

## La macrofauna del suelo como indicadora de degradación de bosques ribereños en la amazonia oriental brasilera

Pinzón, Stefania Triana<sup>1,3</sup>; Guillaume Xavier Rousseau<sup>1</sup>; Alexandra Rocha da Piedade<sup>1</sup>; Danielle Celentano<sup>2</sup>; Marcelo Luís Corrêa Zelarayán<sup>1</sup>; Heder Braun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pos-Graduación em Agroecología, Universidad Estadual de Maranhão (UEMA), Cidade Universitária Paulo VI, S/N, Tirirical, Código Postal 3004, 65054-970, São Luis, Maranhão, Brasil; <sup>2</sup>Red de Biodiversidad y Biotecnología de la Amazonia Legal, BIONORTE. Universidad Federal de Maranhão (UFMA), Campus Universitário do Bacanga, Av. Prof. dos Portugueses, s / n, Código Postal 65.000-000; São Luís, Maranhão, Brasil; <sup>3</sup>estephye@msn.com

Pinzón, Stefania Triana; Guillaume Xavier Rousseau; Alexandra Rocha da Piedade; Danielle Celentano; Marcelo Luís Corrêa Zelarayán; Heder Braun (2015) La macrofauna del suelo como indicadora de degradación de bosques ribereños en la amazonia oriental brasilera. *1*Rev. Fac. Agron. Vol 114 (1): 49-60

La macrofauna del suelo es ampliamente usada como bioindicadora de calidad ambiental. En este trabajo se estudió el efecto de la degradación forestal de bosques ribereños sobre la abundancia y composición de grupos taxonómicos y funcionales de macroinvertebrados en las cuencas Pepital y Grande, Alcântara, Maranhão - Brasil. Se tomaron muestras en la estación seca en zonas con cuatro niveles de degradación forestal utilizando el método TSBF modificado. Los organismos fueron clasificados en grandes grupos taxonómicos y funcionales. Se calculó la densidad media por grupo, densidad total y riqueza media, índices de Shannon, Simpson y Pielou. Patrones de distribución fueron observados a través del Análisis de Componentes Principales entre Clases (ACP-C). Los resultados indicaron que la degradación forestal tiene influencia directa sobre la abundancia y la diversidad de la macrofauna del suelo. La mayor riqueza y densidad total fueron observadas en las áreas conservadas (vegetación secundaria >7m y bosques maduros >15m). Los grupos de hormigas (Formicidae, Latreille) y termitas (Isoptera, Brullé) fueron dominantes con 80,5% de la abundancia total. El análisis de componentes principales fue altamente significativo ( $p=0.0001$ ) e indicó que el 45,6% de la comunidad total de la macrofauna responde negativamente a la degradación forestal. Los grupos de opiliones (Opiliona, Sundevall), caracoles (Gastropoda, Cuvier), lombrices (Oligochaeta, Lamarck) y cochinillas (Isopoda, Latreille) se relacionan estrechamente con las áreas conservadas, al igual que los grupos saprófagos y herbívoros, los cuales mostraron preferencia por los bosques maduros (>15m). La ausencia de estos grupos indica el fuerte efecto causado por la eliminación de bosques ribereños.

**Palabras clave:** bosques ribereños, degradación forestal, sistema de tala y quema, bioindicadores, macroinvertebrados del suelo.

Pinzón, Stefania Triana; Guillaume Xavier Rousseau; Alexandra Rocha da Piedade; Danielle Celentano; Marcelo Luís Corrêa Zelarayán; Heder Braun (2015) Soil Macrofauna as Indicator of Riparian Forests Degradation in the Eastern Brazilian Amazonia. *Rev. Fac. Agron. Vol 114 (1): 49-60*

Soil macrofauna is widely used as bioindicator of environmental quality. The objective of this study was to evaluate the effect of the forest degradation on the abundance and composition of soil macrofauna groups for the selection of potential bioindicators in two micro-basins, Pepital and Grande, in the municipality of Alcântara, Maranhão-Brazil. We selected four levels of degradation. The sampling of macrofauna was held in the dry season using the modified method TSBF. Individuals collected were counted and classified in major taxonomic and functional groups. Total density and average richness by taxonomic group, richness, Shannon's, Simpson's and Pielou's indices were calculated. Patterns in macrofaunal distribution were observed through Between Class Principal Component Analysis (PCA-C). Results revealed the diversity of soil macrofauna were influenced by the level of degradation. The highest species richness and total density were observed in the conserved areas (secondary forest >7m and mature forests >15m). Ants (Formicidae, Latreille) and termites (Isoptera, Brullé) were dominant (80.5% of total abundance). The PCA-C was highly significant ( $p=0.0001$ ) and showed 45.6% of total community of macrofauna respond negatively to degradation. Groups as Opiliona (Sundevall), Gastropoda (Cuvier), Oligochaeta (Lamarck) and Isopoda (Latreille) and functional groups as saprophagous and herbivores are related most strongly with mature forest (>15m), their absent can to indicate the high effect caused by the elimination of riparian forest.

**Key words:** riparian forest, forest degradation, slash-and-burn system, bioindicators, soil macro-invertebrates.

Recibido: 10/08/2014

Aceptado: 04/05/2015

Disponibile on line: 15/06/2015

ISSN 0041-8676 - ISSN (on line) 1669-9513, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP, Argentina

## INTRODUCCIÓN

Maranhão es el tercer estado con mayor área forestal degradada en Brasil, cerca de 9012 km<sup>2</sup> fueron deforestados entre 2007 y 2010 (INPE, 2013). Una fuerte presión sufren las formaciones vegetales ribereñas que por crecer alrededor de los cuerpos de agua continentales constituyen uno de los pocos remanentes forestales (Wiens, 2002). Los bosques ribereños son ecosistemas megadiversos de transición e intercambio entre los ambientes terrestres y acuáticos que cumplen múltiples servicios como protección del suelo, captación y filtración de agua y conectividad de paisaje (Bardgett et al., 2001; Seaman & Schulze, 2010). Pese a ser consideradas Áreas de Preservación Permanente (APP), protegidas por la ley 12.651 de 2012 (Brasil: Código Florestal Brasileiro, 2012), los bosques ribereños continúan siendo objeto de degradación, fragmentación y explotación de recursos desmedidas. Graves consecuencias como el cambio climático, la pérdida de la biodiversidad, la erosión del suelo, la disminución del nivel freático y la sedimentación de los ríos están asociadas a la pérdida de estos ecosistemas (Martins, 2007; Oliveira et al., 2013).

El uso del fuego es una de las principales causas del detrimento de bosques en la Amazonía (Almeida & Vieira, 2010; INPE, 2013; Celentano et al., 2014). En Maranhão se presenta un elevado número de focos de incendio y una de las causas es el uso del sistema de tala y quema (RAISG, 2012), una práctica ancestral de quema de bosques, usada para limpiar y mejorar la fertilidad del suelo y cuyo fin es el establecimiento de pastos y cultivos y/o viabilizar la extracción de madera, con el posterior abandono de las tierras y la subsecuente recuperación de la vegetación y su componente biológico (Meggers, 1977; Oliveira et al., 2013).

Actualmente el sistema de tala y quema está ocasionando la degradación progresiva del ambiente, causando la pérdida de la diversidad vegetal y sus propágulos por la extensión de las áreas quemadas, el mal manejo, la frecuencia y la disminución del tiempo de reposo de las mismas (Adams & Murrieta, 2008). La intensificación de las quemadas compromete significativamente las propiedades físicas y químicas del suelo por la eliminación de la materia orgánica y la incidencia directa de la luz solar, ocasionando una pérdida parcial o total de su fertilidad, su biodiversidad y su capacidad de recuperación o resiliencia (Moura et al., 2009; Lawrence et al., 2010).

