

TESIS

Presentada por

María Stella ZERBINO BARDIER

**PARA OBTENER EL GRADO DE
MAGISTER EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS
MAESTRIA EN CIENCIAS AMBIENTALES
MONTEVIDEO, URUGUAY**

EVALUACIÓN DE LA DENSIDAD, BIOMASA Y DIVERSIDAD DE LA MACROFAUNA DEL SUELO EN DIFERENTES SISTEMAS DE PRODUCCIÓN

Tesis defendida el 31 de agosto de 2005

Orientadores:

PhD Ing. Agr. Nora Altier

Dr. Ing. Agr. Alejandro Morón

Dra. Lic. Claudia Rodríguez

Tribunal:

Ing. Agr. Ricardo Cayssials

Q. F. MSc. Bioquím. Alicia Arias

PhD Ing. Agr. Fernando García

Dr. Lic. Alejandro Brazeiro

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a:

- Mis orientadores Dra. Lic. Claudia Rodríguez, PhD Ing. Agr. Nora Altier y Dr. Ing. Agr. Alejandro Morón por su constante disposición, apoyo, consejos y amistad durante la realización de esta tesis.
- Los integrantes del tribunal, Ing. Agr. Ricardo Cayssials, Q.F. MSc. Alicia Arias, PhD Ing. Agr. Fernando García y Dr. Lic. Alejandro Brazeiro por dedicar tiempo a revisar este trabajo.
- Dra. Stéphane Dray del Département des Sciences Biologiques de la Université de Montréal por su asesoramiento en el análisis de CoInercia y en el uso del software ADE4 .
- Mis compañeros de estudios, Ing. Quím. Adriana Rodríguez y Lic. Fernando Pesce, con quienes compartí momentos de intenso trabajo, estudio y amistad.
- Mi compañera de INIA La Estanzuela, PhD Ing. Agr. Silvia Pereyra por sus invaluable consejos durante la ejecución de este trabajo y su amistad.
- Mabel Pessio, Eduardo García y William Alvarez por su ayuda y asistencia permanente en los trabajos de campo y laboratorio.
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria y la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República por brindarme la oportunidad para realizar estos estudios.
- Los directores regionales de INIA Treinta y Tres e INIA Tacuarembó y al personal técnico responsable de las áreas experimentales utilizadas en este trabajo de investigación por permitir la ejecución del mismo y proporcionar asistencia durante el trabajo de campo.
- La Dirección Regional de INIA La Estanzuela, al personal técnico y de apoyo de la Sección Protección Vegetal por el apoyo brindado durante la ejecución de este trabajo.
- Mi esposo Néstor y mis hijos Andrés, María y Ana por su constante cariño, ánimo y paciencia.

Índice

Índice de Tablas.....	iii
Índice de Figuras	v
Resumen	1
1. Introducción.....	2
1.1. Introducción General	2
1.2. Macrofauna del suelo	3
1.3. Grupos funcionales de la macrofauna	4
1.3.1. Herbívoros	5
1.3.2. Detritívoros.....	6
1.3.3. Depredadores.....	9
1.4. Relaciones macrofauna hábitat.....	10
1.4.1. Clima	10
1.4.2. Características del suelo	11
1.4.3. Prácticas de manejo	12
1.4. Indicadores de fauna y monitoreo biológico de la calidad del suelo.....	15
2. Hipótesis y Objetivos	17
2.1. Hipótesis.....	17
2.2. Objetivos Generales y Específicos	17
3. Metodología.....	18
3.1. Descripción de los sitios de muestreo	18
3.1.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural.....	18
3.1.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo	19
3.2. Mediciones de campo	20
3.2.1. Muestreo de macrofauna	20
3.2.2. Rastrojo.....	20
3.2.3. Suelo.....	20
3.3. Análisis de datos.....	21
3.3.1. Descripción de las comunidades.....	21
3.3.2. Relaciones macrofauna-hábitat.....	22

3.3.3. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores.....	23
4. Resultados.....	24
4.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural.....	24
4.1.1. Riqueza.....	27
4.1.2. Densidad.....	29
4.1.3. Biomasa.....	32
4.1.4. Relaciones macrofauna - hábitat.....	34
4.1.5. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores.....	39
4.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo.....	41
4.2.1. Riqueza.....	42
4.2.2. Densidad.....	44
4.2.3. Biomasa.....	46
4.2.4. Relaciones macrofauna hábitat.....	48
4.2.5. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores.....	53
5. Discusión.....	54
5.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural.....	54
5.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo.....	59
5.3. Discusión General.....	61
6. Conclusiones.....	65
7. Bibliografía.....	66
8. Anexos.....	76

Índice de Tablas

Tabla 1. Clasificación taxonómica de los organismos integrantes de la macrofauna.	3
Tabla 2. Número de individuos colectados de las diferentes unidades taxonómicas según uso del suelo (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	25
Tabla 3. Descriptores comunitarios para los distintos usos del suelo (INIA Treinta y Tres - UEPP).	26
Tabla 4. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies total y de los grupos funcionales por unidad de superficie (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	27
Tabla 5. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la densidad (número de individuos/m ²) total y de los grupos funcionales (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	30
Tabla 6. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	32
Tabla 7. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y la de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y de riqueza (R) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).	35
Tabla 8. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y de densidad (D) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	37
Tabla 9. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y biomasa (B) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).	39
Tabla 10. Valores Indicadores (IndVal) significativos ($p \leq 0,05$) de las unidades taxonómicas y morfoespecies para los cinco usos de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).....	40
Tabla 11. Número de individuos colectados de las diferentes unidades taxonómicas según uso del suelo (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).	41
Tabla 12. Descriptores comunitarios para los distintos usos del suelo (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).	42

Tabla 13. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies total y de los grupos funcionales por unidad de superficie (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).	42
Tabla 14. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de individuos por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").	44
Tabla 15. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).	47
Tabla 16. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y riqueza (R) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	49
Tabla 17. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y densidad (D) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	51
Tabla 18. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y biomasa (B) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	53
Tabla 19. Valores Indicadores (IndVal) significativos ($p \leq 0,05$) de las morfoespecies para los tres usos de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	53
Tabla. 20. Número de individuos/m ² de distintas unidades taxonómicas y del total de la macrofauna registrados en distintos localidades y valores máximos obtenidos en este estudio.	63

Índice de Figuras

Figura 1. Riqueza (n° de morfoespecies/0,0625 m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).....	28
Figura 2. Importancia relativa del número de morfoespecies que componen los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	29
Figura 3. Densidad (n° de individuos/m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP). .	30
Figura 4. Importancia relativa de la densidad de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	31
Figura 5. Biomasa seca (g/m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).	33
Figura 6. Importancia relativa de la biomasa de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	33
Figura 7. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y número de morfoespecies: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la riqueza de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Treinta y Tres - UEPP).	36
Figura 8. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y densidad: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Treinta y Tres - UEPP).....	38
Figura 9. Riqueza (n° de morfoespecies/0,0625m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").....	43
Figura 10. Importancia relativa del número de morfoespecies que componen los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").	44
Figura 11. Densidad (n° de individuos/m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE"Glencoe").	45

Figura 12. Abundancia relativa de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	46
Figura 13. Biomasa seca (g/m ²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó –UE “Glencoe”).	47
Figura 14. Importancia relativa de la biomasa de cada grupo funcional en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).	48
Figura 15. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y número de morfoespecies: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la riqueza de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Tacuarembó- UE "Glencoe").	50
Figura 16. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y densidad: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Tacuarembó- UE "Glencoe").	52

Resumen

Los procesos que ocurren en el suelo son mediados por los organismos que lo habitan. Entre ellos se destaca la macrofauna, porque directa o indirectamente afecta la estructura y fertilidad del suelo. Las comunidades presentes están determinadas por el manejo que se realiza (perturbaciones físicas, distribución de residuos y vegetación). Este trabajo tuvo como objetivos evaluar el efecto de distintos usos de la tierra sobre la macrofauna del suelo y explorar las posibles relaciones con las propiedades del mismo. Los sitios de muestreo fueron dos áreas experimentales de INIA. Una de ellas está ubicada en el Departamento de Treinta y Tres, donde se comparan cuatro intensidades de uso del suelo en siembra directa y con pastoreo. La otra se encuentra localizada en el Departamento de Paysandú, donde se analizaron dos áreas de campo natural sin pastoreo con diferentes años desde su exclusión. En ambos sitios se incluyó como control un área de campo natural sin fertilizar con pastoreo. Los resultados obtenidos indican que la composición de las comunidades estuvo relacionada con las propiedades del suelo y la cantidad y calidad de los residuos. En siembra directa, las prácticas de manejo que promueven la presencia de residuos conjuntamente a la diversificación espacial y temporal de especies vegetales alojan comunidades más ricas, diversas y equitativas, con predominio del grupo funcional detritívoros. Por su parte el pastoreo con rumiantes es una perturbación que disminuye la diversidad, equitatividad y abundancia de individuos por unidad de superficie. En condiciones de pastoreo rotativo, sólo son afectados los individuos que viven sobre el suelo; mientras que en condiciones de sobrepastoreo los individuos detritívoros y depredadores son afectados negativamente y los herbívoros de raíz son favorecidos. Debido a su sensibilidad a las prácticas de manejo, la evaluación de la macrofauna del suelo conjuntamente con las propiedades del mismo, puede ser una herramienta útil para evaluar la sustentabilidad de las innovaciones tecnológicas que se proponen para el manejo de suelos y cultivos.

Palabras clave: macrofauna del suelo, propiedades del suelo, siembra directa, pastoreo, sustentabilidad

1. Introducción

1.1. Introducción General

La mayor demanda de alimentos y la degradación de los suelos, consecuencia del crecimiento de la población mundial, determinan la imperiosa necesidad de desarrollar sistemas agrícolas sustentables, que tengan la capacidad de mantener un nivel de producción en el largo plazo sin comprometer los componentes estructurales y funcionales.

El suelo es un recurso crítico, a escala humana no renovable, cuya condición es vital no sólo para la producción de alimentos sino también para el balance global y funcionamiento de los ecosistemas (Doran *et al.*, 1996). Es un sistema en el cual la mayoría de sus propiedades físicas y químicas y los procesos que ocurren son mediados por la biota que lo habita. Los diversos organismos están ensamblados en intrincadas y variadas comunidades que colectivamente contribuyen con un amplio rango de servicios esenciales para el funcionamiento sustentable de los ecosistemas: intervienen en los ciclos de nutrientes, regulan la dinámica de la materia orgánica, secuestran carbono y regulan la emisión de gases invernadero, modifican la estructura física del suelo y actúan sobre el régimen del agua y la erosión. En consecuencia, mejoran la eficiencia en la adquisición de nutrientes por parte de las plantas y su estado sanitario (Anderson, 1994; Pankhurst, 1997).

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 directamente en todos los procesos biológicos y afecta los procesos físicos y químicos (Sparling, 1997). Por su parte la fauna interviene en los procesos edáficos de dos maneras, directamente por la modificación física de los residuos y del suelo propiamente dicho e indirectamente a través de las interacciones con la comunidad microbiana (González *et al.*, 2001).

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 que puede influir en los procesos del suelo (Linden *et al.*, 1994).

Los de mayor tamaño constituyen la macrofauna. Se destacan porque su actividad tiene efectos en la fertilidad y estructura del suelo, en el control de insectos y enfermedades y en el crecimiento de las plantas (Curry, 1987c; Curry y Good, 1992; Linden *et al.*, 1994).

Las actividades humanas a través de las distintas prácticas de manejo y tecnologías aplicadas ejercen importantes efectos en los determinantes de la biota del suelo y sobre ella misma, lo que afecta la composición de las comunidades y su nivel de actividad (Lavelle *et al.*, 1993; citados por Lavelle, 2002). La macrofauna responde al manejo en escalas de tiempo de meses o años, por lo que tiene gran potencial para el uso como indicadores biológicos (Blair *et al.*, 1996; Pankhurst y Lynch, 1994).

1.2. Macrofauna del suelo

Este grupo está integrado por los animales que tienen un ancho de cuerpo mayor a 2 mm (Linden *et al.*, 1994) y que pertenecen a distintos Filos, Clases y Órdenes (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificación taxonómica de los organismos integrantes de la macrofauna.

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	-	

Operan en escalas de tiempo y espacio más amplias que los individuos más pequeños. La mayoría se caracteriza por tener ciclo biológico largo (un año o más), baja tasa reproductiva, movimientos lentos y poca capacidad de dispersión (Gassen y Gassen,

1996). Desde el punto de vista de la alimentación incluye individuos que son herbívoros, detritívoros y depredadores (Brown *et al.*, 2001).

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 muchos procesos. Al fragmentar las partículas, producir pelotas fecales y estimular la actividad microbiana intervienen en el ciclo de la materia orgánica y de 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 aeración e infiltración y la textura, a través de la construcción de galerías y al traer a la superficie y mezclar suelo de las capas inferiores del perfil (Curry, 1987c; Curry y Good, 1992; Linden *et al.*, 1994).

Como resultado de la diversidad de estos organismos e intensidad de su actividad son afectados la distribución del agua en el perfil, el nivel de erosión, el crecimiento de las plantas y la emisión de gases a la atmósfera (Curry, 1987c; Curry y Good, 1992; Linden *et al.*, 1994).

1.3. Grupos funcionales de la macrofauna

Para reducir la innata complejidad de la trama trófica del suelo han sido propuestas 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 edáficos. 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).

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 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).

1.3.1. Herbívoros

Entre el 40 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, los cuales en su mayoría son insectos (Coleman, 1976; citado por Masters 2004). Los órdenes más importantes son: Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera.

Las especies fitófagas del Orden Coleoptera pertenecen a las Familias Elateridae, Melolonthidae (Scarabaeoidea), Curculionidae y Chrysomelidae. Adultos y larvas son consistentes componentes de las comunidades. Una cantidad de individuos viven en la superficie y con vegetación baja, mientras que 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, lo cual dificulta su análisis cualitativo. 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, los cuales tiende a ser más abundantes en bosques abiertos y secos y en pasturas no cultivadas (Stradling, 1978, citado por Curry, 1987a). El tamaño de las colonias es variable, desde unas pocas docenas en las especies más primitivas a varios millones. Las hormigas cortadoras son consideradas los herbívoros más importantes de América del Sur (Hölldobler y Wilson, 1990).

La Familia Gryllidae del Orden Orthoptera se caracteriza porque sus integrantes tienen alimentación omnívora. Son habitantes de áreas con vegetación rastrera. Son eficientes cavadores, las ninfas y los adultos abren galerías en el suelo, formando montículos de tierra en la superficie. En las galerías almacenan material verde y

permanecen durante el día, a la noche salen a la superficie a cortar hojas. Están presentes en gramíneas y leguminosas forrajeras y en cultivos en sistemas de siembra directa (Aragón, 2003; Gassen y Gassen, 1996; Borror y White, 1970).

Los moluscos están en altas poblaciones en suelos húmedos. Las especies herbívoras pertenecen a los géneros *Milax*, *Limax*, *Deroceras* y *Arion*, pueden afectar seriamente el establecimiento de las leguminosas y pueden retrasar el comienzo del desarrollo de una pastura permanente en primavera (Curry, 1987a).

1.3.2. Detritívoros

A este grupo pertenecen un amplio rango de grupos taxonómicos; los más importantes son: Oligochaeta, Diplopoda, Isopoda, e insectos pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Dictyoptera, Diptera e Isoptera. Los individuos que ingieren detritos probablemente sean omnívoros no selectivos (Wardle, 1995).

En general los organismos que se alimentan de residuos, con excepción de Isoptera, tienen poca capacidad para producir cambios químicos en los residuos; el mayor efecto es el cambio físico a través de la disminución del tamaño de la partícula. Para obtener la energía estos organismos desarrollan el sistema de digestión de rumen externo por lo que practican la coprofagia (Curry y Good, 1992). En los pellets fecales se desarrolla importante actividad microbiana que es la que produce las transformaciones químicas (Lavelle y Spain, 2001).

Las Familias de Tenebrionidae y Dermestidae del Orden Coleoptera se alimentan de carroña en descomposición, mientras que la dieta de las sub-familias Scarabaeinae y Aphodiinae de la Familia Scarabaeidae es excrementos de vertebrados (Curry, 1987a).

Los individuos del Orden Dictyoptera si bien ocurren en un amplio rango de hábitat que abarca desde desiertos a bosques, seleccionan los microambientes en base a preferencias ambientales muy particulares. Son poco abundantes, sedentarios y de movimientos lentos (Bromham *et al.*, 1999; Borror y White, 1970).

La mayoría de las larvas de Diptera que habitan en el suelo son saprófagas y están asociadas con acumulaciones de materia orgánica y de excrementos (Curry, 1987a). Son escasas en suelos con bajo contenido orgánico.

Los individuos que pertenecen al Orden Isoptera son insectos sociales, que predominan en las zonas tropicales y subtropicales y son escasos o están ausentes en altas latitudes (Curry, 1987a). Las colonias varían desde unos pocos cientos a varios millones de

individuos (Lavelle y Spain, 2001). 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).

Los crustáceos pertenecientes al Orden Isopoda son integrantes consistentes en ambientes donde hay residuos en la superficie. Pueden vivir varios años. La diversidad de este grupo es limitada y no se encuentran más de 4 o 5 especies. La mayoría de ellos son altamente susceptibles a la pérdida de agua por lo que están restringidas a hábitats húmedos. Las densidades son particularmente bajas en suelos ácidos, con humus tipo mor o en sitios donde ocurren heladas y sequías (Curry, 1987b). Se alimentan de material vegetal muerto y en algunas situaciones pueden ingerir excrementos, restos animales y material vegetal vivo. Tienen preferencia por los residuos de dicotiledóneas (Curry, 1987b). La coprofagia es necesaria para su normal desarrollo (Curry, 1987a). Se ha estimado que consumen cerca del 10% de los residuos (Hassal y Sutton, 1978; citados por Curry, 1987a) y que la tasa de ingestión diaria es menor al 5% del peso del cuerpo (Lavelle y Spain, 2001).

Los individuos que pertenecen a la Clase Myriapoda Sub-clase Diplopoda son saprófagos que tienen una función importante en la fragmentación y descomposición de los residuos. Algunas especies pueden causar daño en plántulas de cultivos (Blower, 1955; Kubiena, 1955; Striganova, 1971; citados por Curry, 1987a).

Los integrantes del Orden Oligochaeta transforman el material orgánico en humus y 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 ingirieren. Son poco móviles, en condiciones de exceso de agua salen a la superficie y colonizan ambientes más favorables. Las actividades antrópicas han sido una de las principales responsables de su dispersión (Lavelle y Spain, 2001).

En base a su tamaño, tipo de alimentación y habilidad de cavado se clasifican en tres grupos ecofisiológicos: epígeas, anécicas y endógeas (Bouche, 1977; citado por Curry, 1987a).

Las epígeas viven y se alimentan de materiales orgánicos frescos y son importantes en la fragmentación de los residuos, no son cavadoras. Presentan pigmentación en todo el cuerpo. Son eficientes composteras pero no impactan en la estructura del suelo. Son estrategias r típicos y predominan en las zonas frías.

Las anécicas viven en galerías verticales semipermanentes. Se alimentan de los residuos superficiales que los mezclan con suelo. Salen por la noche para obtener el alimento. Depositán coprolitos en la superficie. Presentan pigmentación anterodorsal. Son consideradas estrategias K. Modifican los regímenes de agua y gases del suelo. Pueden ser la biomasa dominante en pasturas fértiles de zonas templadas. Ejemplo de ellas son *Lumbricus terrestris* y *Aporrectodea longa* (Lavelle y Spain, 2001).

El tercer grupo lo componen las endógeas. Están concentradas en los 10 cm superiores del suelo y viven en túneles horizontales no permanentes alrededor de las raíces. Se alimentan de material vegetal en descomposición y de materia orgánica del suelo. No tienen pigmentación. Depositán coprolitos en superficie. Son responsables de grandes cambios en la estructura física del suelo, su actividad tiene importantes efectos en la agregación y estabilización de la materia orgánica (Lavelle y Spain, 2001). El perfil demográfico varía de r a K. De acuerdo a la manera en que utilizan los recursos se dividen en tres subgrupos. Las polihúmicas son pequeñas y filiformes. Explotan sitios con altas concentraciones de materia orgánica por lo que se encuentran en la interfase residuos-suelo. Se caracterizan por seleccionar las partículas orgánicas que ingieren. Las mesohúmicas tienen tamaño medio, se alimentan de suelo sin seleccionar las partículas orgánicas. Se encuentran entre 10 y 15 cm de la superficie del suelo. Especies que pertenecen a este grupo son *Aporrectodea caliginosa*, *Allobophora clorotica* y *Allobophora rosea*. Finalmente, las oligohúmicas viven en profundidad en sitios pobres de recursos, son muy grandes y tienen movimientos muy lentos. Están restringidas a suelos calientes de las savanas húmedas (Lavelle y Spain, 2001).

El predominio de un grupo ecológico está determinado por un conjunto de factores ambientales, la temperatura es el principal, seguido de la disponibilidad de recursos (riqueza de nutrientes) y de la variación estacional de la humedad (Lavelle y Spain, 2001).

A escala mundial hay un claro gradiente termo-latitudinal, es decir que en ambientes naturales la densidad media de la población tiende a incrementarse desde las áreas templadas frías a los trópicos. Por su parte, la biomasa se incrementa desde ambientes fríos a templados y disminuye nuevamente hacia latitudes tropicales (Lavelle y Spain, 2001).

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).

Los Enchytraidae son lombrices menos conocidas que tienen una función muy importante en la formación del suelo, en la agregación y en la descomposición de residuos (Gassen y Gassen, 1996). Son muy pequeñas, alcanzan un tamaño que tiene un rango de 1 a 50 mm de largo y no tienen color.

1.3.3. Depredadores

Este grupo funcional está integrado por individuos pertenecientes a las clases Arachnida, Chilopoda y Nematoda Mermithidae e insectos de los órdenes Coleoptera, Hemiptera e Hymenoptera .

Los integrantes del Orden Araneae pueden representar la mitad de los depredadores de un agroecosistema. Son tan eficientes, que los cambios en la densidad afectan a las poblaciones de organismos considerados plaga (Rypstra *et al.*, 1999). Las principales presas son fundamentalmente insectos y otros artrópodos pequeños (Bentancourt y Scatoni, 2001). Dentro del Orden Coleoptera los depredadores son integrantes de las Familias Carabidae y Staphylinidae. Los primeros se alimentan de Collembola, Diptera, Coleoptera, Homoptera (Aphididae), Oligochaeta y otras presas (Mitchell, 1963; citado por Curry, 1987a) y los segundos de insectos, ácaros y algunos se pueden alimentar de hongos o de materia orgánica en descomposición, e incluso de excrementos (Bentancourt y Scatoni, 2001). En Uruguay existen aproximadamente 200 especies de Carabidae y 100 de Staphylinidae, que tienen importancia porque se alimentan de un número importantes de insectos que son plaga y de las cuales se tienen escaso conocimiento (Bentancourt y Scatoni, 2001). Algunos estudios muy detallados sobre estas dos familias, revelan que en un mismo cultivo se pueden registrar un número importante de especies (13 y 9 especies de Carabidae y de Staphylinidae, respectivamente) (Coaker y Williams, 1963; citados por Menezes y Pasini, 2001). En el Orden Hemiptera, la Familia Nabidae se alimenta de Homoptera (áfidos, chicharritas) y larvas de Lepidoptera. Algunos individuos que pertenecen a las Familias Pentatomidae y Reduviidae son depredadores generalistas (Bentancourt y Scatoni, 2001).

En el Orden Hymenoptera, las Familias Formicidae y Vespidae son depredadoras generalistas (Bentancourt y Scatoni, 2001).

Los individuos que pertenecen a Nematoda Mermithidae, después de la emergencia buscan al huésped en el cual penetran a efectos de nutrirse y lo abandonan antes de la última muda o después de esta. En su vida libre no se alimentan. Su presencia está registrada en insectos que pertenecen a los órdenes Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera y Diptera (Bentancourt y Scatoni, 2001).

1.4. Relaciones macrofauna hábitat

Los procesos del suelo están sometidos a una jerarquía de determinantes que operan en escalas anidadas de tiempo y espacio. El clima, seguido por las propiedades del suelo operan en las grandes escalas, los cuales fuerzan a las comunidades de plantas, que determinan la calidad y cantidad de los ingresos orgánicos del suelo, a los macroinvertebrados y a los microorganismos que operan en escalas locales (Lavelle *et al.*, 1993; citados por Lavelle, 2002).

Por otra parte, a nivel local la composición y distribución de las comunidades son afectadas por factores tales como la disponibilidad de recursos, las condiciones microclimáticas, la fertilidad y estructura del suelo (Beare *et al.*, 1995; citados por Correia, 2002).

Sin embargo, las retroacciones “feed back” o “botton up” existen y los determinantes de los niveles bajos de la jerarquía pueden afectar a los de los niveles altos. Esta jerarquía no tiene porque ser totalmente operacional en escalas locales (Lavelle, 2002).

1.4.1. Clima

El clima ha sido el factor que ha tenido mayor efecto en los procesos de evolución de largo plazo, determinando la estructura y características de las comunidades vegetales y la distribución y abundancia de los invertebrados (Curry, 1987b). La diversidad y la actividad de muchos grupos están severamente restringidas a determinados climas. Mientras que las termitas tienen una distribución tropical-subtropical, las lombrices son características de regiones templadas (Curry, 1987b).

Las variaciones microclimáticas asociadas a la estructura y densidad de la vegetación y a la presencia de residuos, afectan considerablemente la distribución de los invertebrados dentro de la pastura y su persistencia durante adversidades climáticas (Curry, 1987b). Las variaciones estacionales inducen a movimientos verticales (Lavelle y Spain, 2001).

1.4.2. Características del suelo

Las propiedades físicas y químicas del suelo afectan a la fauna que lo habita de manera directa por el contenido de materia orgánica y de humedad, el pH, la estructura del suelo y la aeración y de forma indirecta a través del efecto que tienen sobre la vegetación (Dubs *et al.*, 2004; Swift *et al.*, 1976, citado por Curry, 1987b).

La densidad de Coleoptera y Oligochaeta tiene una relación positiva con el contenido de Carbono orgánico y Nitrógeno total (Clapperton, 2000; Zerbino y Morón, 2003). Suelos ricos en bases, con buen drenaje, donde la materia orgánica está distribuida en el perfil (“mull”) soportan altas densidades de lombrices, mientras que en aquellos que tienen contenidos discretos de materia orgánica (“mor”) la fauna está representada por pequeños artrópodos y enquistados que habitan la superficie (Satchell, 1967, citado por Curry, 1987b).

