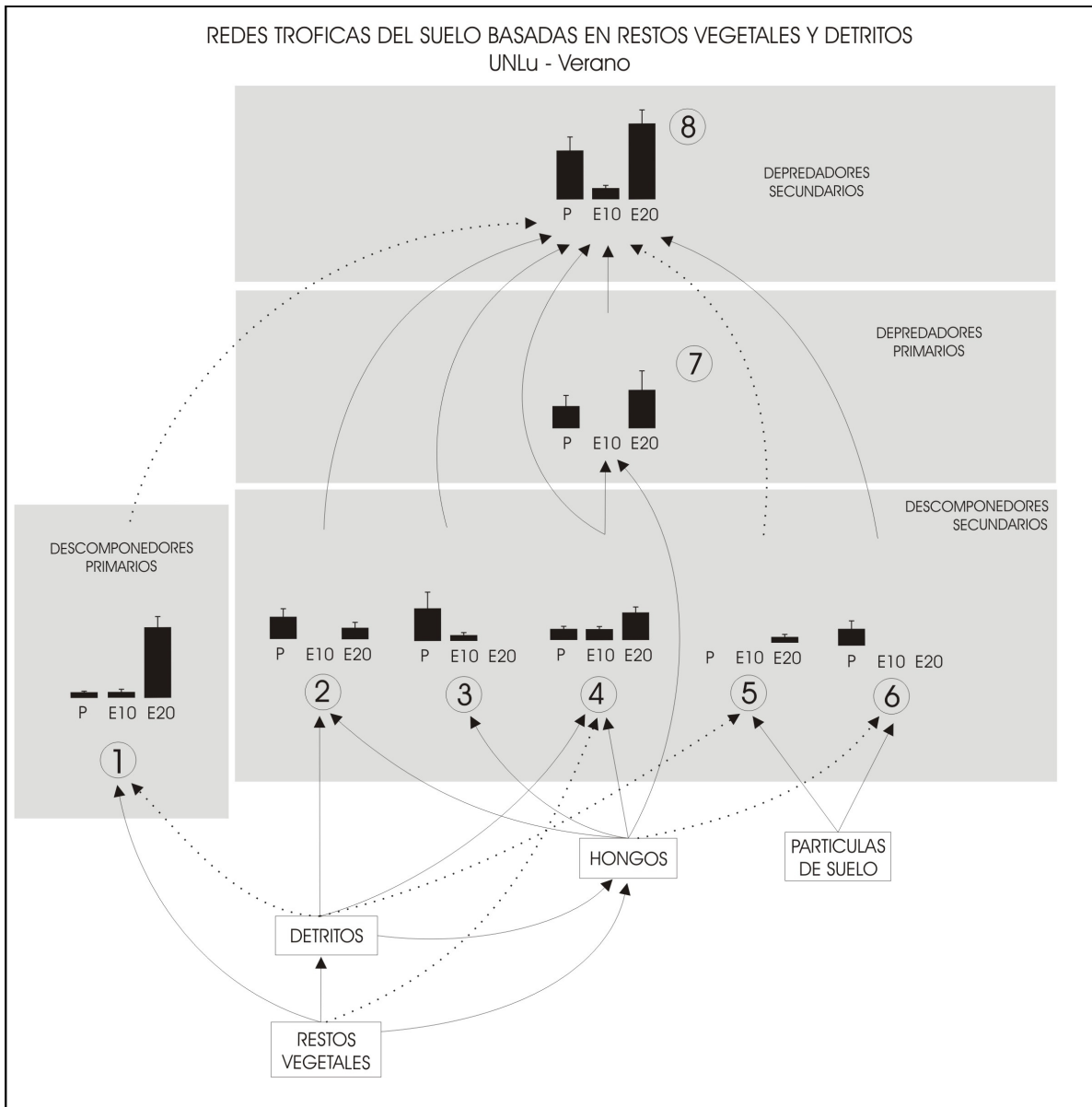
REDES TROFICAS DEL SUELO BASADAS EN RESTOS VEGETALES Y DETRITOS  
UNLu - Invierno



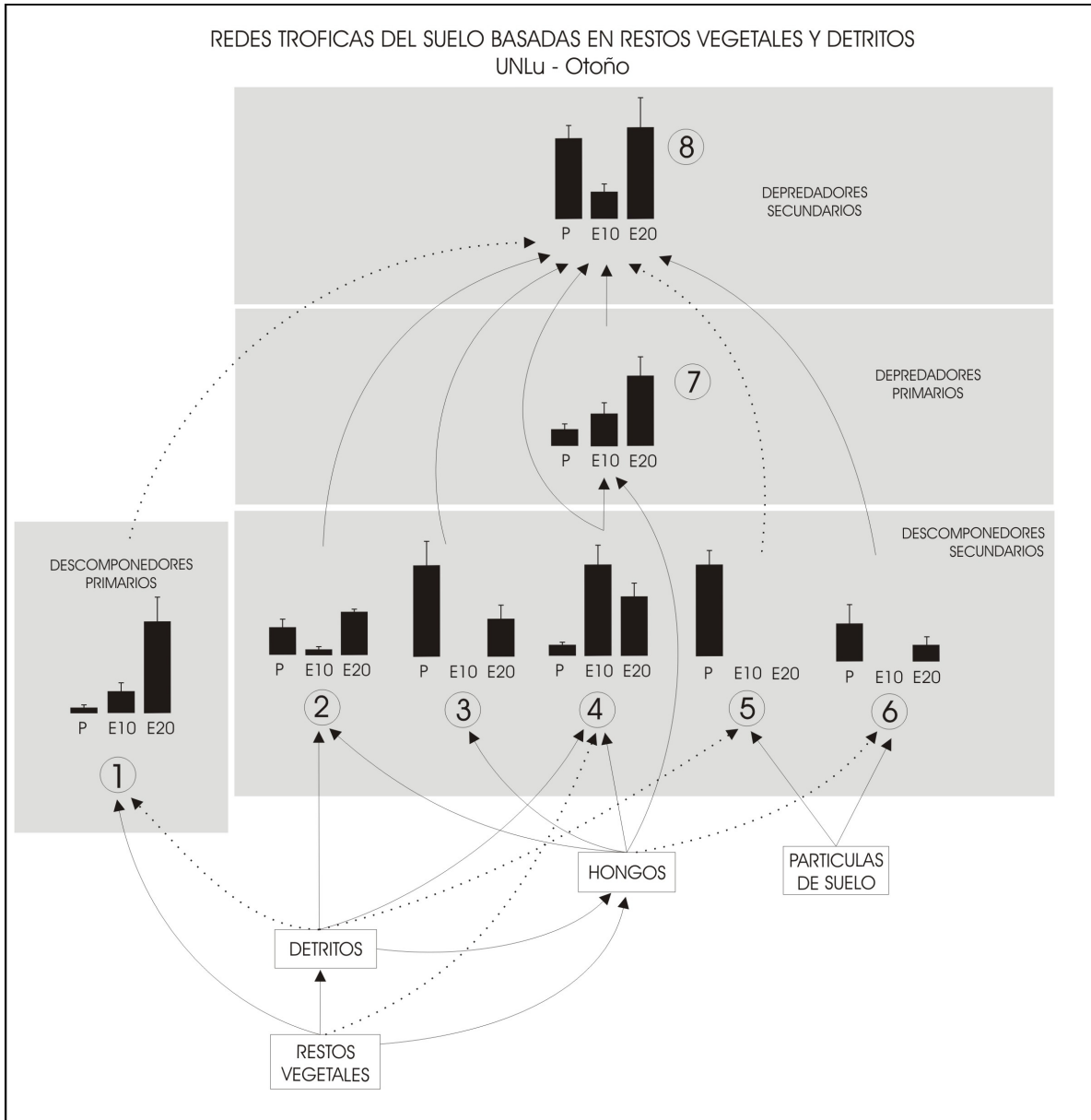
Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en UNLu durante el invierno. P= pastizal, E10= *Eucalyptus sp.* de 10 años, E20= *Eucalyptus sp.* de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de invierno (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.