Ante la aceleración del proceso de eliminación de los bosques ribereños se hace necesario realizar un levantamiento forestal y biológico para establecer el estado de degradación y definir bioindicadores de calidad ambiental (Stork et al., 1997; Olf & Ritchie, 2002). La macrofauna del suelo es reconocida como bioindicadora de degradación forestal gracias a su sensibilidad ante las perturbaciones del ambiente. Su muestreo es fácil y de bajo costo, existe un amplio soporte bibliográfico y su identificación es simple hasta órdenes y familias (Favero et al., 2011). Algunos grupos de macroinvertebrados son considerados "ingenieros del ecosistema" (Lavelle et al., 1997; Wilby et al., 2001), ya que condicionan la fertilidad del suelo haciendo

disponible los nutrientes para las plantas y otros organismos (Anderson & Ingram, 1993; Bardgett et al., 1998), transforman la estructura física del suelo con el aumento de la porosidad, la agregación y la retención de agua, a través de la formación de estructuras biogénicas como galerías, cámaras, nidos y pellets (Lavelle & Spain, 2001; Aira et al., 2008).

Para ampliar el conocimiento sobre la macrofauna edáfica en la Amazonia Oriental este estudio determinó el efecto de la degradación de los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande (Alcântara- MA) en la diversidad de los principales grupos taxonómicos de la macrofauna del suelo y se sugieren posibles bioindicadores potenciales de la degradación forestal.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El trabajo se realizó en las áreas forestales de los ríos Pepital y Grande, situadas en el municipio de Alcântara al norte del estado de Maranhão-Brasil (Figura 1). Los dos ríos forman parte del Centro de Endemismo Belém y de la gran cuenca hidrográfica del Atlántico (Almeida & Vieira, 2010). El clima es húmedo con temperatura media de 25°C, resultantes de su posición geográfica e influencia de las masas de aire húmedas del océano Atlántico. Se diferencia de otras áreas amazónicas por la presencia de dos estaciones bien definidas, una lluviosa y otra seca, con una precipitación media anual entre 1.000-1.800 mm y suelo de tipo Ultisol de baja fertilidad (Brito & Rego, 2001; Mendonça Neto et al., 2011).

Los bosques ribereños de las dos cuencas están conformados por vegetación amazónica, severamente degradada por la implantación de áreas agrícolas y de pastoreo, y por la extracción de madera y arena (Gonçalves et al., 1996). La altura media de los árboles es de menos de 10m en áreas elevadas (Brito & Rego, 2001), las especies que crecen en las márgenes de los ríos, usualmente áreas inundables en la época lluviosa son: *Mauritia flexuosa* (Buriti), *Euterpe oleracea* (Juçara), *Clusia* sp. y *Tococa* sp. En áreas de inicio de la sucesión es usual la presencia de especies como *Cecropia* sp., *Trema micrantha*, *Lacistema* sp. y *Attalea speciosa* (Gonçalves et al., 1996). En áreas más conservadas (sucesión avanzada), las especies más frecuentes de acuerdo con Celentano et al., (2014) son *Virola surinamensis* (Urucurana), *Xylopia brasiliensis* (Pindaíba), *Carapa guianensis* (Andiroba) y *Symphonia globulifera* (Guanandi).

### Caracterización de la degradación y diseño experimental

Fueron establecidos cuatro niveles de degradación a lo largo de los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande (ríos menos degradados localmente). En ausencia de áreas con vegetación primaria el gradiente de degradación fue categorizado de acuerdo a la adaptación de los criterios adoptados por la FAO (2009), en: (1) muy alto (DMA), para áreas abiertas, con suelo expuesto, con presencia de algún uso antrópico (ausencia de árboles, apertura del dosel >90%); (2) alta (DA), zona de sucesión temprana, con bosque

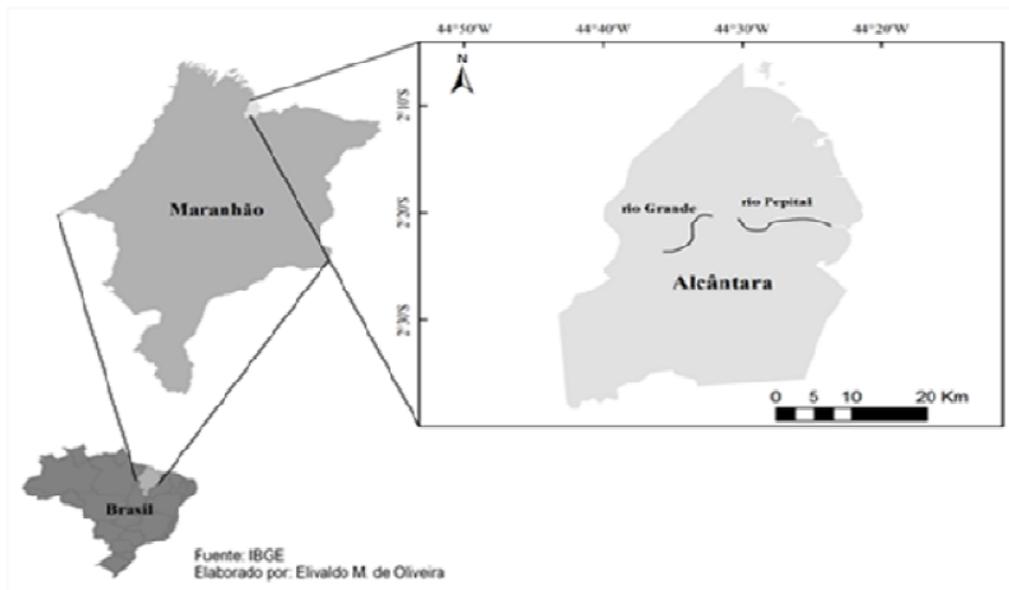


Figura. 1. Localización de los ríos Grande y Pepital en el Municipio de Alcântara, Maranhão – Brasil

secundario joven (árboles de hasta 7m, apertura del dosel entre 50 y 90%); (3) Media (DM), bosque secundario en sucesión avanzada (presencia de árboles de hasta 15m, apertura del dosel <50%); y (4) baja (DB), bosque secundario avanzado (presencia de árboles de más de 15 m, apertura del dosel <20%). Las lecturas de apertura de dosel fueron hechas con un densiómetro esférico convexo Lemmon (Lemmon, 1956) para determinar la variación en la cobertura (Suganuma et al., 2008) e inferir el grado de la heterogeneidad del hábitat (Bianchini et al., 2001).

El delineamiento experimental fue enteramente aleatorizado con cuatro tratamientos (niveles de degradación) y tres repeticiones para cada área forestal, con un total de 24 parcelas de 20m x 50m (0,1 ha), instaladas en suelos no hidromórficos (no inundables) con por lo menos 10m de distancia del margen y de forma paralela al cauce (Figura 2).

#### Muestreo de la macrofauna del suelo

El muestreo de los macroinvertebrados de suelo se realizó en el mes de noviembre de 2012, correspondiente al período seco, a través del método TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility) modificado (Anderson & Ingram, 1993). En cada parcela fueron recolectados cinco monolitos con la ayuda de un marco metálico de 25cm x 25cm y 10cm de profundidad, dispuestos en zig-zag a 2m de la línea media longitudinal de la parcela y orientados en sentido naciente-desembocadura del río (Figura 2). Fueron muestreados un total de 120 monolitos.

Los macroinvertebrados fueron extraídos manualmente de las muestras de hojarasca y suelo de cada monolito y conservados en frascos con alcohol etílico al 70%. El tratamiento para las lombrices tuvo primeramente el paso de los ejemplares en una solución de formol al 4% por 48hs y posteriormente fueron conservadas en

alcohol etílico al 70%. En el laboratorio, con ayuda de una lupa estereoscópica se identificaron y contaron los organismos a nivel de grandes grupos taxonómicos. Todas las muestras fueron etiquetadas y almacenadas para conformar la colección de invertebrados del suelo del Laboratorio de Entomología de la Universidad Estadual de Maranhão - UEMA.

#### Parámetros ecológicos de la macrofauna del suelo

Los macroinvertebrados presentes en la hojarasca y el suelo fueron contados y separados en grupos taxonómicos (Lavelle et al., 2003) y de acuerdo con sus funciones ecológicas divididos en: ingenieros del ecosistema (Jones et al., 1994), saprófagos, herbívoros, omnívoros y predadores de acuerdo a la adaptación de Moço et al. (2010). Resaltamos que la categorización de los grupos taxonómicos en grupos funcionales se basó en el impacto ambiental de los grupos más abundantes (Lavelle et al., 1997; Jouquet et al., 2006) y el hábito alimenticio general de los otros grandes grupos y no considera preferencias que pueden ocurrir a nivel de especies.

