

Zerbino, M.S.¹

¹INIA La Estanzuela.
szerbino@inia.org.uy

CAPÍTULO VI.

La macrofauna del suelo y su relación con la heterogeneidad florística

Proyecto FPTA 175

Período de Ejecución: Mar. 2007-Mar. 2010

RESUMEN

Los subsistemas que componen los ecosistemas terrestres, sobre y debajo de la superficie, son dependientes entre sí. Las plantas proporcionan el carbono y los recursos para los organismos que intervienen en la descomposición y para aquellos asociados a las raíces. Por su parte, la biota del suelo, que directa o indirectamente interviene en procesos del suelo como la descomposición de la materia orgánica, la mineralización y disponibilidad de nutrientes, y en la estructura del suelo, afecta la composición de las comunidades vegetales. La trama trófica del suelo está organizada en diferentes niveles de acuerdo al tamaño de los individuos y se basa fundamentalmente en las relaciones entre los microorganismos y los invertebrados. Los de mayor tamaño, macrofauna del suelo, que a través de sus actividades físicas y metabólicas tienen efectos en la estructura y fertilidad del suelo, están determinadas por la diversidad y composición de la vegetación y por el manejo que se realiza. En este capítulo se presenta información acerca de la macrofauna del suelo y sus interacciones con la vegetación, profundizando en los resultados obtenidos en los relevamientos realizados en las unidades de vegetación de las regiones centro norte (basalto) y centro sur (cristalino) del país.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas terrestres están compuestos por dos subsistemas, sobre y debajo de la superficie, que interactúan entre sí y dependen uno del otro. Las plantas proporcionan el carbono y los recursos para los organismos que intervienen en la descomposición y para aquellos asociados a las raíces. Por su parte, los individuos que intervienen en la descomposición de la materia orgánica y en la mineralización de nutrientes, regulan indirectamente el crecimiento de las plantas, determinando la composición de las comunidades vegetales. Los herbívoros de raíces y sus depredadores directa o indirectamente afectan el desarrollo de las plantas así como la cantidad y calidad de los recursos que ingresan al suelo (Wardle *et al.*, 2004, Van der Putten 2005).

Los servicios ecosistémicos que brinda el suelo a escala de parcela y de paisaje son resultantes del amplio rango de procesos en los que interviene la biota del suelo. Los diversos organismos (bacterias, hongos, plantas, animales) edáficos regulan colectivamente el ciclo de nutrientes y flujo de carbono, modifican la estructura física del suelo y actúan sobre el régimen del agua y la erosión, por lo que la presencia de comunidades diversas asegura el mantenimiento de suelos productivos (Lavelle *et al.*, 2006).

La trama trófica del suelo está organizada en diferentes niveles de acuerdo al tamaño de los individuos y se basa fundamentalmente en las relaciones entre los microorganismos y los invertebrados. La microflora (bacterias, hongos y algas) ocupa el primer nivel y es el principal agente de la actividad bioquímica; está

involucrada directa o indirectamente en los procesos biológicos, físicos y químicos (Spurling 1997). La fauna del suelo comprende una gran variedad de organismos con tamaños y estrategias adaptativas muy diferentes, especialmente en cuanto a la movilidad y modo de alimentación, lo que determina la manera en la que intervienen en los procesos del suelo (Cole *et al.*, 2006; Linden *et al.*, 1994). Las importantes diferencias en el tamaño corporal sugieren que sus efectos ocurren en distintas escalas espaciales y temporales.

De acuerdo al tamaño del cuerpo la fauna edáfica se divide en tres grupos. La microfauna, con un ancho del cuerpo menor a 0,1 mm, compuesta por nemátodos y protozoarios; la mesofauna que tiene un ancho del cuerpo con un rango de 0,1 a 2 mm e incluye microartrópodos como ácaros y colémbolos y la macrofauna integrada por animales con un ancho de cuerpo mayor a 2 mm. Este último grupo se destaca porque a través de sus actividades físicas y metabólicas intervienen en cinco procesos ecosistémicos fundamentales: ciclos de la energía, de nutrientes e hidrológico y en los procesos de sucesión de la vegetación y de regulación biótica (Linden *et al.*, 1994), favoreciendo la resiliencia y resistencia de suelo (Lavelle *et al.*, 2006).

En este capítulo se presenta información existente en relación a la macrofauna del suelo y sus interacciones con la vegetación, profundizando en los resul-

tados obtenidos en el marco del Proyecto FPTA-175 en los relevamientos realizados en las unidades de vegetación de las regiones centro norte (basalto) y centro sur (cristalino) del país.

MACROFAUNA DEL SUELO

Este grupo está constituido por los invertebrados de mayor tamaño, que son visibles al ojo humano (Linden *et al.*, 1994). Los organismos que lo integran pertenecen a distintos Fila, Clases y Órdenes (Cuadro 1) y se caracterizan porque operan en escalas de tiempo y espacio más amplias que los grupos de menor tamaño (microfauna y mesofauna). La mayoría tiene ciclo biológico largo (un año o más), baja tasa reproductiva, movimientos lentos y poca capacidad de dispersión. Desde el punto de vista de la alimentación incluye individuos que son herbívoros, detritívoros y depredadores. Aquellos organismos que participan en los dos subsistemas (sobre y debajo de la superficie) que componen el ecosistema terrestre, son los responsables de la conexión entre las cadenas alimentarias de la parte aérea y del suelo (Coleman *et al.*, 2004).

A través de sus actividades físicas (mezcla del mantillo con el suelo, construcción de estructuras y galerías, agregación del suelo) y metabólicas (utilización de fuentes orgánicas disponibles, desarrollo de relaciones mutualistas y antagonistas) participan en procesos que

Cuadro 1. Clasificación taxonómica de los organismos integrantes de la macrofauna del suelo.

Filo	Clase	Sub-Clase	Orden
Annelida	Clitellata	-	Oligochaeta
Arthropoda	Arachnida	-	Araneae
	Insecta	-	Coleoptera
			Dictyoptera
			Diptera
			Hemiptera
			Hymenoptera
			Homoptera
			Isoptera
			Orthoptera
	Crustacea	-	Isopoda
Myriapoda	Chilopoda		
	Diplopoda		
Nematoda	Adenophorea	-	Mermithida
Mollusca	Gastropoda	-	

brindan servicios ecosistémicos (Curry, 1987b, Curry y Good, 1992; Linden *et al.*, 1994, Lavelle *et al.*, 2006). Al fragmentar las partículas, producir pelotas fecales y estimular la actividad microbiana intervienen en los ciclos de la materia orgánica y de los nutrientes. Con la redistribución de la materia orgánica y de los microorganismos, la mezcla de suelo con partículas orgánicas y la producción de pelotas fecales causan mejoras en la agregación. También modifican la aereación e infiltración y la textura del suelo, a través de la construcción de galerías y al traer a la superficie y mezclar suelo de las capas inferiores del perfil (Lavelle y Spain, 2001). Por medio del cavado tienen la capacidad de crear sus propios espacios y de ejercer grandes efectos en la estructura del suelo (Coleman *et al.*, 2004). También intervienen directa o indirectamente, de manera positiva o negativa, en el proceso de producción primaria. El ramoneo de micorrizas y patógenos, la dispersión de microorganismos estimuladores del crecimiento y de antagonistas de patógenos de plantas, así como los efectos en la estructura física del suelo, son ejemplos de cómo sus actividades inciden indirectamente en este proceso. Otros efectos más directos, que afectan los procesos sucesionales de vegetación, son la dispersión de semillas y el daño de raíces debido a herbivoría (Scheu, 2001). A través de distintas interacciones participa de los procesos de regulación biótica, directamente al realizar el control de invertebrados e indirectamente al alimentarse de la microflora que estimula el desarrollo de los microorganismos supresivos de enfermedades (Lavelle y Spain, 2001). Es el grupo que tiene mayor influencia en los microartrópodos que componen la trama trófica del suelo (Coleman *et al.*, 2004). Por lo tanto, la diversidad de la macrofauna del suelo e intensidad de su actividad tiene efectos en la distribución del agua en el perfil, el nivel de erosión, el crecimiento de las plantas y la emisión de gases a la atmósfera (Ruiz y Lavelle, 2008).