Decaens *et al.* (2001) en Colombia, encontraron que suelos con contenidos altos de limo (63%), Mg (0,2 mEq/100 g) y K (0,1 mEq/100g) tenían altas poblaciones y riqueza taxonómica de macrofauna; mientras que Myriapoda, Cicadidae, Dictyoptera, Isopoda tuvieron grandes biomásas; Oligochaeta, Formicidae, Isoptera y Myriapoda estuvieron presentes en altas densidades. Zerbino y Morón (2003) registraron que la riqueza taxonómica total y la abundancia de Coleoptera y Oligochaeta aumentó positiva y significativamente con el incremento del contenido de K en el suelo.

La estructura del suelo determina la distribución de la fauna. Existe una clara y positiva relación entre el número y tamaño de los poros y el tipo de animales que lo habitan (Hendricks, 1985). Los grandes invertebrados ocupan los poros del suelo llenos de aire.

Si bien las preferencias en cuanto a pH son variadas, la mayoría de los organismos evitan los suelos ácidos (Hendricks, 1985). Esta propiedad tiene una fuerte dependencia con el material parental, pero el tipo de vegetación y los procesos de descomposición ejercen efectos sobre ella.

En general los organismos edáficos prefieren los ambientes húmedos. En condiciones de déficit de agua se trasladan a partes más profundas del perfil y se distribuyen en forma más agregada (Verhoef y Van Selm, 1983). El contenido de humedad es tan importante que en suelos con contenidos de nutrientes muy bajos pero con adecuados tenores de humedad, las densidades poblaciones de la macrofauna son considerablemente superiores que en suelos ricos en nutrientes pero más secos (Luizão *et al.*, 2002).

1.4.3. Prácticas de manejo

Desde el momento que un sistema natural es modificado para desarrollar actividades agrícolas, los mayores cambios ocurren en las propiedades del suelo y en la abundancia, biomasa y diversidad de la biota del suelo. Las comunidades presentes van a estar determinadas por la intensidad del cambio inducido respecto al ecosistema natural y por la habilidad de los organismos para adaptarse a esos cambios (Brown *et al.*, 2001).

La macrofauna responde al manejo (secuencia de cultivos, manera de preparación del suelo, ingreso de materia orgánica fresca, etc.) como resultado de las perturbaciones físicas que se producen, de la manera de distribución de los residuos y de la comunidad de plantas presentes (Lavelle y Spain, 2001; Wardle, 1995).

El método de preparación del suelo, comparado con otras prácticas de manejo (rotación, fertilización, uso de agroquímicos, etc.) es el que tiene los mayores efectos en la distribución y abundancia de artrópodos (Brown *et al.*, 2001; Feijoo *et al.*, 2001; Stinner y House, 1990).

La siembra directa, como resultado de la falta de movimiento y la presencia de rastrojo en superficie, modifica fundamentalmente el ambiente de la parte más superficial del perfil. El contenido de materia orgánica aumenta, la estructura mejora, la capacidad de almacenar agua es mayor y las variaciones de la temperatura del suelo disminuyen (Aquino *et al.*, 2000; Azevedo *et al.*, 2000; Brown *et al.*, 2001; Gassen y Gassen, 1996; Robertson *et al.*, 1994). Los residuos en superficie benefician a los invertebrados de varios modos: son fuente de alimento, brindan hábitat y contribuyen a estabilizar el microclima del suelo (FAO, 2002). El ambiente que se crea favorece a los organismos cavadores, en particular a las lombrices, a los depredadores y a los individuos saprófagos (Benito y Pasini, 2002; Brown *et al.*, 2001, 2002, 2004; Edwards y Lofty, 1978; Gassen y Gassen, 1996). Con respecto a los herbívoros el comportamiento es variable, algunos encuentran un ambiente más favorable que permite que se desarrollen poblaciones importantes y otros son indiferentes a esta tecnología (Brown *et al.*, 2004; Stinner y House, 1990). Son suelos biológicamente más activos y diversos que los que se encuentran en laboreo convencional y que tienen mayor capacidad de proporcionar nutrientes (Clapperton, 2000).

El efecto de la vegetación debe ser analizado de dos maneras, en función de la variación espacial y temporal. El tipo, la riqueza de especies vegetales y su manejo tienen efecto sobre la macrofauna del suelo (Altieri, 1999; Aquino *et al.*, 2000; Dubs *et al.*, 2004), porque determina los recursos disponibles y afecta las interacciones entre los

herbívoros, sus controladores y los detritívoros (Moore *et al.*, 2004; Siemann, 1998). Cuando la cobertura vegetal es diversa, como es el caso de las pasturas o del campo natural, el mantillo es más heterogéneo y como consecuencia hay un incremento de los recursos a ser colonizados, lo que determina un aumento de la diversidad de la fauna del suelo (FAO, 2002).

El tipo de plantas determina la calidad de los residuos y en consecuencia su palatabilidad, que va a estar dada por el contenido de sílice, por la relación carbono/nitrógeno y el contenido de nitrógeno (Curry, 1987b). En general la palatabilidad se incrementa con la disminución de la relación Carbono/Nitrógeno. Sin embargo, todas las variables relacionadas a la descomposición como el contenido de lignina y polifenoles son determinantes de la palatabilidad (Cuendet, 1984; Schädler *et al.*, 2003).

En pasturas mejoradas, donde coexisten varias especies vegetales, las comunidades de macroinvertebrados se caracterizan por su alta biomasa y riqueza taxonómica (Azevedo *et al.*, 2000; Decaens *et al.*, 2001). Se pueden desarrollar agrupaciones más diversas que en el ecosistema original como consecuencia de que se suma el restablecimiento de la fauna nativa a las especies exóticas (Villalobos y Lavelle, 1990). Sin embargo, las termitas tienden a disminuir la densidad poblacional desde la pastura natural a la mejorada (Decaens *et al.*, 2001). Esto es debido a que son sensibles a las perturbaciones y la estructura de la comunidad vegetal afecta la riqueza (Lavelle y Spain, 2001).

La continuidad espacial de un gran número de plantas de la misma especie hace que los herbívoros encuentren los recursos concentrados y hay una mínima exposición a factores adversos. Por el contrario los enemigos naturales colonizan en forma lenta y además son menos abundantes porque los ambientes simplificados no proporcionan fuentes alternativas adecuadas de alimentación, refugio y reproducción (Root, 1973; van den Bosch y Telford, 1964). En general es aceptado que las pasturas monoespecíficas tienden a soportar comunidades de invertebrados con baja diversidad, las cuales generalmente son plagas (Pimentel, 1961; citado por Curry 1987b).

En sistemas de cultivos anuales intensivos se puede producir un progresivo deterioro de la materia orgánica y de la estructura del suelo con un aumento de la compactación; como resultado hay una reducción marcada en la complejidad y estabilidad de la comunidad biológica del suelo (Curry y Good, 1992). La fauna original desaparece, las comunidades son menos abundantes y diversas, las poblaciones de depredadores disminuyen y aumenta la probabilidad del desarrollo de poblaciones importantes de

organismos plaga. Esto ha sido reportado para un amplio rango de ambientes templados y en una gran variedad de cultivos (arroz, maíz, soja) (Lee, 1985).

En relación a la variación temporal de las especies vegetales, Azevedo *et al.* (2000), estudiaron conjuntamente los efectos del laboreo y de las secuencias de cultivos y pasturas. Estos autores encontraron que el agrupamiento de los tratamientos se dio en dos niveles; el primero fue por la preparación del suelo, en tanto que las rotaciones produjeron un agrupamiento secundario. La diversidad de la fauna fue más favorecida cuando había alternancia de cultivos y pasturas. Guimarães *et al.* (2002) encontraron similares resultados.

En Colombia, en sistemas agrícolas con alto ingreso de insumos se produjo una dramática disminución de la riqueza, densidad y biomasa total de la macrofauna del suelo, lo cual se atribuye al uso de agroquímicos, a la reducción en la producción de raíces y a la modificación en el microclima del suelo luego de la desaparición de la vegetación natural (Decäens *et al.*, 2001).

Las lombrices son los organismos sobre los que más se ha evaluado el efecto de las rotaciones. Generalmente las poblaciones son más abundantes y tienen mayores biomásas en rotaciones de cultivos y pasturas que en agricultura continua (Buckerfield, 1993; Edwards *et al.*, 1995; Elliott, 1997; Lavelle y Spain, 2001; Yeates *et al.*, 1998). La explicación estaría en que las pasturas cultivadas producen un mantillo de alta calidad y hay un mayor aporte de materia orgánica lo que favorece su actividad (Fraser *et al.*, 1994; Lavelle y Spain, 2001). Tian *et al.* (1993) encontraron que el número de lombrices disminuye en forma lineal con la relación lignina:Nitrógeno. Altas poblaciones de la lombriz de tierra *L. terrestris* están relacionadas a la presencia de residuos con alto contenido de Nitrógeno y azúcares (Satchell, 1967; citado por Curry, 1987b).

El pastoreo es otra práctica que afecta a la macrofauna del suelo. Los efectos son causados a través del corte de la vegetación, del pisoteo y por la presencia de heces (Morris, 2000). Existen diferencias según el tipo de ganado en la manera y selectividad con que es cortada la vegetación y la presión que realizan en el suelo (Bell *et al.*, 2001; Hutchinson y King, 1980; Ilmarinen *et al.*, 2004).

De acuerdo a la altura de corte de la vegetación se modifica el refugio disponible, la disponibilidad de alimento y las condiciones de temperatura y humedad (Bell *et al.*, 2001; Ilmarinen *et al.*, 2004; Morris, 2000). También se afecta la cantidad de residuos y en consecuencia los nutrientes que retornan al suelo (Curry y Good, 1992; Hutchinson y

King, 1980). El 60% del material verde ingerido puede volver al suelo en forma de excrementos, los cuales son un recurso de alta calidad para las comunidades de invertebrados, especialmente las lombrices (Hutchinson y King, 1980; Lavelle y Spain, 2001).

En general un incremento de la intensidad del pastoreo es acompañado por una disminución de la diversidad de la fauna que habita el suelo, como consecuencia de la simplificación de la vegetación y de la desaparición de la capa de residuos (Curry y Good, 1992; Morris, 2000). Con el incremento de la tasa de pastoreo de ovejas, los individuos pertenecientes a Orthoptera, Diplopoda, larvas de Coleoptera no Scarabaeidae, Araneae y Chilopoda disminuyen progresivamente en abundancia y biomasa (Hutchinson y King, 1980). Las lombrices son favorecidas cuando la carga animal es media (Seastedt *et al.*, 1988), pero cuando es muy alta, con excepción de las hormigas, hay disminución en la densidad de los grupos que viven en el suelo (Hutchinson y King, 1980). La reducción en el aporte de residuos parece ser el factor más importante en esta respuesta (Hutchinson y King, 1980).

En vegetación de savanas, el sobrepastoreo no afectó la densidad y biomasa totales de la macrofauna del suelo, pero redujo la riqueza. Con el aumento de la carga animal los coleópteros fueron más abundantes, probablemente debido al incremento en la cantidad de excrementos (Decäens *et al.*, 2001).

El efecto del pisoteo sobre los invertebrados es más importante que el del corte de la vegetación (Morris, 2000). Se reduce la porosidad, aumenta el nivel de CO₂ y disminuye el de O₂ (Pottinger, 1976; citado por Curry 1987b). La respuesta al pisoteo es variable con el tipo de suelo, las condiciones de humedad y la magnitud del mismo (Yeates *et al.*, 1998). Cuando es moderado, algunos grupos de invertebrados se ven favorecidos (Bell *et al.*, 2001). Por el contrario, el pisoteo pesado causado por ovinos reduce la actividad locomotora de las arañas (Rypstra *et al.*, 1999). Baker (1998) menciona que como consecuencia del pisoteo la abundancia de dos especies de lombrices se redujo en un 20%.

1.4. Indicadores de fauna y monitoreo biológico de la calidad del suelo

El uso de las alteraciones en las comunidades bióticas como indicadoras de cambios ambientales se inició al comienzo del siglo XX con el sistema desarrollado por Kolkwitz y Marsson entre 1908 y 1909 (Linden *et al.*, 1994). De acuerdo a la presencia de ciertos organismos, fueron clasificadas zonas que presentaban una severa degradación de las

condiciones ambientales como consecuencia de la descarga de residuos orgánicos.

El creciente interés por el desarrollo de sistemas sostenibles y el posible uso de los diferentes componentes de la biota y su actividad como indicadores biológicos, determinó la realización de estudios con el objetivo de evaluar la potencialidad de la fauna del suelo como indicadora (Blair *et al.*, 1996; McGeoch y Chown, 1998; Pankhurst y Lynch, 1994).

La elección de un indicador debe ser realizada para situaciones locales específicas (Elliot, 1997) y los indicadores básicos deben ser útiles en un rango de situaciones ecológicas y socioeconómicas (Doran y Safley, 1997). Según estos autores, los indicadores deben:

- estar relacionados con los procesos ecosistémicos
- integrar propiedades y procesos físicos, químicos y biológicos del suelo, las cuales son difíciles de medir directamente.
- ser relativamente fáciles de usar en condiciones de campo para poder ser evaluados por los productores.
- ser sensibles a las variaciones de manejo y climáticas.

Cambios en la abundancia, diversidad o actividad de morfoespecies pueden ser buenos indicadores, pero es necesario demostrar que los mismos son el resultado de la perturbación causada por la actividad humana y no de las fluctuaciones naturales (Curry y Good, 1992; Linden *et al.*, 1994; Hill, 2002).

Los índices de diversidad fueron unos de los indicadores utilizados más frecuentemente. Tienen la ventaja que mucha información puede ser representada por un simple índice, pero ello algunas veces ha conducido a resultados errados particularmente en agroecosistemas perturbados por el laboreo, la cosecha de pasto y el pastoreo (Purvis y Curry, 1980).

Las especies cuya presencia o abundancia reflejan alguna característica del hábitat dentro del cual se encuentran, pueden ser consideradas como bioindicadoras (McGeoch y Chown, 1998). Dufrêne y Legendre (1997) proponen un método simple para encontrar especies indicadoras: el valor indicador de una especie (IndVal) que permite determinar los taxa característicos de cada ambiente. Combina medidas del grado de especificidad de una especie a un tipo de hábitat y su fidelidad dentro del mismo. Alta fidelidad (frecuencia de ocurrencia) de la especie en los sitios de muestreo es generalmente asociada a gran abundancia de individuos. Tiene un rango de 0 a 100 y alcanza el máximo cuando la especie está presente en todos los sitios que están relacionados y componen un grupo. Este

método tiene ventajas sobre las otras medidas utilizadas, es calculado independientemente para cada especie y no tiene restricciones en cuanto a la categorización de los sitios, que pueden ser agrupados arbitrariamente o para grupos de sitios determinados por algún método de clasificación (McGeoch y Chow, 1998).

Este método, tal como lo proponen Dufrêne y Legendre (1997) permite identificar especies “características” de un hábitat particular. Los autores consideran que una especie indicadora es aquella que tiene IndVal significativo y mayor de 70, es decir con altos valores de fidelidad y especificidad.

Sin embargo, también pueden ser útiles especies que tengan otras combinaciones de especificidad y fidelidad. Dado que a lo largo del tiempo la especificidad del hábitat tiene mayor resistencia a los cambios que la densidad, es más frecuente que las especies se muevan dentro de las categorías de fidelidad que en las de especificidad. Con los cambios ambientales, la abundancia y en consecuencia la fidelidad de una especie indicadora, puede disminuir rápidamente, lo cual las convierte en una especie vulnerable (alta especificidad y baja fidelidad) con dificultades para ser muestreada (McGeoch *et al.*, 2002).

Cuando son monitoreados cambios ambientales, las especies que abarcan un amplio rango de hábitats, con valores intermedios de especificidad (“detectoras”), pueden ser más útiles que las especies “características” para indicar la dirección de los mismos, dado que éstas últimas, por su alta especificidad, están restringidas a un solo hábitat (McGeoch *et al.*, 2002).

2. Hipótesis y Objetivos

2.1. Hipótesis

La densidad, diversidad y biomasa de la macrofauna del suelo varían según el tipo de uso de la tierra y pueden ser utilizadas como indicadores de la calidad del suelo en praderas del Uruguay.

2.2. Objetivos Generales y Específicos

Objetivo general: Evaluar el efecto de diferentes usos del suelo sobre la macrofauna del suelo.

Objetivos específicos:

- Evaluar el efecto de
 - a) la intensidad de la rotación de cultivos y pasturas en siembra directa
 - b) el pastoreo en el campo naturalen la densidad, la biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo
- Explorar las posibles relaciones entre la abundancia, la biomasa y diversidad de la macrofauna del suelo y las propiedades físicas y químicas del suelo.
- Identificar integrantes de la macrofauna y descriptores comunitarios como posibles indicadores biológicos de calidad del suelo.

3. Metodología

3.1. Descripción de los sitios de muestreo

3.1.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural

En la Unidad Experimental de “Palo a Pique” (UEPP) de INIA Treinta y Tres, en 1995 fue instalado un experimento de larga duración en el cual se evalúan cuatro intensidades de uso del suelo en siembra directa:

1. Máxima
Cultivo continuo (CC): siembra de dos cultivos forrajeros por año (avena *Avena sativa*, raigrás *Lolium multiflorum* y trébol alejandrino *Trifolium alexandrinum* en invierno y sorgo *Sorghum bicolor* o moha *Setaria italica* en verano).
2. Mínima:
Mejoramiento de pasturas (MP): pradera artificial permanente (trébol blanco *Trifolium repens*, lotus *Lotus corniculatus* y raigrás *Lolium multiflorum*) renovada cada 3 o 4 años
3. Intermedias:
 - a) Rotación Corta (RC): 2 años de doble cultivo ídem CC y 2 años de pradera artificial (trébol rojo *Trifolium pratense* y raigrás *Lolium multiflorum*)

- b) Rotación Larga (RL): 2 años de doble cultivo ídem CC y 4 años de pradera artificial (trébol blanco *Trifolium repens*, lotus *Lotus corniculatus*, dactylis *Dactylis glomerata* y festuca *Festuca arundinacea*)

El experimento cuenta con todos los componentes de las diferentes alternativas de intensidad de uso del suelo (rotaciones) al mismo tiempo, es decir que RL está compuesta por seis parcelas; RC por cuatro parcelas y CC y MP una parcela respectivamente, por lo que el ensayo totaliza 12 parcelas de 6 ha cada una, que fueron asignadas en forma aleatoria a las distintas unidades experimentales al inicio del experimento (Terra y García, 2001). Todos los tratamientos están sometidos a pastoreo, con las siguientes cargas animales MP 1,4 UG/ha, RC y RL 1,9 UG/ha y CC 2,5 UG/ha y diferentes tiempo de pastoreo, CC 46 días, RC 60 días, RL 68 días y MP 150 días, lo que determina que el consumo anual de forraje sea similar en los distintos usos del suelo.

Alrededor del experimento existe un área de campo natural regenerado (CN) que es pastoreado con una carga animal promedio de 0,8 a 0,9 UG/ha durante 270 días, la cual es considerada el control.

Los suelos donde se encuentra ubicado el experimento son argisoles y planosoles correspondientes a la Unidad Alférez y se diferencian por la presencia o no de un horizonte Albico de pocos centímetros (Terra y García, 2001).

3.1.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo

En la Unidad Experimental “Glencoe” (Dpto. Paysandú) de INIA Tacuarembó, en campo natural se seleccionaron tres parcelas con tratamientos diferentes respecto al pastoreo: una de ellas se maneja con una carga animal de 0,75 - 0,80 UG/ha (CN) y las otras dos son exclusiones a los animales desde hace 9 y 19 años (EX9 y EX19). Cada parcela tiene un tamaño aproximado de media hectárea.

Los suelos donde se encuentran ubicadas las parcelas corresponden a la Unidad Queguay Chico (CONEAT 12.21), siendo los suelos predominantes: Vertisoles Haplicos (Grumosoles) y Brunosoles Eútricos Típicos y Litosoles Eútricos Melánicos.

3.2. Mediciones de campo

3.2.1. Muestreo de macrofauna

El método de muestreo de la macrofauna del suelo utilizado es similar al recomendado por el Tropical Soil Biology and Fertility Programme (TSBF) (Anderson y Ingram, 1993). El área de la unidad básica de muestreo fue de 25 cm x 25 cm x 20 cm de profundidad, la cual se delimitó con un marco de metal que tiene 5 cm de profundidad para facilitar el enterrado en el suelo.

En las 16 parcelas de muestreo (13 de la Unidad Experimental de “Palo a Pique” de INIA Treinta y Tres y 3 de la Unidad Experimental “Glencoe” de INIA Tacuarembó) se realizaron 15 pozos al azar (n=15), dejando 4 metros de borde. Los artrópodos colectados en cada unidad de muestreo fueron conservados en alcohol 70% y las lombrices en formol 4%. En el laboratorio fueron separados de acuerdo a su morfología, luego se evaluó el peso seco total y de las morfoespecies de cada una de las muestras. Los muestreos fueron realizados en los meses de abril y setiembre porque son los momentos en que la abundancia y la diversidad son mayores (Lavelle y Fragoso, 2000).

3.2.2. Rastrojo

En cada punto de muestreo de la macrofauna fueron colectados los residuos de la superficie para formar una muestra compuesta. En el Laboratorio de Calidad de Forrajes de INIA La Estanzuela se realizaron las siguientes determinaciones: peso por unidad de superficie, Fibra Detergente Neutra, Fibra Detergente Ácida (Van Soest, 1982), materia seca parcial, cenizas y materia orgánica que resulta de la diferencia entre materia seca parcial y cenizas.

La materia seca parcial se obtuvo por un proceso de secado en estufa de aire forzado a 60°C y las cenizas que equivalen al contenido de minerales, se obtuvieron por un proceso de incineración a 550 °C durante tres horas.

3.2.3. Suelo

En cada parcela se analizó una muestra compuesta por 45 tomas de suelo, correspondiente a los 10 cm superiores del perfil del suelo. Las determinaciones realizadas en el Laboratorio de Suelos y Plantas de INIA La Estanzuela fueron: textura (Bouyoucos), conductividad eléctrica (Relación 1:1, Conductímetro), Carbono orgánico (Tinsley), Nitrógeno total (Kjeldhal), Fósforo disponible (Bray I), materia orgánica particulada

(POM)(Morón y Sawchick, 2002), pH en agua, acidez titulable ($\text{Ca}(\text{C}_2\text{H}_3\text{O}_2)_2$), Ca y Mg (acetato de amonio pH7 y absorción atómica), K y Na (acetato de amonio pH7 y emisión atómica), capacidad de intercambio catiónico CIC_{pH7} (Bases + Acidez titulable), y biomasa microbiana.

Para la determinación de densidad aparente se tomaron muestras a 0-10 cm de profundidad en tres puntos de muestreo, en las cuales también se determinó humedad.

3.3. Análisis de datos

3.3.1. Descripción de las comunidades

Las morfoespecies identificadas fueron clasificadas en unidades taxonómicas, que según el caso y de acuerdo a su abundancia corresponden a nivel de Clase, Sub-Clase, Orden.

Para reducir la innata complejidad de la trama trófica del suelo, se agrupó a la macrofauna del suelo de acuerdo al comportamiento alimenticio en herbívoros, detritívoros y depredadores, dado que las interacciones bióticas entre estos grupos funcionales intervienen en la regulación de los procesos edáficos (FAO, 2001; Moore *et al.*, 2004; Price, 1988).

Para cada tratamiento, para los distintos grupos funcionales y unidades taxonómicas fueron calculadas la riqueza (n° de morfoespecies/ $0,0625 \text{ m}^2$), la densidad (n° de individuos/ m^2) y la biomasa (g/m^2).

La densidad y la riqueza son variables discretas que presentaron una importante asociación entre las medias y varianza de los tratamientos, razón por la cual fueron analizadas utilizando modelos lineales generalizados con distribución Poisson o binomial negativa y función logarítmica (Proc Genmod, SAS Inst, 1999).

En el caso de la biomasa, que es una variable continua, las varianzas fueron heterogéneas. Con los datos transformados a $\text{Log}(x+1)$ en algunos casos persistió la heterocedasticidad. Para superar esta restricción se reunieron las 15 muestras en tres grupos de cinco de acuerdo a su proximidad geográfica, por lo que en estos casos sólo se tuvieron 3 repeticiones. El software utilizado fue Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

Los análisis de las tres variables fueron factorial de dos vías. En el experimento que evalúa el efecto de la intensidad de la rotación cultivos-pasturas en siembra directa en relación al campo natural (INIA Treinta y Tres - UEPP), se consideró el factor $a = 13$ (cada parcela componente del ensayo es un tratamiento) y el factor $b = 2$ (mes de muestreo). Para

analizar las diferencias entre los cinco sistemas de producción (CC, RC, RL, MP, y CN) se realizaron contrastes.

En el experimento que evalúa el efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo (INIA Tacuarembó - UE "Glencoe"), se consideró el factor $a = 3$ (EX19, EX9 y CN) y el factor $b = 2$ (mes de muestreo).

Para todos los usos de la tierra se calcularon el Índice de Diversidad de Shannon-Weiner y la equitatividad de cada comunidad.

3.3.2. Relaciones macrofauna-hábitat

Para explorar las relaciones entre la macrofauna y el hábitat, en primer lugar se construyó una matriz con las variables ambientales que incluye la información de las propiedades físicas y químicas del suelo y las características del rastrojo de cada tratamiento. El método de Ordenación utilizado fue el de Análisis de Componentes Principales (ACP). Dado que las variables ambientales tienen distinta magnitud, los datos fueron estandarizados (Dray, com pers).

Con los datos de riqueza, densidad y biomasa de la macrofauna se construyeron 3 matrices que fueron ordenadas a través de un Análisis de Correspondencias (COA). Las unidades taxonómicas que estuvieron poco representadas (menos del 1% de la densidad) no fueron consideradas en ninguno de los tres análisis. Los datos de las matrices de riqueza y densidad fueron transformados a $\text{Log}(x+1)$.

Posteriormente, los resultados de la ordenación de la matriz de las variables ambientales y los de las matrices de la macrofauna se conectaron mediante un análisis de CoInercia (COIA), el cual se utiliza como una técnica de ordenación que correlaciona los primeros ejes de ordenación de dos matrices. Este tipo de análisis de dos tablas trabaja en matriz de covarianza y es la única manera de explorar las relaciones entre variables ambientales y biológicas cuando se consideran muchas variables en pocos sitios de muestreo (Dolédec y Chessel, 1994). El análisis de CoInercia entre densidad y variables ambientales fue realizado sin considerar a los insectos sociales, dado que por su forma de organización el método de muestreo utilizado no es adecuado para estimar la densidad.