La densidad de la macrofauna del suelo se obtuvo a partir de la transformación del número de individuos por monolito en número de individuos por metro cuadrado ( $\text{ind}/\text{m}^2$ ). Se determinaron los valores de riqueza media ( $S_M$ ), que representa el número medio de grupos recolectados por cada muestra (monolito) en cada nivel de degradación/río, y la densidad total ( $D_T$ ), el número total de individuos de cada muestra (Legendre & Legendre, 1998).

Para proporcionar informaciones sobre el comportamiento de la comunidad de la macrofauna del suelo en general fue medida la diversidad de grandes grupos a través del índice de diversidad de Shannon-Wiener:

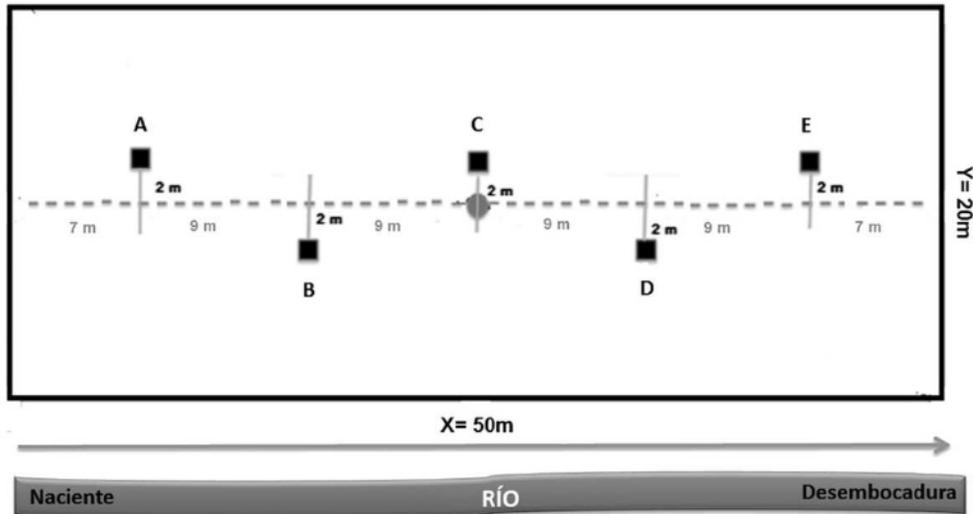


Figura 2. Parcela experimental para el muestreo de la macrofauna del suelo en el gradiente de degradación de los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande - Alcântara (MA).

$$(H); \quad H = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i$$

el índice de Equitabilidad de Pielou:

$$(H'); \quad H' = \frac{H}{\ln S'}$$

y el índice de dominancia de Simpson ( $I_s$ ),

$$I_s = 1 - L$$

siendo

$$L = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

(Legendre, 2002; Moço et al., 2010).

#### Análisis estadísticos

Los datos fueron transformados en  $\ln(x + 1)$  para homogeneizar las medias (Legendre & Gallagher, 2001). Posteriormente, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con dos factores: bosques ribereños (Pepital y Grande) y niveles de degradación. Se compararon los promedios mediante el test Student-Neuman-Keuls-SNK, recomendado para experimentos de ecología de acuerdo con Underwood (1997a), al 5 % y 10% de probabilidad ( $p \leq 0.05$ ;  $p \leq 0.1$ ). Aunque menos preciso, el uso de  $p \leq 0.1$  es aceptado para datos con alta variabilidad (Underwood, 1997b). Para ejecutar los análisis se utilizó el software R (R Development CoreTeam, 2009).

Para el análisis multivariado de la abundancia de grupos de macrofauna se utilizó Análisis de Componentes Principales entre-classes (ACP-C) debido

a la alta variabilidad existente entre los factores (Chessel et al., 2004), el cual midió, mediante permutaciones de Monte Carlo, el efecto de las parcelas (4 niveles de degradación, 2 bosques ribereños) y la combinación (bosque ribereño x nivel de degradación) sobre la abundancia y la diversidad de grupos taxonómicos de la macrofauna edáfica. Los análisis fueron realizados con el paquete *ade4* (Chessel et al., 2004) del software R (R Development CoreTeam, 2009).

## RESULTADOS

### Abundancia

Un total de 5738 organismos fueron identificados y separados en 25 grupos taxonómicos, encontrados en 24 parcelas en los bosques ribereños Pepital y Grande. Las densidades de los organismos mostraron una predominancia de las termitas (Isoptera,  $n = 3185$ ) con 55.5% y las hormigas (Hymenoptera: Formicidae,  $n = 1433$ ) con 25%, seguido por lombrices (Oligochaeta,  $n = 440$ ) con 7.7% y arañas (Araneae,  $n = 121$ ) con 2.1%, los demás grupos presentaron abundancias menores a 1.9% (Tabla 1).

Ocho grupos mostraron diferencias estadísticamente significativas para el factor bosque ribereño (Media Pepital y Media Grande), Coleoptera (adultos - larvas), Neuroptera, Ixodidae, Gastropoda, Indeterminados, Auchenorrhyncha y Araneae, los cuales presentaron mayores densidades en Pepital (Tabla 1).

Contrastando las medias de abundancia en el gradiente de degradación se observó que los grupos Formicidae, Isoptera, Oligochaeta, Gastropoda, Blattaria, Chilopoda, Opilionida, Diplura y Pseudoscorpionida mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes niveles de degradación (Tabla 1).

Tabla 1. Densidad (ind/m<sup>2</sup>) de grupos taxonómicos de la macrofauna del suelo en un gradiente de degradación de los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande en Alcântara - Maranhão. Medias seguidas por letras minúsculas (efecto de la degradación) y mayúsculas (efecto del río) diferentes en la columna, difieren estadísticamente entre sí, de acuerdo con el teste SNK, a 5% de probabilidad. \*Efecto significativo de la combinación río x nivel de degradación; \*\*Efecto significativo a 10% de probabilidad.