GRUPOS FUNCIONALES DE LA MACROFAUNA Y SUS EFECTOS

Para reducir la complejidad de la trama trófica del suelo se han propuesto distintas clasificaciones de grupos funcionales (FAO, 2001). Una de ellas, quizás la más útil, es la que divide a la macrofauna del suelo de acuerdo al comportamiento alimenticio. Los herbívoros se alimentan de las partes vivas de las plantas, los depredadores de animales vivos y los detritívoros de la materia orgánica no viva de origen animal y vegetal, de los microorganismos asociados, de heces de vertebrados e invertebrados, así como también de compuestos producto del metabolismo de otros organismos (FAO, 2001; Moore *et al.*, 2004).

Las interacciones bióticas entre estos grupos funcionales intervienen en la regulación de los procesos ecosistémicos fundamentales (Figura 1). Como consecuencia de la herbivoría realizada por invertebrados se afecta la cantidad y calidad de recursos que ingresan al suelo y por lo tanto a los individuos detritívoros y depredadores (Wardle y Bardgett 2004). A su vez la calidad y cantidad de

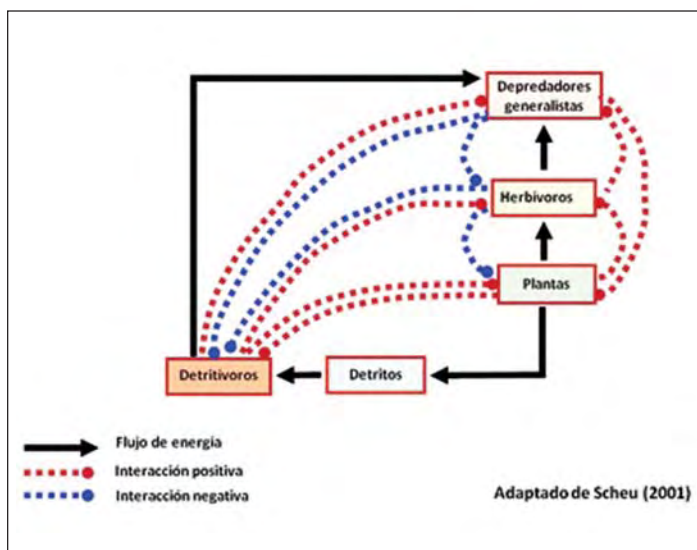


Figura 1. Relaciones entre los diferentes grupos funcionales de la macrofauna del suelo.

los detritos que ingresan al sistema tienen gran importancia en la evolución y mantenimiento de la diversidad de los detritívoros, lo que afecta los ciclos de nutrientes y en consecuencia a los productores primarios y a los consumidores (herbívoros y depredadores) (Moore *et al.*, 2004). Por otra parte, los depredadores pueden ejercer importantes efectos en la producción primaria neta y en la descomposición lo cual a su vez tienen implicancias a nivel de las comunidades y de los ecosistemas (Masters, 2004, Wardle y Bardgett, 2004). Cuando la complejidad de las mismas es grande, es muy probable que los efectos indirectos en la regulación de las funciones de los ecosistemas sean muy importantes (Price, 1988).

Efectos de los herbívoros

Entre el 50 y 90% de la producción primaria neta corresponde a las partes subterráneas de las plantas y una alta proporción de la misma es consumida por los invertebrados herbívoros que habitan el suelo, que en su mayoría son insectos (Masters, 2004). Este grupo está integrado por insectos de los órdenes Coleoptera (Familias Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae y Scarabaeidae), Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera y Orthoptera e individuos pertenecientes a la clase Gastropoda. De todos ellos los más representados en Uruguay son: Coleoptera e Hymenoptera (hormigas cortadoras) (Zerbino, 2005, Zerbino *et al.*, 2008 a).

Las especies fitófagas del Orden Coleoptera pertenecen a las Familias Elateridae, Melolonthidae (Scarabaeoidea), Curculionidae y Chrysomelidae. Algunos viven en la superficie y con vegetación baja, mientras otros son verdaderos cavadores durante toda o parte de su ciclo de vida (Curry, 1987a). La abundancia de estos insectos es muy variable de un ambiente a otro y de un ciclo anual al siguiente. Algunos autores reportan que el conjunto de estas familias en regiones templadas pueden alcanzar valores de varios cientos de individuos por metro cuadrado (Curry, 1969, Edwards y Lofty, 1978, Persson y Lohm, 1977 citados por Curry, 1987a).

El Orden Hymenoptera tiene una amplia distribución latitudinal y ocurre en los ecosistemas más extremos. Los integrantes de la Familia Formicidae son insectos sociales, con castas definidas, los cuales tienden a ser más abundantes en bosques abiertos y secos y en pastizales (Stradling, 1978 citado por Curry, 1987a). Las hormigas cortadoras (*Atta* y *Acromyrmex*) son reconocidas por su capacidad defoliadora y consideradas los herbívoros más importantes de América del Sur (Hölldobler y Wilson, 1990, Farji Brener, 1992). El tamaño de las colonias es variable, desde unas pocas docenas en las especies más primitivas a varios millones. Sus actividades como consumidores primarios tienen importantes consecuencias en las comunidades vegetales. Además los géneros *Acromyrmex* y *Atta*, modifican la estructura física, textura y propiedades químicas del suelo, a través de la construcción de sistemas de galerías y cámaras, lo cual tiene efectos en la porosidad del suelo, aireación, infiltración y drenaje, y movimientos verticales de suelo (Farji Brener, 1992). El volumen de suelo movilizado por una colonia puede ser muy importante (Farji Brener, 1992); Bucher y Zuccardi (1967) estimaron que las hormigas pueden remover una tonelada de suelo por hectárea y por año. Estas modificaciones en la disponibilidad de recursos provocadas por la construcción de los nidos tienen efectos a nivel de la estructura de la vegetación, etapas sucesionales y dinámica del paisaje (Farji Brener, 1992).

El efecto de los herbívoros de raíces en las plantas puede ser negativo, nulo o estimulador de la biomasa aérea en todas las escalas (individuo, población, comunidad) y depende del nivel de herbivoría, de las especies vegetales y de las interacciones con otros grupos. Con la pérdida de raíces se afecta el desarrollo de las plantas, disminuye la absorción de nutrientes y de agua y se reduce la cantidad de tejidos de reserva. El daño de raíces altera las relaciones fuente-fosa dentro de la planta, el crecimiento compensatorio que ocurre en ellas es a expensas del desarrollo de nuevos brotes (Mortimer *et al.*, 1999 citados por Poveda *et al.*, 2007). Como resultado de la herbivoría radicular se pueden producir cambios en la fenología de las plantas y

en la composición de las comunidades vegetales a través de una reducción selectiva del crecimiento o muerte de especies e indirectamente por cambio en la competencia interespecifica (Van der Putten, 2005). Los efectos de la herbivoría de raíces dependen de la intensidad, los niveles bajos dan como resultado sistemas radiculares más eficientes, lo que beneficia a las plantas hospederas (Curry, 1987, Masters, 2004). Cuando los daños del sistema radicular son importantes, el desarrollo de las plantas es afectado de manera negativa llegando a causar su muerte. El resultado de intensidades de herbivoría moderadas va a depender de la disponibilidad de nutrientes, del agua en el suelo y de la competencia entre plantas (Masters, 2004). También como resultado de la herbivoría de raíces se producen cambios en las comunidades de los detritívoros y sus depredadores, como consecuencia de los cambios cuanti y cualitativos que se producen en la vegetación, que serán los futuros residuos que ingresan al suelo (Masters, 2004, Wardle y Bardgett, 2004). La presencia de herbívoros de raíces puede tener efectos positivos en la producción primaria cuando se producen incrementos en la actividad microbiana del suelo, que redundan en un aumento de la tasa de descomposición y mineralización de nutrientes y como resultado hay una mayor disponibilidad de carbono y nitrógeno para las plantas (Masters, 2004).