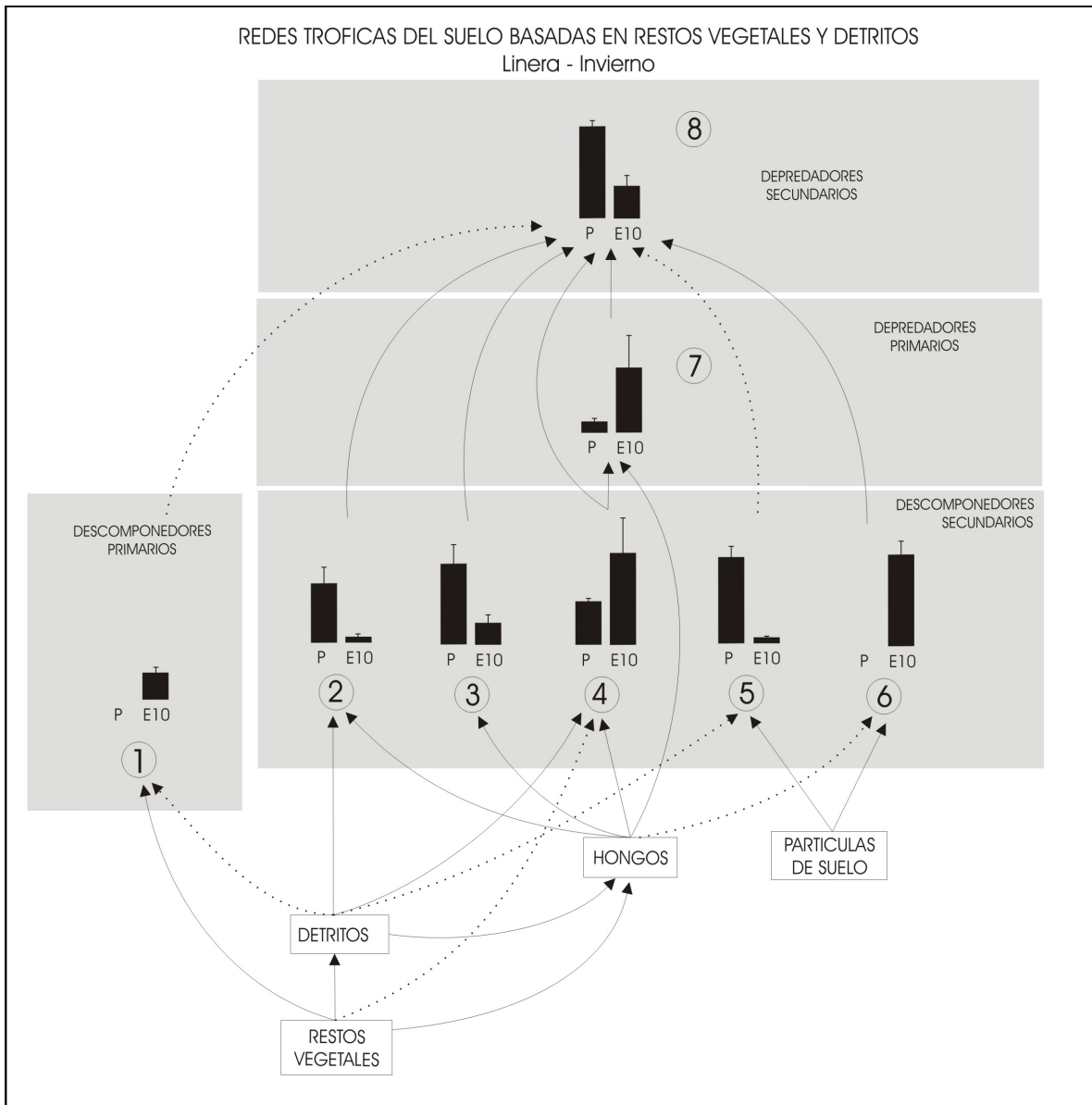
Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en UNLu durante la primavera. P= pastizal, E10= *Eucalyptus sp.* de 10 años, E20= *Eucalyptus sp.* de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de primavera (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.