Grupo taxonómico	Nivel de Degradación													
	Muy Alta DMA			Alta DA			Media DA			Media DM				
	Pepital	Grande	Media DMA	Pepital	Grande	Media DA	Pepital	Grande	Media DM	Pepital	Grande	Media DB		
<b>Grupos funcionales</b>														
<i>Ingenieros del ecosistema</i>														
Fomicidae	43.7	66.1	54.9b	252.8	132.3	192.5a	390.4	198.4	294.4a	235.7	209.1	222.4a	230.7	151.5
Isoptera	69.3	88.5	78.9b	54.4	53.3	53.9b	844.8	727.5	786.1a	1014.4	545.1	779.7a	495.7	353.6
Oligochaeta	1.1	3.2	2.1c	21.3	14.9	18.1b	41.6	101.3	71.5ab	115.2	170.7	142.9a	44.8	72.5
Total	38.03	52.60	45.30c	109.50	66.83	88.17b	425.60	342.40	394a	455.10	308.30	381.67a	257.07	192.53
<i>Saprófagos</i>														
L. Diptera	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0
Isoptoda**	0.0b	0.0b	0.0	0.0b	0.0b	0.0	0.0b	0.0b	0.0	20.3a	0.0b	10.1	5.1	0.0
Diplopoda*	0.0b	2.1a	1.1	0.0b	0.0b	0.0	6.4a	0.0b	3.2	6.4a	1.1ab	3.7	3.2	0.8
Total	0	0.7	0.37b	0	0	0b	2.83	0	1.43ab	8.9	0.37	4.6a	2.93A	0.27B
<i>Herbívoros</i>														
L. Lepidoptera	4.3	0.0	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.5	8.5	2.1	5.3	3.2	0.2
Auchenornympha**	0.0	0.0	0.0	2.1	0.0	1.1	1.1	1.1	1.1	2.1	0.0	1.1	1.3A	0.3B
Gastropoda	2.1	0.0	1.1b	3.2	0.0	1.6b	1.1	0.0	0.5b	8.5	1.1	4.8a	3.7A	0.3B
Heteroptera	2.1	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	5.3	1.1	3.2	6.4	2.1	4.3	3.5	0.8
Orthoptera	0.0	1.1	0.5	4.3	1.1	2.7	3.2	1.1	2.1	3.2	3.2	3.2	2.7	1.60
Embiidina	0.0	1.1	0.5	2.1	3.2	2.7	1.1	4.3	3.7	1.1	1.1	1.1	1.6	2.4
Total	1.42	0.37	0.88b	1.95	0.72	1.35b	1.97	1.45	1.85ab	4.97	1.6	3.3a	2.6A	0.93B
<i>Omnívoros</i>														
L. Coleoptera	9.6	5.3	7.5	10.7	6.4	8.5	22.4	3.2	12.8	9.6	5.3	7.5	13.1A	5.1B
A. Coleoptera	12.8	5.3	9.1	14.9	10.7	12.8	21.3	7.5	14.4	27.7	17.1	22.4	19.2A	10.1B
Blattaria	1.1	0	0.5b	6.4	4.3	5.3a	4.3	2.1	3.2ab	6.4	5.3	5.9a	4.5	2.9
Total	7.83	3.53	5.7	10.67	7.13	8.87	16	4.27	10.13	14.57	9.23	11.93	12.27A	6.03B
<i>Predadores</i>														
Chilopoda	1.1	6.4	3.7c	6.4	16.0	11.2b	22.4	19.2	20.8a	14.9	12.8	13.9ab	11.2	13.6
Opiliona	1.1	0.0	0.5b	0.0	1.1	0.5b	3.2	0.0	1.6b	5.3	5.3	5.3a	2.4	1.6
Araneae**	12.8	9.6	11.2	17.1	11.7	14.4	30.9	9.6	20.3	22.4	13.9	18.1	20.8A	11.2B
Pseudoscorpionida	4.3	0.0	2.1b	3.2	3.2	3.2ab	5.3	9.6	7.5a	8.5	7.5a	8.0a	5.3	5.07
Scorpionida	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.5	0.0	0.3
Dermaptera	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.5	0.3	0.0
Diplura**	0.0	2.1	1.1b	2.1	2.1ab	2.1ab	9.6	5.3	7.5a	12.8	6.4	9.6a	6.13	4.00
Neuroptera	1.1	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	1.1A	0.00B
Total	2.55	2.26	2.39b	3.61	4.26	3.93ab	9.33	5.46	7.41a	8.13	5.88	6.99a	5.90	4.47
<i>Otros</i>														
Indeterminados	1.1	0.0	0.5	3.2	0.0	1.6	7.5	1.1	4.3	2.1	0.0	1.1	3.5	0.3
Otros Hymenoptera	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0
Isodidae	7.5	0.0	3.7	6.4	0.0	3.2	6.4	1.1	3.7	9.6	0.0	4.8	7.5A	0.3B
Total	2.87	0.00	1.40	3.57	0.00	1.77	4.63	0.73	2.67	3.90	0.00	1.97	3.77A	0.20B

Formicidae fue significativamente más abundante en la degradación baja (DB), media (DM) y alta (DA) comparado con la baja densidad presentada en el nivel de degradación muy alto (DMA) (Figura 3). Los órdenes Isoptera, Diplura y Pseudoscorpionida no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre DB y DM, no obstante en estos últimos dos casos se presentaron abundancias mayores comparadas con los niveles DMA y DA. Para el grupo Chilopoda se observó que hubo una mayor abundancia en el nivel de degradación medio DM, y las densidades de Oligochaeta, Gastropoda y Opiliones registraron valores mayores en DB comparado con los demás niveles de degradación. Oligochaeta, Isopoda, Gastropoda y Opiliones fueron los grupos más sensibles al estado de degradación forestal ya que mostraron hábitos restringidos a los bosques conservados (DB) (Figura 3), en el caso de Isopoda solamente en el río Pepital.

Por otra parte, los grupos taxonómicos que se mostraron sensibles a la combinación degradación por bosque ribereño, es decir, aquellos grupos que dentro de determinado nivel de degradación presentaron diferencias entre los dos bosques ribereños estudiados, fueron Isopoda y Diplopoda. Isopoda fue significativamente abundante en DB de Pepital y Diplopoda en DB y DM del mismo. Para el bosque ribereño del río Grande, Diplopoda obtuvo valores mayores en el nivel de DMA.

Los grupos funcionales que mostraron diferencia estadísticamente significativa en el factor bosque ribereño fueron saprófagos, herbívoros, omnívoros y otros (Tabla 1), los cuales presentaron abundancias mayores en Pepital. Para el factor degradación (Figura 4) los grupos ingenieros del ecosistema y predadores mostraron valores mayores y semejantes en los bosques de degradación baja (DB) y media (DM) comparados con las áreas más degradadas, por otra parte los saprófagos y herbívoros obtuvieron densidades mayores en los bosques de sucesión avanzada (DB).

**Densidad Total, Riqueza e Índices ecológicos**

De acuerdo al factor bosque ribereño, no hubo diferencia estadísticamente significativa en la densidad total ( $D_T$ ) de Pepital y Grande. Sin embargo, Pepital registró abundancias mayores en todos los grupos, excepto Oligochaeta, Embiidina, Chilopoda y Scorpionida (Tabla 1), lo que resulta en una mayor  $D_T$  (Tabla 2). La riqueza media y los índices de Shannon y Pielou fueron estadísticamente diferentes en el factor bosque ribereño, mostrando que Pepital presentó mayor riqueza ( $S_M$ , Media=6.52,  $p \leq 0.05$ ), diversidad ( $H'$ , Media=0.48,  $p \leq 0.05$ ) y equitatividad de grupos ( $H'$ , Media=0.26,  $p \leq 0.1$ ) comparado con el bosque ribereño del río Grande (Tabla 2).

Para el factor nivel de degradación se registraron valores de  $D_T$  mayores en las áreas mejor conservadas, degradación baja (Media DB=1276.3,  $p \leq 0.05$ ) y degradación media (Media DM=1265.1,  $p \leq 0.05$ ), las cuales se diferenciaron significativamente de DA y DMA. La riqueza media fue mayor en DB comparada con DA y DMA (Tabla 2). Por otra parte los índices de Shannon y Pielou indicaron valores medios de diversidad y mostraron que la comunidad de macrofauna del bosque Pepital es significativamente más diversa y uniforme.

**Macrofauna del suelo y gradiente de degradación en bosques ribereños**

De acuerdo con el Análisis de Componentes Principales entre-clases (ACP-C) se reveló que el efecto de la interacción degradación x bosque ribereño explica el 45.6% de la varianza de la comunidad de macrofauna, siendo altamente significativa ( $p=0.0001$ ).

En el componente 1 se separaron las áreas de mayor a menor degradación, en sentido izquierda - derecha. La comunidad total de macrofauna de suelo respondió negativamente a la degradación. En el componente 2, atribuido al factor bosque ribereño, se observó que la distribución de los grupos de macrofauna entre los dos bosques fue similar (Figura 4). Algunas áreas de los dos bosques guardan semejanza entre sí y todos los niveles de degradación en Pepital mostraron un mejor estado de conservación comparados con los niveles respectivos en Grande (Figura 4A).

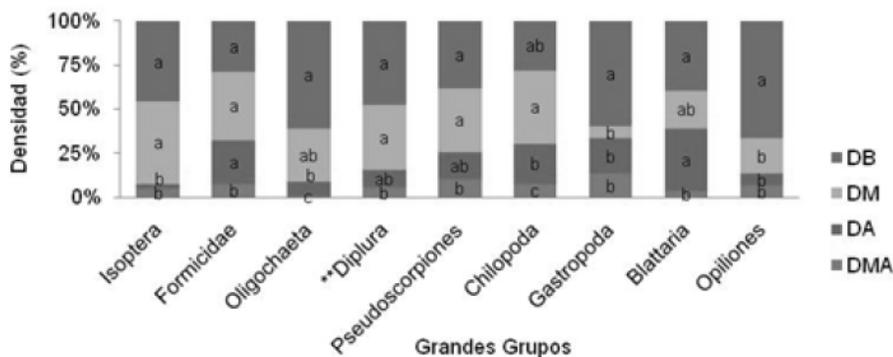


Figura 3. Densidad relativa de nueve grupos de la macrofauna del suelo sensibles al efecto de la degradación de bosques ribereños, Alcântara (MA). Puntos con letras diferentes en el mismo grupo fueron estadísticamente diferentes al 5% y 10% (\*\*) de probabilidad de acuerdo con el test SNK.

