

Efecto de los cambios en la vegetación asociados a la intensidad de uso de la tierra sobre los ensamblajes de invertebrados de la broza en el Chaco Árido

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas



Tesinista: Chiappero, María Fernanda

Firma:

Directora: Dra. Pérez- Harguindeguy, Natalia

Firma:

Co-Directora: Moreno, María Laura

Firma:

Cátedra de Biogeografía

Año 2018

Efecto de los cambios en la vegetación asociados a la intensidad de uso de la tierra sobre los ensamblajes de invertebrados de la broza en el Chaco Árido

Tribunal examinador

Apellido y Nombre: Gleiser, Raquel M.

Firma:

Apellido y Nombre: Molina, Silvia I.

Firma:

Apellido y Nombre: Rodríguez, Juan M.

Firma:

Calificación:.....

Fecha:.....

ÍNDICE

Resumen-----	4
Introducción-----	5
Hipótesis y Resultados esperados-----	9
Materiales y métodos-----	11
Resultados-----	17
Discusión-----	26
Conclusiones-----	33
Referencias bibliográficas-----	33
Anexos-----	44
Agradecimientos-----	51

Efecto de los cambios en la vegetación asociados a la intensidad de uso de la tierra sobre los ensambles de invertebrados de la broza en el Chaco Árido

RESUMEN

La capa de broza depositada en el suelo alberga numerosos invertebrados que participan en procesos ecosistémicos y que dependen de la broza producida por las plantas, tanto para su hábitat como para su alimentación, por lo que la estructura del ensamble de invertebrados puede ser afectada por cambios en las comunidades vegetales. El objetivo del presente trabajo fue analizar de qué modo cambios en la vegetación, asociados al uso de la tierra en el Chaco Árido de Córdoba, modifican las características de la broza como también los atributos taxonómicos y funcionales del ensamble de invertebrados que reside en este compartimento. Tanto la cantidad, profundidad y complejidad estructural de la broza y la humedad del suelo, fueron menores en el arbustal abierto en comparación con el bosque conservado, mientras que la humedad de la broza mostró el patrón opuesto. Respecto a la calidad, la relación carbono a nitrógeno (C:N) fue mayor en el arbustal abierto, aunque el pH mostró una tendencia opuesta. Por su parte, tanto la abundancia como la diversidad de invertebrados fueron mayores en el bosque en comparación con el arbustal abierto. Sin embargo, la riqueza y equitatividad no difirieron entre fisonomías. Si bien a nivel funcional, la abundancia de detritívoros y predadores fueron menores en el arbustal abierto, no se observaron diferencias en la riqueza de ambos gremios entre fisonomías. Una menor abundancia en los grupos taxonómicos y funcionales, se asociaron principalmente a una disminución en el aporte de broza. A su vez, una mayor calidad del leño se asoció positivamente con la abundancia y riqueza de invertebrados. Este trabajo presenta evidencias de que los cambios en el uso de la tierra al modificar las características de la vegetación y, de este modo, la cantidad y calidad de broza, ejercen fuertes efectos estructuradores sobre el ensamble de invertebrados, lo cual en última instancia podría afectar el funcionamiento del ecosistema.

Palabras claves: *Fauna de la broza; intensidad de uso de la tierra; ecosistemas áridos de Córdoba.*

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, una de las mayores preocupaciones a nivel mundial es comprender de qué modo los cambios ambientales resultantes de las actividades antrópicas, modifican el funcionamiento de los ecosistemas y cómo esto afectará a los bienes y servicios que las sociedades derivan de ellos (Isbell *et al.* 2017). Una de las principales vías a través de las cuales los cambios ambientales pueden afectar a los procesos ecosistémicos (y a los bienes y servicios derivados de ellos) es la modificación de distintos componentes de la biodiversidad (MEA 2005; Newbold *et al.* 2015). Hasta el momento, los estudios acerca de los impactos del uso de la tierra sobre los componentes de la biodiversidad se han centrado en los organismos que viven sobre la superficie del suelo. Por su parte, el conocimiento de lo que ocurre con aquellos organismos que residen en la interfase broza-suelo, donde se encuentra uno de los mayores reservorios de especies (Decaëns 2010) y donde ocurre una parte muy importante de los procesos ecosistémicos, está significativamente menos desarrollado (Bardgett & van der Putten 2014).

La mayor parte de la productividad primaria vegetal vuelve al suelo como broza (Gessner *et al.* 2010) y, tanto su acumulación como su descomposición, ejercen una importante influencia sobre las propiedades físicas y químicas del suelo (Facelli & Pickett 1991, Sayer 2006). La broza además alberga una gran diversidad de invertebrados (Adl 2003, Barrios 2007) que modifican la estructura física del suelo, lo que a su vez regula la porosidad, aireación y el almacenamiento de agua en este subsistema (Bardgett 2005; Lavelle *et al.* 2006). Asimismo, los organismos de la broza participan en el reciclado de nutrientes y regulan la descomposición a través de su efecto sobre la trituración de la broza y su interacción con la microflora descomponedora (Handa *et al.* 2014).