Para determinar la significación de los valores de CoInercia se realizó un test de Monte Carlo. El software utilizado fue ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997) incluido en el paquete R1.9 (R Development Core Team, 2004).

3.3.3. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores

El valor indicador de una especie (IndVal) desarrollado por Dufrêne y Legendre (1997) para cada especie calcula:

Especificidad (A_{ij})

$$A_{ij} = N_{\text{individuos}_{ij}} / N_{\text{individuos}_i}$$

Donde $N_{\text{individuos}_{ij}}$ es el número medio de individuos de la especie_i en los sitios del grupo_j y $N_{\text{individuos}_i}$ es la suma del número medio de individuos de la especie_i de todos los grupos.

Fidelidad (B_{ij})

$$B_{ij} = N_{\text{sitios}_{ij}} / N_{\text{sitios}_j}$$

Donde $N_{\text{sitios}_{ij}}$ es el número de sitios del grupo_j donde la especie_i está presente y N_{sitios_j} es el número total de sitios de ese grupo

Valor indicador de la especie i para el grupo de sitios j :

$$\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

Valor indicador de la especie i :

$$\text{IndVal}_i = \max [\text{IndVal}_{ij}]$$

Para la determinación del IndVal se utilizó el software PC-ORD 4.0 (McCune y Mefford, 1999).

En el experimento que evalúa el efecto de la intensidad de la rotación cultivo-pasturas en siembra directa en relación al campo natural (INIA Treinta y Tres -UEPP) se consideraron como grupos los cinco sistemas de producción (CC, RC, RL, MP y CN) y en el que evalúa el efecto del pastoreo en campo natural (INIA Tacuarembó - UE "Glencoe") los tres tratamientos (EX19, EX9 y CN). Para el análisis se consideraron los dos momentos de muestro por separado. A partir de los resultados se seleccionaron aquellas especies o unidades taxonómicas con IndVal significativo y cuya fidelidad fuera mayor o igual que 80% de forma tal de asegurar que las mismas estuvieran presentes en ambos momentos de muestreo.

4. Resultados

4.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural

En el total del experimento fueron colectados 6325 individuos correspondientes a 164 especies. En la Tabla 2 se presenta el número total de individuos colectados para los distintos grupos taxonómicos en cada tratamiento. Los dos grupos más abundantes fueron Oligochaeta e Hymenoptera, que representaron respectivamente 46 y 20% del total de individuos colectados.

En relación con la riqueza total, diversidad y equitatividad, los sistemas con mayor y menor intensidad de uso del suelo, respectivamente cultivo continuo (CC) y campo natural (CN), presentaron valores menores que la rotación corta (RC), rotación larga (RL) y mejoramiento permanente (MP) (Tabla 3).

Tabla 2. Número de individuos colectados de las diferentes unidades taxonómicas según uso del suelo (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Unidad taxonómica		Uso del Suelo														suma
		CC	RC				RL				MP	CN				
		V	V1	V2	P1	P2	P1	P2	P3	P4	V1	V2	P			
Herbívoros	Chrysomelidae	5	3	1	1	3	4	6	1	6	38	3	6	38	115	
	Curculionidae	5	0	2	6	1	1	1	0	4	25	7	10	71	133	
	Elateridae	2	1	5	2	5	3	12	5	2	4	0	3	6	50	
	Gastropoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	
	Homoptera	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	3	
	Hymenoptera	13	58	15	3	37	3	32	38	32	97	124	13	803	1268	
	Orthoptera	6	4	2	8	18	3	9	10	11	9	14	14	7	115	
	Scarabaeidae	6	7	3	0	4	3	24	6	7	35	5	9	21	130	
Detritívoros	Dictyoptera	0	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	3	1	10	
	Diplopoda	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	3	
	Diptera	0	0	0	0	0	0	2	0	0	8	2	0	0	12	
	Enchytraeidae	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	6	
	Isopoda	4	15	2	1	26	0	33	23	10	10	13	17	1	155	
	Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	88	288	5	385	
	Oligochaeta	352	194	633	35	157	382	29	312	107	85	266	248	97	2897	
	Scarabaeinae	5	0	15	48	20	0	7	3	20	68	66	29	56	337	
	Tenebrionidae	2	2	1	0	1	3	2	3	1	1	3	6	0	25	
Depredadores	Araneae	16	5	10	11	12	13	7	6	8	3	11	7	1	110	
	Carabidae	45	16	57	27	22	46	22	20	23	13	27	38	9	365	
	Chilopoda	1	0	1	1	1	1	1	3	2	1	0	1	0	13	
	Hemiptera	1	1	0	1	6	1	2	3	7	7	0	2	4	35	
	Nematoda Mermithidae	19	11	9	5	9	11	9	3	13	5	10	8	2	114	
	Staphylinidae	3	0	0	1	2	0	2	5	2	7	2	3	14	41	
Total/parcela	487	317	756	150	326	474	203	442	258	424	642	708	1138	6325		
Total/uso del suelo	487	1549				2443				708	1138					

CC= Cultivo continuo, RC= Rotación corta; RL= Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

V= verdeo; V1= verdeo 1^{er} año; V2= verdeo 2^o año; P=pradera; P1=pradera 1^{er} año; P2 = pradera 2^o año; P3= pradera 3^{er} año; P4= pradera 4^o año.

Tabla 3. Descriptores comunitarios para los distintos usos del suelo (INIA Treinta y Tres - UEPP).

	Uso del Suelo												
	CC	RC				RL						MP	CN
	V	V1	V2	P1	P2	P1	P2	P3	P4	V1	V2	P	
n° de morfoespecies/uso del suelo	55	96				135						64	56
n° de morfoespecies/parcela	55	39	48	38	59	41	59	49	53	62	54	64	56
Shannon-Wiener	1,9	2,42	1,13	2,97	2,76	1,55	3,58	2,38	3,17	3,32	2,41	2,34	1,45
Diversidad máxima	4,01	3,66	3,87	3,64	4,08	3,71	4,08	3,89	3,97	4,13	3,99	4,16	4,02
Equitatividad	0,47	0,66	0,29	0,82	0,68	0,42	0,88	0,61	0,8	0,8	0,6	0,56	0,36

CC= Cultivo continuo, RC= Rotación corta; RL= rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

V= verdeo; V1=<verdeo 1^{er} año; V2=verdeo 2^o año; P=pradera; P1=pradera 1^{er} año; P2 = pradera 2^o año; P3= pradera 3^{er} año; P4= pradera 4^o año.

4.1.1. Riqueza

Los resultados de los análisis del estadístico de máxima verosimilitud indican que hubo efecto de los tratamientos en el número de morfoespecies colectadas en cada unidad de muestreo (0,0625 m²) para el total general y de los grupos funcionales. Con excepción del grupo funcional herbívoros, hubo interacción entre tratamientos y mes de muestreo (Tabla 4).

Tabla 4. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies total y de los grupos funcionales por unidad de superficie (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Fuente de Variación	G.L.	χ^2			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	12	79,11***	129,49***	89,95***	40,81***
Mes de muestreo	1	37,02***	1,94	69,78***	3,13
Parcela x Mes de muestreo	12	36,15**	15,07	50,58***	39,04***

* $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,05$

** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,01$

*** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,0001$

En la Figura 1 se presenta para cada momento de muestreo el número de morfoespecies total y de los grupos funcionales colectadas por unidad de superficie en cada uso de la tierra. Para la riqueza total se aprecia que en los dos muestreos no hubo diferencias importantes entre tratamientos. Sólo RC en abril y MP en setiembre, que registraron respectivamente el menor y mayor valor, fueron diferentes del resto (Anexo 1). Para esta variable la interacción tratamiento por mes de muestreo estuvo dada por el incremento de especies que se registró en MP en el mes de setiembre.

El CN fue el uso de la tierra con mayor riqueza de herbívoros por unidad de superficie, con un registro promedio de los dos momentos de muestreo de 2,7 morfoespecies/0,0625 m² (Anexo 1). En este tratamiento se colectó el mayor número de especies del Orden Coleoptera en particular las familias Curculionidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae y Elateridae (Anexo 3). Por otra parte, este grupo funcional fue el que tuvo mayor riqueza relativa en este uso de la tierra, representando el 52% del total de especies que fueron colectadas en el mismo (Figura 2)

Con respecto a los detritívoros, se destaca que MP fue donde se obtuvo el mayor número de morfoespecies, con un registro promedio de los dos momentos de muestreo de 3,15 morfoespecies/0,0625 m² (Anexo 1). Las unidades taxonómicas con mayor riqueza fueron Oligochaeta, Isopoda y Scarabaeinae (Anexo 3). La interacción entre tratamientos y mes de muestreo fue debido a que si bien en el mes de setiembre todos los tratamientos tuvieron un incremento en la riqueza de este grupo funcional, en CC fue notoriamente menor (Figura 1). En ninguna de las unidades taxonómicas que componen este grupo funcional se registró interacción tratamiento por mes de muestreo (Anexo 2). La mayor riqueza relativa se obtuvo en MP, representando el 51% del total de especies colectadas (Figura 2).

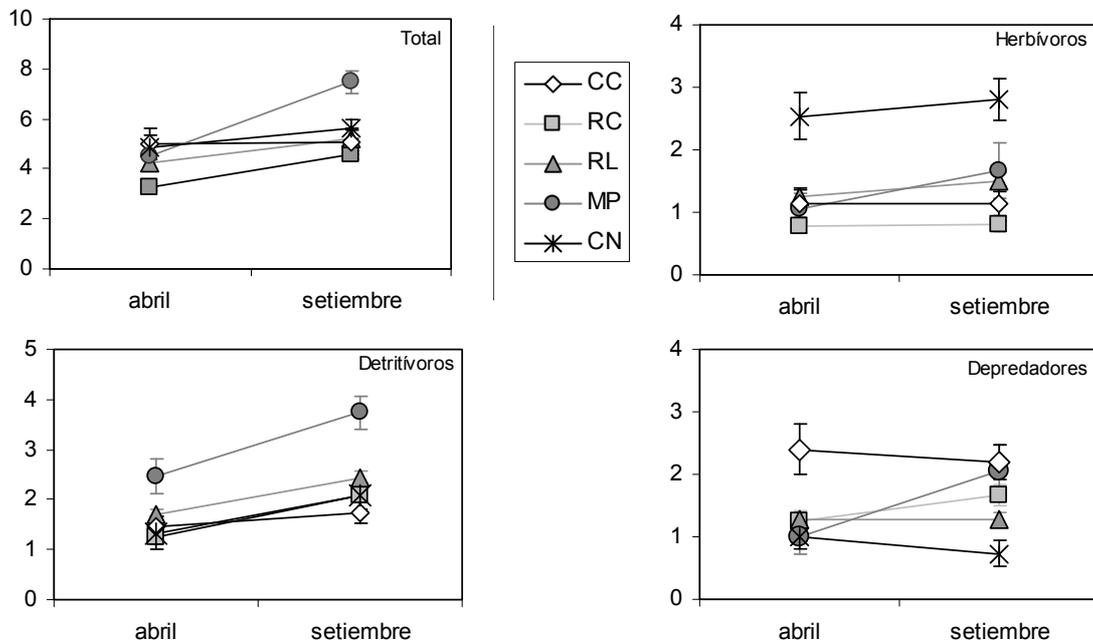


Figura 1. Riqueza (n° de morfoespecies/0,0625 m²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).

Los valores representan la media ± 1ES.

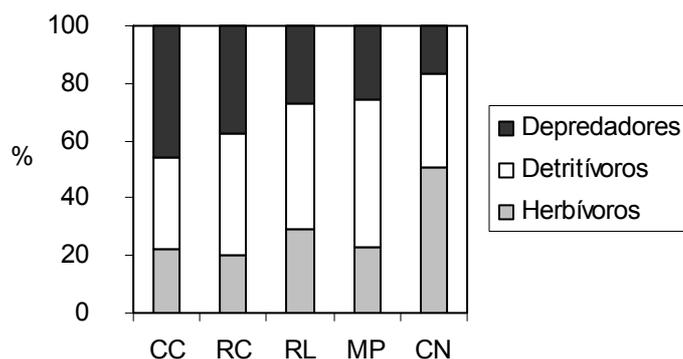


Figura 2. Importancia relativa del número de morfoespecies que componen los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Para el grupo funcional de los depredadores, CC fue el uso de la tierra con mayor riqueza en los dos momentos de muestreo (2,3 morfoespecies/0,0625 m² promedio) (Anexo 1). Los grupos Araneae y Carabidae fueron quienes más contribuyeron a la riqueza de este grupo funcional en este tratamiento (Anexo 3). Por el contrario, en ambos momentos de muestreo, CN fue el uso de la tierra con menor riqueza de este grupo funcional y de todas las unidades taxonómicas que lo integran, con excepción de Staphylinidae que fue donde hubo la mayor cantidad de especies (Anexo 3). La interacción tratamiento por mes de muestreo registrada se debe al incremento en la riqueza en MP en el mes de setiembre, debido fundamentalmente al aumento de especies en la unidad taxonómica Carabidae (Anexos 2 y 3). Los depredadores fueron el grupo funcional con mayor riqueza relativa en CC, representando el 46% del total de especies, la cual disminuyó desde los sistemas de producción más intensivos a los extensivos (Figura 2).

4.1.2. Densidad

Los resultados de los análisis del estadístico de máxima verosimilitud para la densidad indican que hubo efecto de los tratamientos e interacción de éstos con el mes de muestreo para el total general y de los grupos funcionales (Tabla 5).

Tabla 5. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la densidad (número de individuos/m²) total y de los grupos funcionales (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Fuente de Variación	G.L.	χ^2			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	12	132,27***	177,60***	168,29***	49,74***
Mes de muestreo	1	27,23***	0,16	49,98***	2,38
Parcela x Mes de muestreo	12	64,85***	39,86***	57,01***	37,74**

* $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,05$

** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,01$

*** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,0001$

De acuerdo al número de individuos colectados por unidad de superficie, en el muestro de abril los usos del suelo quedaron separados en cuatro grupos: la mayor densidad se obtuvo en CN con 980 ind/m²; le siguió MP con 442 ind/m²; el tercer grupo lo integraron CC y RL con un registro promedio de 183 ind/m² y finalmente la menor densidad se obtuvo en RC con 137 ind/m² (Anexo 1). No existieron diferencias entre los usos del suelo para el muestreo del mes de setiembre (Figura 3).

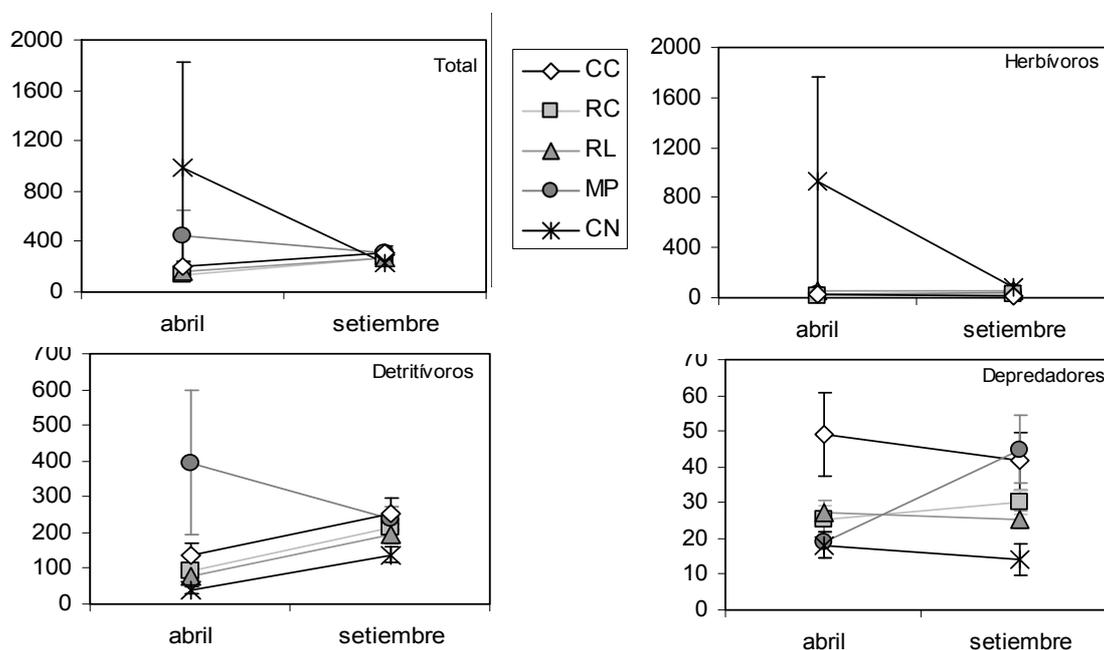


Figura 3. Densidad (n° de individuos/m²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).

Los valores representan la media \pm 1ES.

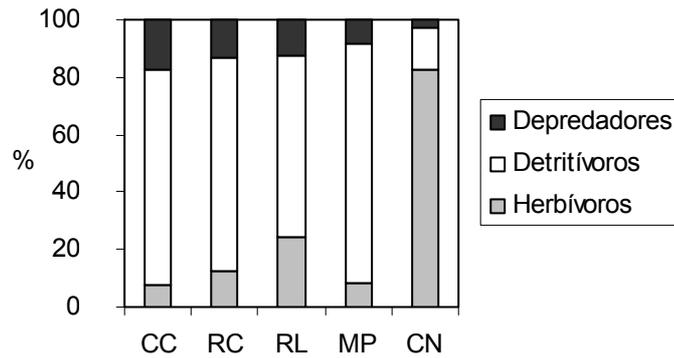


Figura 4. Importancia relativa de la densidad de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Con respecto a los herbívoros, la densidad de este grupo funcional en CN fue significativamente mayor que la de los restantes tratamientos, con valores de 924 y 94 ind/m² para los meses de abril y setiembre respectivamente (Figura 3 y Anexo 1). En este uso del suelo, al igual que para riqueza, fue el grupo funcional con mayor representación relativa (75% del total de individuos colectados) (Figura 4). También, de la misma manera que en riqueza, los mayores valores se registraron para las cuatro familias del Orden Coleoptera (Chrysomelidae, Curculionidae, Scarabaeidae y Elateridae) que integran este grupo funcional (Anexo 5). La interacción tratamiento por mes de muestreo estuvo dada fundamentalmente por la importante disminución en la densidad poblacional de Hymenoptera registrada en este tratamiento en el muestreo de setiembre. Dentro de este grupo funcional también hubo interacción en las unidades taxonómicas Curculionidae y Chrysomelidae (Anexos 4 y 5).

Los detritívoros fueron el grupo funcional predominante en CC, RC, RL y MP, representando más del 60% de los individuos colectados (Figura 4). Las diferencias fueron más categóricas en abril que en setiembre (Figura 3 y Anexo 1). En ambos momentos de muestreo, los usos del suelo MP y CC tuvieron las densidades poblacionales más altas, debido principalmente a la abundancia de Isoptera y Oligochaeta. Si bien en abril se observaron diferencias entre estos tratamientos, en setiembre fueron similares debido a que en MP se produjo una importante disminución en la densidad poblacional de Isoptera (Anexo 5). Por el contrario, CN se caracterizó por ser el uso del suelo que tuvo las densidades poblacionales más bajas de este grupo funcional y de todas las unidades taxonómicas en las que se detectaron efecto del tratamiento, con excepción de

Scarabaeinae para la cual se registró la mayor población (Anexo 5). En todas las unidades taxonómicas que componen este grupo funcional hubo interacción tratamiento por mes de muestreo (Anexos 4 y 5).

Los depredadores fueron el grupo funcional menos abundante en todos los usos del suelo (Figura 4 y Anexo 1). Al igual que para la riqueza, hubo un incremento en la densidad relativa a medida que el fue más intensivo. El tratamiento CC fue el que tuvo densidades más altas en los dos momentos de muestreo, respecto a los restantes. Las unidades taxonómicas Araneae, Carabidae y Nematoda Mermithidae fueron los grupos que más contribuyeron al valor de densidad registrado en este tratamiento (Anexo 5). Por el contrario, CN fue el tratamiento que registró lo valores más bajos para el total de este grupo funcional, sin embargo la densidad de Staphylinidae fue significativamente superior a la registrada en los restantes usos del suelo (Anexo 5).

A diferencia de los restantes tratamientos, en MP se registró un importante aumento de la densidad de este grupo funcional en el mes de setiembre, debido principalmente a un incremento del grupo de Carabidae (Figura 3, Anexos 4 y 5). En consecuencia, la interacción tratamiento por mes de muestreo fue significativa.

4.1.3. Biomasa

En relación a la biomasa seca total, los resultados del análisis de varianza señalan que hubo efecto de los tratamientos para el total general y de los grupos funcionales y que en el caso de detritívoros y depredadores hubo interacción entre tratamiento por mes de muestreo (Tabla 6).

Tabla 6. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Treinta y Tres - UEPP).

Fuente de Variación	G.L.	F			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	12	6,89***	3,74**	6,57***	2,01*
Mes de muestreo	1	9,05**	0,07	15,04**	0,4
Parcela x Mes de muestreo	12	1,7	0,43	2,25*	1,99*

* Pr >F= 0,05

** Pr >F = 0,01

*** Pr >F =0,0001

En el tratamiento MP se registró una biomasa total significativamente superior a los restantes (10 g/m² promedio de los dos muestreos). Los registros para los otros usos del suelo fueron similares entre sí (Figura 5 y Anexo 1).

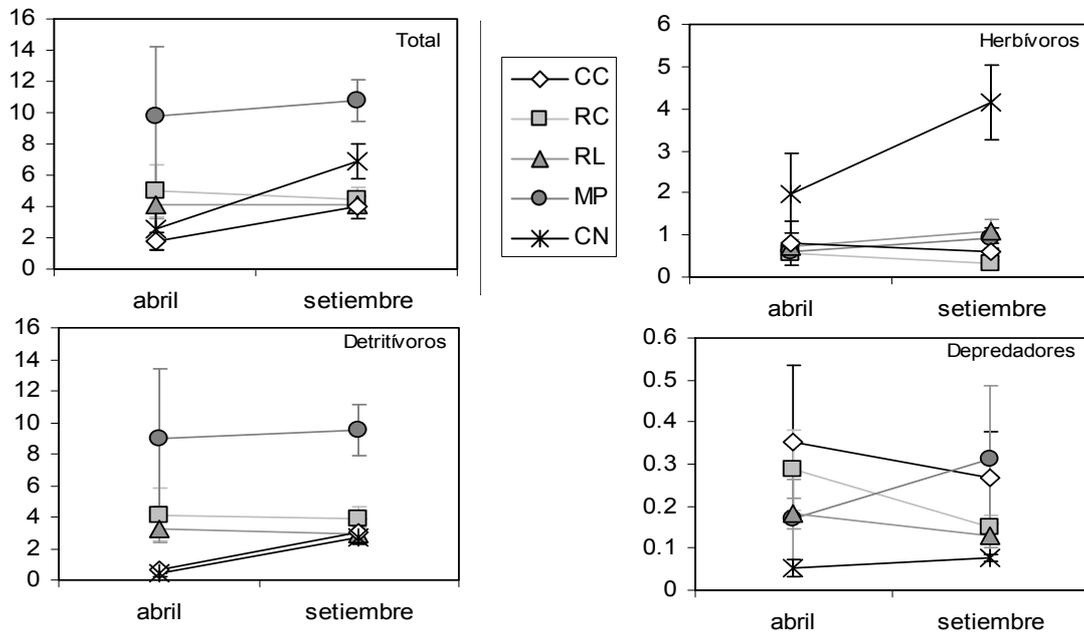


Figura 5. Biomasa seca (g/m²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).

Los valores representan la media ± 1ES.

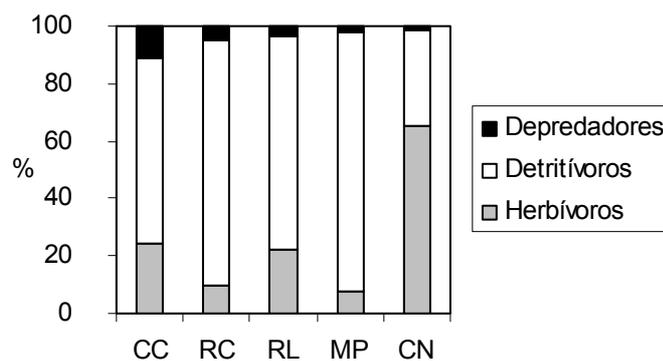


Figura 6. Importancia relativa de la biomasa de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Treinta y Tres - UEPP).

El uso del suelo CN, en los dos momentos de muestreo presentó valores significativamente mayores que el resto de los tratamientos para el grupo funcional herbívoros (3,5 g/m² promedio de los dos muestreos) (Figura 5). Este grupo funcional fue

predominante en la biomasa de este uso del suelo (Figura 6 y Anexo 1). En el mismo se registraron los valores más altos en tres unidades taxonómicas (Chrysomelidae, Curculionidae y Scarabaeidae), que componen este grupo funcional (Anexo 7).

Con relación a los detritívoros, la interacción tratamiento por mes de muestro estuvo dada fundamentalmente por el incremento en los valores registrados en el mes de setiembre en los usos del suelo CC y CN como consecuencia de los resultados obtenidos para Oligochaeta (Anexos 6 y 7). En los dos momentos de muestreo, la mayor biomasa de este grupo funcional se obtuvo en MP, alcanzando un valor promedio de 9 g/m^2 (Figura 5 y Anexo 1). Esto es debido a que la población de Oligochaeta predominante en este uso del suelo perteneció al grupo ecofisiológico anécicas. Por el contrario, si bien CC tuvo densidades poblacionales de Oligochaeta similares a MP (Anexo 5), junto a CN fue el uso del suelo que registró menor biomasa (Figura 5), debido a que el grupo ecofisiológico que predominó en este uso del suelo fue el de polihúmicas.

A pesar de que en CN la biomasa de detritívoros fue pequeña, este tratamiento se destaca por haber tenido en los dos momentos de muestreo la mayor biomasa de Scarabaeinae (Anexo 7).

Para el grupo funcional depredadores, los resultados obtenidos indican que las diferencias entre tratamientos no fueron importantes. En abril sólo CC y CN fueron significativamente diferentes entre sí con el mayor y menor registro respectivamente; mientras que en el muestreo de setiembre los usos del suelo CC y MP fueron los que se diferenciaron de CN (Figura 5 y Anexo 1). CN también se destacó por ser el tratamiento con mayor biomasa de Staphylinidae (Anexo 7). La interacción estuvo dada por el incremento en el valor registrado en setiembre en MP, como resultado del incremento de la biomasa de Carabidae (Anexos 6 y 7).