Por lo tanto, al considerar la respuesta de las plantas hay que tener en cuenta las interacciones con otros grupos, por ejemplo las plantas responden de diferente manera a la herbivoría radicular. En presencia de descomponedores la biomasa total de las plantas se mantiene, en ausencia de este grupo disminuye considerablemente (Poveda *et al.*, 2007).

Efecto de los detritívoros

Los organismos que pertenecen a este grupo funcional están involucrados en la descomposición de los residuos. Como resultado de su actividad a menudo se incrementa el crecimiento de las plantas y su contenido de nitrógeno (Wardle *et al.*, 2004). Está integrado por un amplio rango de grupos taxonómicos, entre los que se encuentran: Oligochaeta, Diplopo-

da, Isopoda, e insectos pertenecientes a los Órdenes Coleoptera, Dictyoptera, Diptera e Isoptera. En nuestro país los más abundantes son Oligochaeta e Isoptera (Zerbino 2005, Zerbino *et al.*, 2008 a).

Los integrantes del Orden Oligochaeta participan de la descomposición de la materia orgánica (fragmentan, cavan y mezclan residuos de plantas) y sus actividades tienen efectos en la estructura del suelo (agregación y formación de poros) (Coleman *et al.*, 2004). Consumen por día una cantidad de alimento equivalente al peso de su cuerpo. La digestión es mediada por una mezcla de enzimas producidas en la pared del tracto digestivo y por la microflora del suelo que ingieren (Lavelle y Spain, 2001). La abundancia relativa y la composición de las comunidades depende del suelo, del clima, la topografía, la vegetación, la historia del uso del suelo y especialmente de las invasiones de especies exóticas, dado que generalmente las especies nativas son desplazadas por las introducidas (Coleman *et al.*, 2004). En un sitio normalmente son encontradas menos de media docena de especies. En las zonas templadas, en otoño y primavera se registran picos de abundancia y actividad, lo que refleja las condiciones favorables de temperatura, humedad y suministro de alimento (Curry, 1987a).

El Orden Isoptera es uno de los integrantes más importantes de la fauna del suelo. Predominan en las zonas tropicales y subtropicales y son escasos o están ausentes en altas latitudes (Curry, 1987a). Son insectos sociales con un sistema de castas bien desarrollado. Las colonias varían desde unos pocos cientos a varios millones de individuos. Los nidos son construidos con suelo, material vegetal, excreciones y saliva; pueden ser enteramente subterráneos o construir montículos. Requieren un alimento rico en polímeros como la lignina, celulosa y hemicelulosa. Tienen relaciones de mutualismo sofisticadas con la microflora que permiten la descomposición de la celulosa. Construyen galerías en el suelo y transportan grandes cantidades de material orgánico desde la superficie a sus cámaras; ambas actividades contribuyen significativamente en el ciclo de nutrientes. Durante la descomposición

de sus alimentos producen metano (Lavelle y Spain, 2001).

En general los organismos que se alimentan de residuos, con excepción de Isoptera, tienen poca capacidad para producir cambios químicos en los residuos, por lo que para obtener la energía practican la coprofagia. En las pelotas fecales se desarrolla importante actividad microbiana que es la que produce las transformaciones químicas (Lavelle y Spain, 2001). El mayor efecto es el cambio físico por la disminución del tamaño de la partícula.

Los efectos de las interacciones indirectas mediadas por el subsistema de la descomposición son tan importantes como las interacciones directas causadas por los herbívoros de raíces, llevando en algunos casos a una misma respuesta en el sistema sobre la superficie del suelo (Poveda *et al.*, 2007, Wardle, 2006).

La comunidad de detritívoros afecta directamente la tasa de descomposición de la materia orgánica y de la mineralización y disponibilidad de nutrientes y como resultado de ello se producen cambios en la composición química de las plantas, la fenología, la composición de las comunidades vegetales y de los consumidores primarios y secundarios (herbívoros y depredadores) (Moore *et al.*, 2004, Poveda *et al.*, 2007).

Cada mecanismo por el cual los detritívoros pueden afectar el crecimiento y la estructura de la comunidad de las plantas modifica la actividad de los restantes grupos funcionales y en consecuencia la estructura de toda la comunidad presente sobre y debajo de la superficie.

Efecto de los depredadores generalistas

La depredación de los organismos que habitan en el suelo, es considerada como un importante controlador de la estructura de la trama trófica (Bardgett, 2002). Este grupo funcional está integrado por Araneae, Chilopoda, Nematoda Mermithidae y los insectos que pertenecen a los ordenes Coleoptera (Familias Carabidae y Staphylinidae) y Hemiptera. Araneae y Carabidae que son depreda-

dores generalistas, son los grupos taxonómicos predominantes en nuestro país (Zerbino 2005, Zerbino *et al.*, 2008 a).

Los integrantes del Orden Araneae pueden representar la mitad de los depredadores de un agroecosistema. La mayoría de las especies habitan entre los residuos, algunas viven en el suelo (Coleman *et al.*, 2004). La importante abundancia de arañas durante el invierno y primavera en ambientes perennes, sugiere que estos hábitats son adecuados para que se produzca la hibernación. La estructura y composición del paisaje circundante afecta la composición de las comunidades (Öberg, 2007). Algunos autores consideran que este grupo es tan eficiente, que los cambios en la densidad afectan a las poblaciones de organismos considerados plaga (Rypstra *et al.*, 1999), sin embargo otros consideran que su efectividad es escasa como consecuencia de su lenta reproducción y fuertes adaptaciones territoriales que determinan bajas densidades aún cuando hay abundancia de presas (Coleman *et al.*, 2004). Las principales presas son insectos y otros artrópodos pequeños (Bentancourt y Scatoni, 2001) que habitan los residuos y el suelo (Coleman *et al.*, 2004).

Los integrantes de la familia Carabidae, cuyas larvas habitan en el suelo, se alimentan de Collembola, Diptera, Coleoptera, Homoptera (Aphididae), Oligochaeta y otras presas (Mitchell, 1963, citado por Curry, 1987a). La composición de las comunidades de estos insectos están estrechamente relacionadas a la estructura del paisaje por lo que pueden ser útiles en la evaluación de los cambios producidos a este nivel (Millán de la Peña *et al.*, 2003).

Los depredadores generalistas son fundamentales en los ecosistemas terrestres (Scheu, 2001). Este grupo funcional, a través de sus interacciones con los herbívoros y detritívoros, pueden tener efectos importantes en la producción primaria neta y en la descomposición (Masters, 2004, Wardle y Bardgett, 2004). Para que este grupo funcional esté presente en altas densidades es necesario lograr una comunidad detritívora productiva que les proporcione alimento adicional cuando los herbívoros son escasos.