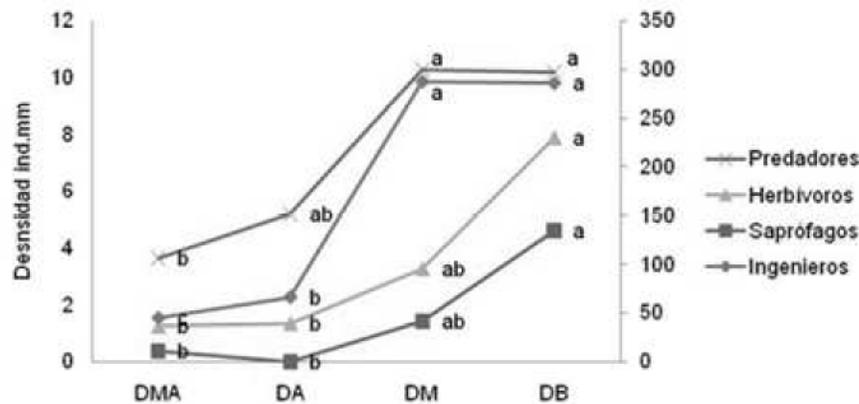


Figura 4. Distribución de las densidades de los grupos funcionales de la macrofauna del suelo en los niveles de degradación. Puntos con letras diferentes en el mismo grupo fueron estadísticamente diferentes al 5% de probabilidad, de acuerdo con el test SNK

Tabla 2. Diversidad e índices ecológicos relativos a la macrofauna del suelo en un gradiente de degradación en los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande en Alcântara - Maranhão. Medias seguidas por letras minúsculas (efecto de la degradación) o mayúsculas (efecto del bosque ribereño) diferentes en la columna, difieren estadísticamente entre sí, de acuerdo con el teste SNK, a 5% de probabilidad. \*\* Efecto significativo a 10% de probabilidad;  $D_T$  = Densidad Total,  $S_M$  = Riqueza Média,  $H$  = Índice de Diversidad de Shannon-Wiener;  $H'$  = Índice de Equitatividad de Pielou;  $I_s$  = Índice de Dominancia de Simpson.

	Muy Alta DMA		Media DMA	Alta DA		Media DA	Media DM		Media DM	Baja DB		Media DB	Media Pepital	Media Grande
	Pepital	Grande		Pepital	Grande		Pepital	Grande		Pepital	Grande			
$D_T$	174.90	190.90	182.90b	411.70	260.30	336.0b	1435.7	1094.4	1265.1a	1542.4	1010.1	1276.30a	891.20	638.90
$S_M$	3.86	2.93	3.40c	5.53	4.6	5.07b	8.00	5.46	6.73ab	8.66	6.26	7.47a	6.52A	4.82B
$H$	0.33	0.21	0.28	0.34	0.33	0.34	0.64	0.32	0.48	0.60	0.38	0.49	0.48A	0.31B
$H^{**}$	0.24	0.17	0.21	0.20	0.19	0.2	0.30	0.17	0.24	0.27	0.20	0.24	0.26A	0.19B
$I_s$	0.54	0.44	0.49	0.52	0.54	0.53	0.52	0.48	0.50	0.60	0.56	0.58	0.55	0.51

Evaluando el efecto de cada bosque ribereño separadamente se encontró que el efecto de la degradación en Pepital explicó el 41.3% de la variación de la comunidad de macrofauna ( $p=0.0013$ ) (Tabla 3). Los grupos Gastropoda, Ixodidae, larvas y adultos de Coleoptera e Isopoda muestran una fuerte asociación al bosque Pepital (Figura 4), como lo comprueba las mayores abundancias de estos organismos registradas en el Cuadro 1.

Los ingenieros del ecosistema (Isoptera, Formicidae, Oligochaeta) estuvieron fuertemente asociados y respondieron positivamente al estado de conservación forestal como se observa en la figura 4. El grupo Vespidae se mostró fuertemente asociado a la degradación alta (DA); Opilionida, Pseudoscorpionida y Blattaria lo fueron con el nivel de degradación media (DM); y, Auchenorrhyncha, Heteroptera y Diplopoda correlacionados con la degradación baja (DB). Por otra parte, el efecto de la degradación en el bosque del río

Grande explicó el 35.3% ( $p=0.0529$ ) (Tabla 3) de la variabilidad de la comunidad de macrofauna, siendo los grupos Embiidina, Chilopoda y Scorpionida los que más se correlacionaron con DB, y larvas de Diptera asociado con la DM como se muestra en la figura 4.

## DISCUSIÓN

El efecto de la eliminación de los bosques ribereños sobre la comunidad total de macrofauna del suelo indica la fuerte amenaza que sufren estos ecosistemas con la expansión agro-extractivista y el uso intensivo del sistema de tala y quema. Para disminuir la presión sobre los relictos forestales es necesario considerar la macrofauna del suelo como pieza fundamental en el mejoramiento de la calidad de suelo, considerada como la capacidad que tiene el suelo de proporcionar servicios ambientales (Wardle, 2006).

Tabla 3. Análisis de Componentes Principales entre-clases (ACP-C) del efecto de la degradación, el bosque ribereño y la combinación (bosque x degradación) sobre la comunidad de macrofauna del suelo en los bosques ribereños (Alcântara - Maranhão).

Efecto	Comunidad de Macrofauna	
	% varianza total	p-valor
Rio	10.63	0.0039
Degradación	25.38	0.0001
Degradación x rio	45.6	0.0001
Degradación en Pepital	41.36	0.0013
Degradación en Grande	35.29	0.0529

Los grupos Formicidae e Isoptera, fueron dominantes debido a su comportamiento social y su amplia distribución (Rafael et al., 2012), registrados también en los estudios de Lourente et al., (2007) y Vasconcellos et al. (2013). Estos insectos presentan una gran tolerancia a la perturbación ambiental (Perfecto & Snelling, 1995; Lobry de Bruyn, 1999), ya que su densidad no difiere entre los niveles de degradación DA, DM y DB en el caso de Formicidae, y DM y DB en Isoptera; lo que sugiere que hay un fuerte efecto de borde en las áreas

muestreadas y una migración de estos organismos desde los bosques adyacentes (Wanner & Dunger, 2002).

Los resultados muestran que los valores de riqueza y densidad total de la macrofauna fueron mayores en las áreas mejor conservadas (DB y DM), lo cual había sido reportado anteriormente en el Centro Endemismo Belém por Rousseau et al. (2010; 2014). La diversidad de grupos expresada por los índices de Shannon y Pielou en los dos bosques ribereños es baja comparado con lo registrado por Rousseau et al., (2014). Sin embargo, Pepital presenta una mayor riqueza de grupos taxonómicos y soporta una mayor diversidad de grupos funcionales como Araneae y Neuroptera (predadores), Auchenorrhyncha y Gastropoda (herbívoros), larvas y adultos de Coleoptera (omnívoros) e Ixodidae (otros). De acuerdo con el ACP-C (Monte Carlo,  $p=0.0001$ ) (Figura 5A), todas las áreas del bosque del río Pepital presentan mejor estado de conservación, probablemente debido a una mayor riqueza y abundancia de especies arbóreas (Gongalsky et al., 2012; Celentano et al., 2014).