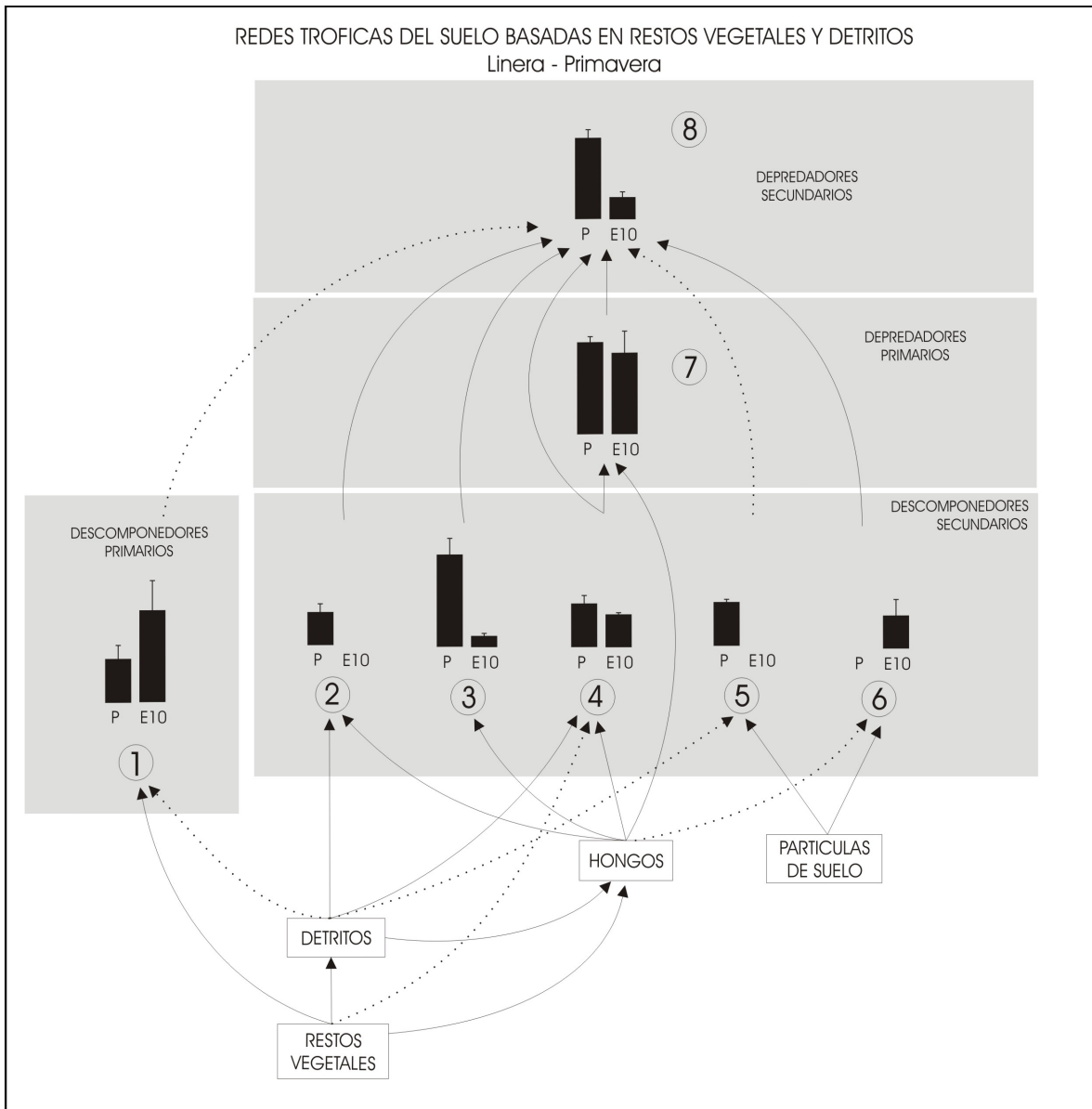
Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en UNLu durante el verano. P= pastizal, E10= *Eucalyptus sp.* de 10 años, E20= *Eucalyptus sp.* de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de verano (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.



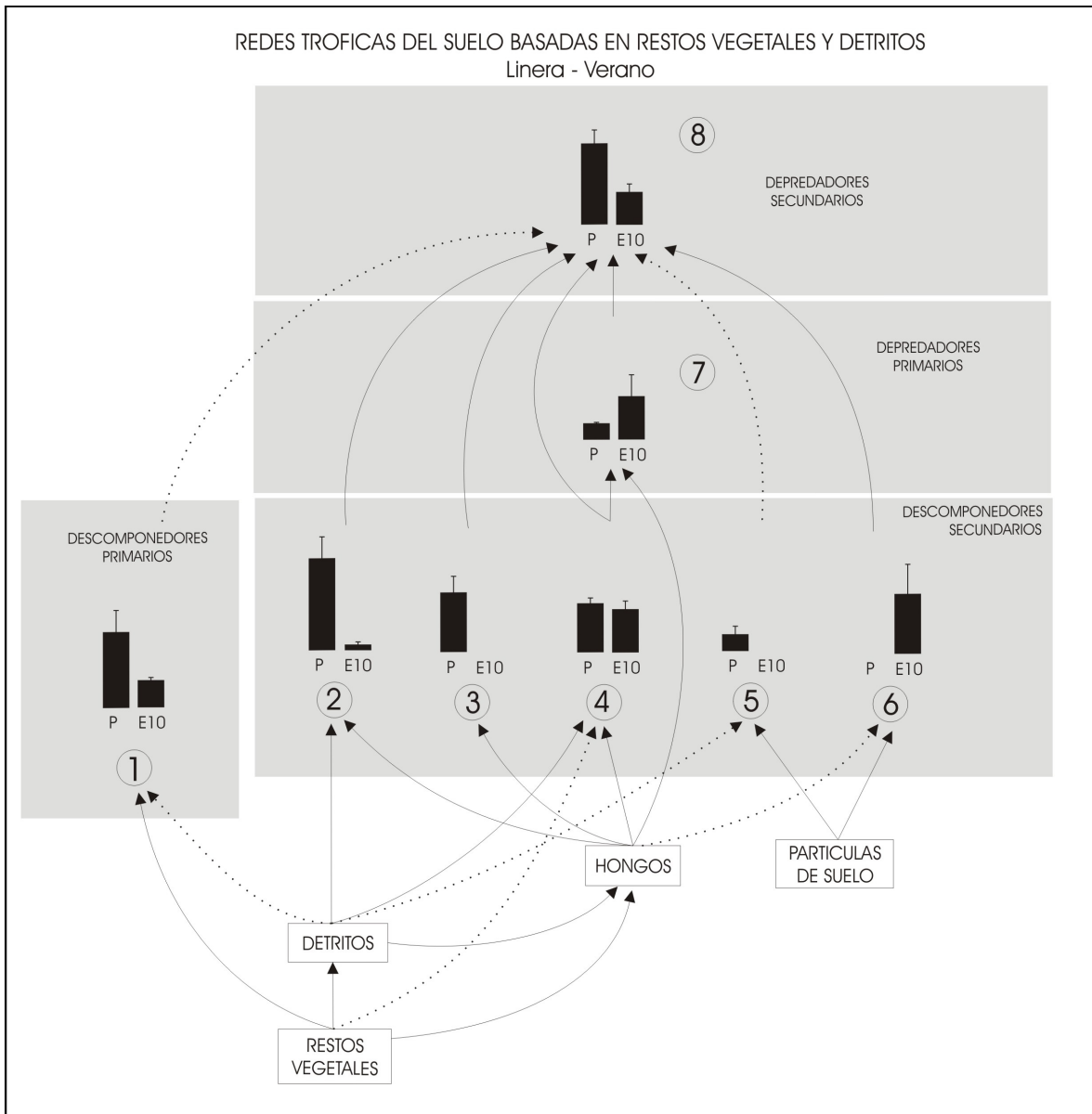
Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en UNLu durante el otoño. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años, E20= *Eucalyptus* sp. de 20 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de otoño (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.



Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en Linera durante el invierno. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de invierno (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.