Con la presencia de depredadores disminuye el daño de los herbívoros foliares, lo que afecta la comunidad de plantas y esto tiene efecto de cascada en la abundancia de todos los organismos que componen la trama trófica del suelo (Wardle, 2006).

RELACIÓN ENTRE LA MACROFAUNA DEL SUELO, LA VEGETACIÓN Y LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES: ANÁLISIS PARA LAS REGIONES DE LA CUESTA BASÁLTICA Y CENTRO-SUR (CRISTALINO) DE URUGUAY

La identificación y descripción de los patrones espaciales de vegetación, asociados a las condiciones físicas, químicas y biológicas del suelo es un paso ineludible para evaluar su potencial productivo y diseñar estrategias de manejo de sistemas de producción sustentables. El conocimiento de la macrofauna del suelo puede esclarecer procesos claves determinantes de la producción primaria, del almacenamiento de carbono y los ciclos de nutrientes (Zerbino *et al.*, 2008 b).

El objetivo de este trabajo fue explorar las relaciones entre las unidades de vegetación descritas en el marco del Proyecto FPTA175 en las regiones de la Cuesta basáltica y Región Centro-sur y las comunidades de la macrofauna que lo habitan. En la región de la Cuesta basáltica, las unidades principales de vegetación reconocidas fueron los pastizales de meso-xerófitas (PMX, Unidad BII en Lezama *et al.*, 2010, este volumen), las estepas de litofitas (EL, Unidad BI en Lezama *et al.*, 2010, este volumen) y pastizales de meso-hidrófitas (PMH, Unidad BIII en Lezama *et al.*, 2010, este volumen), que están asociadas a diferentes posiciones macrotopográficas y cada una presenta características fisonómicas distintas (Lezama *et al.*, 2006). Los pastizales de meso-xerófitas (Unidad BII) son los más extendidos y se ubican preferentemente en laderas de colinas y lomadas fuertes, así como en laderas escarpadas de sierras y áreas altas convexas de colinas y sierras. En algunos casos, el

tapiz está constituido por proporciones semejantes de gramíneas invernales y estivales, mientras que en otros predominan estas últimas. La unidad de estepas de litófilas (Unidad BI) estuvo asociada a sitios planos de exportación de materiales en posiciones altas y medias del paisaje. Esta unidad presenta un predominio claro de la cobertura de gramíneas estivales sobre la cobertura de gramíneas invernales. Los pastizales de meso-hidrófitas (Unidad BIII) se ubicaron preferentemente en laderas plano cóncavas, en pendientes menores, en valles y en interfluvios tabulares. En algunos casos las coberturas relativas de gramíneas invernales y estivales son semejantes y en otros predominan las estivales.

En la Región Centro-sur las unidades de vegetación identificadas tienen características fisonómicas que las diferencian (Lezama *et al.*, 2008, Lezama *et al.*, 2010, este volumen). Las unidades CSI y CSII presentan un claro predominio de la cobertura de gramíneas estivales, en tanto que la CSIII tiene mayor cobertura de gramíneas invernales. Las hierbas presentan mayor importancia en la Unidad CSII. La unidad CSIII se caracteriza por registrar valores muy altos de especies exóticas.

En la primavera de los años 2007 y 2008 fue realizado el relevamiento de la macrofauna del suelo en las regiones centro-norte y centro-sur respectivamente. En ambos casos fueron muestreados 22 sitios, según el detalle presentado en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Número de sitios muestreados en las unidades de vegetación de las regiones Cuesta basáltica y Centro-sur. Las unidades de vegetación BI, BII y BIII y CSI, CSII y CSIII se describen en Lezama *et al.*, 2011, este número).

Cuesta basáltica		Centro-sur	
Nomenclatura	N° de sitios	Nomenclatura	N° de sitios
PMX (BII)	11	CSI	8
EL (BI)	3	CSII	7
PMH (BIII)	8	CSIII	7

La unidad básica de muestreo fue un pozo de 25 cm de lado por 20 cm de profundidad. En cada sitio se extrajeron ocho muestras distribuidas cada cinco metros a lo largo de dos transectas paralelas separadas por 20 metros. Los ma-

croinvertebrados colectados fueron agrupados en taxones, que según el caso y de acuerdo a su abundancia corresponden a nivel de Clase, Sub-Clase, Orden y Familia. Con los datos obtenidos fueron calculados los siguientes descriptores comunitarios: la riqueza (nº total de morfoespecies), el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la equitatividad.

Los individuos colectados fueron agrupados en herbívoros, detritívoros y depredadores de acuerdo a sus preferencias alimenticias. Para cada unidad de vegetación, fue estimada la densidad (individuos/m²) total, de los distintos grupos funcionales y de los taxones que componen cada uno de ellos. Esta variable presentó una importante asociación entre las medias y varianza de los tratamientos, por lo que se utilizaron los modelos lineales generalizados con distribución Poisson o binomial negativa y función logarítmica (Proc Genmod, SAS Inst., 2009) para su análisis estadístico. A los efectos de realizar la ordenación de las unidades de vegetación de cada región, con la matriz de densidad de los grupos taxonómicos se realizó un análisis de correspondencias (AC). Las unidades taxonómicas que estuvieron poco representadas (menos del 1% de la densidad) no fueron consideradas. El software utilizado fue ADE-4 (Thioulouse *et*

al., 1997) incluido en el paquete R2.8.1 (R Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

Cuesta Basáltica

En esta región, los taxones más representados fueron: Isoptera, Oligochaeta, Coleoptera e Hymenoptera. En cada unidad de vegetación tuvieron diferente importancia relativa. En PMX (Unidad BII) Isoptera representó el 54% de los individuos colectados, Coleoptera el 27%, Oligochaeta el 6 % e Hymenoptera el 7%. En PMH (Unidad BIII) el grupo más abundante fue Oligochaeta (56% del total de individuos), le siguieron Isoptera y Coleoptera (19% y 14%, respectivamente) e Hymenoptera (5%). Finalmente en EL (Unidad BI) Oligochaeta acumuló el 59%, Coleoptera 36% e Hymenoptera 1% y no fueron colectados Isoptera.

Respecto a los descriptores comunitarios, en la Figura 2 se aprecia que en PMX (Unidad BII), se colectó la mayor cantidad de morfoespecies, mientras que en los PMH (Unidad BIII) las comunidades fueron las menos diversas y equitativas. EL (Unidad BI) fue la unidad de vegetación que presentó mayor variabilidad de los datos (Figura 2).

Los resultados de los análisis del estadístico de máxima verosimilitud para la densidad indican que hubo diferencias entre unidades de vegetación para el total de individuos y de los grupos funcionales (Figura 3).

En las tres unidades de vegetación, los grupos funcionales menos y más abundantes fueron los depredadores y los detritívoros, respectivamente. La unidad EL (BI), que registró la menor densidad total (110 ind/m²) fue diferente de PMX (BII) y PMH (BIII) (330 y 320 ind/m²), las cuales fueron similares entre sí.

A pesar de que PMX (BII) y PMH (BIII), fueron semejantes para la densidad de detritívoros, estas unidades de vegetación tuvieron diferencias en el taxón que predominó: Isoptera en PMX (BII) y Oligochaeta en PMH (BIII) (Cuadro 3).