4.1.4. Relaciones macrofauna - hábitat

4.1.4.1. Variables ambientales- Riqueza

El test de Montecarlo para el análisis de CoInercia entre las variables ambientales y la riqueza fue significativo ($p=0,03$), lo que indica que la co-estructura descrita por los dos ejes de CoInercia es próxima a las estructuras descritas en los análisis individuales (Tabla 7).

Tabla 7. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y la de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y de riqueza (R) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).

	Inercia A	Inercia R	CoInercia A	CoInercia R	Correlación
Eje 1	5,06	0,10	5,49	0,11	0,80
Eje 2	2,85	0,03	3,08	0,03	0,91

Los primeros ejes del análisis de CoInercia explican el 78% y 13% de la estructura común compartida por las matrices de variables ambientales y de riqueza, lo cual demuestra la importancia del primer eje.

La posición de los usos de la tierra de acuerdo a los valores de las variables ambientales y de la macrofauna (Figura 7a) ilustra el ajuste entre las dos nuevas ordenaciones. Hacia la izquierda se ubicaron los sistemas de producción más intensivos (CC y RC), que fueron ambientes que se caracterizaron por tener residuos ricos en materia orgánica y suelos con valores más altos de fósforo (P), arcilla y conductividad eléctrica (CE). Los grupos característicos de estos sistemas de producción fueron Araneae, Carabidae y Nematoda Mermithidae (depredadores) (Figura 7 b y c).

Por el contrario, a la derecha de la Figura 7a se ubicaron los usos del suelo menos intensivos (MP y CN), los cuales se caracterizaron por ser ambientes con suelos con mayor contenido de materia orgánica (COrg), bases totales (Bases), Potasio (K) y Magnesio (Mg) y por la presencia de Curculionidae y Scarabaeidae (herbívoros), Isoptera y Scarabaeinae (detritívoros), y Staphylinidae (depredadores). El eje 2 separo a los momentos de muestreo, en abril la distancia entre tratamientos fue mayor que en setiembre.

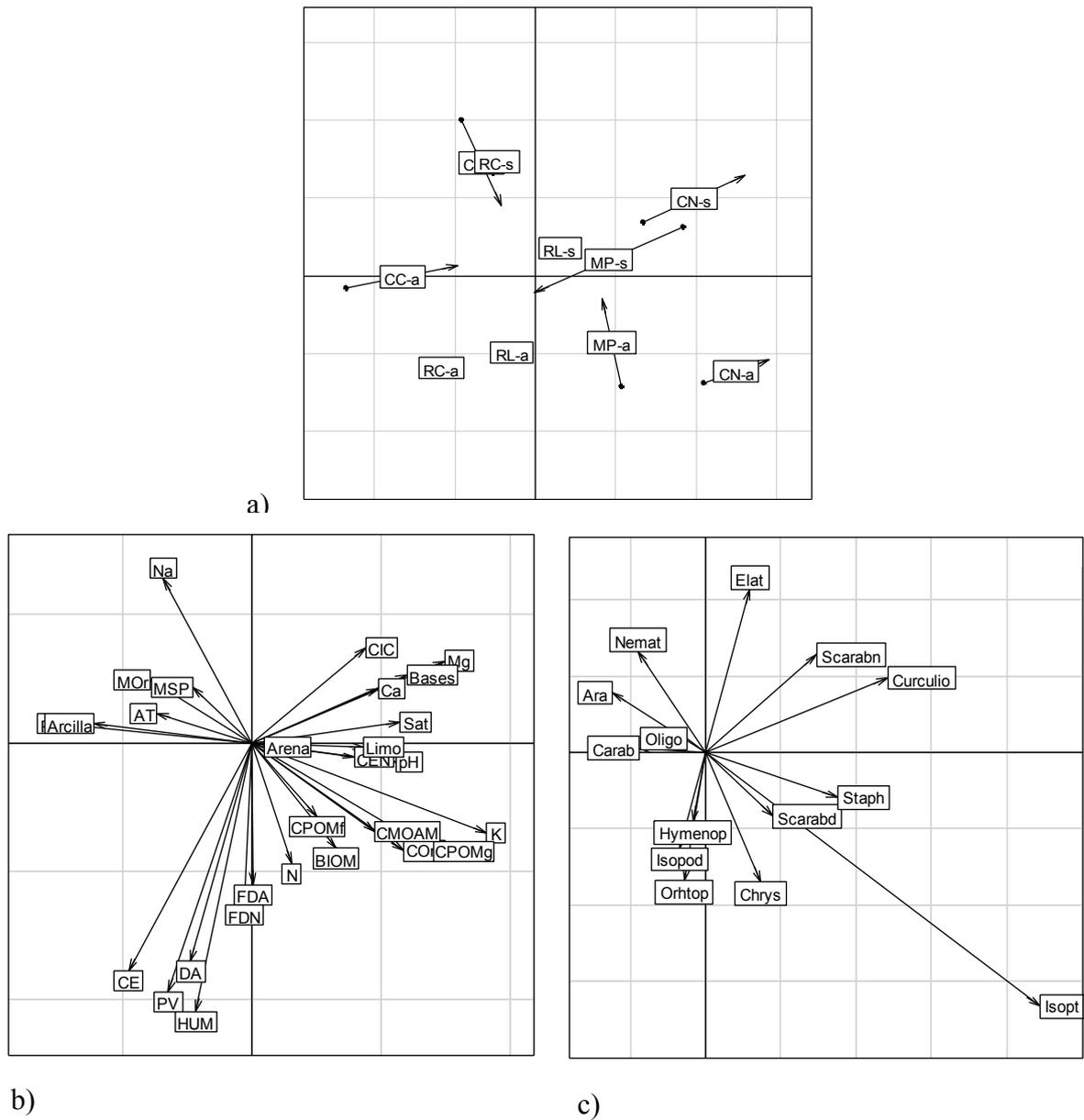


Figura 7. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y número de morfoespecies: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la riqueza de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Treinta y Tres - UEPP).

La punta de la flecha representa la posición del uso de la tierra para la macrofauna y el otro extremo para las variables ambientales, cuanto mayor es la flecha menor es la relación entre las variables ambientales y la riqueza de la macrofauna. En el Anexo 15 se presenta la sinonimia de las abreviaturas de las variables.

4.1.4.2. Variables ambientales-Densidad

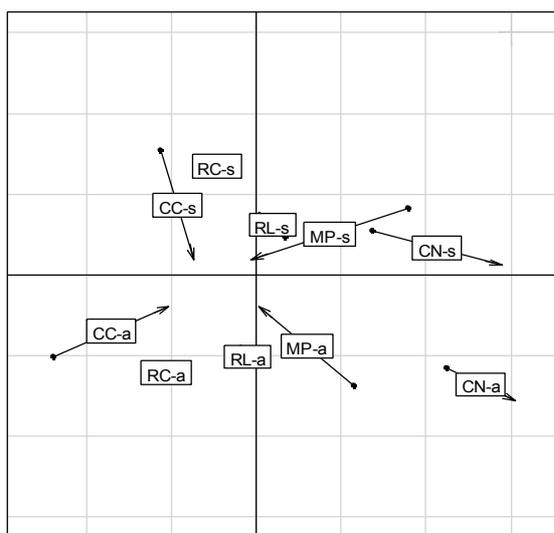
El test de Montecarlo para este análisis fue significativo ($p=0,05$), por lo que la co-estructura descrita por los ejes 1 y 2 de CoInercia es similar a las estructuras descritas en los análisis realizados para cada matriz de datos (Tabla 8).

Tabla 8. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y de densidad (D) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).

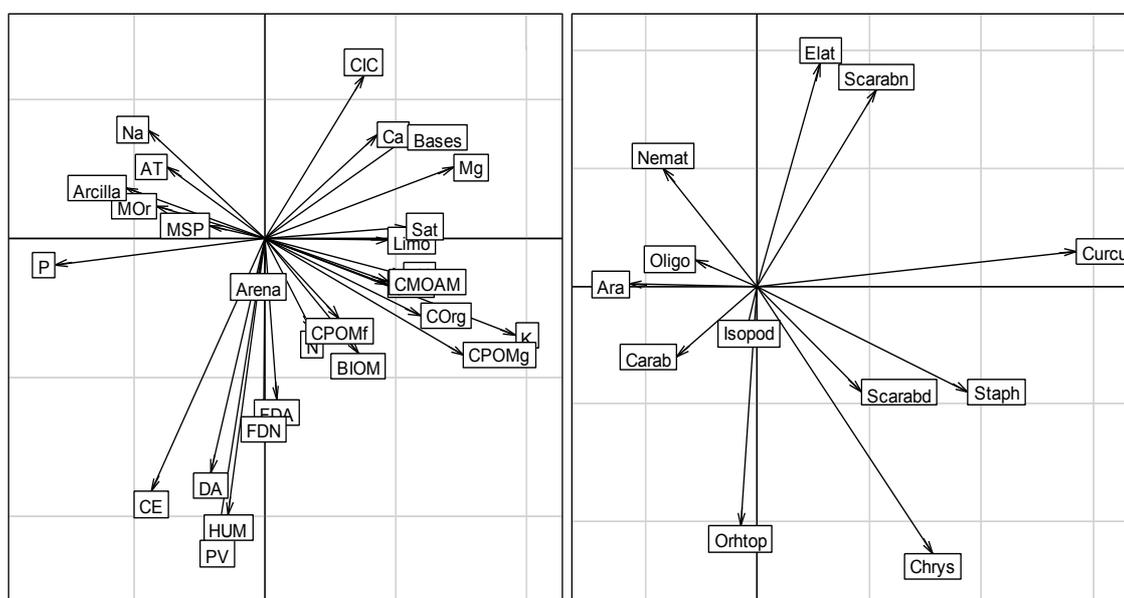
	Inercia A	Inercia D	CoInercia A	CoInercia D	Correlación
Eje 1	4,75	0,15	5,24	0,19	0,75
Eje 2	3,00	0,04	3,20	0,03	0,89

Los primeros ejes del análisis de CoInercia explican el 79% y 15% de la estructura común compartida por las matrices de variables ambientales y de densidad, lo que enfatiza la importancia del primer eje.

La posición de los usos de la tierra de acuerdo a los valores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna se presenta en la Figura 8a. Al igual que para riqueza, hacia la izquierda se ubicaron los sistemas de producción más intensivos (CC y RC), en el medio RL y en la derecha los menos intensivos (MP y CN). La posición de las variables ambientales y de las distintas unidades taxonómicas fue similar a la obtenida para la riqueza (Figura 8 b y c).



a)



b)

c)

Figura 8. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y densidad: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Treinta y Tres - UEPP).

La punta de la flecha representa la posición del uso de la tierra para la macrofauna y el otro extremo para las variables ambientales, cuanto mayor es la flecha menor es la relación entre las variables ambientales y la densidad de la macrofauna. En el Anexo 15 se presenta la sinonimia de las abreviaturas de las variables.

4.1.4.3. Variables ambientales-Biomasa

El análisis de CoInercia no fue significativo ($p=0,09$). La co-estructura descrita por los ejes de CoInercia es distante de las estructuras descritas en cada análisis separado (Tabla 9).

Tabla 9. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y biomasa (B) de la macrofauna (INIA Treinta y Tres - UEPP).

	Inercia A	Inercia B	CoInercia A	CoInercia B	Correlación
Eje 1	4,92	0,19	6,87	0,22	0,63
Eje 2	2,39	0,08	3,07	0,06	0,49

4.1.5. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores

El análisis de IndVal para los usos del suelo se realizó para las matrices de densidad de las unidades taxonómicas y morfoespecies (Tabla 10). Los resultados obtenidos para el primer caso indican que Araneae y Carabidae, están relacionadas a CC; mientras que Curculionidae, Scarabaeinae y Staphylinidae se encuentran vinculadas a CN. Sólo la Familia Curculionidae tuvo un valor IndVal mayor de 70 (Tabla 10).

El análisis de las especies determinó que sólo 10 morfoespecies del total, estuvieron asociadas a los distintos usos del suelo. En CC y MP hubo dos, mientras que en CN, RL y MP tres. De las 10 especies, tres fueron larvas (2 Curculionidae y 1 Scarabaeidae). Sólo dos especies, una larva de Curculionidae y un Staphylinidae, presentaron valores de IndVal mayores de 70 (Tabla 10).

De los resultados obtenidos también se destaca que dos especies de Oligochaeta, que pertenecen a grupos ecológicos diferentes estuvieron asociadas a CC y MP (Tabla 10).

Tabla 10. Valores Indicadores (IndVal) significativos ($p \leq 0,05$) de las unidades taxonómicas y morfoespecies para los cinco usos de la tierra (INIA Treinta y Tres-UEPP).

	taxa	Uso del suelo					Test de Monte Carlo (p≤)
		CC	RC	RL	MP	CN	
Unidades Taxonómicas	Araneae	37	23	20	14	0	0,0237
	Carabidae	31	21	17	26	4	0,0371
	Curculionidae	4	1	5	7	76	0,0006
	Scarabaeinae	2	10	21	21	40	0,0178
	Staphylinidae	7	2	9	2	59	0,0001
Morfoespecies	<i>Camponotus</i> sp.	1	2	42	6	21	0,0246
	Curculionidae (sp 1, larva)	0	0	6	5	62	0,007
	Curculionidae (sp 2, larva)	0	0	2	0	80	0,0005
	Isopoda (sp1)	4	16	24	41	0	0,0479
	Gryllidae- <i>Anurogryllus muticus</i>	0	1	48	6	0	0,0144
	Nematoda Mermithidae	41	19	18	12	1	0,0017
	Oligochaeta-Ocnerodrilidae (polihúmicas)	39	23	14	14	0	0,0153
	Oligochaeta-Lumbricidae (anécicas)	0	0	14	62	0	0,001
	Scarabaeidae- <i>Philodiloenia bonariensis</i>	0	1	43	4	20	0,0246
	Staphylinidae (sp 1)	1	1	13	0	74	0,0001

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

4.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo

En la Tabla 11 se presentan el número total de individuos colectados para los distintos grupos taxonómicos en cada tratamiento. Considerando los dos muestreos, en el total del experimento fueron colectados 1158 individuos correspondientes a 78 especies. Los dos grupos más abundantes fueron Oligochaeta e Hymenoptera, que representaron respectivamente 43 y 38% del total de individuos colectados.

Tabla 11. Número de individuos colectados de las diferentes unidades taxonómicas según uso del suelo (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

	Unidad taxonómica	Uso del Suelo			SUMA
		CN	EX9	EX19	
Herbívoros	Chrysomelidae	3	2	0	5
	Curculionidae	1	0	0	1
	Elateridae	2	6	0	8
	Gastropoda	1	1	1	3
	Homoptera	1	2	1	4
	Hymenoptera	11	322	110	443
	Orthoptera	5	1	3	9
	Scarabaeidae	5	0	3	8
Detritívoros	Dictyoptera	7	20	19	46
	Diplopoda	1	0	1	2
	Isopoda	2	1	4	7
	Isoptera	0	6	13	19
	Oligochaeta	200	256	42	498
	Scarabaeinae	6	4	2	12
	Tenebrionidae	11	7	4	22
Depredadores	Araneae	5	5	6	16
	Carabidae	4	13	11	28
	Chilopoda	0	0	2	2
	Hemiptera	3	4	3	10
	Nematoda Mermithidae	6	1	0	7
	Staphylinidae	5	3	0	8
Total		279	654	225	1158

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

En relación a la diversidad y equitatividad, en la Tabla 11 se observa que la comunidad de la exclusión de más edad (EX 19) fue la más diversa y equitativa, a pesar de que no tuvo la mayor riqueza.

Tabla 12. Descriptores comunitarios para los distintos usos del suelo (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

	Uso del Suelo		
	CN	EX9	EX19
n° de morfoespecies	43	43	41
Shannon-Wiener	1,94	1,92	2,67
Diversidad máxima	3,76	3,76	3,71
Equitatividad	0,52	0,51	0,72

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

4.2.1. Riqueza

Los resultados del análisis del estadístico de máxima verosimilitud, para el número de morfoespecies por unidad de superficie (0,0625 m²), indican que hubo efecto de los tratamientos para el total y los grupos funcionales detritívoros y depredadores. En el primer y último caso, el efecto de los tratamientos fue estacional (Tabla 13)

Tabla 13. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies total y de los grupos funcionales por unidad de superficie (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

Fuente de Variación	G.L.	χ^2			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	2	9,16**	1,77	7,26*	1,60
Mes de muestreo	1	2,25	11,48**	1,2	0,84
Parcela x Mes de muestreo	2	7,45**	4,31	1,47	9,57**

* $Pr > \chi^2 \leq 0,05$

** $Pr > \chi^2 \leq 0,01$

*** $Pr > \chi^2 \leq 0,0001$

Con respecto al total de morfoespecies colectadas, hubo interacción tratamiento por mes de muestreo. Mientras que en EX19 se observó un aumento de la riqueza de morfoespecies en el mes de setiembre, en los otros dos usos del suelo (CN y EX9) la mayor riqueza se observó en el mes de abril (Figura 9 y Anexo 8).

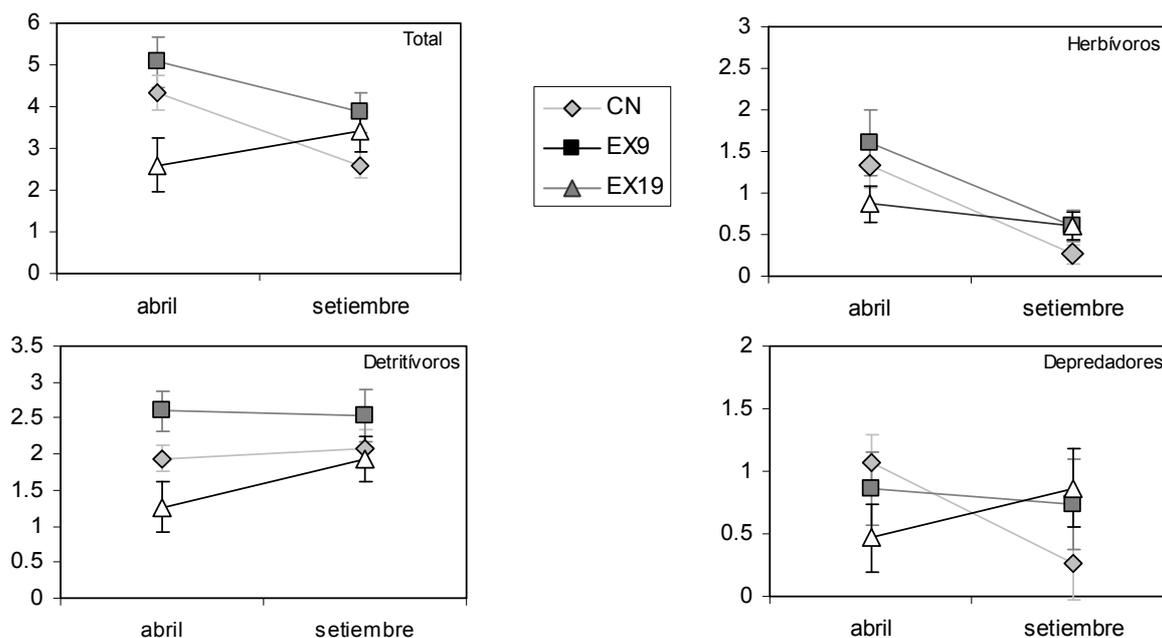


Figura 9. Riqueza (n° de morfoespecies/0,0625m²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

Los valores representan la media ± 1ES.

Para el grupo funcional herbívoros no se detectaron diferencias entre los tratamientos ni interacción tratamiento por mes de muestreo. Con excepción de Hymenoptera, que obtuvo su menor valor en CN (0,2 morfoespecie/ 0,0625 m²)(Anexo 8), ninguna unidad taxonómica de este grupo funcional registró diferencias entre los tratamientos (Anexos 9 y 10).

En relación al número de morfoespecies de detritívoros, sólo se observaron diferencias significativas entre tratamientos. Las exclusiones fueron diferentes entre sí, con un promedio de 2,6 y 1,6 morfoespecie/0,0625 m² respectivamente en EX9 y EX19 (Anexo 8). En particular, se detectaron diferencias entre tratamientos en las unidades taxonómicas Dictyoptera y Oligochaeta. Mientras que en el primer caso las dos exclusiones fueron semejantes y presentaron valores significativamente mayores que en CN, para Oligochaeta CN y EX9 tuvieron los registros significativamente más altos (Anexos 9 y 10).

Para el grupo funcional de los depredadores, la interacción entre tratamientos y mes de muestreo fue significativa. En el muestreo de abril sólo se detectaron diferencias entre

CN y EX19; mientras que en setiembre las dos exclusiones fueron similares entre sí con los registros más altos y diferentes de CN (Figura 9 y Anexo 8). No se detectaron diferencias significativas entre tratamientos en ninguna de las unidades taxonómicas que componen este grupo funcional (Anexos 9 y 10).

En todos los tratamientos, los tres grupos funcionales tuvieron una riqueza relativa similar. El grupo funcional detritívoros fue el que registró el mayor número de especies (Figura 10 y anexo 8).

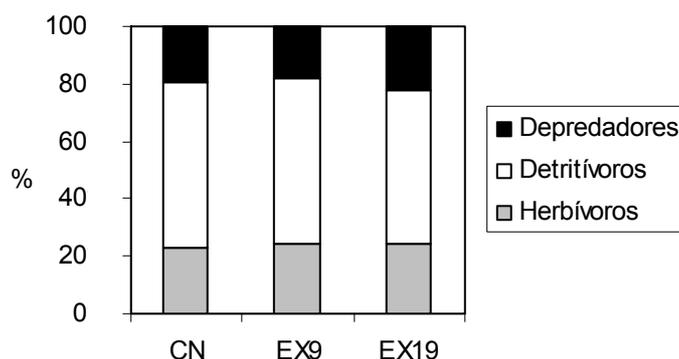


Figura 10. Importancia relativa del número de morfoespecies que componen los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").

4.2.2. Densidad

Los resultados de los análisis del estadístico de máxima verosimilitud para densidad indican que hubo efecto de los tratamientos y del mes de muestreo para el total y el grupo funcional detritívoros, mientras que para los herbívoros y depredadores hubo interacción tratamiento por mes de muestreo (Tabla 14).

Tabla 14. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de individuos por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").

Fuente de Variación	G.L.	χ^2			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	2	12,67**	15,63**	22,01***	1,68
Mes de muestreo	1	6,27**	0,23	7,76**	0,45
Parcela x Mes de muestreo	2	5,08	11,62**	0,8	10,99**

* $Pr > \chi^2 \leq 0,05$

** $Pr > \chi^2 \leq 0,01$

*** $Pr > \chi^2 \leq 0,0001$

Con respecto a la densidad del total, en la Figura 11 se aprecia que el uso del suelo EX9 fue el que tuvo la densidad más alta (350 ind/m² promedio). Este tratamiento fue diferente de CN y EX19 (150 y 119 ind/m² promedio respectivamente), los cuales fueron semejantes entre sí (Anexo 8).

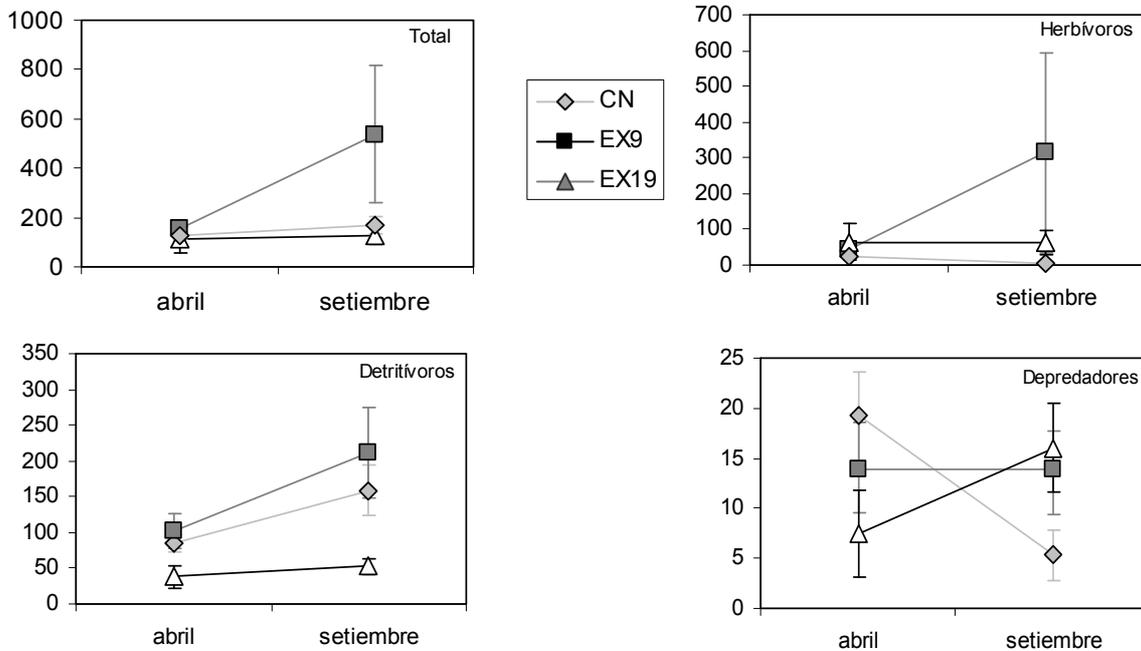


Figura 11. Densidad (n° de individuos/m²) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE "Glencoe").

Los valores representan la media \pm IES.

En el grupo funcional herbívoros, la interacción tratamiento por mes de muestreo estuvo dada por el incremento que hubo en la densidad en el uso del suelo EX9, como consecuencia de los resultados obtenidos en la unidad taxonómica Hymenoptera (Anexos 11 y 12). En el muestro correspondiente al mes de abril todos los tratamientos fueron semejantes, mientras que en setiembre los tres tratamientos fueron diferentes entre sí (Figura 10).

La densidad más alta del grupo funcional detritívoros correspondió a los tratamientos CN y EX9, mientras que el valor de EX19 fue significativamente menor (Figura 10 y Anexo 8). Esto es consecuencia de los resultados obtenidos para Oligochaeta (Anexos 11 y 12). En este grupo funcional también se detectaron diferencias entre tratamientos en la

densidad de Dictyoptera, en que las dos exclusiones fueron similares entre sí con los registros más altos y diferentes de CN (Anexos 11 y 12).

Como se aprecia en la Figura 11 el efecto de los tratamientos en el grupo funcional depredadores fue estacional. En el muestreo de abril sólo fueron diferentes CN y EX19 con la mayor y menor densidad respectivamente (Anexo 8). En setiembre las dos exclusiones registraron los valores más altos, las mismas fueron similares entre sí y diferentes de CN. La disminución de la densidad en CN fue debida principalmente a la disminución de individuos de la Familia Carabidae (Anexos 11 y 12).