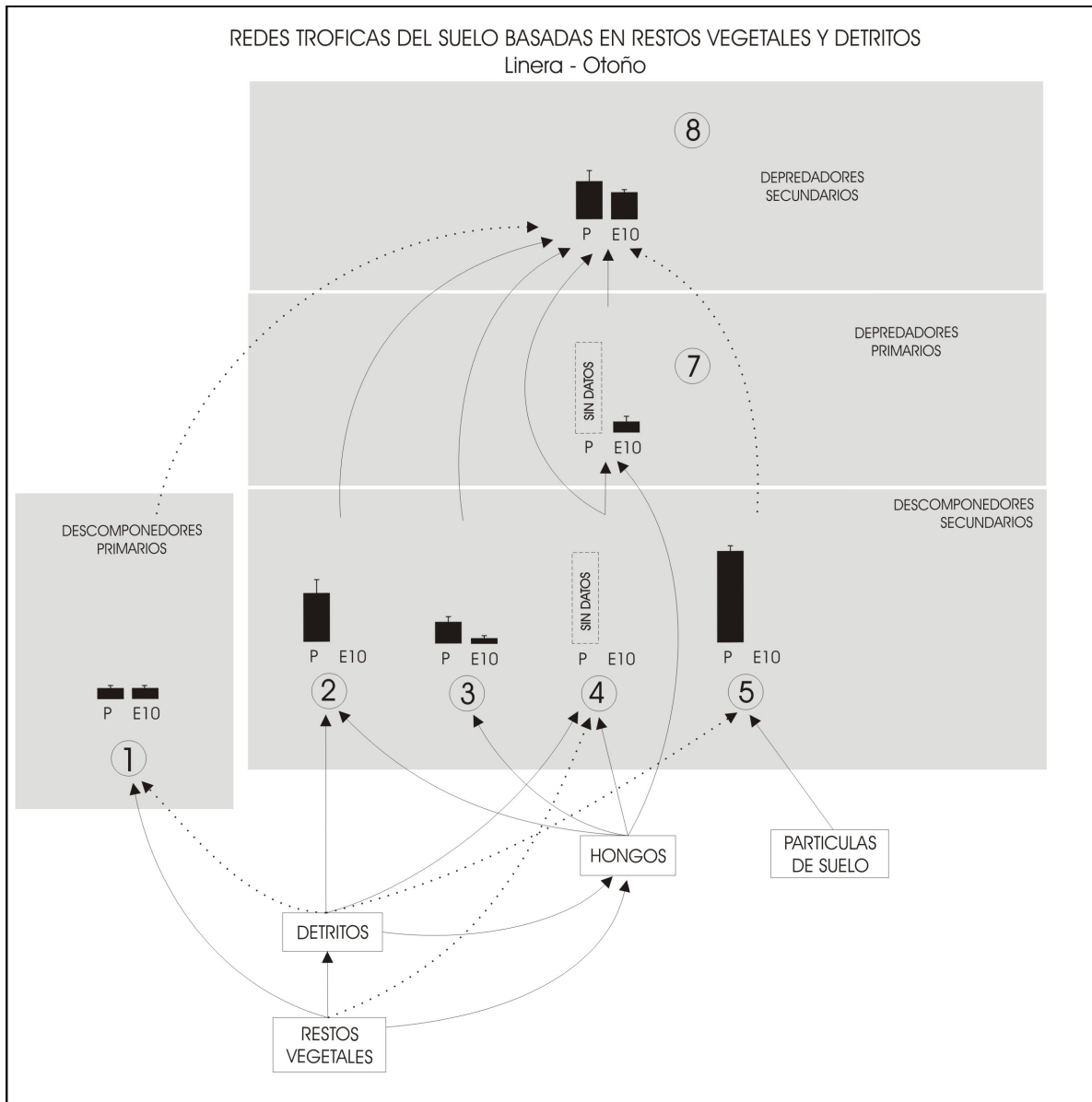


Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en Linera durante la primavera. P= pastizal, E10= *Eucalyptus sp.* de 10 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de primavera (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.



Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en Linera durante el verano. P= pastizal, E10= *Eucalyptus* sp. de 10 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de verano (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año.





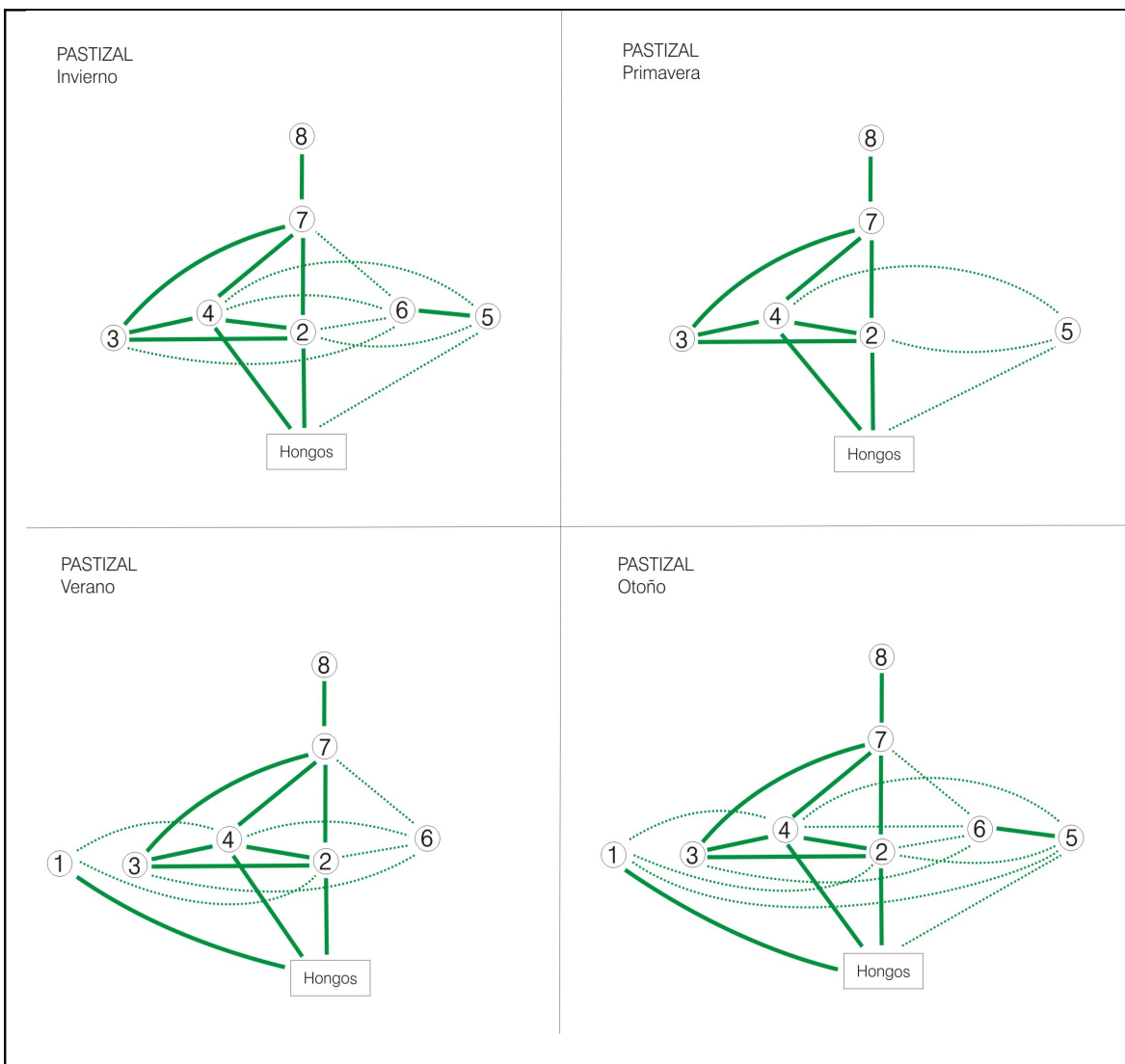
Red trófica basada en restos vegetales y detritos para los ambientes estudiados en Linera durante el otoño. P= pastizal, E10= *Eucalyptus sp.* de 10 años. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las flechas representan las conexiones o relaciones de alimentación entre las especies: con flechas enteras se indican las conexiones de mayor intensidad (fuentes principales de alimentación) y con flechas punteadas las de menor intensidad (fuentes complementarias de alimentación). Las barras verticales representan las abundancias relativas promedio para el muestreo de otoño (+ error estándar) de las especies tróficas respecto del máximo valor de densidad alcanzado por cada especie durante el año. Para esta fecha de muestreo no se cuenta con datos de densidad de las especies 4 y 7 en el pastizal.