En las tres unidades de vegetación fueron colectados Oligochaeta nativos, que pertenecen a las Familias

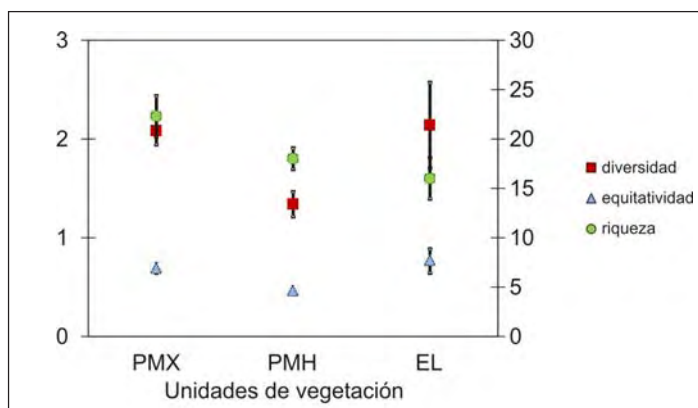
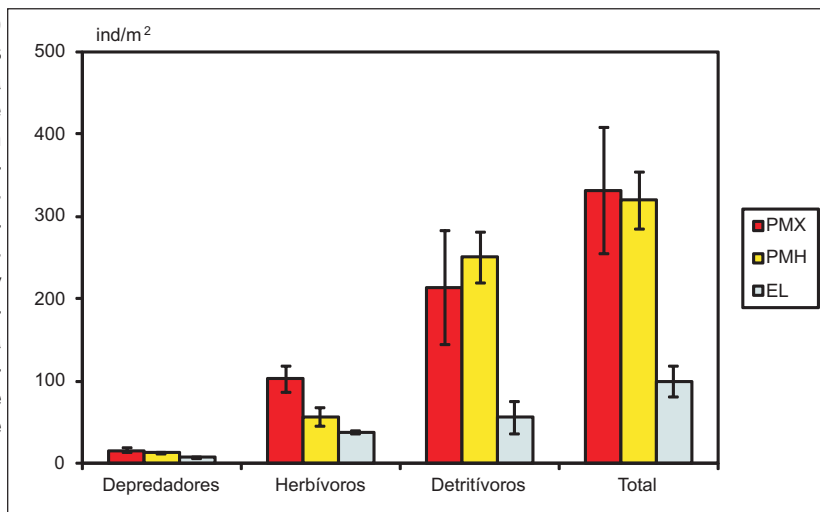


Figura 2. Diversidad, equitatividad (eje izquierdo) y riqueza (eje derecho) de las distintas unidades de vegetación de la región centro norte. (Pastizales de Mesoxerófitas- PMX(Unidad BII); Pastizales de Mesohidrófitas-PMH (Unidad BIII) y. Estepas de Litófitas-EL) (Unidad BI) (media±ES). (Unidades de vegetación BI, BII y BIII de Lezama *et al.*, 2010, este volumen).

Figura 3. Densidad (individuos/m²) de los distintos grupos funcionales y total para las distintas unidades de vegetación de la región Cuesta basáltica. (Pastizales de Meso-xerófitas-PMX (Unidad BII); Pastizales de Meso-hidrófitas-PMH (Unidad BIII) y Estepas de Litófitas-EL(Unidad BI))(Media \pm ES). (Unidades de vegetación BI, BII y BIII de Lezama *et al.*, 2010, este volumen).



Cuadro 3. Densidad (ind/m²) de los taxones en los que hubo efecto de las diferentes unidades de vegetación del basalto.

Grupo funcional	Taxón	Unidades de vegetación		
		PMX (Unidad BII)	EL (Unidad BI)	PMH (Unidad BIII)
Detritívoros	Isoptera	180 a	0 c	60 b
	Oligochaeta	19 b	50 ab	180 a
Herbívoros	Chrysomelidae	30 a	15 b	19 b
	Curculionidae	39 a	16 b	16 b
	Hymenoptera	23 a	1 b	16 a
Depredadores	Carabidae	10 a	3 b	5 b

*Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes $P = 0,05$ para los contrastes de las medias de las unidades de vegetación basado en estadístico de máxima verosimilitud. (Unidades de vegetación BI, BII y BIII de Lezama *et al.*, 2011, este número).

Ocnerodrilidae, Acantodrilidae y Glossoscolecidae. La importancia relativa de cada una de ellas fue diferente en las tres unidades. En PMX (BII) las familias Glossoscolecidae y Ocnerodrilidae estuvieron presentes en igual proporción mientras que en PMH (BIII) y EL (BI) predominó Ocnerodrilidae. Ambas unidades se distinguieron entre sí porque la segunda familia en importancia fueron Glossoscolecidae y Acantodrilidae en PMH (BIII) y EL (BI), respectivamente.

Los herbívoros fueron significativamente más abundantes en PMX (BII) (200 ind/m²) que en PMH (BIII) (116 ind/m²) y EL (BI) (76 ind/m²), las que fueron similares. Los taxa responsables de estos resultados fueron las familias Chrysomelidae y Curculionidae del Orden Coleoptera (Cuadro 3). Los valores más altos de densidad de Hymenoptera se registraron en PMX (BII) y PMH (BIII) que fueron diferentes de EL (BI).

Para el grupo funcional depredadores las diferencias entre unidades de vegetación fueron menos marcadas, sólo PMX (BII) (32 ind/m²), fue diferente de EL (BI) (18 ind/m²); PMH (BIII) (24 ind/m²) tuvo una posición intermedia. En este grupo funcional, hubo diferencias para la abundancia de Carabidae (Cuadro 3).

El análisis discriminante fue significativo al 5% de probabilidad. Prácticamente, no hubo una superposición entre censos de las distintas unidades de vegetación. Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia para la matriz de densidad explicaron el 62% de la variación de los datos (Figura 4).

El primer eje de ordenación separó a PMX (BII) de PMH (BIII) y EL (BI), los taxones responsables de la ordenación fueron Isoptera y Oligochaeta. El segundo eje de ordenación separó a PMX (BII) y EL (BI) de PMH (BIII); los grupos

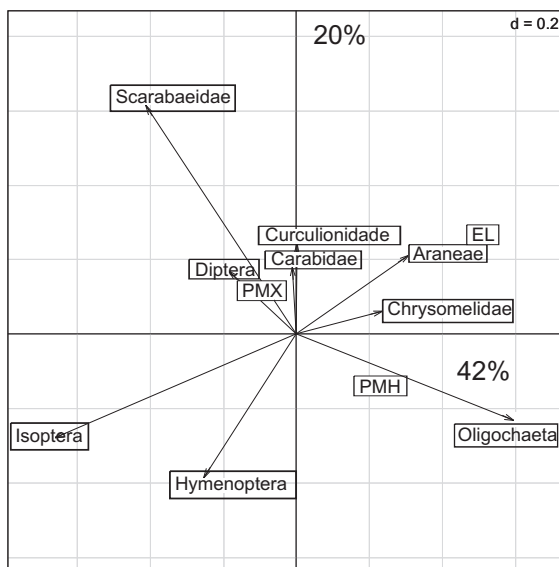


Figura 4. Ordenación de acuerdo al Análisis de Correspondencia de las unidades de vegetación definidas en la Región de la Cuesta basáltica de Uruguay (Pastizales de Meso-xerófitas-PMX (BII); Pastizales de Meso-hidrófitas-PMH (BIII) y Estepas de Litófitas-EL (BI)) y proyección de los vectores de la densidad de la macrofauna edáfica en el plano factorial. (Unidades de vegetación BI, BII y BIII de Lezama *et al.*, 2010, este volumen).

taxonómicos responsables fueron Hymenoptera y Scarabaeidae.