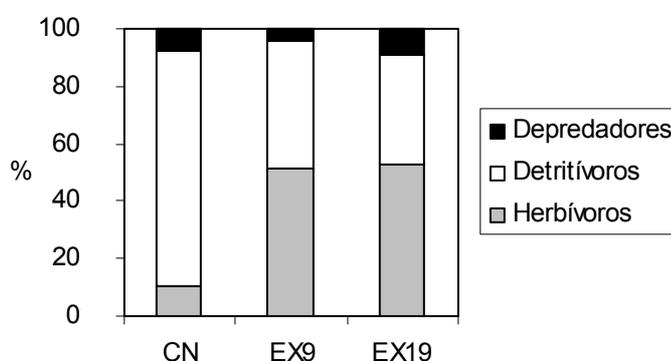


Figura 12. Abundancia relativa de los grupos funcionales en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

Un aspecto a destacar en los resultados obtenidos, es que a pesar de las diferencias en los valores absolutos entre las dos exclusiones, la importancia relativa de los grupos funcionales en relación a la densidad fue similar, en ambos tratamientos se colectaron proporciones similares de individuos de detritívoros y herbívoros. Por el contrario en CN los detritívoros fueron más abundantes que los restantes grupos funcionales, los cuales representaron el 81% del total de individuos colectados en este uso del suelo. En todos los tratamientos los depredadores fueron el grupo menos abundante (Figura 12).

4.2.3. Biomasa

En la Tabla 15 se presentan los resultados de los análisis de varianza para la biomasa total y de los grupos funcionales, en ella se aprecia que hubo efectos de los tratamientos para el total y el grupo funcional detritívoros; en este último se registró interacción tratamiento por mes de muestreo.

Tabla 15. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie total y de los grupos funcionales (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

Fuente de Variación	G.L.	F			
		Total	Herbívoros	Detritívoros	Depredadores
Parcela	2	4,41*	1,49	50,40***	0,16
Mes de muestreo	1	0,01	6,64*	18,53**	1,31
Parcela x Mes de muestreo	2	1,61	0,75	8,04**	0,83

* Pr >F ≤ 0,05

** Pr >F ≤ 0,01

*** Pr >F ≤ 0,0001

En el uso del suelo EX9, en ambos momentos de muestreo, se registró el mayor valor de biomasa total ($3,96 \text{ g/m}^2$ promedio), el cual fue significativamente diferente de los obtenidos en EX19 y CN ($1,3 \text{ g/m}^2$ promedio en ambos casos) (Figura 13 y Anexo 8).

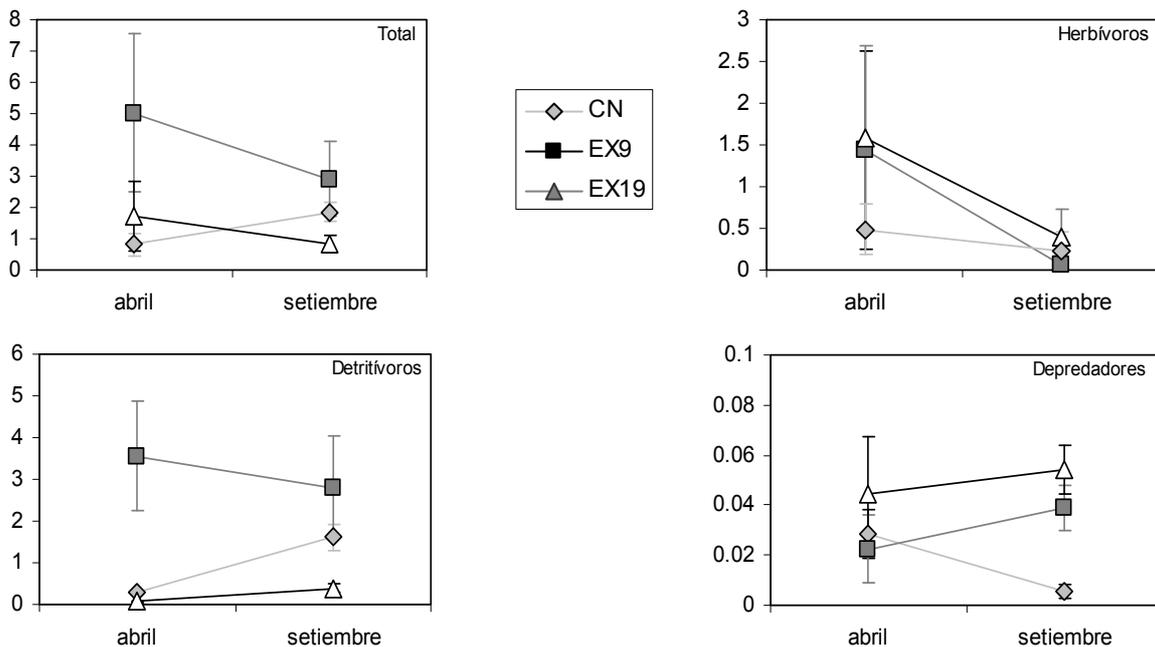


Figura 13. Biomasa seca (g/m^2) total y de los grupos funcionales en cada momento de muestreo según uso de la tierra (INIA Tacuarembó –UE “Glencoe”).

Los valores representan la media \pm 1ES.

Para los herbívoros y depredadores, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos ni interacción tratamiento por mes de muestreo. En el grupo funcional detritívoros, el uso del suelo con mayor biomasa en ambos momentos de muestreo fue EX9 (3 g/m² promedio). Este grupo aumenta su biomasa en el mes de setiembre en CN, mientras que en EX9 disminuye, por lo que la interacción tratamiento por mes de muestreo fue significativa. Esto es consecuencia de los resultados obtenidos para *Oligochaeta* (Anexos 13 y 14).

En este grupo funcional también existieron diferencias entre tratamientos en la biomasa de *Dictyoptera*. En el muestreo de abril fue similar para los tres tratamientos, mientras que en el muestreo de primavera los valores registrados en los tres tratamientos fueron estadísticamente diferentes entre sí, con valores máximos en EX9 (Anexos 13 y 14).

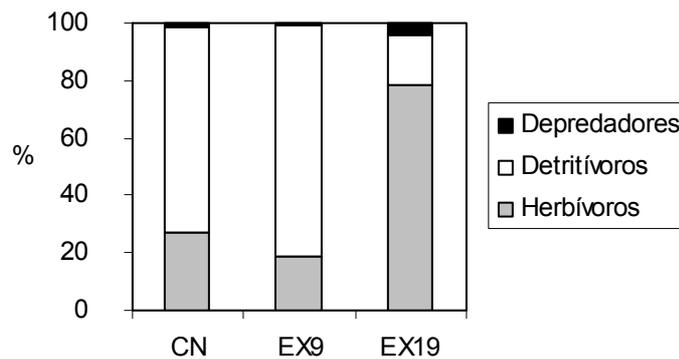


Figura 14. Importancia relativa de la biomasa de cada grupo funcional en cada uso de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

En la figura 14 se aprecia que los detritívoros fueron el grupo funcional con mayor aporte de biomasa en los usos del suelo EX9 y CN, mientras que en EX19 fueron los herbívoros.

4.2.4. Relaciones macrofauna hábitat

4.2.4.1. Variables ambientales- Riqueza

El test de Montecarlo indica que el análisis de CoInercia fue altamente significativo ($p=0,001$), lo que indica que la co-estructura descrita por CoInercia en los ejes 1 y 2 es

semejante a la estructura descrita por los ejes 1 y 2 para cada análisis por separado (Tabla 16).

Tabla 16. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y riqueza (R) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

	Inercia A	Inercia R	CoInercia A	CoInercia R	Correlación
Eje 1	14,4	0,13	14,62	0,14	0,99
Eje 2	7,88	0,09	7,78	0,09	0,99

Los ejes 1 y 2 explicaron respectivamente 67% y 25% de la estructura común compartida por la matriz de las variables ambientales y la de riqueza, señalando la importancia del eje 1.

La posición de los usos de la tierra de acuerdo a los valores de las variables ambientales y de la macrofauna ilustra el ajuste entre las dos nuevas ordenaciones. En los dos momentos de muestreo las exclusiones quedaron próximas (Figura 15a). Estos tratamientos, que se distinguieron por tener suelos con contenido de arena superior al CN, mayor cantidad de residuos con contenidos de fibra detergente neutra y cenizas más elevados, se asociaron a las unidades taxonómicas Dictyoptera, Isoptera (Detritívoros), Hymenoptera (Herbívoros) y Araneae (Depredadores) (Figura 15 b y c).

Por su parte, CN se caracterizó por ser un ambiente rico en materia orgánica, en bases y biomasa microbiana y por la presencia de los siguientes grupos: Oligochaeta, Tenebrionidae (Detritívoros), Nematoda Mermithidae, y Staphylinidae (Depredadores) (Figura 15 b y c).

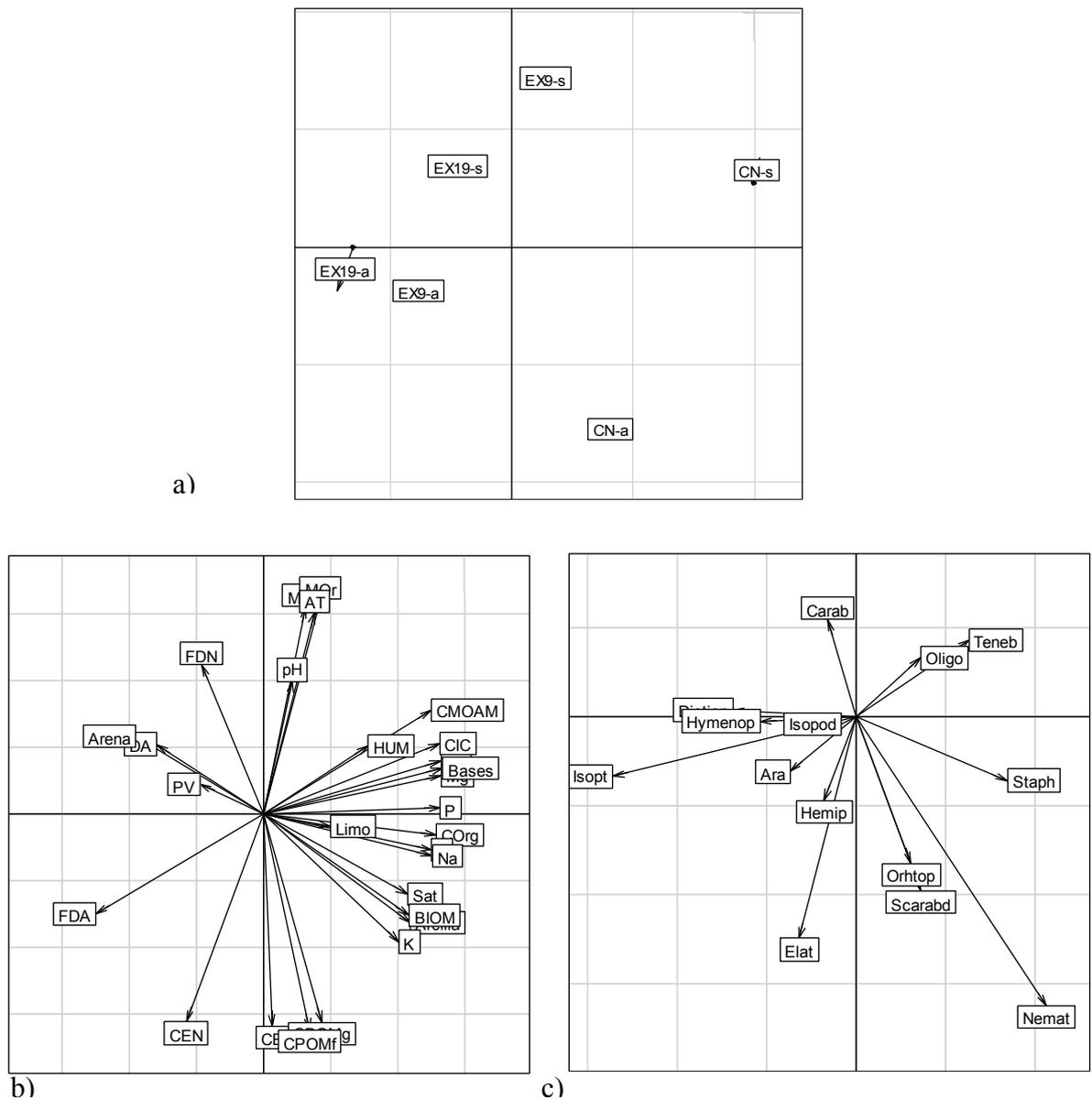


Figura 15. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y número de morfoespecies: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la riqueza de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Tacuarembó- UE "Glencoe").

La punta de la flecha representa la posición del uso de la tierra para la macrofauna y el otro extremo para las variables ambientales, cuanto mayor es la flecha menor es la relación entre las variables ambientales y la riqueza de la macrofauna. En el Anexo 15 se presenta la sinonimia de las abreviaturas de las variables.

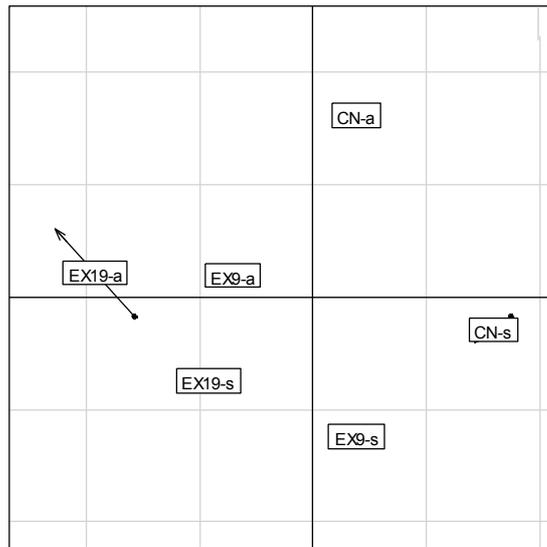
4.2.4.2. Variables ambientales - Densidad

El análisis de CoInercia fue significativo ($p= 0,004$) lo cual demuestra que la co-estructura descrita por este análisis es similar a la descrita por los análisis por separado para cada matriz (Tabla 17).

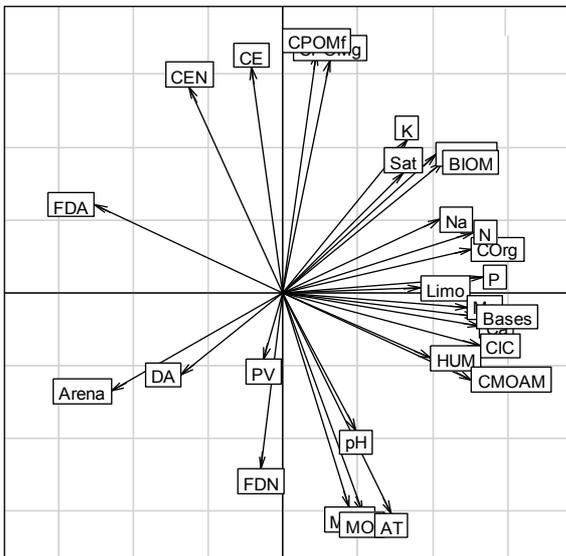
Tabla 17. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y densidad (D) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

	Inercia A	Inercia D	CoInercia A	CoInercia D	Correlación
Eje 1	14,14	0,16	14,70	0,17	0,94
Eje 2	8,48	0,09	8,22	0,09	0,97

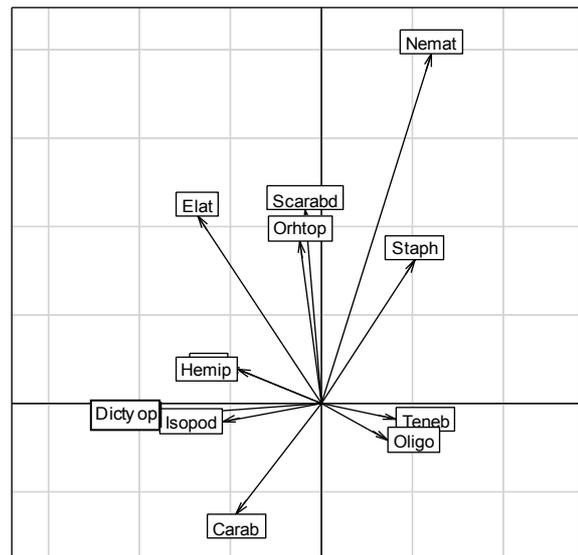
El eje 1 y 2 explican respectivamente 67% y 23% de la estructura común compartida por las variables ambientales y la densidad de la macrofauna. La posición de los usos de la tierra de acuerdo a los valores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna se presenta en la Figura 16 a. Al igual que para riqueza el eje 1 separó los tratamientos, por un lado queda el campo natural y por otro las dos exclusiones. En el muestreo de abril las dos exclusiones se ubicaron más próximas que en setiembre (Figura 16a). La posición de las variables ambientales y de las distintas unidades taxonómicas fue similar a la obtenida para riqueza (Figura 16 b y c).



a)



b)



c)

Figura 16. Resultados del análisis de CoInercia entre variables ambientales y densidad: a) plano factorial de CoInercia de los usos de la tierra; b) y c) proyección de los vectores de las variables ambientales y de la densidad de la macrofauna en el plano factorial de CoInercia (INIA Tacuarembó- UE "Glencoe").

La punta de la flecha representa la posición del uso de la tierra para la macrofauna y el otro extremo para las variables ambientales, cuanto mayor es la flecha menor es la relación entre las variables ambientales y la densidad de la macrofauna. En el Anexo 15 se presenta la sinonimia de las abreviaturas de las variables.

4.2.4.3. Variables ambientales- Biomasa

El análisis de CoInercia no fue significativo ($p = 0,82$), lo cual señala que la estructura descrita en los análisis de las variables ambientales y la biomasa son distantes de la co-estructura descrita por los ejes de CoInercia (Tabla 13).

Tabla 18. Comparación de la inercia resultante del análisis de CoInercia y de los análisis separados para las matrices de variables ambientales (A) y biomasa (B) (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

	Inercia A	Inercia B	CoInercia A	CoInercia B	Correlación
Eje 1	3,27	0,44	16,37	0,45	0,89
Eje 2	14,71	0,03	6,86	0,03	0,87

4.2.5. Selección de especies y/o descriptores comunitarios indicadores

Los resultados del análisis de IndVal (Tabla 19) indican que del total de especies colectadas sólo tres especies estuvieron relacionadas a los tratamientos. Dos de ellas a EX9 (Hymenoptera-*Pheloide* sp. y Oligochaeta- Glossoscolecidae), las cuales tuvieron IndVal mayor de 70 (Tabla 19). Ninguna unidad taxonómica tuvo IndVal significativo.

Tabla 19. Valores Indicadores (IndVal) significativos ($p \leq 0,05$) de las morfoespecies para los tres usos de la tierra (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

taxa	Uso del suelo			Test de Monte Carlo ($p \leq$)
	CN	EX9	EX19	
Hymenoptera - <i>Pheloide</i> sp.	0	82	0	0,0282
Oligochaeta-Glossoscolecidae	0	87	0	0,0001

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

5. Discusión

5.1. Evaluación del efecto de la intensidad de la rotación cultivo- pastura en siembra directa en relación al campo natural

La intensidad de uso del suelo fue el factor determinante en los resultados obtenidos en este experimento. Al considerar el número de cultivos por año, hubo un gradiente en la intensidad del uso del suelo desde el sistema de cultivo continuo (CC) hasta el campo natural (CN). Este factor intensifica la producción de un agroecosistema al provocar cambios en la vegetación (estructura y densidad) y en los residuos (cantidad y calidad) y producir importantes variaciones en el microclima, en la disponibilidad de recursos y en el hábitat (Curry, 1987b; Dubs *et al.*, 2004; Swift *et al.*, 1976, citado por Curry, 1987b).

En sistemas de cultivos anuales intensivos se produce un progresivo deterioro de la materia orgánica y de la estructura del suelo, aumenta la compactación y como resultado hay una reducción marcada en la complejidad y estabilidad de la comunidad biológica del suelo (Curry y Good, 1992). Además, la reducción de la cantidad de Carbono y de la diversidad bioquímica de los exudados radiculares que ingresan al sistema y/o el menor suministro de recursos alimenticios, influyen en la composición de las comunidades subterráneas y posiblemente provoquen una disminución en la tasa de descomposición (Joshi *et al.*, 2004).

La riqueza, diversidad y equitatividad de las comunidades de la macrofauna del suelo, variaron de acuerdo a la intensidad y frecuencia de perturbación y la cantidad y calidad de los recursos del sistema.

Los sistemas CC y CN presentaron los valores menores de diversidad y equitatividad, mientras que RL y MP los mayores (Tabla 2), estos resultados indicarían que esos usos del suelo brindaron respectivamente el menor y mayor número de recursos a ser colonizados.

De las tres variables consideradas para los análisis estadísticos, la riqueza y la densidad por unidad de superficie fueron las que determinaron mayores diferencias entre las comunidades de la macrofauna en los diferentes usos del suelo evaluados y reflejaron las diferencias de la vegetación y de las prácticas de manejo.

Para estas dos variables, en el uso del suelo CN predominaron los herbívoros sobre los otros grupos funcionales. Las cuatro Familias del Orden Coleoptera (Chrysomelidae, Curculionidae, Elateidae y Scarabaeidae) que pertenecen a este grupo funcional tuvieron en ambos momentos de muestreo, los mayores registros de riqueza y densidad. Este uso

del suelo también se caracterizó por tener la menor riqueza y densidad de los grupos funcionales detritívoros y depredadores (Figuras 1, 2, 3, 4).

Una de las posibles razones que explicarían la predominancia de los herbívoros de raíces, es que ante una menor presencia de depredadores, los herbívoros no tuvieron una presión de consumo intensa que limitara la colonización de este uso del suelo. También hay que considerar que en las plantas perennes la defoliación generalmente incrementa el desarrollo de brotes, translocando desde las raíces los asimilados almacenados, razón por la cual se reduce la biomasa radicular. Esto puede producir una disminución en la relación Carbono/Nitrógeno y entonces mejorar la calidad del alimento de los herbívoros de raíces (Masters, 2004; Wardle y Bardgett, 2004).

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).

El importante predominio del grupo funcional herbívoros podría ser la causa de los bajos registros de riqueza y densidad de detritívoros, dado que estarían consumiendo material vegetal que de otra manera podría estar disponible para este último grupo funcional. Además, el cambio en las condiciones de temperatura y humedad del suelo como consecuencia de la menor cantidad de residuos presentes en la superficie del suelo, afecta a algunas unidades taxonómicas que componen este grupo funcional, como es el caso de Oligochaeta, lo cual puede afectar la tasa de descomposición (Masters, 2004; Wardle y Bardgett, 2004).

Para muchos organismos edáficos, el contenido de humedad del suelo es tan importante, que en suelos con contenidos de nutrientes muy bajos pero con adecuados tenores de humedad las densidades poblacionales son considerablemente superiores a las registradas en suelos ricos en nutrientes pero más secos (Luizão *et al.*, 2002).

A pesar de que CN fue el uso del suelo con menor riqueza y densidad de individuos depredadores, fue el tratamiento con mayor número de especies y de individuos de la Familia Staphylinidae. Los componentes de esta familia están asociados a los excrementos

de mamíferos, a cadáveres, hongos y material orgánico de raíces en descomposición donde depredan artrópodos (Bentancourt y Scatoni, 2001, Dennis *et al.*, 2004; White, 1983).

Del conjunto de los resultados obtenidos para el uso del suelo CN, surge otro aspecto que también lo distingue. La mayoría de las familias del Orden Coleoptera registraron los mayores valores de riqueza y densidad en este tratamiento, lo cual según Decäens *et al.* (2001) puede deberse a la presencia de excrementos frescos durante la mayor parte del año. El 60% del material verde ingerido por el ganado retorna al suelo como materia fecal (Wardle y Bardgett, 2004), la cual es un recurso de alta calidad para algunos organismos del suelo (Hutchinson y King, 1980; Lavelle y Spain, 2001).

El uso del suelo MP se destacó porque los detritívoros constituyeron el grupo funcional que registró más especies y valores de densidad más altos (Figuras 1, 2, 3, 4). También se registraron los valores más altos de riqueza de las unidades taxonómicas que componen este grupo funcional donde hubo efecto de los tratamientos (Isopoda, Isoptera, Oligochaeta y Scarabaeinae) (Anexo 3). Sin embargo, las densidades poblacionales de Oligochaeta registradas fueron similares a los valores obtenidos en CC (Anexo 5). No obstante, ambos usos del suelo fueron muy diferentes respecto a la presencia e importancia relativa de los distintos grupos ecológicos de esta unidad taxonómica establecidos por Bouché (Curry, 1987a). Mientras que en CC sólo estuvo presente el grupo de las endógeas y dentro de éste predominaron las polihúmicas (90 % de los individuos colectados para esta unidad taxonómica), en MP los individuos pertenecientes al grupo anécicas representaron el 43%. Estas diferencias se vieron reflejadas en los datos de biomasa (Figura 3, Anexo 7), dado que mientras los individuos anécicos tienen un cuerpo grande, los polihúmicos son pequeños y filiformes y su biomasa es considerablemente menor.

Según Lavelle y Spain (2001), la predominancia de estos grupos ecológicos está determinada por un conjunto de factores ambientales. Dichos autores consideran que la temperatura, seguido de la disponibilidad de recursos (riqueza de nutrientes) y de la variación estacional de la humedad, son los principales determinantes. El grupo de las anécicas son estrategias K, se alimentan de residuos parcialmente descompuestos, heces y otras fuentes de materia orgánica y viven en canales permanentes verticales. Tienen preferencias por residuos con baja relación Carbono/Nitrógeno y presencia de polifenoles (Bohlen *et al.*, 1997; Ruz Jerez *et al.*, 1988; Satchell, 1967; citado por Curry 1987b). También requieren un ambiente estable donde el canal que habitan se mantenga. De acuerdo a los resultados de los análisis de suelos, se puede establecer que este grupo

seleccionó los ambientes con suelos de mayor fertilidad y pH más neutro (Anexo 16). Estos resultados concuerdan con lo establecido por Lavelle y Spain (2001), de que en pasturas fértiles este grupo de Oligochaeta es la biomasa dominante.

Las polihúmicas explotan sitios con altas concentraciones de materia orgánica y se caracterizan por seleccionar las partículas orgánicas que ingieren. Ocurren en un amplio rango de hábitats: pasturas cultivadas, campo natural, arbustales y tierras cultivadas. Los factores que determinan su presencia son poco conocidos, aunque de acuerdo a los resultados obtenidos se puede asumir que por lo menos la humedad y temperatura del suelo probablemente sean factores que determinan su presencia, distribución y abundancia (Lee 1985). La gran densidad de polihúmicas registrada en CC, indicaría que en este uso del suelo no hubo restricciones tróficas para este grupo.