## APÉNDICE III

GRÁFICOS DE SUPERPOSICIÓN DE NICHOS PARA LOS SISTEMAS  
ESTUDIADOS EN UNLU Y LINERA  
(pastizal, *Eucalyptus sp.* de 10 años, *Eucalyptus sp.* de 20 años)  
DURANTE LAS CUATRO ÉPOCAS DEL AÑO

SITIO: UNLu

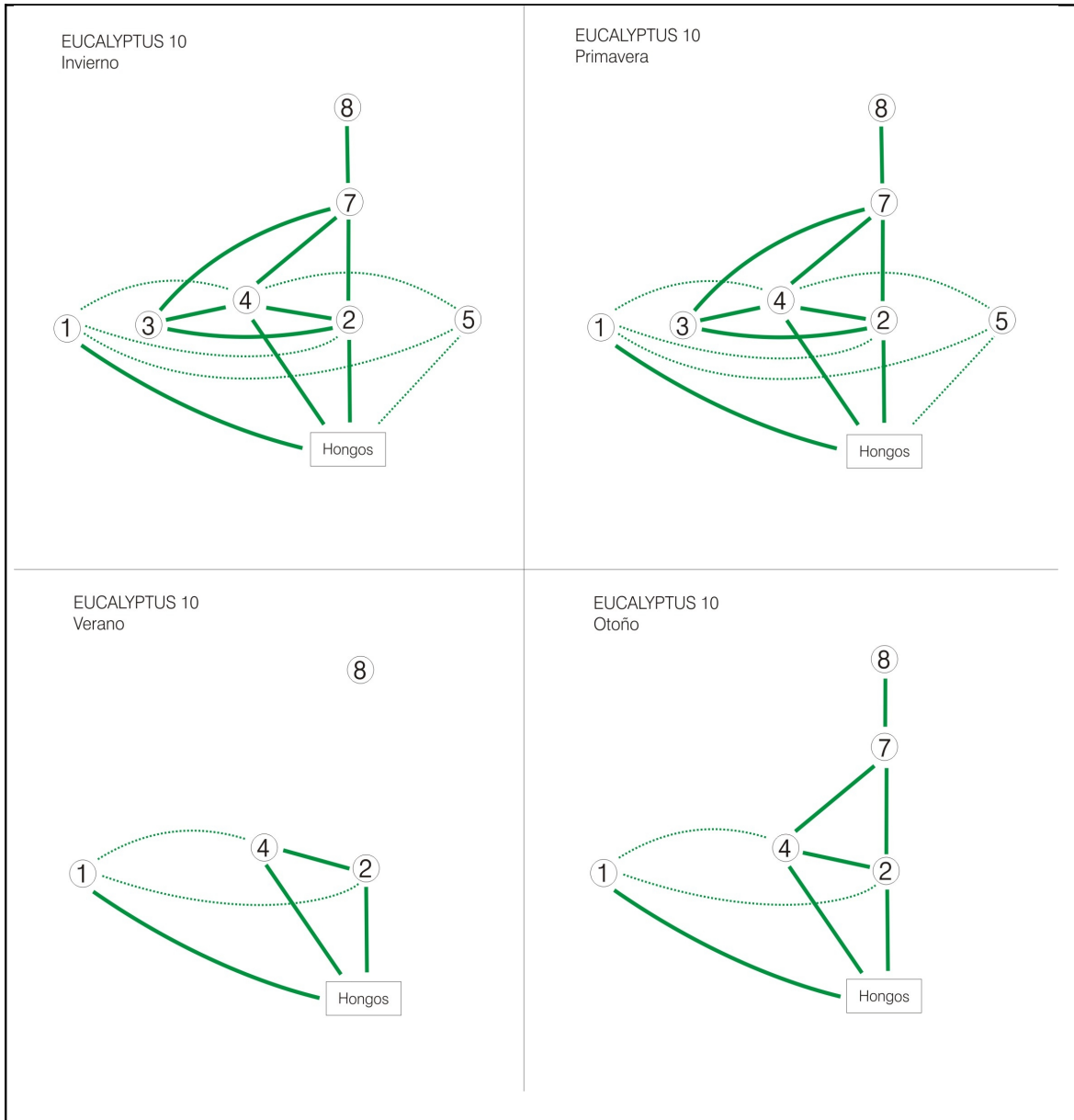
AMBIENTE: PASTIZAL



Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas estacionales (invierno; primavera; verano; otoño) en el pastizal de UNLu. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representarían fuentes complementarias de alimentación para las especies.