El análisis de IndVal determinó grupos taxonómicos o especies asociados a las distintas unidades de vegetación. Mientras que PMX (BII) estuvo indicado por las larvas de Coleoptera, particularmente de Curculionidae y por los adultos de Coleoptera (herbívoros); PMH (BIII) lo estuvo por una especie de Oligochaeta *Eukerria stagnalis* (detritívoro) y EL (BI) por una especie de Araneae (depredador).

El conjunto de resultados obtenidos indican que las tres unidades de vegetación presentaron diferencias importantes en la composición de las comunidades de la macrofauna del suelo.

Región Centro-sur

En esta región, el taxón más representado fue Coleoptera, que representó el 45%, el 51% y el 55% del total de

individuos colectados en CSI, CSII y CSIII, respectivamente. Hubo diferencias entre las distintas unidades de vegetación en el segundo grupo taxonómico más abundante. Mientras que en la unidad CSI fue Hymenoptera (34%), en las unidades CSII y CSIII fue Isoptera (27% y 31%, respectivamente). El taxón Oligochaeta fue poco abundante, con un valor máximo y mínimo de 9% en la unidad CSI y 2% en la CSII. En esta región fueron colectados individuos pertenecientes a la familia Lumbricidae, que es exótica.

Los descriptores comunitarios (Figura 5) para las tres unidades de vegetación fueron semejantes. Sólo existieron diferencias para el número de morfoespecies colectadas, el valor obtenido para la unidad de vegetación CSIII fue estadísticamente mayor que los obtenidos para las unidades CSI y CSII.

En esta región los grupos funcionales más y menos abundantes, fueron herbívoros y depredadores respectivamente. Hubo diferencias estadísticamente significativas (Figura 6) entre las unidades de vegetación, en la densidad del total de individuos colectados y de los grupos funcionales depredadores y detritívoros. Para el total de individuos, las unidades CSII y CSIII con 170 y 360 ind/m², respectivamente fueron diferentes.

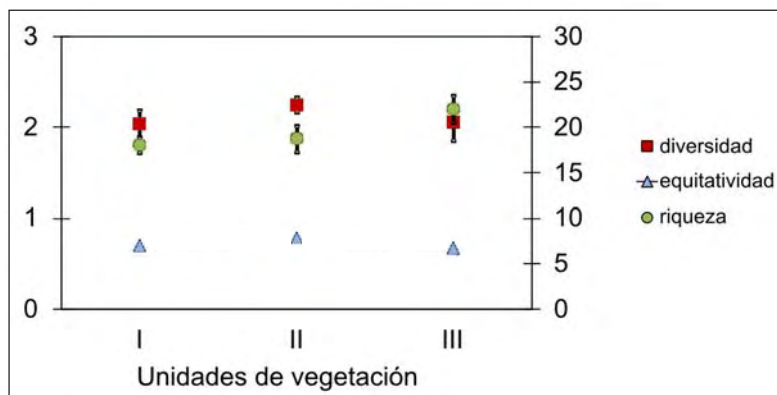
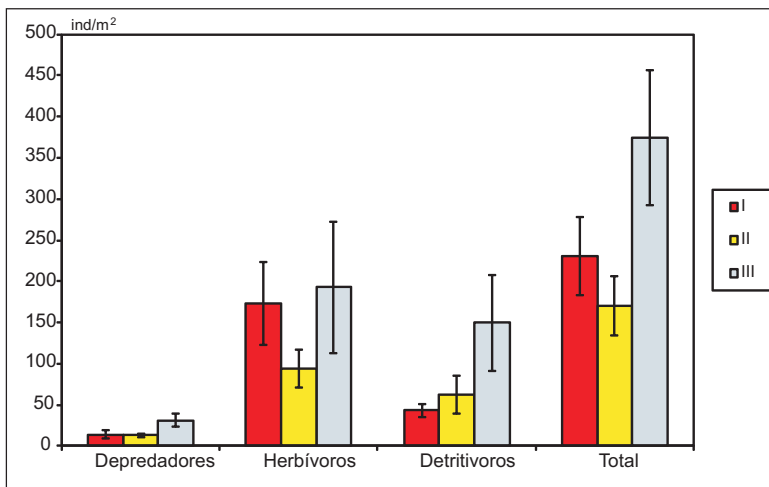


Figura 5. Diversidad, equitatividad (eje izquierdo) y riqueza (eje derecho) de las distintas unidades de vegetación de la región centro sur (donde I, II y III corresponden a CSI, CSII y CSIII respectivamente).

Figura 6. Densidad (individuos/m²) de los distintos grupos funcionales y total para las unidades de vegetación de la Región Centro sur (donde I, II y III corresponden a las Unidades de vegetación CSI, CSII y CSIII respectivamente) (Media \pm ES).



Cuadro 4. Densidad (ind/m²) de los taxones en los que hubo efecto de las diferentes unidades de vegetación del cristalino.

Grupo funcional	Taxón	Unidades de vegetación		
		CSI	CSII	CSIII
Detritívoros	Oligochaeta	20 a *	4 b	20 a
Herbívoros	Chrysomelidae	14 b	40 ab	100 a
	Curculionidae	54 a	20 b	51 a
	Elateridae	1 b	5 a	2 ab
	Hymenoptera	78 a	10 b	7 b

*Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes $P=0,05$ para los contrastes de las medias de las unidades de vegetación basado en estadístico de máxima verosimilitud.

A pesar de que las unidades de vegetación fueron semejantes para la densidad del grupo funcional herbívoros, el análisis de máxima verosimilitud detectó diferencias para los taxa Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae e Hymenoptera. El taxón Hymenoptera fue significativamente más abundante en la unidad CSI respecto a las CSII y CSIII (Cuadro 4).

Para el grupo funcional detritívoros, las unidades CSI y CSIII fueron diferentes, con la menor y mayor densidad (40 y 150 ind/m² respectivamente). Estas diferencias están dadas por la mayor abundancia de Isoptera. Sin embargo el análisis de máxima verosimilitud no detectó diferencias entre unidades de vegetación para este taxón, debido probablemente a la variabilidad de los datos. Dentro de este grupo funcional, hubo efecto de las unidades de vegetación para la abundancia de Oligochaeta, en las

unidades CSI y CSIII se obtuvo el valor más alto y en la CSII el más bajo (Cuadro 4).

La mayor densidad del grupo funcional depredadores se registró en la unidad CSIII (30 ind/m²), la cual fue diferente de la CSI y CSII con un promedio de 12 ind/m². No hubo efecto de las unidades de vegetación para los taxones que componen este grupo funcional.

En esta región se registró una superposición importante de los censos que pertenecen a las distintas unidades de vegetación. Como resultado, el análisis discriminante no fue significativo, lo que indica que hubo mucha variabilidad.

Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia explicaron el 51% de la variación de los datos (Figura 7). El primer eje del ordenamiento separó a la unidad CSI de la CSII y CSIII, los taxones responsables de esta ordenación fueron Isoptera, y Oligochaeta. El segundo eje,

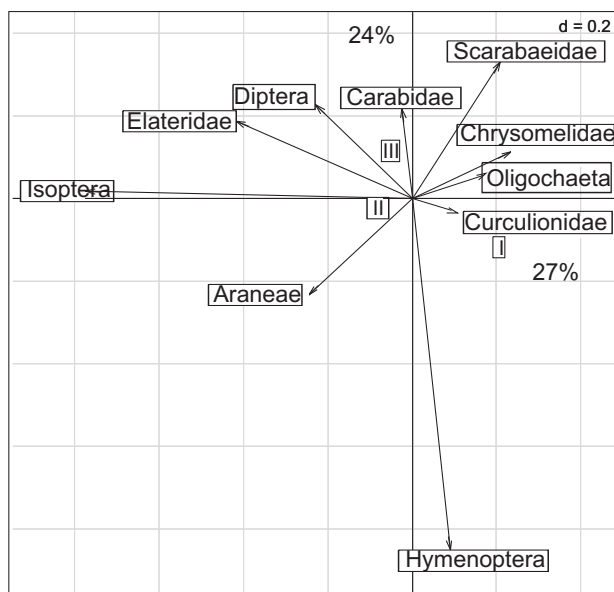


Figura 7. Ordenación de acuerdo al Análisis de Correspondencia de las unidades de vegetación I, II y III (CSI, CSII y CSIII respectivamente) de la Región Centro-Sur y proyección de los vectores de la densidad de la macrofauna edáfica en el plano factorial.

separó las unidades CSI y CSII de la CSIII. Los grupos taxonómicos responsables de esta ordenación fueron Hymenoptera y Scarabaeidae.

Los resultados analizados permiten establecer, que estas unidades de vegetación no presentaron diferencias importantes en la composición de las comunidades de la macrofauna del suelo.

Discusión

Al comparar entre sí los resultados obtenidos en ambas regiones, se observan importantes diferencias. Esto refleja que las comunidades de la macrofauna del suelo responden al clima, tipo de suelo, vegetación y manejo, tal como fue señalado por Lavelle y Spain (2001).

En la región de la Cuesta basáltica las unidades de vegetación presentaron importantes diferencias entre sí en la composición de las comunidades de la macrofauna del suelo. Hubo diferencias en los descriptores comunitarios, y en la densidad total, de los grupos funcionales y en algunos taxones que componen a los mismos. Los PMX (BII) que se distinguieron por la mayor densidad de Isoptera y del grupo funcional herbívoros, se caracterizan por tener suelos con mayor pendiente, contenido de arena y gramíneas en términos de cobertura vegetal (Lezama *et al.*, 2006, Lezama *et al.*, 2011, este número). Por su parte en los

PMH (BIII), que se desarrollan en suelos que tienen mayor contenido de arcilla y en términos de cobertura vegetal predominan las gramíneas (Lezama *et al.*, 2006), se registró la mayor abundancia de Oligochaeta, particularmente de la familia Ocnerodrilidae. La EL (BI) fue la unidad de vegetación que alojó la menor cantidad de individuos de todos los grupos funcionales. Esta unidad está asociada a sitios planos de exportación de materiales en posiciones altas y medias del paisaje, presenta un predominio claro de la cobertura de gramíneas estivales sobre la cobertura de gramíneas invernales (Lezama *et al.*, 2006).

Distinta fue la situación para la Región Centro-sur, donde las unidades de vegetación fueron más homogéneas tanto para los descriptores comunitarios como para la densidad total y de los grupos funcionales. No fueron encontrados grupos taxonómicos o especies asociadas a alguna de las unidades de vegetación. En esta región, la unidad de vegetación CSIII, que fue la que registró la mayor densidad total, de los grupos funcionales detritívoros y depredadores y los taxa Chrysomelidae y Curculionidae (herbívoros), se caracteriza por presentar el mayor porcentaje de cobertura de gramíneas invernales y de especies exóticas (Lezama *et al.*, 2008, Lezama *et al.*, 2010 este número). Por su parte la unidad CSI que tiene un porcentaje de cobertura de gramíneas estivales significativamente mayor que las unidades CSII y CSIII (Lezama *et al.*, 2008, Lezama *et al.*, 2011 este número), se distinguió por la mayor abundancia de Hymenoptera. La unidad de vegetación CSII, que está asociada a la presencia de pedregosidad y/o rocosidad en la superficie del suelo con un solo estrato herbáceo abierto y donde las hierbas presentan mayor importancia en términos de cobertura, tuvo una posición intermedia. Existen varias explicaciones posibles de estos resultados, las cuales no son ex-

cluyentes entre sí. En primer lugar, que las unidades de vegetación de esta región son semejantes. El número reducido de especies vegetales indicadoras, determinadas por Lezama *et al.* (2008, 2010) así lo indicaría. Otra explicación es que el déficit hídrico registrado en esta región durante un período prolongado de tiempo previo al muestreo, haya afectado negativamente a la macrofauna del suelo como resultado de la menor biomasa vegetal. La disponibilidad de recursos (vegetación) afecta directamente a la diversidad y densidad de la macrofauna del suelo (Laossi *et al.*, 2008). Por otra parte, la menor biomasa aérea produce variaciones en las condiciones microclimáticas (temperatura y humedad) (Mathieu *et al.*, 2009). La temperatura del cuerpo de la macrofauna del suelo varía con las condiciones externas y el rango tolerado por muchas especies es bastante estrecho. A esto se suma que el contenido de agua debe ser mantenido dentro de límites bastante ajustados (Mathieu *et al.*, 2009).

Estos resultados apoyan lo establecido por Curry (1987a), en el sentido que los invertebrados del suelo en pastizales están limitados principalmente por la calidad de los recursos y por los cambios en la temperatura y humedad del ambiente.

En las dos regiones predominaron distintos grupos funcionales. Mientras que en la Cuesta basáltica fueron más abundantes los detritívoros, en la región Centro-Sur fueron los herbívoros. Según Poveda *et al.* (2007), estas diferencias en el predominio de grupos funcionales en general producen la misma respuesta sobre el subsistema aéreo.

El importante predominio del grupo funcional herbívoros podría ser la causa de los bajos registros de densidad de detritívoros, dado que estarían consumiendo material vegetal que de otra manera podría estar disponible para este último grupo funcional.

En cuanto al impacto que puede tener la presencia de los herbívoros de raíces, se ha determinado que bajos niveles poblacionales dan como resultado un sistema radicular más eficiente que beneficia a las plantas hospederas (Curry 1987a; Masters, 2004). Por el contrario, cuando son altos tienen impactos negativos en el

crecimiento de las plantas, causando generalmente su muerte. Los efectos que pueden causar niveles moderados de herbivoría de raíces son variables; pueden ser negativos, positivos o no afectar el crecimiento de las plantas y van a estar determinados por el contenido de nutrientes y de agua en el suelo y la competencia entre plantas (Masters, 2004).

En la región de la Cuesta basáltica las especies de Oligochaeta colectadas fueron nativas, mientras que en la región Centro-Sur se encontraron especies exóticas, lo que indica que en esta región hubo un mayor grado de intervención antrópica.

Los resultados obtenidos en estos relevamientos, confirmaron que los determinantes más importantes de la composición de las comunidades de la macrofauna del suelo en grandes escalas espaciales son el clima, tipo de suelo, la vegetación y la estructura del paisaje y que a nivel local son la disponibilidad de recursos (vegetación) y las condiciones microclimáticas (Beare *et al.*, 1995; citados por Correia, 2002; Mathieu *et al.*, 2009).

BIBLIOGRAFÍA

- BARDGETT, R.D.** 2002. Causes and consequences of biological diversity in soil. *Zoology* 105: 367-374.
- BENTANCOURT, C.M.; SCATONI, I.B.** 2001. *Enemigos Naturales: Manual ilustrado para la agricultura y forestación*. Ed. Agropecuaria Hemisferio Sur. Facultad de Agronomía. PREDEG. GTZ. Montevideo.
- BUCHER, E. H.; ZUCCARDI, R. B.** 1967. Significación de los hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel, como alteradores del suelo en la provincia de Tucumán. *Ecology* 23: 83-95.
- COLE, L.; BRADFORD, M.A.; SHAWP, J. A.; BRADGETT, R. D.** 2006. The abundance, richness and functional role of soil meso and macrofauna in temperate grassland-A case study. *Applied Soil Ecology* 33: 186-198.
- COLEMAN, D.C.; CROSSLEY, D.A.; HENDRIX, P.F.** 2004. *Fundamentals of soil ecology*. Elsevier. Academic Press. 2nd Edition.