Las diferencias entre estos dos usos del suelo en la presencia del grupo de las anécicas también pueden ser consecuencia de las diferencias que existen en la calidad de los residuos de ambos tratamientos. Los residuos de MP con relación a los de CC tuvieron menor proporción de FDN y FDA (Anexo 16), lo que indica que tienen menor contenido de lignina.

El uso del suelo CC se distinguió porque fue el tratamiento que tuvo mayor número de especies e individuos por unidad de superficie del grupo funcional depredadores (Figuras 1 y 3), en particular de las unidades taxonómicas Araneae y Carabidae (Anexos 4 y 5). En este uso del suelo, fueron el grupo funcional predominante en relación a la importancia relativa del número de especies (Figura 2).

La importancia relativa de este grupo funcional para riqueza y densidad, disminuyó desde CC a CN (Figuras 2 y 4). Estos resultados indicarían que la cantidad y calidad de residuos y no su diversidad, son aspectos que afectan a los integrantes de este grupo funcional.

Para Araneae, la temperatura y el agua son factores críticos (Almquist, 1973; Pulz, 1987; citados por Bell *et al.*, 2001). También son sensibles a los cambios de la estructura del hábitat, particularmente aquellos que determinan el arreglo físico de las estructuras en el espacio, pero no a la disponibilidad de las presas (Duffey, 1993; Greenstone, 1984; Gibson *et al.*, 1992; Uetz, 1991; citados por Bell *et al.*, 2001).

Con respecto a Carabidae, Magura *et al.* (2001), encontraron que su distribución está determinada por factores ambientales abióticos y bióticos. Al tiempo que dependen de la estructura del hábitat y no de plantas específicas (Brose, 2003; Spence *et al.*, 1996; citados

por Magura *et al.*, 2001), también la cantidad de presas disponibles puede influir en la selección de su hábitat.

Estos resultados discrepan con lo mencionado por Lee (1985) en el sentido que los sistemas de cultivos anuales intensivos alojan menores poblaciones de depredadores. La explicación de estas diferencias podría estar dada en el manejo de los cultivos en este experimento, dado que su destino es la producción de forraje y probablemente el uso de agroquímicos sea menor que en un cultivo con destino para grano.

En general, los usos del suelo RC y RL registraron valores intermedios entre CC y MP respecto al número de especies (Figuras 1 y 2) y de individuos (Figuras 3 y 4). En ambos usos del suelo los detritívoros constituyeron el grupo funcional con mayor densidad (Figuras 3 y 4).

Los análisis de Coinercia entre las variables ambientales con la riqueza y densidad indicaron que la co-estructura descrita por los dos primeros ejes del análisis fue próxima a las estructuras descritas en los análisis individuales de las especies y las variables edáficas (Tablas 7 y 8).

La posición de los tratamientos respondió a la intensidad del uso del suelo, en un extremo se ubicó CC y RC y en el otro MP y CN. El tratamiento RL tuvo una posición intermedia entre ambos grupos (Figuras 7a y 8a). La composición de las comunidades de los distintos usos del suelo respondieron a diferencias en las propiedades del suelo y en la cantidad y calidad de los residuos, como consecuencia de las diferencias en la vegetación (Figuras 7 b y c; 8 b y c).

La biomasa resultó ser una variable que no permitió discriminar claramente a las comunidades. Esta variable únicamente permitió establecer diferencias entre tratamientos para Oligochaeta, al ser éste un grupo que incluye especies con grandes diferencias en tamaño corporal. Además, el análisis de Coinercia para esta variable no fue significativo lo cual indica que la co-estructura descrita por las variables ambientales y de biomasa es diferente a la descrita en cada análisis por separado (Tabla 9).

El análisis de IndVal determinó que 5 unidades taxonómicas y 10 morfoespecies estuvieron asociadas a los distintos usos del suelo. Sólo la Familia Curculionidae y dos especies, una larva de esta familia y un Staphylinidae, asociados todos a CN, presentaron valores de IndVal mayores de 70, es decir tuvieron alta especificidad y fidelidad, por lo que pueden ser considerados indicadores (Dufrêne y Legendre, 1997) (Tabla 10).

McGeoch *et al.* (2002) consideran que otras combinaciones de especificidad y

fideliad también pueden ser útiles. Las unidades taxonómicas u especies con valores intermedios de especificidad, denominadas detectoras, pueden ser útiles para el monitoreo de cambios ambientales porque tienen diferentes grados de preferencia en los distintos hábitats. Por lo tanto las variaciones relativas de su abundancia en las distintas unidades analizadas pueden estar indicando la dirección en la que están ocurriendo los cambios.

De acuerdo a estos criterios, las unidades taxonómicas y las especies que tuvieron IndVal significativo menor de 70 podrían ser consideradas detectoras (Tabla 10). Sin embargo, considerando su mayor facilidad de reconocimiento por no expertos, quedan propuestas como detectoras las unidades taxonómicas: Araneae, Carabidae, Scarabaeinae y Staphylinidae; y las especies *Anurogryllus muticus*; *Camponotus* sp.; Isopoda (sp1); Nematoda Mermithidae; Oligochaeta-Ocnerodrilidae (polihúmicas); Oligochaeta-Lumbricidae (anélicas); Scarabaeidae- *Philodiloenia bonariensis*.

5.2. Evaluación del efecto del pastoreo en campo natural, en relación a áreas sin pastoreo

En este experimento, a pesar de que las áreas asignadas a los tres tratamientos son contiguas, existieron diferencias importantes en el tipo de suelo entre la zona en que se encuentra ubicada la exclusión más antigua (EX19), donde el mismo es muy superficial y sus propiedades diferentes a los otros dos tratamientos (Anexo 17). Por lo tanto, para no confundir los efectos causados por las diferencias de las propiedades del suelo con aquellos resultantes del pastoreo, esta discusión se va centrar principalmente en los resultados obtenidos en EX9 y CN.

En estos dos tratamientos, la riqueza absoluta, la diversidad y la equitatividad fueron muy similares (Tabla 12), lo cual indica que el pastoreo no afectó a estos descriptores comunitarios. Asimismo, todos los grupos funcionales tuvieron en cada tratamiento la misma proporción de especies, siendo las detritívoras las predominantes (Figura 10). Estos resultados difieren de los reportados por Curry y Good (1992) y Morris (2000) en relación a la disminución de la diversidad de la macrofauna en praderas pastoreadas de Inglaterra. Según estos autores, el pastoreo es acompañado por una disminución de la diversidad de la fauna que habita el suelo, como consecuencia de la simplificación de la vegetación, de la desaparición de la capa de residuos y del pisoteo. Es posible que el pastoreo rotativo (14 días con descanso de 42) que se realiza en esta área experimental, no cause las alteraciones señaladas por dichos autores por no producir efectos tan acentuados en las propiedades del

suelo.

Sin embargo sólo el 32% de las especies colectadas en ambos tratamientos son comunes, lo cual indica que la composición específica de ambos es muy diferente.

De las tres variables evaluadas estadísticamente, al igual que en el experimento anterior, la riqueza y la densidad por unidad de superficie fueron las que discriminaron mejor a las comunidades.

El tratamiento EX9 fue el que tuvo los mayores registros de especies y de individuos totales, de los tres grupos funcionales, así como de las unidades taxonómicas Hymenoptera (herbívoros), Dictyoptera (detritívoros) y Carabidae (depredadores) (Figuras 9, 11 y 12; Anexos 10 y 11), lo cual sugiere que estas unidades taxonómicas prefieren ambientes poco perturbados y con mayor presencia de residuos. Resultados similares fueron observados por Andersen (2000; citado por Armbrrecht y Perfecto, 2003) y Schneider *et al.* (2004) para Hymenoptera y por Brohman *et al.* (1999) para Dictyoptera. Por otro lado Brose (2003) y Spence *et al.* (1996) (citados por Magura *et al.*, 2001) señalan que la presencia de Carabidae depende de la estructura del hábitat y también de la cantidad de presas disponibles.

El uso del suelo CN se caracterizó por presentar altos registros de riqueza y densidad del grupo funcional detritívoros, que en este tratamiento fue el grupo funcional predominante para las tres variables consideradas (riqueza, densidad y biomasa), debido principalmente a los valores obtenidos para Oligochaeta (Anexos 10 y 11).

Sin embargo es importante señalar que para esta unidad taxonómica no existieron diferencias en riqueza y densidad entre CN y EX9. En ambos tratamientos fueron encontrados dos grupos ecológicos, polihúmicos y mesohúmicos, siendo predominantes las primeras. Si bien los valores de densidad para el grupo ecológico polihúmicos fueron similares, la exclusión presentó mayor número de individuos de una especie mesohúmica que pertenece a la Familia Glossoscolecidae. Estos resultados señalan que si bien el pastoreo realizado de manera rotativa como en este experimento, 14 días con descansos de 42 días (Berretta *et al.*, 1998) no afecta al grupo ecológico polihúmicos, existen otras especies que sí son afectadas. Lobry de Bruyn (1993) encontró que el pisoteo por ganado tiene efectos negativos en la abundancia de algunas especies de Oligochaeta.

Los análisis de CoInercia que exploraron la relación entre las variables ambientales con la riqueza y densidad indicaron que la co-estructura descrita por los dos ejes de este análisis es próxima a las estructuras descritas en los análisis individuales (Tablas 16 y 17).

La composición de las comunidades de los tratamientos respondió a diferencias en las propiedades del suelo y en la cantidad y calidad de los residuos, como consecuencia de las diferencias en la vegetación provocadas por el pastoreo (Figuras 15 b y c; 16 b y c). A la exclusión estuvieron asociadas las especies que utilizan los residuos como refugio o fuente de energía, y al campo natural las especies relacionadas con las propiedades del suelo asociadas a la fertilidad.

Al igual que en el experimento anterior, la biomasa resultó ser una variable que no permitió caracterizar a las comunidades de los distintos usos del suelo. En este caso, sólo se registraron diferencias entre tratamientos para la biomasa total y del grupo funcional detritívoros; en ambos casos EX9 fue el uso del suelo que tuvo mayores registros para estas variables. Además, el análisis de CoInercia para esta variable no fue significativo, lo cual significa que la estructura descrita por cada análisis separado para variables ambientales y biomasa fue diferente a la descrita en el análisis de CoInercia (Tabla 18).

El análisis de IndVal para estos usos de la tierra indica que dos morfoespecies que estuvieron asociadas a EX9, Hymenoptera-*Pheloide* sp. y Oligochaeta- Glossoscolecidae (mesohúmica), tuvieron IndVal mayor de 70, por lo que son especies indicadoras (Dufrêne y Legendre, 1997) (Tabla 19). En este experimento no hubo unidades taxonómicas asociadas a los usos del suelo.

5.3. Discusión General

Al comparar entre sí los valores de densidad de las unidades taxonómicas obtenidos en ambos sitios de muestreo y éstos con los valores reportados para otras regiones del mundo, se observan importantes diferencias (Tabla 20). 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 este estudio, el primer factor de ordenación de las comunidades respondió a los tratamientos y el segundo factor al momento de muestreo, lo cual indica que a nivel local, el manejo y el tipo de vegetación tiene más importancia que las variaciones climáticas estacionales en la estructura de las comunidades.

Las comunidades de la macrofauna del suelo resultaron ser sensibles a los diferentes usos del suelo. En el caso del pastoreo rotativo, varió la composición de las comunidades y disminuyó la abundancia de los individuos. Sin embargo no hubo cambios en la riqueza absoluta, diversidad, equitatividad ni en la importancia relativa de los tres grupos

funcionales que componen a estas comunidades. Tal vez como consecuencia del pisoteo, el pastoreo parece afectar en mayor medida a las especies que desarrollan actividades sobre el suelo, como las hormigas (Hymenoptera) y cucarachas (Dictyoptera), mientras que se ven favorecidas especies asociadas a los excrementos frescos, como ciertas familias del Orden Coleoptera, en particular los Staphylinidae.

En los usos del suelo que involucran un reemplazo total de la cobertura de la vegetación, los cambios observados son más acentuados. Aún en aquellas prácticas culturales de menor intensidad, no sólo existe un cambio en la composición de especies de la macrofauna, sino también una modificación en la proporción de los grupos funcionales. En general, en aquellas prácticas culturales menos intensivas y que promueven la acumulación de residuos, se ven favorecidos los detritívoros, en particular las lombrices (Oligochaeta).

La dirección y magnitud de estos cambios debería ser evaluada en función de las posibles alteraciones de los principales procesos ecosistémicos (flujo de energía, ciclo de nutrientes, ciclo hidrológico, procesos de regulación biótica y sucesionales de vegetación) de modo de asegurar un efectivo manejo sustentable de los suelos de la pradera natural uruguaya.

Tabla. 20. Número de individuos/m² de distintas unidades taxonómicas y del total de la macrofauna registrados en distintos localidades y valores máximos obtenidos en este estudio.

	Unidad Taxonómica	Tipo de Vegetación	Localidad	Referencia	ind/m ²	Valores máximos de densidad (ind/m ²)	
						INIA Treinta y Tres UEPP	INIA Tacuarembó UE "Glencoe"
Herbívoros	Curculionidae	leguminosas forrajeras	Nueva Zelanda	Byers y Baker, 2000	240	40 (CN)	1 (CN)
	Elateridae	leguminosas forrajeras	Nueva Zelanda	Byers y Baker, 2000	180	4 (CN)	6 (EX9)
	Gastropoda	campo natural	Inglaterra	Curry 1987a	1-60	3 (MP)	1 (CN, EX9, EX19)
		sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	4		
	Hymenoptera	campo natural	Australia	Hutchinson y King, 1980	190	850 (CN)	310 (EX9)
		sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	600		
	Orthoptera	campo natural	Australia	Hutchinson y King, 1980	2	10 (MP)	4 (CN)
		sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	2-5		
	Scarabaeidae	cultivos y pasturas	Brasil	Brown y Oliveira, 2004	1-100	12 (CN)	4 (CN)
			Uruguay	Morey y Alzugaray, 1982			
México			Morón, 2001				
Detritívoros	Dictyoptera	campo natural	México	Villanueva <i>et al.</i> , 2003	0-32	2 (MP)	14 (EX9)
	Diplopoda	campo natural	Inglaterra	Curry, 1987a	100	0,4 (RL)	1 (CN, EX19)
		cultivos-siembra directa	Brasil	Brown <i>et al.</i> , 2001	12-72		
		sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	2		
	Isopoda	campo natural	Estados Unidos, Inglaterra	Curry, 1987a	500-1000	9 (MP)	3 (EX19)
		sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	12-20		
	Isoptera	sistemas agroforestales	Brasil	Luizão <i>et al.</i> , 2002	250-780	296 (MP)	14 (EX19)
	Oligochaeta	campo natural	Argentina	Clemente <i>et al.</i> , 2003	122	245 (CC)	197 (EX9)
		pasturas mejoradas	Argentina	Clemente <i>et al.</i> , 2003	490		
		pasturas tradicionales	Colombia	Décaens <i>et al.</i> , 2001	32-192		
pasturas mejoradas		Perú	Lavelle y Pashanasi, 1989	546			
pastizales		México	Villanueva <i>et al.</i> , 2003	16			
Depredadores	Araneae	campo natural	Estados Unidos, Canada	Curry 1987a	150	10 (CC)	4 (EX9, EX19)
		campo natural	Brasil	Villanueva <i>et al.</i> , 2003	80-27		
	Carabidae	bosques	Isla Boreal	Apigian y Wheelwright, 2000	1-50	28 (CC)	11 (EX19)
		siembra directa	Estados Unidos	House y Parmelee, 1985			
	Chilopoda	campo natural	Africa, Inglaterra	Curry 1987a	50-380	1 (CC y MP)	1 (EX19)
Staphylinidae	colza-trigo-cebada	Alemania	Kross y Schaefer, 1998	1-100	10 (CN)	4 (CN)	
Total	pasturas tradicionales	Colombia	Décaens <i>et al.</i> , 2001	698	980(CN)	350 (EX9)	
	pasturas mejoradas	Perú	Lavelle y Pashanasi, 1989	922			
	pastizales	México	Villanueva <i>et al.</i> , 2003	872			

CC= Cultivo continuo; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

Finalmente, resulta interesante comparar las comunidades del campo natural de ambas unidades experimentales, aunque hay que considerar que si bien ambos sitios de muestreo tienen similitudes con relación a la carga animal y al ingreso de insumos (ambos tratamientos no son fertilizados), presentan diferencias en cuanto a las especies vegetales presentes, a su origen (en INIA Treinta y Tres-UEPP es regenerado) y al manejo del pastoreo (en INIA Treinta y Tres-UEPP se pastorea 270 días y en INIA Tacuarembó UE"Glencoe" 90 días).

En ambos tratamientos los valores de densidad obtenidos de la unidad taxonómica Hymenoptera fueron bien diferentes. Mientras que en el experimento de INIA Treinta y Tres-UEPP se registró la mayor densidad respecto a los otros tratamientos; en INIA Tacuarembó UE"Glencoe" fue el tratamiento que presentó el menor número de individuos por unidad de superficie. A pesar de que esta unidad taxonómica ha sido utilizada como indicadora de los impactos causados por el pastoreo, la respuesta al mismo no es clara. Mientras que en algunos estudios ha sido negativa (Landsberg *et al.*, 1999; Nash *et al.*, 2001; Woinarski *et al.*, 2002; citados Schneider *et al.*, 2004); los resultados en otros trabajos no detectan respuesta o la misma no es consistente (Hoffmann 2000; Read y Andersen 2000; Bestelmeyer y Wiens 2001; citados por Schenider *et al.*, 2004). Por su parte, Schenider *et al.* (2004), encontraron que en la composición de las comunidades hay un fuerte efecto de la localidad y además que existen especies que prefieren sitios con pasturas simplificadas mientras que otras seleccionan ambientes poco modificados.

Por el contrario, los valores de riqueza y densidad del grupo funcional detritívoros fueron superiores en INIA Tacuarembó UE"Glencoe" debido a los resultados obtenidos para Oligochaeta (Anexos 2, 4, 8 y 10) probablemente como consecuencia de las mejores propiedades del suelo de este tratamiento (Anexos 14 y 15). Sin embargo también pueden haber influido las diferencias en el manejo del ganado.

Por último, en ambos tratamientos fueron colectados la mayor cantidad de individuos de la Familia Staphylinidae (Tablas 2 y 11), lo cual podría indicar que la presencia de esta unidad taxonómica puede estar asociada al campo natural. Bohac (1999) sugiere que Staphylinidae pueden ser buenos indicadores, pero que su utilidad puede estar limitada por las dificultades en la identificación y localización de los mismos.

6. Conclusiones

La riqueza, diversidad, equitatividad y predominio de los diferentes grupos funcionales de las comunidades de la macrofauna del suelo varió de acuerdo a la intensidad y frecuencia de perturbación y a la productividad de los usos del suelo considerados (cantidad y calidad de recursos).

Las prácticas de manejo que promueven la presencia de residuos en ausencia completa del laboreo conjuntamente a la diversificación espacial (pasturas mixtas) y temporal (rotaciones) de especies vegetales alojan comunidades que presentan mayor riqueza, diversidad, y equitatividad, con predominio del grupo funcional detritívoros.

El pastoreo con rumiantes es una perturbación que no altera la riqueza absoluta, la diversidad y equitatividad, pero sí la composición y abundancia de individuos por unidad de superficie. En condiciones de pastoreo rotativo, sólo son afectados los individuos que viven en la superficie del suelo, sin discriminar el grupo funcional.

De las tres variables consideradas en la descripción de las comunidades y en la exploración de las relaciones entre el hábitat y la macrofauna del suelo (riqueza, densidad y biomasa), la riqueza y la densidad fueron las que mejor reflejaron las diferencias de vegetación y manejo de los distintos usos del suelo. Por el contrario la biomasa no discriminó correctamente a las comunidades y sólo fue adecuada para resaltar diferencias entre los distintos grupos ecológicos de Oligochaeta.

El análisis de CoInercia demostró ser una herramienta útil para visualizar las relaciones entre la macrofauna del suelo y el hábitat. Permitted definir y comparar los ensamblajes biológicos y evaluar el efecto de las perturbaciones. En ambos experimentos el primer factor de ordenación respondió a la vegetación y al manejo y el segundo al momento de muestreo.

Los resultados obtenidos en el análisis de IndVal deben ser confirmados en los futuros estudios que se realicen en estas áreas experimentales, poniendo especial énfasis en la varianza del IndVal de las unidades taxonómicas o especies detectoras de manera de seleccionar las que presenten valores pequeños de este estimador.

Debido a su sensibilidad a las prácticas de manejo, la evaluación de la macrofauna del suelo conjuntamente con las propiedades del mismo, puede ser una herramienta de utilidad para evaluar la sustentabilidad de las innovaciones tecnológicas que se proponen para el manejo de suelos y cultivos.

7. Bibliografía

- Altieri, M. 1999. El agroecosistema: determinantes, recursos, procesos y sustentabilidad. In Altieri, M. 1999 (Ed.). Agroecología: Bases científicas para una agricultura sustentable. Montevideo, Nordan Comunidad. p. 47-70.
- Anderson, J.M. 1994. Functional attributes of biodiversity in land use systems. In Greenland, D.J.; Szabolcs, I. (Eds.). Proceedings of a Symposium held in Budapest, including the Second Workshop on the Ecological Foundations of Sustainable Agriculture. (WEFSA II). Wallingford, CAB International. p. 267-290.
- Anderson, J.M.; Ingram, J.S.I. 1993. Tropical soil biology and fertility. A handbook of methods. 2nd. Ed. Wallingford, CAB International. 221 p.
- Apigian, K; Wheelwright, N.T. 2000. Forest ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on a Boreal Island: habitat preferences and the effect of experimental removals. Canadian Entomologist 132: 627-634.
- Aquino, M.A. de; Merlim, A. de Oliveira; Correia, M.E.F.; Mercante, F.M. 2000. Diversidade da macrofauna do solo como indicadora de sistemas de plantio direto para a região oeste do Brasil. In Reunião Brasileira de Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas (24), Reunião Brasileira sobre Micorrizas (8), Simposio Brasileiro de Microbiologia do Solo (6), Reunião Brasileira de Biologia do Solo (3., 2000, Santa Maria, Rio Grande do Sul, BR). Fertbio 2000. Biodinâmica do solo. 1 disco compacto.
- Aragón, J. 2003. Guía de reconocimiento y manejo de plagas tempranas relacionadas a la siembra directa. Moliner, G. (Ed.). Buenos Aires, Agroediciones. 60 p.
- Armbrrecht, I.; Perfecto, I. 2003. Litter-twig dwelling ant species richness and predation potential within a forest fragment and neighboring coffee plantations of contrasting habitat quality in Mexico. Agriculture, Ecosystems and Environment 97:107-115.
- Azevedo, V.F. de; Lima, D.A. de; Correia, M.E.F; Aquino, A.M. de; Pereira dos Santos, H. 2000. Fauna de solo em diferentes sistemas de plantio e manejo no planalto medio do Rio Grande do Sul. In Reunião Brasileira de Fertilidade do Solo e Nutrição de Plantas (24), Reunião Brasileira sobre Micorrizas (8), Simposio Brasileiro de Microbiologia do Solo (6), Reunião Brasileira de Biologia do Solo (3., 2000, Santa Maria, Rio Grande do Sul, BR). Fertbio 2000. Biodinâmica do solo. 1 disco compacto.
- Baker, G.H. 1998. The ecology, management, and benefits of earthworms in agricultural soils, with particular reference to Southern Australia. In Edwards, C.A. (Ed.)

Earthworm ecology. Boca Raton, St. Lucie Press. p. 229-257.

- Bell, J.R.; Wheater, C.P.; Cullen, W.R. 2001. The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: a review. *Journal of Zoology* 255:377-387.

- Benito, N.; Pasini, A. 2002. Interference of agricultural systems on soil macrofauna. In International Technical Workshop on Biological Management of Soil Ecosystem for Sustainable Agriculture. Londrina, Embrapa Soja. FAO. Documentos/Embrapa Soja. no.182. p 90.

- Bentancourt, C.M.; Scatoni, I.B. 2001. Enemigos Naturales: Manual ilustrado para la agricultura y forestación. Montevideo, Ed. Agropecuaria Hemisferio Sur. Facultad de Agronomía. PREDEG. GTZ. 169 p.

- Berretta, E.J.; Risso, D.F.; Levratto, J.C.; Zamit, W.S. 1998. Mejoramiento de campo natural de basalto fertilizado con Nitrógeno y Fósforo. Montevideo, INIA. Serie Técnica no.102. p. 63-79.

- Blair, J.M.; Bohlen, P.J.; Freckman, D.W. 1996. Soil Invertebrates as indicators of soil quality. In Doran, J.W.; Jones, A.J. (Eds.). *Methods for Assessing Soil Quality Methods*. SSSA, Madison WI. Special Publication no. 49. p. 273-291.

- Bohac, J.1999. Staphylinid beetles as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 357-372.

- Bohlen, P.J; Parmelee, R.W.; McCartney, D.A.; Edwards, C.A. 1997. Earthworm effects on carbon and nitrogen dynamics of surface litter in corn agroecosystems. *Ecological Applications* 7:1341-1349.

- Borror, D.J.; White, R.E. 1970. A field guide to insects of America north of Mexico. Peterson Field Guides. Boston, New York, Houghton Mifflin Company. 404 p.

- Bromham, L.; Cardillo, M.; Bennett, A.F.; Elgar, M.A. 1999. Effects of stock grazing on the ground invertebrate fauna of woodlands remnants. *Australian Journal of Ecology* 24:199-207.

- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413.