El grupo Opilionida está relacionado con una mejor calidad del suelo y de la vegetación (Baretta et al., 2010) e Isopoda asociado a una mayor cobertura vegetal, materia orgánica y humedad del suelo (Correia & Aquino, 2005; Pimentel et al., 2011). El grupo Oligochaeta mostró especificidad a los bosques de sucesión avanzada (DB), reportado también en

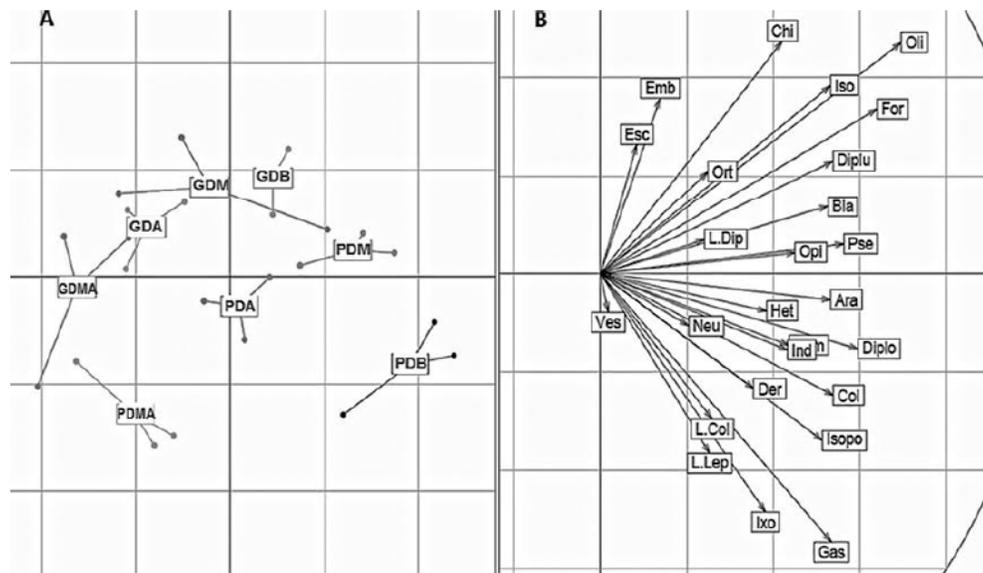


Figura 5. Análisis de componentes principales entre-clases de los grupos de macrofauna de suelo de acuerdo con la combinación bosque x nivel de degradación en los bosques ribereños, en Alcântara (MA). (A) Diagrama de ordenación de los niveles de degradación por bosque ribereño; (B) Circulo de correlaciones de los grupos taxonómicos. Test de permutación ( $R^2=45.6\%$ ,  $p=0.0001$ ). Grande-Nivel de Degradación Muy Alto (GDMA). Grande-Nivel de Degradación Alto (GDA). Grande-Nivel de Degradación Medio (GDM). Grande-Nivel de Degradación Bajo (GDB). Pepital-Nivel de Degradación Muy Alto (PDMA). Pepital-Nivel de Degradación Alto (PDA). Pepital-Nivel de Degradación Medio (PDM). Pepital-Nivel de Degradación Bajo (PDB). Araneae (Ara), Blattaria (Bla), Chilopoda (Chi), Coleoptera (Col), Dermaptera (Der), Diplopoda (Diplo), Diplura (Diplu) Embiidina (Emb), Scorpionida (Esc), Formicidae (For), Gastropoda (Gas), Heteroptera (Het), Auchenorrhyncha (Achn), Indeterminados (Ind), Isopoda (Isopo), Isoptera (Iso), Ixodidae (Ixo), LarvaColeoptera (L.Col), LarvaDiptera (L.Dip), LarvaLepidoptera (L.Lep), Neuroptera (Neu), Oligochaeta (Olig), Opilionida (Opi), Orthoptera (Ort), Pseudoscorpionida (Pse), Vespidae (Ves).

Rousseau et al. (2010), quienes demostraron que los bosques secundarios de 40 años (más conservados) sustentan una mayor diversidad de lombrices y que la mayor abundancia de las mismas se encuentra en áreas con mayor aporte de materia orgánica, (pastizales preparados a través de tritura y abandono), evidenciando así, la correlación y respuesta eficiente del grupo a la cobertura vegetal y a la disponibilidad de materia orgánica. Vespidae fue el único grupo asociado con el nivel de degradación muy alto (DMA), debido al comportamiento de algunas especies que nidifican en suelos abiertos, arenosos y compactos (Genise, 1986). Por otra parte, Diplopoda considerado un eficiente indicador de calidad de suelo asociado a la cobertura vegetal, materia orgánica y humedad del suelo (Correia & Aquino, 2005; Pimentel et al., 2011), muestra un comportamiento singular al presentar mayor abundancia en los estados mejor conservados del bosque (DB y DM) y en el nivel de degradación más alto (DMA) del bosque del río Grande. Este fenómeno de dispersión y colonización de áreas abiertas había sido reportado para Isoptera por De Souza & Brown (1994) y Eggleton et al. (1996). De este modo, la presencia de Diplopoda en zonas abiertas intervenidas puede estar relacionada a la alta disponibilidad de materia orgánica debido a la alta densidad de herbáceas presentes en estas áreas (Trujillo et al., 2006; Zelarayán, 2014), además del material remanente de la tala y del abandono de las prácticas altamente incidentes localmente (Celentano et al., 2014).

La separación en grupos funcionales se mostró eficiente para la indicación del estado de perturbación de los bosques ribereños, comprobando que el bosque Pepital soporta una mayor comunidad de grupos, tales como saprófagos, herbívoros, omnívoros y otros (Tabla 1), la presencia de esa diversidad de grupos funcionales indica que existen condiciones climáticas y oferta de alimento favorables para estos organismos (Santos et al., 2008; Ross, 2009). Por otro lado, en el factor nivel de degradación, la comunidad de ingenieros del ecosistema y predadores mostraron ser indicadores de las áreas en sucesión secundaria avanzada (DM) y los bosques maduros (DB), dos ambientes con un mosaico complejo de micro-habitats y diversidad de recursos alimenticios, donde conviven especies competidoras y tolerantes a la perturbación junto con especies de requerimientos de hábitats mejor conservados (Connell, 1978), anteriormente registrado para termitas (Eggleton et al., 1996), lombrices (Rousseau et al., 2010), hormigas y otros predadores (Rousseau et al., 2010; 2014).

Los saprófagos y herbívoros fueron más abundantes en los bosques maduros (DB), siendo los grupos más sensibles a la degradación, lo cual puede deberse al aumento de la biomasa vegetal y la calidad de la materia orgánica presente en los sistemas (Sayer et al., 2010). Además, Correia (2002) sugiere que el aumento de la diversidad de grupos funcionales indica una mayor diversificación del medio, es decir, mayor heterogeneidad del sistema. En ese nivel de identificación se puede demostrar que los grupos funcionales responden negativamente a la degradación, observado en la disminución de la abundancia de todos los grupos en áreas menos conservadas, lo cual puede

ser útil para el diagnóstico y mejoramiento de la salud del suelo (Rousseau et al., 2010). No obstante, se resalta la necesidad de la identificación a nivel taxonómico de especies en Isoptera y Formicidae para mejorar la resolución de la bioindicación (Correia, 2002; Nahmani et al., 2006).

Por último, se determinó que a pesar de que los bosques ribereños de los ríos Pepital y Grande (Alcântara - MA) se encuentran severamente degradados, Pepital presenta un mejor estado de conservación. La comunidad total de la macrofauna del suelo tuvo influencia negativa de la degradación. Oligochaeta, Opilionida, Isopoda y Gastropoda son los grupos que podrían ser considerados potenciales indicadores de degradación, los cuales podrían ser usados para el monitoreo de la restauración de estos ecosistemas. Finalmente, el presente trabajo demostró que la pérdida del componente vegetal influye en la abundancia, riqueza y composición de la comunidad total de macroinvertebrados del suelo, confirmando su eficiencia bioindicadora. Nuestros resultados pueden servir de alerta para evitar que más bosques ribereños sean perdidos junto al componente biológico y los servicios ambientales que sustentan.

#### Agradecimientos

Al equipo completo de estudiantes e investigadores del Grupo de Investigación en Florestas Ribereñas Pepital. A la Coordinación de Perfeccionamiento de Personal de Nivel Superior – CAPES y a la Fundación de Amparo a la Investigación y el Desarrollo Científico y Tecnológico de Maranhão - FAPEMA por el apoyo financiero brindado. Al programa de posgrado en Agroecología de la Universidad Estatal de Maranhão - UEMA por las instalaciones cedidas. A las comunidades de Pepital e Só Assim por la receptividad, amabilidad y apoyo proporcionado en campo.