SITIO: UNLu

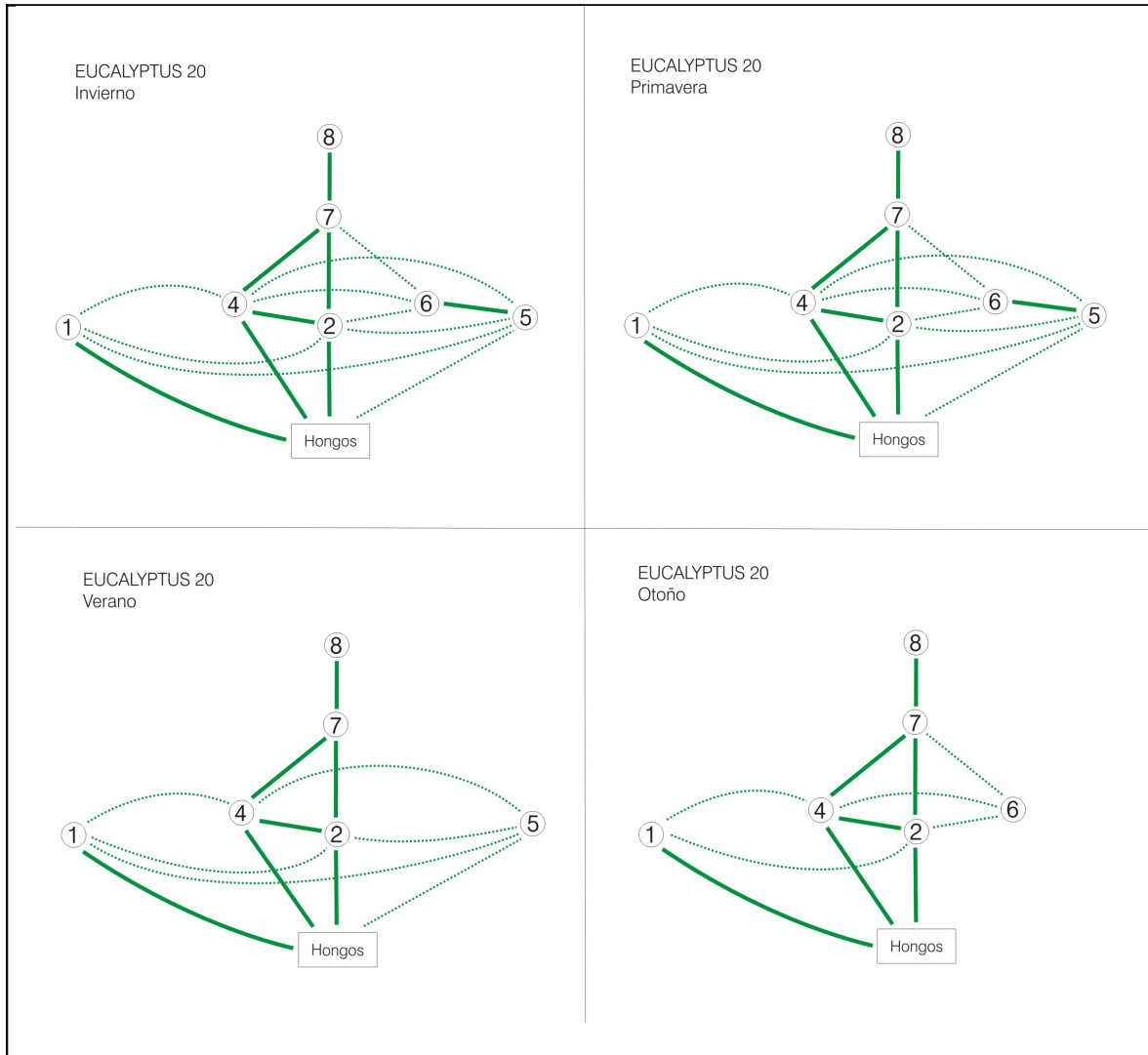
AMBIENTE: *Eucalyptus sp.* 10 AÑOS



Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas estacionales (invierno; primavera; verano; otoño) en la plantación de *Eucalyptus sp.* de 10 años en UNLu. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representaran fuentes complementarias de alimentación para las especies.

SITIO: UNLu

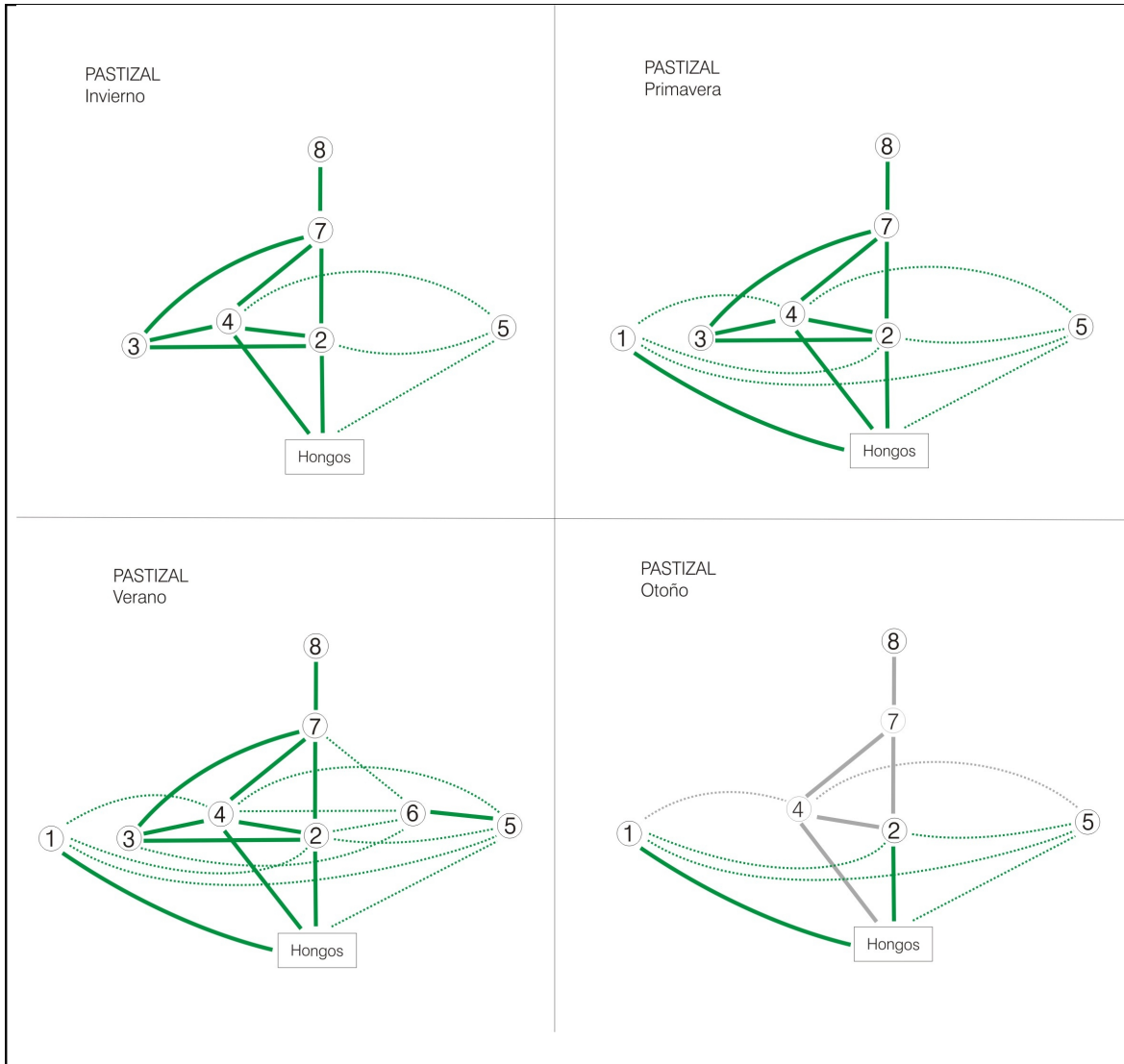
AMBIENTE: *Eucalyptus sp.* 20 AÑOS



Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas estacionales (invierno; primavera; verano; otoño) en la plantación de *Eucalyptus sp.* de 20 años en UNLu. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representaran fuentes complementarias de alimentación para las especies.