- Brown, G.G.; Brandão, O.; Alberton, O.; Hungria, M.; da Silva, S.H.; Torres, E; Oliveira, L. 2002. Soil management and soil macrofauna communities at Embrapa soybean, Londrina, Brazil. In International Technical Workshop on Biological

- Brown, G.G.; Brandão, O.; Alberton, O.; Saridakis, G.P.; Benito, N.; Torres, E. 2004. Soil macroinvertebrates populations in various management systems in Paraná State, Brazil. In International Colloquium on Soil Zoology and Ecology (14., 2004, France). Session 7. Functional groups and valuation as indicators of soil fauna. p. 240.
- Brown, G.G.; Oliveira, L.J. 2004. White grubs as agricultural pest and as ecosystem engineers. In International Colloquium on Soil Zoology and Ecology (14., 2004, France). Session 4. Ecosystems engineering by soil fauna. p. 112.
- Brown, G.G.; Pasini, A.; Benito, N.P.; de Aquino, A.M.; Correia, M.E.F. 2001. Diversity and functional role of soil macrofauna communities in Brazilian no tillage agroecosystems: A preliminary analysis. Report presented in the “International Symposium on Managing Biodiversity in Agricultural Ecosystems”. Montreal, Canadá, 8-10 November, 2001. 20p.
- Buckerfield, J.C. 1993. Pastures in crops rotations enhance earthworm populations in southern Australia. In International Grassland Congress (17., 1993, Palmerston North, Hamilton, Lincoln, N.Z.; Rockhampton, Au) Proceedings [s.l.], NZGA. p. 942-944.
- Byers, R.A.; Baker, G.M. 2000. Soil dwelling macro-invertebrates in intensively grazed dairy pastures in Pennsylvania, New York and Vermont. *Grass and Forage Science* 55:253-270.
- Clapperton, J. 2000. Creating healthy productive soil. In Congreso Nacional de AAPRESID (8., Mar del Plata, Argentina). p. 35-40.
- Clemente, N.L.; López, A.N.; Vincini, A.M.; Castillo, H.A.A.; Carmona, D.M.; Manetti, P.L.; San Marino, S. 2003. Abundancia de megadrilos (Annelida: Oligochaeta) en diferentes sistemas de producción. *Ciencia del Suelo* 21:35-43.
- 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. 33 p.
- Cuendet, G. 1984. A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham Woods, Oxford. *Pedobiologia* 26: 421-439.
- 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. 1987c. The invertebrate fauna of grassland and its influence on productivity. III. Effects on soil fertility and plant growth. *Grass and Forage Science* 42 (4) 325-341.

- Curry, J.P.; Good, J.A. 1992. Soil faunal degradation and restoration. *Advances in Soil Science* 17: 171-215.

- Decaens, T.; Lavelle, P.; Jiménez, J.J.; Escobar, G.; Rippstein, G.; Schneidmadl, J.; Sanz, J.I.; Hoyos, P.; Thomas, R. J. 2001. Impact of land management on soil macrofauna in the eastern plains of Colombia. In Jiménez, J.J.; Thomas, R. J. U. (Eds.). *Nature's Plow: Soil macroinvertebrate communities in the Neotropical savannas of Colombia*. Cali, CIAT. Publicación CIAT no. 324. p. 19-41.

- Dennis, P; Doering, J.; Stockan, J.A.; Jones, J.R.; Rees, M.E.; Vale, J.E.; Sibbald, A.R. 2004. Consequences for biodiversity of reducing inputs to upland temperate pastures: effects on beetles (Coleoptera) of cessation of nitrogen fertilizer application and reductions in stocking rates of sheep. *Grass and Forage Science* 59:121-135.

- Dolédec, S.; Chessel, D. 1994. Co-Inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31:277-294.

- Doran, J.W.; Safley, M. 1997. Defining and assessing soil health and sustainable productivity. In Pankhurst, C.E.; Doube, B.M.; Gupta, V.V.S.R. (Eds.). *Biological indicators of soil health*. Wallingford, CAB International. p. 1-28.

- Doran, J.W.; Sarrantonio, M.; Liebiger, M. 1996. Soil health and sustainability. *Advances in Agronomy* 56: 1-54.

- Dubs, F.; Lavelle, P.; Brennan, A; Eggleton, P.; Haimi, J.; Ivits, E; Jones, D.; Keating, A.; Moreno, A.G.; Scheidegger, C.; Sousa, P.; Szel, G.; Watt, A. 2004. Soil macrofauna response to soil, habitat and landscape features of land use intensification: an European gradient study. In *International Colloquium on Soil Zoology and Ecology*. (14., 2004, France). Session 7. Functional groups and valuation as indicators of soil fauna. p. 252.

- Dufrene, M.; Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.

- Edwards, C.A.; Bohlen, P.J.; Linden, D.R.; Subler, S. 1995. Earthworms in agroecosystems. In Hendrix, P.F. (Ed.). *Earthworm ecology and biogeography in North*

America. Boca Raton, Lewis Publishers. p. 185-213.

- 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.

- Elliot, L.F. 1997. Soil biodiversity and grass cropping systems. In *International Grassland Congress* (18., 1997, Canada). Session12- Biodiversity. p. 241- 248.

- FAO, 2001. Soil Biodiversity: What is it? Soil Biodiversity: Portal. Land and Water (AGL). <http://www.fao.org/ag/AGL/agll/soilbiod/soilbtxt.htm>.

- FAO, 2002. Soil biodiversity and sustainable agriculture. In *International Technical Workshop on Biological Management of Soil Ecosystems for Sustainable Agriculture* . Londrina, Embrapa Soja. FAO. Documentos/ Embrapa Soja. no.182. p. 1-68.

- Feijoo, A.; Knapp, E.B.; Lavelle, P.; Moreno, A.G. 2001. Quantifying soil macrofauna in Colombian watershed. In Jiménez, J.J.; Thomas, R. J. U (Eds.). *Nature's Plow: Soil macroinvertebrate communities in the neotropical savannas of Colombia*. Cali, CIAT. Publicación CIAT no. 324. p. 42-48.

- Fraser, P.M.; Haynes, R.J.; Williams, P.H. 1994. Effects of pasture improvement and intensive cultivation on microbial biomass, enzyme activities, and composition and size of earthworm populations. *Biol. Fertil. Soils* 17:185-190.

- Gassen, D.N.; Gassen, F.R. 1996. *Plantio direto o caminho do futuro*. Passo Fundo, Aldeia Sul. 207 p.

- González, G.; Ley, R.E.; Schmidt, S.K.; Zou, X.; Seastedt, T.R. 2001. Soil ecological interactions comparisons between tropical and subalpine forests. *Oecologia* 128:549-556.

- Guimarães, M.F.; Pasini, A.; Benito, N.P. 2002. Soil macrofauna in a 24-year old no-tillage system in Paraná, Brazil. In *International Technical Workshop on Biological Management of Soil Ecosystems for Sustainable Agriculture*. Londrina, Embrapa Soja. FAO. Documentos/ Embrapa Soja. no.182. p. 86.

- Hendricks, D. M. 1985. Animals and Soil in Arizona. In Hendricks, D.M. (Ed.) *Arizona Soils*. Tucson, University of Arizona. Editor Haney, R.A. Jr. p. 55-62.

- Hill, S.B. 2002. Soil fauna and agriculture: past findings and future priorities. EAP Publication 25. 8p. <http://eap.mcgill.ca/Publications/EAP25.htm>.

- Hölldobler, B.; Wilson, E.O. 1990. *The Ants*. Cambridge, University Press. 732 p.

- House, G.J; Parmelee, R.W. 1985. Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no tillage agroecosystems. *Soil and Tillage Research* 5:351-360.

- Hutchinson, K.J.; King, K.L. 1980. The effects of sheep stocking level on invertebrate abundance, biomass and energy utilization in a temperate, sown grassland. *Journal of Applied Ecology* 17:369-387.
- Ilmarinen, K.; Mikola, J.; Vesterberg, M. 2004. Do mammalian grazers affect plant growth and plant quality via long term soil feedbacks? **In** International Colloquium on Soil Zoology and EEcology. (14., 2004, France) Sessions 5, poster contributions. p. 164.
- Joshi, J.; Otway, S.J.; Koricheva, J; Pfisterer, A.B.; Alpehi, J.; Roy, B.A; Scherer-Lorenzen, M.; Schmid, B.; Spehn, E.; Hector, A. 2004. Bottom-up effects and feedbacks in simple and diverse experimental grassland communities. *Ecological Studies* 173:115-134.
- Krooss, S; Schaefer, M. 1998. The effect of different farming system on epigeic arthropods a five-year study on the rove beetle fauna (Coleoptera: Staphylinidae) on winter wheat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 69:121-134.
- Lavelle, P. 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research* 17:441-450.
- Lavelle, P.; Fragoso, C. 2000. The IBOY-Macrofauna project. Report of an international workshop held at Bondy (France) 19-23 June 2000. IRD, Bondy, France. <http://www.bondy.ird.fr/lest/iboy/workshop-report.pdf>
- Lavelle, P.; Pashanasi, B. 1989. Soil fauna and land management in Peruvian Amazonia. *Pedobiologia* 33:283-291.
- Lavelle, P.; Spain, A.V. 2001. *Soil Ecology*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 654 p.
- Lee, K.E. 1985. *Earthworms: their ecology and relationships with soils and land use*. New York, Academic Press. 411 p.
- Linden, D.R.; Hendrix, P.F.; Coleman, D.C.; van Vilet, P.C.J. 1994. Faunal indicators of soil quality. In Doran, J.W.; Jones, A.J. (Eds.). *Defining soil quality for a sustainable Environment*. SSSA. Special Publication no. 35. p. 91-106.
- Lobry de Bruyn, L. A. 1993. The changes in earthworms numbers and soil structure with the advent of summer irrigation in dairy pastures. In R. Prestidge (Ed.). *Australasian Conference on Grassland Invertebrate Ecology* (6., 1993, Hamilton, NZ) Proceedings. Hamilton, AgResearch. p. 114-121.
- Luizão, R.C.C.; Barros, E.; Luizão, F.J.; Alfaia, S.S. 2002. Soil biota and nutrient dynamics through litterfall in agroforestry system in Rondônia, Amazônia, Brasil. In *International Technical Workshop on Biological Management of Soil Ecosystem for Sustainable Agriculture*. Londrina, Embrapa Soja. FAO. Documentos/ Embrapa Soja.

no.182. p. 93-97.

- Magura, T.; Tóthmérész, B.; Molnár, T. 2001. Edge effect on carabid assemblages along forest-grass transects. *Web Ecology* 2:7-13.

- Masters, G.J. 2004. Belowground herbivores and ecosystem processes. *Ecological Studies* 173:93-112.

- McCune, B.; Mefford, M.J. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 4.0.

- McGeoch, M.A.; Chown, S.L. 1998. Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution* 13(2): 46-47.

- McGeoch, M.A.; Van Rensburg, B.J.; Botes, A. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39:661-672.

- Menezes, A. O.; Pasini, A. 2001. Perspectivas para o uso do controle biológico por parasitóides e predadores no manejo de pragas de solo. In *Reunião Sul-Brasileira sobre Pragas de Solo*. (8., 2001, Londrina, Brasil) p. 115-132.

- Moore, J.C.; Berlow, E.L.; Coleman, D.C.; Ruitter, 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.

- Morey, C.S.; Alzugaray, R. 1982. Biología y comportamiento de *Diloboderus abderus* (Sturm) (Coleoptera: Scarabidae). M.G.A.P.; D.S.V. Boletín Técnico, n. 5. 42 p.

- Morón, M.A. 2001. Los insectos como reguladores del suelo en los agroecosistemas. In *Reunião Sul-Brasileira sobre Pragas de Solo*. (8., 2001, Londrina, Brasil). p. 45-57.

- Morón, A.; Sawchick, J. 2002. Soil quality indicators in a long-term crop-pasture rotation experiment in Uruguay. In CD-ROM 17th World Congress of Soil Science, Symposium n°32, Paper 1327. Thailand. 11 p.

- Morris, M.G. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95:129-142.

- Pankhurst, C.E. 1997. Biodiversity of soil organisms as an indicator of soil health. In Pankhurst, C.E.; Doube, B.M.; Gupta, V.V.S.R. (Eds.). *Biological indicators of soil health*. Wallingford, CAB International. p. 297-324.

- Pankhurst, C.E.; Lynch, J.M. 1994. The role of soil biota in sustainable agriculture.

In Pankhurst, C.E.; Doube, B.M.; Gupta, V.V.R.S.; Grace, P.R. (Eds.). Soil biota: Management in Sustainable Farming Systems. Melbourne, CSIRO. p. 3-9.

- Price, W.P. 1988. An overview of organismal interactions in ecosystems in evolutionary and ecological time. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 2:269-377.

- Purvis, G.; Curry, J.P. 1980. Successional changes in the arthropod fauna of a new lay pasture established on previously cultivated arable land. *Journal of Applied Ecology* 17: 309-321.

- R Development Core Team. 2004. 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>.

- Robertson, L.N.; Kettle, B.A.; Simpson, G.B. 1994. The influence of tillage practices on soil macrofauna in a semiarid agro ecosystem in northeastern Australia. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 48:149-156.

- Root, R.B. 1973. Organization of a plant arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.

- Ruz Jerez, E.; Ball, P.R.; Tillman, R.W. 1988. The role of earthworms in nitrogen release from herbage residues. In Jenkinson, D.S.; Smith, K.A. (Eds.). *Nitrogen Efficiency in Agricultural Soils*. London and New York, Elsevier Applied Science. p. 355-370.

- 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.

- SAS Institute Inc. 1999. *SAS/STAT User's Guide, Version 8*, Cary NC: SAS Institute Inc.

- Schädler, M.; Jung, G.; Auge, H.; Brandl, R. 2003. Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos* 103:121-132.

- Schneider, K. E.; Clay, R. E.; Andersen, A. N.; Hannah, D.; Thurgate, N. 2004. Ant community responses to pastoral management in central Queensland. www.library.unisa.edu.au/adt-root/uploads/approved/adt-SUSA-11112004-102459/public/07Chapter6.pdf.

- Seastedt, T.R.; Ramundo, R.A.; Hayes, D.C. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: Empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51:243-248.

- Siemann, E. 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070.
- Sparling, G.P. 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators of soil health. In Pankhurst, C.E.; Doube, B.M.; Gupta, V.V.S.R. (Eds.). *Biological indicators of soil health*. Wallingford, CAB International. p. 97-119.
- StatSoft, Inc. (2001). *STATISTICA* (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Stinner, B.R.; House, G. J. 1990. Arthropods and other invertebrates in conservation-tillage agriculture. *Annual Review of Entomology* 35:299-318.
- Terra, J.A.; García Préchac, F. 2001. Siembra directa y rotaciones forrajeras en las lomadas del este: Síntesis 1995 – 2000. Montevideo, INIA. Serie técnica no.125. 100 p.
- 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.
- Tian, G.; Brussaard, L.; Kang, B.T. 1993. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: effects on soil fauna. *Soil Biology and Biochemistry* 25:731-737.
- Van den Bosch, R.; Telford, A.D. 1964. Environmental modification and biological control. In DeBach, P. (Ed.). *Biological control of insect pest and weeds*. London, Chapman and Hall. p. 459-488.
- Van Soest, P.J. 1982. *Nutritional Ecology of the ruminant*. 2th Ed. Corvallis, O & B Books. 374 p.
- Verhoef, H.; Van Selm, A.J. 1983. Distribution and population dynamics of *Collembola* in relation to soil moisture. *Holarctic Ecology* 6:387:394.
- Villalobos, F.J.; Lavelle, P. 1990. The soil Coleoptera community of a tropical grassland from Laguna Verde, Veracruz (Mexico). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 27:73-96.
- Villanueva, M.C.; Zuñiga, F.B.; Tabla, V.P.; Brown, G. 2003. Diversidad de macroinvertebrados del suelo en sistemas de producción de forraje. In *Anais do Workshop o Uso da Macrofauna Edáfica na Agricultura do Século XXI: a Importância dos Engenheiros do Solo*. Londrina, Embrapa Soja-Instituto de Ecologia, A.C. Documentos/Embrapa Soja no. 224. p. 87-116.
- Wardle, D.A. 1995. Impacts of disturbance on detritus food webs in agroecosystems of contrasting tillage and weed management practices. *Advances in Ecological Research* 26:105:185.

- Wardle, D.A.; Bardgett, R.D. 2004. Indirect effects of invertebrate herbivory on the decomposer subsystem. *Ecological Studies* 173: 53:69.
- White, R.E. 1983. A field guide to the beetles of North America. Peterson Field Guides. Boston, New York, Houghton Mifflin Company. 368 p.
- Yeates, G.W.; Sheperd, T.G.; Francis, G.S. 1998. Contrasting response to cropping of populations of earthworms and predacious nematodes in four soils. *Soil and Tillage Research* 48:255-264.
- Zerbino, M.S.; Morón, A. 2003. Macrofauna del suelo y su relación con propiedades físicas y químicas en rotaciones cultivo-pastura. In Morón, A.; Díaz, R. (Eds. técnicos). Simposio “40 años de rotaciones agrícolas – ganaderas”. Montevideo, INIA. Serie Técnica no. 134. p. 45-53.

8. Anexos

Anexo 1. Estadístico de Máxima Verosimilitud y Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies, de individuos y biomasa por unidad de superficie de los grupos funcionales (INIA Treinta y Tres - UEPP).

riqueza*	Grupos Funcionales	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
abril	Herbívoros	1,13b	0,77c	1,26b	1,07b	2,53a
	Detritívoros	1,48bc	1,26c	1,69b	2,46a	1,34bc
	Depredadores	2,4a	1,25b	1,25b	0,93b	1,01b
	TOTAL	5,01a	3,28b	4,2a	4,46a	4,88a
setiembre	Herbívoros	1,2b	0,82c	1,48b	1,47b	2,81a
	Detritívoros	1,73c	2,09bc	2,41b	3,73a	2,07bc
	Depredadores	2,2a	1,48ab	1,27b	2a	0,73c
	TOTAL	5,13b	4,39b	4,42b	7,2a	5,61b

densidad*	Grupos Funcionales	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
abril	Herbívoros	21,33bc	18,67c	54,75b	26,67bc	923,73a
	Detritívoros	134,4b	93,08c	79,29c	395,73a	39,47d
	Depredadores	49,07a	25,34b	27,2b	19,19b	18,14b
	TOTAL	204,8c	137,09d	161,24c	441,59b	981,34a
setiembre	Herbívoros	19,21b	31,99b	49,07b	35,19b	85,33a
	Detritívoros	253,53a	213,87bc	196,8c	237,87ab	136,54d
	Depredadores	41,61a	30,13b	25,42b	43,74a	13,87c
	TOTAL	314,35a	275,99a	271,29a	316,8a	235,74a

biomasa**	Grupos Funcionales	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
abril	Herbívoros	0,7951bc	0,5536c	0,7233b	0,5845b	1,9878a
	Detritívoros	0,5997b	4,1354b	3,2409b	9,0125a	0,4713c
	Depredadores	0,3519a	0,2867a	0,1828ab	0,1688ab	0,052b
	TOTAL	1,7467	4,9757	4,147	9,7658	2,5111
setiembre	Herbívoros	0,6057bc	0,3327c	1,1068b	0,9356b	4,1433a
	Detritívoros	3,0718b	3,933b	2,9145b	9,5455a	2,6637b
	Depredadores	0,268a	0,1495ab	0,1296bc	0,3125a	0,0788c
	TOTAL	3,9455	4,4152	4,1509	10,7936	6,8858

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

** Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes $P=0,05$ para los contrastes de las medias de los usos de la tierra basado en la prueba F.

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

Anexo 2. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Treinta y Tres - UEPP).

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
G.L.		12	1	12
Unidades Taxonómicas		χ^2		
Herbívoros	Chrysomelidae	24,26*	0.18	9.74
	Curculionidae	108,90***	4,1*	15.47
	Elateridae	24,20*	3,94*	10.58
	Gastropoda	4,48	0,69	1,39
	Homoptera	0.84	0.03	2.47
	Hymenoptera	52,55***	0.03	25,78*
	Orthoptera	21,36*	2.6	6.38
	Scarabaeidae	40,82***	0.54	5.8
	Total	129,49***	1,94	15,07
Detritívoros	Dictyoptera	6.36	0.34	5.92
	Diplopoda	4.55	0.03	0.73
	Diptera	1.33	0,05	5,16
	Enchytraeidae	4.69	0,05	1,57
	Isopoda	42,28***	0	14.78
	Isoptera	10.8	0	3.49
	Oligochaeta	60,75***	16,37***	7.95
	Scarabaeinae	62,26***	2.61	16.91
	Tenebrionidae	9.21	7.99	5.4
Total	39,95***	69,78***	50,58***	
Depredadores	Araneae	24,11**	0,02	18,32
	Carabidae	44,90***	1.29	44,90***
	Chilopoda	4,73	0,5	7,8
	Hemiptera	19,13	1,02	9,88
	Nematoda Mermithidae	18,70	8,15**	12,55
	Staphylinidae	27,76**	0,23	8,79
	Total	40,81***	3,13	39,04***
Total	79,11***	37,02***	36,15**	

* $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,05$

** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,01$

*** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,0001$

Anexo 3. Número de morfoespecies presentes en 0,0625 m² en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Treinta y Tres-UEPP).

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	0,13ab	0,08c	0,18bc	0,07bc	0,47a
	Curculionidae	0,07bc	0d	0,07cd	0,33b	0,93a
	Elateridae	0,07ab	0,02b	0,09ab	0,07ab	0,13a
	Gastropoda	0a	0a	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	0,02a	0a	0a	0a
	Hymenoptera	0,53a	0,22b	0,43ab	0,13b	0,33ab
	Orthoptera	0,2a	0,3a	0,27a	0,27a	0,2a
	Scarabaeidae	0,13bc	0,13c	0,22b	0,2b	0,47a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0,02a	0,06a	0,07a	0a
	Diplopoda	0a	0a	0,02a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,01a	0a	0a
	Enchytraeidae	0,07a	0a	0,02a	0a	0,07a
	Isopoda	0,07b	0,22b	0,28b	0,2a	0,07b
	Isoptera	0a	0a	0,01a	0,13a	0,13a
	Oligochaeta	1,27b	0,98b	1,09b	1,53a	0,6c
	Scarabaeinae	0,07b	0,02b	0,19b	0,4a	0,47a
Tenebrionidae	0a	0,02a	0,01a	0,13a	0a	
Depredadores	Araneae	0,4a	0,18b	0,29ab	0,2b	0,07b
	Carabidae	1,33a	0,8bc	0,67b	0,67b	0,2c
	Chilopoda	0a	0,02a	0,03a	0a	0a
	Hemiptera	0,07a	0,03a	0,09a	0,07a	0,2a
	Nematoda Mermithidae	0,47a	0,22a	0,11a	0,07a	0,07a
	Staphylinidae	0,13b	0c	0,07bc	0c	0,47a

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	0,2ab	0,05c	0,08bc	0,2bc	0,27a
	Curculionidae	0,27bc	0,15d	0,26cd	0,13b	1,2a
	Elateridae	0,07ab	0,2b	0,16ab	0,13ab	0,27a
	Gastropoda	0a	0a	0a	0,2a	0a
	Homoptera	0,07a	0a	0,01a	0a	0a
	Hymenoptera	0,2a	0,18a	0,46a	0,4a	0,27a
	Orthoptera	0,13a	0,17a	0,2a	0,33a	0,27a
	Scarabaeidae	0,2bc	0,07c	0,31b	0,27b	0,53a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0a	0a	0,13a	0,07a
	Diplopoda	0a	0a	0,01a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,01a	0,2a	0,13a
	Enchytraeidae	0a	0a	0a	0a	0,07a
	Isopoda	0,07b	0,22b	0,14b	0,47a	0b
	Isoptera	0a	0a	0,03a	0,07a	0a
	Oligochaeta	1,33b	1,47b	1,79b	2,2a	0,87c
	Scarabaeinae	0,2b	0,35b	0,31b	0,53a	0,93a
Tenebrionidae	0,13a	0,05a	0,12a	0,13a	0a	
Depredadores	Araneae	0,6a	0,38b	0,18ab	0,27b	0b
	Carabidae	1,2a	0,63b	0,6bc	1,2a	0,33c
	Chilopoda	0a	0,03a	0,05a	0a	0a
	Hemiptera	0a	0,08a	0,07a	0a	0,07a
	Nematoda Mermithidae	0,27a	0,3a	0,3a	0,4a	0,07a
	Staphylinidae	0,07b	0,05c	0,08bc	0,07c	0,27a

Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes P=0,05 para los contrastes de las medias de los usos de la tierra basado en el estadístico de máxima verosimilitud.

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

Anexo 4. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de individuos por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Treinta y Tres - UEPP).

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
		12	1	12
G.L.		12	1	12
Unidades Taxonómicas		χ^2		
Herbívoros	Chrysomelidae	106,08***	0,62	37,93**
	Curculionidae	282,46***	4,5*	22,76*
	Elateridae	26,38**	4,29*	10,92
	Gastropoda	0,6	0	2,01
	Homoptera	3,56	0,15	2,47
	Hymenoptera	86,71***	0,38	45,01***
	Orthoptera	30,73**	5,05*	8,61
	Scarabaeidae	103,63***	0,16	10,05
	Dictyoptera	6,36	0,34	5,92
	Diplopoda	4,55	0,03	0,73
Detritívoros	Diptera	1,68	0,46	5,31
	Enchytraeidae	1,11	0,33	2,12
	Isopoda	99,70***	0,53	35,68**
	Isoptera	100,78***	0	26,29**
	Oligochaeta	239,15***	53,19***	67,28***
	Scarabaeinae	98,19***	4,31*	23,02*
	Tenebrionidae	12,28	4,29*	4,64
Depredadores	Araneae	26,32**	0,3	19,44
	Carabidae	53,28***	0,8	43,60***
	Chilopoda	4,73	0,5	7,86
	Hemiptera	21,36**	1,19	13,96
	Nematoda Mermithidae	29,88**	12,16**	12,98
	Staphylinidae	38,34***	0,16	12,88

* $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,05$

** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,01$

*** $\text{Pr} > \chi^2 \leq 0,0001$

Anexo 5. Número de individuos/m² en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Treinta y Tres-UEPP).