#### REFERENCIAS

- Adams, C. & R.S.S. Murrieta. 2008. Agricultura de corte e queima e florestas tropicais. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciência humana, Belém. 1 pp. Disponible en: [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1981-81222008000200002&lng=en&nr m=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1981-81222008000200002&lng=en&nr m=iso)
- Aira, M., L. Sampedro, F. Monroy & J. Domínguez. 2008. Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. Soil Biology and Biochemistry. 40(10): 2511–2516. Disponible en: doi:10.1016/j.soilbio.2008.06.010
- Almeida de, A.S. & I.C.G. Vieira. 2010. Centro de endemismo Belém: status da vegetação remanescente e desafios para a conservação da biodiversidade e restauração ecológica. Revista de Estudos Universitários-REU 36(3): 95–111. Disponible en: [http://repositorio.museugoeldi.br/jspui/bitstream/123456789/547/1/REU%2036\(3\)%202010%20Almeida.pdf](http://repositorio.museugoeldi.br/jspui/bitstream/123456789/547/1/REU%2036(3)%202010%20Almeida.pdf). Último acceso: noviembre de 2013.
- Anderson, J.M. & J.S.I. Ingram. 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: a handbook of methods, 2a ed.

- Eds. Anderson and Ingram. CAB International, Wallingford, UK. pp. 89-112.
- Bardgett, R.D., J.M. Anderson, V. Behan-Pelletier, L. Brussaard, D.C. Coleman, C. Ettema & D.H. Wall.** 2001. The influence of soil biodiversity on hydrological pathways and the transfer of materials between terrestrial and aquatic ecosystems. *Ecosystems* 4(5): 421-429. Disponible en: doi:10.1007/s10021-001-0020-5
- Bardgett, R.D., S. Keiller, R. Cook & A.S. Gilburn.** 1998. Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland soils amended with sheep dung: a microcosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 30(4): 531-539. Disponible en: doi:10.1016/S0038-0717(97)00146-6
- Baretta, D., G.G. Brown & E.J.B. Nogueira-Cardoso.** 2010. Potencial da macrofauna e outras variáveis edáficas como indicadores da qualidade do solo em áreas como *Araucariaangustifolia*. *Acta Zoológica Mexicana* 2(n.s.): 135-150. Disponible en: [http://www1.inecol.edu.mx/azm/AZM26-esp\(2010\)/AZM-Esp-10-Baretta%20et%20al.pdf](http://www1.inecol.edu.mx/azm/AZM26-esp(2010)/AZM-Esp-10-Baretta%20et%20al.pdf). Último acceso: noviembre de 2013.
- Bianchini, E., J.A. Pimenta & F.A.M. dos Santos** 2001. Spatial and temporal variation in a Tropical Semi-deciduous Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44(3): 269-276. Disponible en: <[http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1516-891320010003000008&lng=en&nrm=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1516-891320010003000008&lng=en&nrm=iso)>. Último acceso: febrero de 2015.
- Brasil: Código Florestal Brasileiro.** 2012. Lei Nº 12.651 de 25 de Maio de 2012. Disponible en: [http://www.planalto.gov.br/ccivil\\_03/\\_ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm](http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/_ato2011-2014/2012/lei/l12651.htm)
- Brito, C.M.S. de & M.M.C. Rego.** 2001. Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest, Alcântara, MA, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 61(4): 631-638. Disponible en: [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1519-69842001000400012&lng=en&tlng=en](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-69842001000400012&lng=en&tlng=en). 10.1590/S1519-69842001000400012. Último acceso: noviembre de 2013.
- Celentano, D., G.X. Rousseau, V.L. Engel, C.L. Façanha, E.M. de Oliveira & E.G. de Moura.** 2014. Perceptions of environmental change and use of traditional knowledge to plan riparian forest restoration with relocated communities in Alcantara, Eastern Amazon. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 10(11): 4-15. Disponible en: doi:10.1186/1746-4269-10-11
- Chessel, D., A.B. Dufour & J. Thioulouse.** 2004. The ade4 package. I. One-table methods. *R News* 4: 5-10. Disponible en: <http://www.cran.r-project.org/web/packages/ade4/ade4.pdf>. Último acceso: marzo de 2014.
- Connell, M.L.** 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* (Washington, D.C.) 199: 1302-1310.
- Correia, M.E.F. & A.M. de Aquino.** 2005. Os Diplópodes e suas Associações com Microrganismos na Ciclagem de Nutrientes. Seropédica: Embrapa Agrobiologia. 24 pp. Disponible en: <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/626874/1/doc199.pdf>. Último acceso: marzo de 2014.
- Correia, M.E.F.** 2002. Potencial de Utilização dos Atributos das Comunidades de Fauna de Solo e de Grupos Chave de Invertebrados como Bioindicadores do Manejo de Ecossistemas. Seropédica: Embrapa Agrobiologia. 14 pp. Disponible en: <http://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/CNPAB-2010/27940/1/doc157.pdf>. Último acceso: febrero de 2014.
- De Souza, F. & V. Brown.** 1994. Effects of habitat fragmentation on amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology* 10(2): 197-206. Disponible en: <http://www.isopectera.ufv.br/file.php/1/ourPapersPdf/DeSouzaEtBrown1994.pdf>. Último acceso: enero de 2014.
- Eggleton, P., D.E. Bignell, W.A. Sands, B. Waite, T.G. Wood & J.H. Lawton.** 1996. The species richness (Isoptera) under differing levels of forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 85-98. Disponible en: doi: 10.1098/rstb.1996.0004
- FAO.** 2009. Towards defining forested degradation: Comparative analysis of existing definitions. Forest Resources Assessment Programme Working Paper 154. FAO: Roma, Italia. 62 pp. Disponible en: <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/012/k6217e/k6217e00.pdf>. Último acceso: agosto de 2014.
- Favero, S., H.A. Souza & A.K.M. Oliveira.** 2011. Coleoptera (Insecta) as forest fragmentation indicators in the Rio Negro sub-region of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 71(1, Suppl.): 291-295. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21537602>. Último acceso: marzo de 2014.
- Genise, J.F.** 1986. Estudios Etológicos en Hymenoptera (Insecta). *Revista Latinoamericana de Psicología* 18(2): 171-182. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=80518203>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Gonçalves, S.J.M., M. Rêgo & A. Araújo.** 1996. Abelhas sociais (Hymenoptera: Apidae) e seus recursos florais em uma região de mata secundária, Alcântara, Maranhão, Brasil. *Acta Amazônica* 26: 55-68. Disponible en: <https://acta.inpa.gov.br/fasciculos/26-2/PDF/v26n2a04.pdf>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Gongalsky, K.B., A. Malmström, A.S. Zaitsev, S.V. Shakhob, J. Bengtsson & T. Persson.** 2012. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape. *Applied Soil Ecology* 59: 73-86. Disponible en: doi:10.1016/j.apsoil.2012.03.017
- INPE.** 2013. Mapeamento da degradação florestal na Amazônia Brasileira-DEGRAD. Disponible en: <http://www.obt.inpe.br/degrad/>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Jones C.G., J.H. Lawton & M. Shachak.** 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jouquet, P., J. Dauber, J. Lagerlöf, P. Lavelle & M. Lepage.** 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32(2): 153-164. Disponible en: doi:10.1016/j.apsoil.2005.07.004
- Lavelle, P. & A.V. Spain.** 2001. Soil ecology. Norwell MA: Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
- Lavelle, P., B. Senapati & E. Barros.** 2003. Soil macrofauna. En: *Trees, crops and soil fertility*. Schroth,