- CORREIA, M.E.F.** 2002. Relações entre a diversidade da fauna do solo e os processos de decomposição e seus reflexos sobre a estabilidade dos ecossistemas. Rio de Janeiro, Embrapa Seropédica. Documentos no.156.
- CURRY, J.P.** 1987a. The invertebrate fauna of grassland and its influence on productivity. I. The composition of the fauna. *Grass and Forage Science* 42:103-120.
- CURRY, J.P.** 1987b. The invertebrate fauna of grassland and its influence on productivity. II. Factors affecting the abundance and composition of the fauna. *Grass and Forage Science* 42:197-212.
- CURRY, J.P.; GOOD, J.A.** 1992. Soil faunal degradation and restoration. *Advances in Soil Science* 17: 171-215.
- EDWARDS, C.A.; LOFTY, J.R.** 1978. The influence of arthropods and earthworms upon root growth of direct drilled cereals. *Journal of Applied Ecology* 15:789-795.
- FAO.** 2001. Soil Biodiversity: What is it? Soil Biodiversity: Portal. Land and Water (AGL). <http://www.fao.org/ag/AGL/agll/soilbiod/soilbtxt.htm>.
- FARJI BRENER, A.G.** 1992. Modificaciones del suelo realizadas por hormigas cortadoras de hojas (Formicidae, Attini): una revisión de sus efectos sobre la vegetación. *Ecología Austral* 2:87-94.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O.** 1990. The Ants. Cambridge, University Press.
- LAOSSI, K.R.; BAROT, S.; CARVALHO, D.; DESJARDINS, T.; LAVELLE, P.; MARTINS, M.; MITJA, D.; RENDEIRO, A.C.; ROUSSEAU, G.; SARRAZIN, M.; E. VELAZQUEZ, E.; GRIMALDI, M.** 2008. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. *Pedobiologia* 51:397-407
- LAVELLE, P.; SPAIN, A.V.** 2001. Soil Ecology. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- LAVELLE, P.; DECAËNS, T.; AUBERT, M.; BAROT, S.; BLOUIN, M.; BUREAU, F.; MARGERIE, P.; MORA, P.; ROSSI, J.P.** 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*. 42: 3-15.
- LEZAMA, F.; ALTESOR, A.; LEÓN, R.; PARUELO, J.M.** 2006. Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología Austral* 16:167-182.
- LEZAMA, F.; ALTESOR, A.; LEON, R.; PARUELO, J.M.** 2008. Relevamiento de pastizales naturales de la región Centro-Sur del Uruguay. Grupo Campos. Minas. Treinta y Tres CD N°70.
- LEZAMA, F.; ALTESOR, A.; M. PEREIRA M.; PARUELO, J.M.** 2011. Descripción de la heterogeneidad florística de las principales regiones geomorfológicas de Uruguay. En Altesor, A., W. Ayala y J.M. Paruelo editores. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. Serie FPTA N° 26, INIA.
- LINDEN, D.R.; HENDRIX, P.F.; COLEMAN, D.C.; VAN VILET, P.C.J.** 1994. Faunal indicators of soil quality. Páginas 91-106 en Doran, J.W. y A.J. Jones editores. Defining soil quality for a sustainable Environment. SSSA. Special Publication no. 35.
- MASTERS, G.J.** 2004. Belowground herbivores and ecosystem processes. *Ecological Studies* 173:93-112.
- MATHIEU, J.; GRIMALDI, M.; JOUQUET, P.; ROULAND, C.; LAVELLE, P.; DESJARDINS, T.; ROSSI, J.P.** 2009. Spatial patterns of grasses influence soil macrofauna biodiversity in Amazonian pastures. *Soil Biology and Biochemistry* 41:586-593.
- MILLÁN DE LA PEÑA, N.; BUTET, A.; DELETTRE, Y.R.; MORANT, P.; BUREL, R.** 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94, 59-72.
- MOORE, J.C.; BERLOW, E.L.; COLEMAN, D.C.; 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.
- ÖBERG, S.** 2007. Spiders in the Agricultural Landscape Diversity, Recolonisation, and Body Condition. Doctoral thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala.

- PRICE, W.P.** 1988. An overview of organismal interactions in ecosystems in evolutionary and ecological time. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 2:269-377.
- POVEDA, K.; DEWENTER, I.S.; SCHEU, S.; TSCHARNTKE, T.** 2007. Plant mediated interactions between below and aboveground processes: decomposition, herbivory, parasitism, and pollination. Páginas 147-163 en Ohgushi, T.; T.P.Craig, P.W. Price editores. *Plant mediation in indirect interaction webs*. Cambridge University Press.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM.** 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3, URL <http://www.R-project.org>.
- RYPSTRA, A.L.; CARTER, P.E.; BALFOUR, R.A.; MARSHALL, S. D.** 1999. Architectural features of agricultural habitats and their impact on spider inhabitants. *Journal of Arachnology* 27:371-377.
- RUIZ, N.; LAVELLE, P.** 2008. Soil macrofauna field manual, Technical level. FAO-IRD. 113 p. <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/011/i0211e/i0211e.pdf>.
- SAS Institute Inc.** 2009. SAS/STAT User's Guide, Version 9.1.3, Cary NC: SAS Institute Inc.
- SCHEU, S.** 2001. Plants and generalist predators as links between the below-ground and above-ground system. *Basis and Applied Ecology* 2:3-12.
- SPARLING, G.P.** 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health. Páginas 97-119 en Pankhurst, C.E.; B.M.Doube, V.V.S.Gupta editores. *Biological indicators of soil health*. Wallingford, CAB International.
- THIOULOUSE J.; CHESSEL, D.; DOLÉDEC, S.; OLIVIER, J.M.** 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- VAN DER PUTTEN, W.H.** 2005. Plant-soil feed back and soil biodiversity affect the composition of plant communities. Páginas 250-272 en Bardgett, R. D.; M.B. Usher, D.W. Hopkins editores. *Biological diversity and function in soil*. Cambridge University Press.
- WARDLE, D.A.** 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9:870-886
- WARDLE, D.A.; BARDGETT, R.D.** 2004. Indirect effects of invertebrate herbivory on the decomposer subsystem. *Ecological Studies* 173: 53:69.
- WARDLE, D.A.; BARDGETT, R.D.; KLIRONOMOS, J.N.; SETÄLÄ, H.; VAN DER PUTTEN, W.H.; WALL, D.H.** 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633.
- ZERBINO, M.S.** 2005. Evaluación de la densidad, biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo en diferentes sistemas producción. Tesis de Maestría. Universidad de la República - Facultad de Ciencias, Uruguay.
- ZERBINO, M.S.; NALTIER, N.; MORÓN, A.; RODRÍGUEZ, C.** 2008 a. Evaluación de la macrofauna del suelo en sistemas de producción en siembra directa y con pastoreo. *Agrociencia* v. XII : 44-55.
- ZERBINO, M.S.; LEZAMA, F.; ALTESOR, A.; PARUELO, J.M.** 2008 b. Relación entre macrofauna del suelo, vegetación y características ambientales: un análisis para la región centro norte de Uruguay. Grupo Campos, Minas, Lavalleja 21-23/10/2008. INIA Treinta y Tres. ISBN978-9974-38-260-2.