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	2,13b	1,33b	8,71b	1,07b	22,4a
	Curculionidae	1,07c	0c	1,24c	7,47b	35,2a
	Elateridae	1,07ab	0,27b	1,42ab	1,07ab	2,13a
	Gastropoda	0a	0a	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	0,27a	0a	0a	0a
	Hymenoptera	10,67bc	8,8d	31,29b	3,2cd	850,13a
	Orthoptera	4,27ab	5,6b	5,87ab	9,6a	3,2ab
	Scarabaeidae	2,13bc	2,4c	6,22b	4,27b	10,67a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0,27a	0,89a	1,07a	0a
	Diplopoda	0a	0a	0,36a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,18a	0a	0a
	Enchytraeidae	1,07a	0a	0,53a	0a	1,07a
	Isopoda	2,13a	5,07a	7,11a	5,33a	1,07a
	Isoptera	0c	0c	0,18c	296,53a	5,33b
	Oligochaeta	130,13a	87,2b	59,73b	83,2ab	17,07c
	Scarabaeinae	1,07bc	0,27c	10,13b	7,47ab	14,93a
Tenebrionidae	0a	0,27a	0,18a	2,13a	0a	
Depredadores	Araneae	7,47a	3,47b	5,33b	3,2b	1,07c
	Carabidae	27,73a	17,07bc	15,64b	11,73b	3,2c
	Chilopoda	0a	0,27a	0,53a	0a	0a
	Hemiptera	1,07a	0,8a	1,96a	2,13a	3,2a
	Nematoda Mermithidae	10,67a	3,73b	1,96bc	2,13bc	1,07c
	Staphylinidae	2,13b	0b	1,78b	0b	9,6a

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	3,2bc	0,8c	1,6c	5,33b	18,13a
	Curculionidae	4,27b	2,4b	5,51b	3,2b	40,53a
	Elateridae	1,07ab	3,2b	3,2ab	2,13ab	4,27a
	Gastropoda	0a	0a	0a	3,2a	0a
	Homoptera	1,07ab	0a	0,18a	0a	0a
	Hymenoptera	3,2b	21,33a	26,49a	10,67ab	6,4a
	Orthoptera	2,13ab	2,93b	4,09ab	5,33a	4,27ab
	Scarabaeidae	4,27bc	1,33c	8,00b	5,33b	11,73a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0a	0a	2,13a	1,07a
	Diplopoda	0a	0a	0,18a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,36a	3,2a	3,2a
	Enchytraeidae	0a	0a	0a	0a	1,07a
	Isopoda	2,13ab	6,67ab	8,71ab	12,8a	0b
	Isoptera	0b	0b	16,18a	10,67a	0b
	Oligochaeta	245a	184,53b	150,22b	181,33a	86,4b
	Scarabaeinae	4,27b	21,87ab	19,02b	23,47a	44,8a
Tenebrionidae	2,13a	0,8a	2,13a	4,27a	0a	
Depredadores	Araneae	9,6a	6,67b	3,2b	4,27b	0c
	Carabidae	20,27ab	15,47bc	11,2c	28,8a	6,4c
	Chilopoda	1,07a	0,53a	0,89a	1,07a	0a
	Hemiptera	0a	1,33a	1,6a	0a	1,07a
	Nematoda Mermithidae	9,6a	5,33b	7,11bc	6,4bc	1,07c
	Staphylinidae	1,07b	0,8b	1,42b	3,2b	5,33a

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

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

Anexo 6. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Treinta y Tres - UEPP).

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
G.L.		12	1	12
Unidades Taxonómicas		F		
Herbívoros	Chrysomelidae	3,52**	0,68	1,80
	Curculionidae	13,26***	10,05**	2,72**
	Elateridae	6,09***	2,35	3,43**
	Gastropoda	1,66	1,66	1,66
	Homoptera	1	1	1
	Hymenoptera	2,15*	0,5	1
	Orthoptera	1,14	2,92	0,49
	Scarabaeidae	4,38***	3,16	0,99
Detritívoros	Dictyoptera	1,58	3,66	1,54
	Diplopoda	1,55	0,28	0,21
	Diptera	1,31	4,56	1,41
	Enchytraeidae	0,72	2,48	0,72
	Isopoda	3,78**	0,43	2,81**
	Isoptera	2,11**	0,11	1,15
	Oligochaeta	6,19***	13,17**	1,98*
	Scarabaeinae	4,08***	8,35**	2,49
Tenebrionidae	0,84	9,46**	0,81	
Depredadores	Araneae	2,21*	3,62	1,74
	Carabidae	2,76**	1,18	1,99*
	Chilopoda	0,71	0,24	1,04
	Hemiptera	0,76	0,21	0,93
	Nematoda Mermithidae	1,34	2,74	0,8
	Staphylinidae	3,19**	0,12	1,09

* Pr >F ≤ 0,05
 ** Pr >F ≤ 0,01
 *** Pr >F ≤ 0,0001

Anexo 7. Biomasa seca (g/m²) en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Treinta y Tres-UEPP).

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	0,0012bc	0,0022c	0,0271b	0,0026bc	0,0491a
	Curculionidae	0,0157bc	0c	0,0047c	0,0229b	0,2172a
	Elateridae	0,0011ab	0,0018b	0,0097a	0,0020ab	0,0066b
	Gastropoda	0a	0a	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	0a	0a	0a	0a
	Hymenoptera	0,0023b	0,0047ab	0,0125ab	0,0001ab	0,1668a
	Orthoptera	0,6864a	0,2818a	0,2671a	0,3191a	0,1010a
	Scarabaeidae	0,0884bc	0,2631c	0,4022b	0,2378b	1,4471a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0,0036a	0,0092a	0,0053a	0a
	Diplopoda	0a	0a	0,002a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,0006a	0a	0a
	Enchytraeidae	0	0	0	0	0
	Isopoda	0,0044a	0,0193a	0,0415a	0,0148a	0,0032a
	Isoptera	0b	0b	0,0003b	0,3389a	0,0041b
	Oligochaeta	0,5411bc	4,1113b	3,1326b	8,6215a	0,3178c
	Scarabaeinae	0,0542ab	0,0009b	0,0545a	0,0258a	0,1462a
Tenebrionidae	0a	0,0003a	0,0002a	0,0062a	0a	
Depredadores	Araneae	0,0073ab	0,0091b	0,0111bc	0,054a	0c
	Carabidae	0,3290a	0,2627a	0,1476a	0,0694ab	0,0110b
	Chilopoda	0a	0a	0,0005a	0a	0a
	Hemiptera	0a	0,0078a	0,0176a	0,0409a	0,0308a
	Nematoda Mermithidae	0,0156a	0,0071a	0,0050a	0,0045a	0,0032a
	Staphylinidae	0b	0c	0,0010b	0bc	0,0070a

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo				
		CC	RC	RL	MP	CN
Herbívoros	Chrysomelidae	0,0049bc	0,0019c	0,0052b	0,0182bc	0,0471a
	Curculionidae	0,0202bc	0,0086c	0,0905b	0,0093bc	0,2362a
	Elateridae	0,0020b	0,0075ab	0,0061ab	0,0012ab	0,0157a
	Gastropoda	0a	0a	0a	0,0634a	0a
	Homoptera	0a	0a	0,0002a	0a	0a
	Hymenoptera	0,0005b	0,0172ab	0,0279ab	0,0317ab	0,0071a
	Orthoptera	0,0693a	0,1385a	0,2795a	0,2055a	0,0662a
	Scarabaeidae	0,5088bc	0,1590c	0,6974b	0,6063b	3,7710a
Detritívoros	Dictyoptera	0a	0a	0a	0,016a	0,0016a
	Diplopoda	0a	0a	0,001a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0,0313a	0,0064a	0,0518a
	Enchytraeidae	0a	0a	0a	0a	0a
	Isopoda	0,0256bc	0,0311b	0,0284bc	0,109a	0c
	Isoptera	0b	0b	0,0162b	0,0116a	0b
	Oligochaeta	3,0230ab	3,8630b	2,7489b	9,2974a	2,2969b
	Scarabaeinae	0,0107b	0,0371ab	0,0824ab	0,096b	0,3134a
Tenebrionidae	0,0125a	0,0018a	0,0063a	0,0091a	0a	
Depredadores	Araneae	0,0366ab	0,0384b	0,0104bc	0,0436a	0b
	Carabidae	0,1988a	0,0886ab	0,0874b	0,2665a	0,0606b
	Chilopoda	0,0001a	0,0002a	0,0006a	0,0001a	0a
	Hemiptera	0a	0,0115a	0,0145a	0a	0,0125a
	Nematoda Mermithidae	0,0325a	0,0108a	0,0148a	0,0016a	0,0022a
	Staphylinidae	0b	0c	0,0019b	0,0007bc	0,0035a

Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes P=0,05 para los contrastes de las medias de los usos de la tierra basado en la prueba F.

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

Anexo 8. Estadístico de Máxima Verosimilitud y Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies, de individuos y biomasa por unidad de superficie de los grupos funcionales (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

riqueza**	Grupos Funcionales	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
abril	Herbívoros	1,34a	1,61a	0,87a
	Detritívoros	1,94ab	2,6a	1,28b
	Depredadores	1,07a	0,87ab	0,49b
	TOTAL	4,35a	5,08a	2,64b
setiembre	Herbívoros	0,28a	0,61a	0,6a
	Detritívoros	2,08ab	2,54a	1,94b
	Depredadores	0,28b	0,74ab	0,87a
	TOTAL	2,64b	3,89a	3,4ab

densidad*	Grupos Funcionales	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
abril	Herbívoros	26,67a	42,68a	64,01a
	Detritívoros	85,33a	102,4a	38,41b
	Depredadores	19,2a	13,87ab	7,48b
	TOTAL	131,2a	158,95a	109,9a
setiembre	Herbívoros	4,28c	313,61a	61,87b
	Detritívoros	158,94a	211,2a	52,28b
	Depredadores	5,34b	13,86a	16a
	TOTAL	168,56b	538,67a	130,15a

biomasa**	Grupos Funcionales	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
abril	Herbívoros	0,4861a	1,4341a	1,5916a
	Detritívoros	0,303b	3,5556a	0,0699c
	Depredadores	0,0284a	0,0225a	0,0441a
	TOTAL	0,8175b	5,0122a	1,7056b
setiembre	Herbívoros	0,2355a	0,0602a	0,4044a
	Detritívoros	1,611a	2,8103a	0,3906b
	Depredadores	0,0056a	0,0386a	0,0539a
	TOTAL	1,8521b	2,9091a	0,8489b

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

** Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes $P=0,05$ para los contrastes de las medias de los usos de la tierra basado en la prueba F.

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

Anexo 9. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de morfoespecies por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
G.L.		2	1	2
Unidades Taxonómicas		χ^2		
Herbívoros	Chrysomelidae	2,81	0,02	0,14
	Curculionidae	0,25	0,12	0,32
	Elateridae	0,69	1,2	0,56
	Gastropoda	0	2,62	0
	Homoptera	0,87	1,4	0,9
	Hymenoptera	12,58**	9,36**	4,42
	Orthoptera	2,15	0,97	2,06
	Scarabaeidae	4,15	0,21	0,25
Detritívoros	Dictyoptera	11,57**	7,71**	2,47
	Diplopoda	0,28	0,58	0,23
	Diptera	0,25	0,12	0,32
	Isopoda	1,20	0,22	1,18
	Isoptera	0,28	0,58	0,23
	Oligochaeta	13,01**	5,29*	1,52
	Tenebrionidae	1,45	2,10	0,16
Depredadores	Araneae	0,48	3,29	0,23
	Carabidae	4,60	0,64	5,31
	Chilopoda	2,58	0	0
	Hemiptera	0,53	1,37	3,05
	Nematoda Mermithidae	4,3	0,47	0,21
	Staphylinidae	3,74	0,01	1,15

* $Pr > \chi^2 \leq 0,05$

** $Pr > \chi^2 \leq 0,01$

*** $Pr > \chi^2 \leq 0,0001$

Anexo 10. Número de morfoespecies presentes en 0,0625 m² en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	0,13a	0,07a	0a
	Curculionidae	0a	0a	0a
	Elateridae	0,13a	0,33a	0a
	Gastropoda	0,07a	0,07a	0,07a
	Homoptera	0,07a	0,07a	0,07a
	Hymenoptera	0,4b	1a	0,53ab
	Orthoptera	0,27a	0,07a	0,07a
	Scarabaeidae	0,27a	0a	0,13a
Detritívoros	Dictyoptera	0,27b	0,73a	0,67a
	Diplopoda	0a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0a
	Isopoda	0,07a	0,07a	0,07a
	Isoptera	0a	0,07a	0,07a
	Oligochaeta	1,13a	1,4a	0,4b
	Scarabaeinae	0,27a	0,2a	0a
	Tenebrionidae	0,2a	0,13a	0,07a
Depredadores	Araneae	0,2a	0,27a	0,27a
	Carabidae	0,2a	0,33a	0,07a
	Chilopoda	0a	0a	0,07a
	Hemiptera	0,2a	0,13a	0,07a
	Nematoda Mermithidae	0,27a	0,07a	0a
	Staphylinidae	0,2a	0,07a	0a

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	0,07a	0,07a	0a
	Curculionidae	0,07a	0a	0a
	Elateridae	0a	0a	0a
	Gastropoda	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	0,07a	0a
	Hymenoptera	0b	0,47a	0,4ab
	Orthoptera	0,07a	0a	0,13a
	Scarabaeidae	0,07a	0a	0,07a
Detritívoros	Dictyoptera	0b	0,33a	0,4a
	Diplopoda	0,07a	0a	0,07a
	Diptera	0,07a	0a	0,07a
	Isopoda	0,07a	0a	0,13a
	Isoptera	0a	0a	0a
	Oligochaeta	1,47a	1,87a	1b
	Scarabaeinae	0,07a	0,07a	0,07a
	Tenebrionidae	0,33a	0,27a	0,2a
Depredadores	Araneae	0,07a	0,07a	0,13a
	Carabidae	0,07a	0,47a	0,53a
	Chilopoda	0a	0a	0,07a
	Hemiptera	0a	0,07a	0,13a
	Nematoda Mermithidae	0,07a	0a	0a
	Staphylinidae	0,07a	0,13a	0a

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

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

Anexo 11. Estadístico de Máxima Verosimilitud de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para el número de individuos por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Tacuarembó – UE "Glencoe").

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
G.L.		2	1	2
Unidades Taxonómicas		χ^2		
Herbívoros	Chrysomelidae	2,81	0,02	0,14
	Curculionidae	0,25	0,12	0,32
	Elateridae	0,73	1,26	0,62
	Gastropoda	0	2,62	0
	Homoptera	0,87	1,4	0,90
	Hymenoptera	17,46**	0,61	10,64**
	Orthoptera	2,15	0,97	2,00
	Scarabaeidae	4,15	0,21	0,25
	Dictyoptera	12,17**	11,61**	4,68
Detritívoros	Diplopoda	0,28	0,58	0,23
	Diptera	0,39	0,76	0,33
	Isopoda	1,66	0,11	1,71
	Isoptera	1,16	1,8	0,82
	Oligochaeta	36,65***	18,00***	0,66
	Scarabaeinae	2,64	0,02	2,42
	Tenebrionidae	3,75	2,11	0,74
Depredadores	Araneae	0,22	2,26	0,46
	Carabidae	5,13	1,04	6,35*
	Chilopoda	2,58	0	0
	Hemiptera	1,05	0,87	3,24
	Nematoda Mermithidae	4,77	0,53	0,2
	Staphylinidae	4,15	0,03	1,66

* $Pr > \chi^2 \leq 0,05$

** $Pr > \chi^2 \leq 0,01$

*** $Pr > \chi^2 \leq 0,0001$

Anexo 12. Número de individuos/m² en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Tacuarembó – UE "Glencoe").

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	2,13a	1,07a	0a
	Curculionidae	0a	0a	0a
	Elateridae	2,13a	6,4a	0a
	Gastropoda	1,07a	1,07a	1,07a
	Homoptera	1,07a	1,07a	1,07a
	Hymenoptera	11,73b	32ab	58,67a
	Orthoptera	4,27a	1,07a	1,07a
	Scarabaeidae	4,27a	0a	2,13a
Detritívoros	Dictyoptera	7,47b	13,87a	12,8a
	Diplopoda	0a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0a
	Isopoda	1,07a	1,07a	1,07a
	Isoptera	0a	6,4a	13,87a
	Oligochaeta	66,13a	75,73a	9,6b
	Scarabaeinae	5,33a	3,2a	0a
	Tenebrionidae	5,33a	2,13a	1,07a
Depredadores	Araneae	3,2a	4,27a	4,27a
	Carabidae	3,2a	5,33a	1,07a
	Chilopoda	0a	0a	1,07a
	Hemiptera	3,2a	2,13a	1,07a
	Nematoda Mermithidae	5,33a	1,07a	0a
	Staphylinidae	4,27a	1,07a	0a

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	1,07a	1,07a	0a
	Curculionidae	1,07a	0a	0a
	Elateridae	0a	0a	0a
	Gastropoda	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	1,07a	0a
	Hymenoptera	0b	311,47a	58,67a
	Orthoptera	1,07a	0a	2,13a
	Scarabaeidae	1,07a	0a	1,07a
Detritívoros	Dictyoptera	0b	7,47a	7,47a
	Diplopoda	1,07a	0a	1,07a
	Diptera	2,13a	0a	1,07a
	Isopoda	1,07a	0a	3,2a
	Isoptera	0a	0a	0a
	Oligochaeta	147,2a	197,33a	35,2b
	Scarabaeinae	1,07a	1,07a	1,07a
	Tenebrionidae	6,4a	5,33a	3,2a
Depredadores	Araneae	2,13a	1,07a	2,13a
	Carabidae	1,07b	8,53a	10,67a
	Chilopoda	0a	0a	1,07a
	Hemiptera	0a	2,13a	2,13a
	Nematoda Mermithidae	1,07a	0a	0a
	Staphylinidae	1,07a	2,13a	0a

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

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

Anexo 13. Valor de F de los efectos parcela, mes de muestreo e interacción para la biomasa por unidad de superficie de las unidades taxonómicas (INIA Tacuarembó – UE “Glencoe”).

		Fuente de Variación		
		Parcela	Mes de muestreo	Parcela x Mes de muestreo
G.L.		2	1	2
Unidades Taxonómicas		F		
Herbívoros	Chrysomelidae	1,3	0,047	0,85
	Curculionidae	1	1	1
	Elateridae	1,76	2,76	1,76
	Gastropoda	0,02	2,95	0,023
	Homoptera	1,08	0,109	0,38
	Hymenoptera	1,88	0,095	0,061
	Orthoptera	1,08	0,99	1,31
	Scarabaeidae	1,66	0,03	0,15
Detritívoros	Dictyoptera	4,04*	3,06	10,70**
	Diplopoda	0,66	1,67	0,66
	Diptera	0,8	2,916	0,802
	Isopoda	0,42	0,49	0,84
	Isoptera	0,63	1,74	0,63
	Oligochaeta	16,89***	4,52**	1,94*
	Scarabaeinae	0,24	0,09	1,38
Tenebrionidae	0,49	1,82	0,16	
Depredadores	Araneae	0,6	0,018	0,57
	Carabidae	1,84	0,4	1,99
	Chilopoda	2	0	0
	Hemiptera	1,42	0,1	0,1
	Nematoda Mermithidae	4,16*	0,17	0,14
	Staphylinidae	1,25	1,96	1,25

* Pr >F ≤0,05

** Pr >F ≤0,01

*** Pr >F ≤0,0001

Anexo 14. Biomasa seca (g/m²) en las distintas unidades taxonómicas, según uso del suelo (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

abril	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	0,0043a	0,0011a	0a
	Curculionidae	0a	0a	0a
	Elateridae	0,0043a	0,1201a	0a
	Gastropoda	0,32a	1,2459a	1,2459a
	Homoptera	0,0001a	0,0129a	0,0129a
	Hymenoptera	0,0067a	0,0342a	0,0764a
	Orthoptera	0,0599a	0,01995a	0,0336a
	Scarabaeidae	0,0908a	0a	0,2228a
Detritívoros	Dictyoptera	0,014a	0,0053a	0,0122a
	Diplopoda	0a	0a	0a
	Diptera	0a	0a	0a
	Isopoda	0,0011a	0,0056a	0,0056a
	Isoptera	0a	0,003a	0,0093a
	Oligochaeta	0,2588b	3,4244a	0,0359c
	Scarabaeinae	0,0118a	0,1088a	0a
Tenebrionidae	0,0173a	0,0085a	0,0069a	
Depredadores	Araneae	0,013a	0,0013a	0,0177a
	Carabidae	0,0071a	0,0179a	0,0056a
	Chilopoda	0a	0a	0,0001a
	Hemiptera	0,0042a	0,0031a	0,0207a
	Nematoda Mermithidae	0,0038a	0,0001b	0b
Staphylinidae	0,0003a	0,0001a	0a	

setiembre	Unidades Taxonómicas	Uso del Suelo		
		CN	EX9	EX19
Herbívoros	Chrysomelidae	0,0013a	0,0032a	0a
	Curculionidae	0,0011a	0a	0a
	Elateridae	0a	0a	0a
	Gastropoda	0a	0a	0a
	Homoptera	0a	0,0232a	0a
	Hymenoptera	0a	0,0338a	0,0487a
	Orthoptera	0,0086a	0a	0,0672a
	Scarabaeidae	0,2245a	0a	0,2885a
Detritívoros	Dictyoptera	0c	0,057a	0,0236b
	Diplopoda	0,0065a	0a	0,0019a
	Diptera	0,0042a	0a	0,0029a
	Isopoda	0,0203a	0a	0,0123a
	Isoptera	0a	0a	0a
	Oligochaeta	1,5544a	2,726a	0,2668b
	Scarabaeinae	0,0017a	0,0051a	0,0711a
Tenebrionidae	0,0239a	0,0222a	0,012a	
Depredadores	Araneae	0,0011a	0,0087a	0,0134a
	Carabidae	0,0004a	0,019a	0,0255a
	Chilopoda	0a	0a	0,0001a
	Hemiptera	0a	0,0032a	0,0149a
	Nematoda Mermithidae	0,0028a	0b	0b
Staphylinidae	0,0013a	0,0077a	0a	

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años

Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes P=0,05 para los contrastes de las medias de los usos de la tierra basado en la prueba F.

Anexo 15. Sinonimia de las abreviaturas de las variables utilizadas en los análisis de CoInercia.

Residuos	
% Cenizas	CEN
% Fibra Detergente Ácida	FDA
% Fibra Detergente Neutra	FDN
Peso Fresco (g/m ²)	PV
% Materia Orgánica	MOr
% Materia Seca Parcial	MSP

Suelo	
% Arcilla	Arcilla
% Arena	Arena
Acidez Titulable (meq/100 g)	AT
Bases Totales (meq/100 g)	Bases
Biomasa Microbiana(µg C/g)	BIOM
Calcio (meq/100 g)	Ca
Conductividad Eléctrica (mmhos/cm 25° C)	CE
% Carbono Orgánico	Corg
Capacidad Intercambio Catiónico (meq/100 g)	CIC
Densidad Aparente	DA
Fósforo (Bray 1)	P
% Humedad	HUM
% Limo	Limo
Magnesio (meq/100 g)	Mg
% Materia orgánica estabilizada	C MOAM
% Materia orgánica particulada gruesa	C POMg
% Materia orgánica particulada fina	C POMf
% Nitrógeno Total	N
pH agua	pH
Potasio (meq/100 g)	K
Sodio (meq/100 g)	Na
Saturación (meq/100 g)	Sat

Unidades taxonómicas	
Araneae	Ara
Carabidae	Carab
Chrysomelidae	Chrys
Curculionidae	Curculio
Dictyoptera	Dictyop
Elateridae	Elat
Hymenoptera	Hymenop
Isopoda	Isop
Isoptera	Isopt
Nematoda Mermithidae	Nemat
Oligochaeta	Oligo
Scarabaeidae	Scarabd
Scarabaeinae	Scarabn
Staphylinidae	Staph
Tenebrionidae	Teneb

Anexo 16. Propiedades de los residuos y del suelo promedio de los dos muestreos (INIA Treinta y Tres-UEPP).

Residuos	Uso del suelo				
	CC	RC	RL	MP	CN
PV (g/m ²)	105,76	113,83	104,45	96,16	98,45
% MSP	78,98	62,18	61,37	42,41	55,04
% Mor	63,54	40,2	36,36	20,92	24,18
% CEN	15,44	21,98	25,02	21,49	30,86
% FDN	75,6	62,78	71,23	72,04	67,73
% FDA	58,09	50,97	56,95	54,36	55,58

Suelo	Uso del suelo				
	CC	RC	RL	MP	CN
BIOM (µg C/g)	302,25	374,51	430,9	484,1	454,65
% C Org	1,74	1,98	2,32	2,33	2,46
% C POMg	0,2	0,24	0,29	0,31	0,41
% C POMf	0,16	0,2	0,23	0,24	0,24
% C MOAM	1,38	1,54	1,8	1,78	1,81
% Nt	0,18	0,21	0,23	0,24	0,22
P Bray 1	19,3	8,79	7,47	4,4	2,15
pH agua	5,6	5,45	5,58	5,85	5,75
% Arena	43	40	41	42	41
% Limo	33	35	35	36	37
% Arcilla	24	25	24	22	22
Ca (meq/100 g)	5,8	5,99	6,48	7,85	6,95
Mg (meq/100 g)	2,65	2,48	2,63	3,05	3,1
K (meq/100 g)	0,2	0,24	0,29	0,31	0,43
Na (meq/100 g)	0,44	0,28	0,26	0,24	0,24
AT (meq/100 g)	4,00	4,74	4,77	3,5	3,8
CIC (meq/100 g)	13,05	13,75	14,41	14,95	14,5
Bases (meq/100 g)	9,05	9,01	9,64	11,45	10,7
Sat (meq/100 g)	69,05	65,28	66,86	76,4	73,85
CE (mmhos/cm 25° C)	0,3	0,22	0,24	0,2	0,17
DA	1,25	1,23	1,2	1,17	1,2
% HUM	17,04	21,18	19,73	24,00	19,79

CC= Cultivo continuo; RC= Rotación corta; RL=Rotación larga; MP= Mejoramiento permanente; CN= Campo natural.

Sinonimia de las abreviaturas de las variables en Anexo 13

Anexo 17. Propiedades de los residuos y del suelo promedio de los dos muestreos (INIA Tacuarembó-UE “Glencoe”).

Residuos	Uso del Suelo		
	CN	EX9	EX19
PV (g/m ²)	222,67	325,01	219,41
% MSP	60,1	74,23	64,11
% MOr	36,21	49,74	40,63
% CEN	23,89	24,49	23,49
% FDN	68,88	70,74	71,24
% FDA	59,51	63,11	65,25

Suelo	Uso del Suelo		
	CN	EX9	EX19
BIOM (µg C/g)	973,05	670,95	512,85
% C Org	5,09	3,85	3,25
% C POMg	0,96	0,67	0,59
% C POMf	0,66	0,45	0,38
% C MOAM	3,47	2,73	2,28
% Nt	0,4	0,33	0,28
P Bray 1	2,8	1,9	1,3
pH agua	5,85	5,85	5,85
% Arena	24	28	35
% Limo	36	37	32
% Arcilla	40	35	33
Ca (meq/100 g)	25,5	19,95	16,9
Mg (meq/100 g)	10,8	7,35	6,5
K (meq/100 g)	0,5	0,33	0,31
Na (meq/100 g)	0,3	0,24	0,24
AT (meq/100 g)	6,15	6,9	5,65
CIC (meq/100 g)	43,25	34,75	29,6
Bases (meq/100 g)	37,1	27,85	23,95
Sat (meq/100 g)	85,9	79,95	80,8
CE (mmhos/cm 25° C)	0,24	0,21	0,21
DA	0,93	0,99	0,98
% HUM	51,77	48,77	44,2

CN= Campo natural pastoreado; EX9=Exclusión sin pastoreo 9 años; EX19 =Exclusión sin pastoreo 19 años
Sinonimia de las abreviaturas de las variables en Anexo 13