- G. & F.L. Sinclair (eds). CABI Publishing, Wallingford. pp 303-304.
- Lavelle, P., D. Bignell & M. Lepage.** 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33(4): 159–193. Disponible en: [http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/pleins\\_textes\\_7/b\\_fdi\\_51-52/010015216.pdf](http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_7/b_fdi_51-52/010015216.pdf). Último acceso: noviembre de 2013.
- Lawrence, D., C. Radel, K. Tully, B. Schmook & L. Schneider.** 2010. Untangling a decline in tropical forest resilience: constraints on the sustainability of shifting cultivation across the globe. *Biotropica* 42: 21–30. Disponible en: doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00599.x
- Legendre, P. & E.D. Gallagher.** 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280. Disponible en: doi:10.1007/s004420100716
- Legendre, P. & L. Legendre.** 1998. Numerical ecology. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam. 853 pp.
- Legendre, P.** 2002. Nested Anovauser's guide. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal. Disponible en: <http://www.fas.umontreal.ca/biol/legendre/>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Lemmon, P. E.** 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2(1): 314-320. Disponible en: <http://www.shademotion.com/articulos/densiometer.pdf>. Último acceso: noviembre de 2014.
- Lobry de Bruyn, L.A.** 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 411-425. Disponible en: doi:10.1016/S0167-8809(99)00047-X
- Lourente, E.R.P., R. Ferreira, D. Augusto, M. Estevão & F. Martins.** 2007. Macrofauna edáfica e sua interação com atributos químicos e físicos do solo sob diferentes sistemas de manejo. *Acta Scientiarum Agronomy* 29(1): 17–22. Disponible en: <http://periodicos.uem.br/ojs/index.php/ActaSciAgron/article/view/60>. Último acceso: abril de 2014.
- Martins, S.V.** 2007. Recuperação de matas ciliares. Ed. Aprenda Fácil. Viçosa, MG. 255 pp.
- Meggers, B.J.** 1977. Amazônia: a ilusão de um paraíso. Rio de Janeiro: Civilização Brasileira. 207 pp.
- Mendonça Neto, O., E.S. Nascimento & M.S. Farias Filho.** 2011. A cartografia social e sua aplicabilidade na gestão e manejo da bacia hidrográfica do rio Pepital, Alcântara – MA. Relatório de Pesquisa. Programa de Geografia. Universidade Federal do Maranhão. 25 pp.
- Moço, M.K.S., E.F. Gama-Rodrigues, A.C. Gama-Rodrigues, R.C.R. Machado, & V.C. Baligar.** 2010. Relationships between invertebrate communities, litter quality and soil attributes under different cacao agroforestry systems in the south of Bahia, Brazil. *Applied Soil Ecology* 46(3): 347–354. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.10.006>. Último acceso: abril de 2014.
- Moura, E.G. de., N.G. Moura, E.S. Marques, K.M. Pinheiro, J.R.S. Costa-Sobrinho & A.C.F. Aguiar.** 2009. Evaluating chemical and physical quality indicators for a structurally fragile tropical soil. *Soil Use and Management* 25(4): 368–375. Disponible en: doi:10.1111/j.1475-2743.2009.00238.x
- Nahmani, J., P. Lavelle & J.P. Rossi.** 2006. Does changing the taxonomical resolution alter the value of soil macroinvertebrates as bioindicators of metal pollution?, *Soil Biology and Biochemistry* 38(2): 385–396. Disponible en: doi:10.1016/j.soilbio.2005.04.037
- Oloff, H. & M.E. Ritchie.** 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landscape and Urban Planning* 58(2–4): 83–92. Disponible en: doi:10.1016/S0169-2046(01)00211-0
- Oliveira, L.J.C., M.H. Costa, B.S. Soares-Filho & M.T. Coe.** 2013. Large-scale expansion of agriculture in Amazonia may be a no-win scenario. *Environmental Research Letters* 8(2): 10 pp. Disponible en: doi:10.1088/1748-9326/8/2/024021
- Perfecto, I. & R. Snelling.** 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical ecosystem: Ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5: 1084-1097. Disponible en: doi:10.2307/2269356
- Pimentel, M.S., H. de Polli & A.M. de Aquino.** 2011. Bioindicators of soil quality in coffee organic cultivation systems. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 46(5): 546–553. Disponible en: doi:10.1590/S0100-204X2011000500013
- R Development Core Team.** 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org>. Último acceso: enero de 2014.
- Rafael, J.A., G.A. Melo, C.J.B. de Carvalho, S.A. Casari & R. Constantino.** 2012. Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia: Ordem Isoptera. Holos, Editora, pp. 311-322.
- RAISG.** 2012. Amazônia sob Pressão. Disponible en: <http://www.raisg.socioambiental.org>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Ross, E.S.** 2009. Encyclopedia of Insects 2a ed. Elsevier. Oxford. pp. 315–316.
- Rousseau G.X., P.R. dos S. Silva & C.J.R. de Carvalho.** 2014. Impacto do histórico de uso na composição da macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras, florestas e pastos no Centro de Endemismo Belém, Amazônia Oriental. *Acta Amazônica* 44(4): 499 - 512 Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392201303245>. Último acceso: agosto de 2014.
- Rousseau, G.X., P.R. dos S. Silva & C.J.R. de Carvalho.** 2010. Earthworms, ants and other arthropods as soil health indicators in traditional and no-fire agro-ecosystems from Eastern Brazilian Amazonia. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* (2): 117-134. Disponible en: <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/920416/1/Earthworms.pdf>. Último acceso: enero de 2014.
- Santos, G.G., P. Marques, R.L. Marchão & T. Becquer.** 2008. Macrofauna edáfica associada a plantas de cobertura em plantio direto em um Latossolo Vermelho do Cerrado. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 43(1): 115–122. Disponible en: <http://www.scielo.br/pdf/pab/v43n1/a15v43n1.pdf>. Último acceso: noviembre de 2013.
- Sayer, E.J., L.M.E. Sutcliffe, R.I.C. Ross & E.V.J. Tanner.** 2010. Arthropod Abundance and Diversity in a Lowland Tropical Forest Floor in Panama: The Role of Habitat Space vs. Nutrient Concentrations. *Biotropica* 42(2): 194–200. Disponible en: doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00576.x

- Seaman, B.S. & C.H. Schulze.** 2010. The importance of gallery forests in the tropical lowlands of Costa Rica for understory forest birds. *Biological Conservation* 143(2): 391–398. Disponible en: doi:10.1016/j.biocon.2009.11.002
- Stork, N.E., T.J.B. Boyle, V. Dale, H. Eeley, B. Finegan, M. Lawes, N. Manokaran, R. Prabhu & J. Soberon.** 1997. Criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: conservation of biodiversity. CIFOR Workingpaper. CIFOR, Bogor, Indonesia. 29 pp. Disponible en: [http://www.cifor.org/publications/pdf\\_files/WPapers/WP-17.pdf](http://www.cifor.org/publications/pdf_files/WPapers/WP-17.pdf). Último acceso: agosto de 2014.
- Suganuma, M. S., J. M. D. Torezan, A. L. Cavalheiro, A. L. L. Vanzela & T. Benato.** 2008. Comparando metodologias para avaliar a cobertura do dossel e a luminosidade no sub-bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. *Revista Árvore* 32(2): 377-385. Disponible en: <http://www.scielo.br/pdf/rarv/v32n2/a20v32n2.pdf>. Último acceso: diciembre de 2014.
- Trujillo, W., M.J. Fisher & R. Lal.** 2006. Root dynamics of native savanna and introduced pastures in the Eastern Plains of Colombia. *Soil and Tillage Research* 87(1): 28–38. Disponible en: doi: 10.1016/j.still.2005.02.038
- Underwood, A. J.** 1997a. Environmental decision-making and the precautionary principle: what does this principle mean in environmental sampling practice?. *Landscape and Urban Planning* 37: 137-146. Disponible en: doi:10.1016/S0169-2046(97)80000-X
- Underwood, A. J.** 1997b. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge. ISBN 0521553296. p. 235-242.
- Vasconcellos, R.L.F., J.C. Segat, J.A. Bonfim, D. Baretta, E.J.B.N. Cardoso.** 2013. Soil macrofauna as an indicator of soil quality in an undisturbed riparian forest and recovering sites of different ages. *European Journal of Soil Biology* 58: 105–112. Disponible en: doi:10.1016/j.ejsobi.2013.07.001
- Wanner, M. & W. Dunger.** 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany. *European Journal of Soil Biology* 38: 137-143. Disponible en: doi:10.1016/S1164-5563(02)01135-4
- Wardle, D.A.** 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* 9: 870-886. Disponible en: doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00931.x
- Wiens, J.A.** 2002. Riverine landscapes: talking landscape ecology into the water. *Fresh Water Biology* 47: 501–515. Disponible en: <http://www.ag.auburn.edu/auxiliary/alcfwru/fisheries/fish7380/wiens.pdf>. Último acceso: marzo de 2014.
- Wilby, A., M. Shachak & B. Boeken.** 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92(3): 436–444. Disponible en: <http://www.math.wustl.edu/~berson/0206-OIKOS2002-trophic-ee.pdf>. Último acceso: abril de 2014.
- Zelarayán, M.L.C.** 2014. Impacto da degradação de florestas ripárias sobre os estoques de carbono na Amazônia oriental, Brasil. M. Sc. Tesis. Programa de Pós-Graduação em Agroecologia, Universidade Estadual do Maranhão, São Luis, MA. 63 pp.