**SITIO: LINERA**

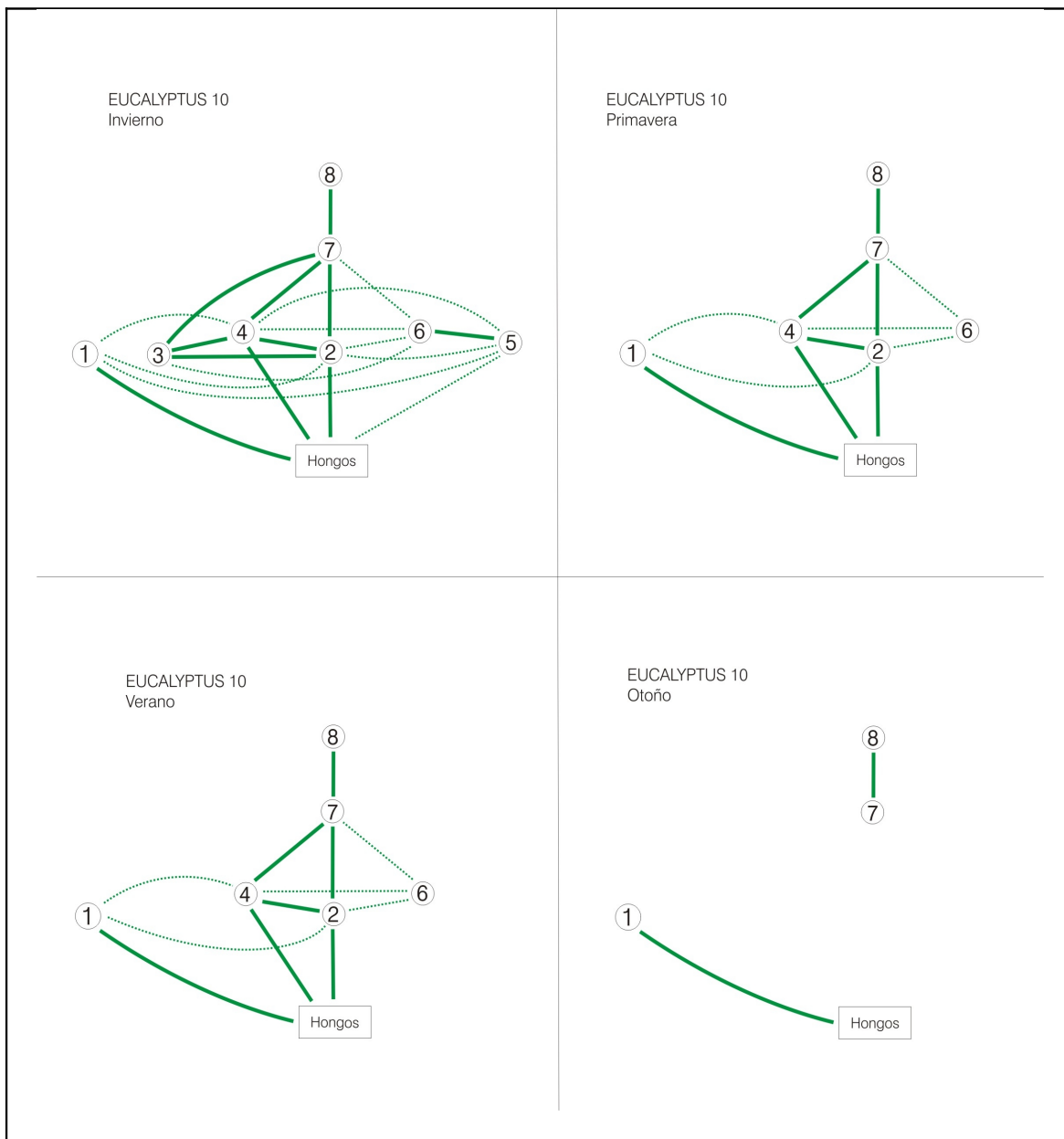
**AMBIENTE: PASTIZAL**



Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas estacionales (invierno; primavera; verano; otoño) en el pastizal de Linera. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representaran fuentes complementarias de alimentación para las especies. El color gris en el gráfico de otoño indica la ausencia de datos de densidad de las especies 4 y 7 para esa fecha de muestreo.

SITIO: LINERA

AMBIENTE: *Eucalyptus sp.* 10 AÑOS



Gráficos de superposición de nichos correspondientes a las redes tróficas estacionales (invierno; primavera; verano; otoño) en la plantación de *Eucalyptus sp.* de 10 años en Linera. Los números representan las especies tróficas identificadas, igual que en la Figura 4.1. Las especies con presas o recursos en común se unieron mediante líneas enteras en los casos en que los recursos o las presas compartidas fueran fuentes principales de alimentación para esas especies, o mediante líneas punteadas, cuando los recursos o las presas compartidas representaran fuentes complementarias de alimentación para las especies.

## **APÉNDICE IV**

### **DENSIDAD PROMEDIO ANUAL Y PORCENTAJE DE ESPECIES TRÓFICAS PARA LOS AMBIENTES ESTUDIADOS EN LINERA Y UNLu**

**(pastizal, *Eucalyptus* sp. 10 años y *Eucalyptus* sp. 20 años)**



## ESPECIES TRÓFICAS LINERA

Especies Tróficas	Pastizal			<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años		
	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Error Estándar	Porcentaje	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Error Estándar	Porcentaje
Acari (Oribatida)	17496,00	2883,00		22019,00	8819,00	
Collembola	772,00	78,00		208,00	46,00	
<b>4</b>	<b>18268,00</b>	<b>2961,00</b>	<b>49,75</b>	<b>22227,00</b>	<b>8865,00</b>	<b>60,53</b>
Symphyla (Scolopendrellidae)	3,00	3,00		1,00	1,00	
Isopoda	205,00	87,00		125,00	38,00	
Diplopoda	0,00	0,00		124,00	72,00	
Diptera (Sciaridae; Tipulidae; Phoridae)	5,00	3,00		5,00	3,00	
<b>1</b>	<b>213,00</b>	<b>93,00</b>	<b>35,38</b>	<b>255,00</b>	<b>114,00</b>	<b>42,36</b>
Oligochaeta	303,00	74,00	65,30	6,00	6,00	1,29
<b>5</b>	<b>303,00</b>	<b>74,00</b>	<b>65,30</b>	<b>6,00</b>	<b>6,00</b>	<b>1,29</b>
Coleoptera (Scarabeidae, Anthicidae, Nitidulidae, Phalacridae)	25,00	6,00		3,00	2,00	
Larvas coleoptera I	12,00	4,00		0,00	0,00	
<b>2</b>	<b>37,00</b>	<b>10,00</b>	<b>63,79</b>	<b>3,00</b>	<b>2,00</b>	<b>5,17</b>
Diptera (Cecidomyiidae)	4,00	2,00		1,00	1,00	
Coleoptera (Scaphidiidae, Endomychidae, Corylophidae, Ptiliidae)	101,00	24,00		12,00	6,00	
<b>3</b>	<b>105,00</b>	<b>26,00</b>	<b>68,18</b>	<b>13,00</b>	<b>7,00</b>	<b>8,44</b>
Diptera (Chironomidae)	0,00	0,00		40,00	16,00	
<b>6</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>40,00</b>	<b>16,00</b>	<b>50,00</b>
Acari (Mesostigmata)	889,00	383,00		1511,00	563,00	
Acari (Prostigmata)	83,00	19,00		53,00	19,00	
<b>7</b>	<b>972,00</b>	<b>402,00</b>	<b>43,94</b>	<b>1564,00</b>	<b>582,00</b>	<b>70,71</b>
Coleoptera (Staphylinidae; Carabidae; Cucujidae; Pselaphidae; Histeridae)	283,00	53,00		13,00	4,00	
Chilopoda	44,00	13,00		68,00	23,00	
Araneae	97,00	28,00		55,00	10,00	
Pseudoescorpionida	0,00	0,00		7,00	3,00	
Coleoptera - Larvas (Staphylinidae; Carabidae)	20,00	12,00		12,00	9,00	
Diptera (Empididae; Asilidae)	0,00	0,00		16,00	16,00	
<b>8</b>	<b>444,00</b>	<b>106,00</b>	<b>79,29</b>	<b>171,00</b>	<b>65,00</b>	<b>30,54</b>

Densidad promedio anual de especies tróficas, error estándar y porcentaje respecto del máximo valor alcanzado por cada especie trófica en el año para los ambientes estudiados en Linera.

## ESPECIES TRÓFICAS UNLu

Especies Tróficas	Pastizal			<i>Eucalyptus</i> sp. 10 años			<i>Eucalyptus</i> sp. 20 años		
	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Error Estándar	Porcentaje	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Error Estándar	Porcentaje	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Error Estándar	Porcentaje
Acari (Oribatida)	7651,00	1730,00		24451,00	7731,00		22111,00	4838,00	
Collembola	363,00	77,00		495,00	127,00		1135,00	438,00	
<b>4</b>	<b>8014,00</b>	<b>1807,00</b>	<b>14,55</b>	<b>24946,00</b>	<b>7858,00</b>	<b>45,29</b>	<b>23246,00</b>	<b>5276,00</b>	<b>42,20</b>
Symphyla (Scolopendrellidae)	11,00	6,00		133,00	97,00		833,00	310,00	
Isopoda	32,00	16,00		131,00	42,00		656,00	162,00	
Diplopoda	1,00	1,00		11,00	5,00		1,00	1,00	
Diptera (Sciariidae; Tipulidae; Phoridae)	12,00	11,00		1,00	1,00		0,00	0,00	
<b>1</b>	<b>56,00</b>	<b>34,00</b>	<b>2,44</b>	<b>276,00</b>	<b>145,00</b>	<b>12,01</b>	<b>1490,00</b>	<b>473,00</b>	<b>64,82</b>
Oligochaeta	212,00	75,00	49,69	31,00	16,00	7,27	67,00	20,00	15,70
<b>5</b>	<b>212,00</b>	<b>75,00</b>	<b>49,69</b>	<b>31,00</b>	<b>16,00</b>	<b>7,27</b>	<b>67,00</b>	<b>20,00</b>	<b>15,70</b>
Coleoptera (Scarabeidae, Anthicidae, Nitidulidae, Phalacridae)	19,00	5,00		4,00	3,00		23,00	6,00	
Larvas coleoptera I	27,00	18,00		1,00	1,00		0,00	0,00	
<b>2</b>	<b>46,00</b>	<b>23,00</b>	<b>43,40</b>	<b>5,00</b>	<b>4,00</b>	<b>4,72</b>	<b>23,00</b>	<b>6,00</b>	<b>21,70</b>
Diptera (Cecidomyiidae)	11,00	6,00		1,00	1,00		0,00	0,00	
Coleoptera (Scaphidiidae, Endomychidae, Corylophidae, Ptiliidae)	17,00	5,00		1,00	1,00		7,00	5,00	
<b>3</b>	<b>28,00</b>	<b>11,00</b>	<b>43,75</b>	<b>2,00</b>	<b>2,00</b>	<b>3,13</b>	<b>7,00</b>	<b>5,00</b>	<b>10,94</b>
Diptera (Chironomidae)	7,00	4,00		0,00	0,00		11,00	7,00	
<b>6</b>	<b>7,00</b>	<b>4,00</b>	<b>25,93</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>11,00</b>	<b>7,00</b>	<b>40,74</b>
Acari (Mesostigmata)	442,00	191,00		687,00	314,00		1949,00	530,00	
Acari (Prostigmata)	113,00	82,00		367,00	148,00		101,00	84,00	
<b>7</b>	<b>555,00</b>	<b>273,00</b>	<b>17,77</b>	<b>1054,00</b>	<b>462,00</b>	<b>33,75</b>	<b>2050,00</b>	<b>614,00</b>	<b>65,64</b>
Coleoptera (Staphylinidae; Carabidae; Cucujidae; Pselaphidae; Histeridae)	84,00	19,00		16,00	7,00		32,00	10,00	
Chilopoda	20,00	7,00		16,00	6,00		59,00	28,00	
Araneae	48,00	14,00		44,00	11,00		95,00	41,00	
Pseudoescorpionida	0,00	0,00		8,00	5,00		21,00	6,00	
Coleoptera - Larvas (Staphylinidae; Carabidae)	11,00	5,00		1,00	1,00		8,00	4,00	
Diptera (Empididae; Asilidae)	1,00	1,00		1,00	1,00		0,00	0,00	
<b>8</b>	<b>164,00</b>	<b>46,00</b>	<b>52,12</b>	<b>86,00</b>	<b>31,00</b>	<b>27,33</b>	<b>215,00</b>	<b>89,00</b>	<b>68,33</b>

Densidad promedio anual de especies tróficas, error estándar y porcentaje respecto del máximo valor alcanzado por cada especie trófica en el año para los ambientes estudiados en UNLu.