Los cambios en el uso de la tierra pueden modificar fuertemente las características de las comunidades vegetales, tanto la identidad y abundancia de especies como los tipos funcionales dominantes. Como resultado de lo

anterior, pueden ser modificados los atributos promedio de la vegetación o el rango de variación de esos atributos (Grime *et al.* 1997, Wright *et al.* 2004). En este sentido, trabajos llevados a cabo en sistemas tan contrastantes como bosques tropicales de Bolivia (Bakker *et al.* 2011, Carreño-Rocabado *et al.* 2012) y pastizales europeos (Quested *et al.* 2007, Fortunel *et al.* 2009), concuerdan en que una mayor intensidad en el uso de la tierra se asocia a la dominancia de especies de plantas que producen broza de mayor calidad foliar (p.ej. mayor contenido de nitrógeno). Al mismo tiempo, debido a que los cambios en el uso de la tierra son en su mayoría extractivos (Foley *et al.* 2005), la cantidad de broza que llega al suelo disminuye hacia aquellos sitios con una mayor intensificación en el uso (Grandy & Robertson 2007, Seidelmann *et al.* 2016). Dado que la broza representa tanto un recurso como el hábitat para los ensamblajes de invertebrados que viven en ella, estos cambios en la vegetación podrían, en última instancia, afectar a la fauna que reside en la broza y, a través de ella, el funcionamiento ecosistémico (Cardinale *et al.* 2012).

Diversidad de invertebrados de la broza y factores estructuradores

Los invertebrados que residen en la broza suelen clasificarse en función de su tamaño corporal (Lavelle *et al.* 2006), ya que es una de las características morfológicas que mejor se asocia a las estrategias de utilización del recurso (Moretti *et al.* 2017) y a la magnitud de su impacto sobre procesos ecosistémicos tales como la descomposición y la mineralización (de Bello *et al.* 2010). Según su tamaño, en la broza se puede identificar a la microfauna cuyo tamaño es menor a 0,1 mm (p.ej. nematodos), a la mesofauna con un diámetro corporal que varía entre 0,1 y 2 mm (p.ej. ácaros y colémbolos) y a la macrofauna que posee un tamaño mayor a los 2 mm (p.ej. moluscos, insectos y otros artrópodos). A su vez, la micro-, meso- y macro-fauna pueden agruparse en diferentes gremios tróficos de acuerdo al principal recurso alimenticio utilizado (Brussaard 1998). Por ejemplo, el gremio de detritívoros incluye a macrodetritívoros (como milípedos, isópodos y lombrices) que ingieren principalmente micro y macro detritos (material vegetal muerto) a través de su fragmentación y trituración. Por otro lado, este gremio incluye también a los mesodetritívoros (ácaros oribátidos y colémbolos) que se alimentan principalmente de hongos y también de bacterias

que crecen en la broza en descomposición, facilitando así, la acción de los organismos descomponedores (Seastedt 1984, Adl 2003). En cuanto a los predadores (arañas, pseudoescorpiones y ácaros de los órdenes Mesostigmata y Prostigmata), sus presas pueden incluir tanto detritívoros como otros predadores de menor o similar tamaño, incluso de la misma especie o de especies emparentadas (Polis *et al.* 1989).

La gran diversidad de organismos que habita la broza, se encuentra regulada por factores que operan a distintas escalas espaciales (Ettema & Wardle 2002). A una micro-escala (milímetros a centímetros), la heterogeneidad del hábitat y las interacciones entre los invertebrados (predación o competencia principalmente) emergen como los principales determinantes. Por su parte, a una escala local (centímetros a metros), las características de la vegetación se han señalado como el factor más importante (Wardle 2006, Bardgett & van der Putten 2014) a través del efecto de la calidad y la cantidad del recurso que ofrece esa vegetación (Wardle *et al.* 2004). Este sería un mecanismo de regulación ascendente (bottom-up). La calidad del recurso podría resultar más importante para invertebrados detritívoros (Wardle 2002), ya que este gremio en particular es sensible a variaciones en los atributos químicos de la broza los cuales, a su vez, afectan la palatabilidad de la microflora de la que se alimentan (Moço *et al.* 2010). Así, los invertebrados detritívoros consumen preferentemente broza con baja relación C:N, valores de pH altos y una baja concentración de fenoles o taninos (Högberg *et al.* 2007, Schneider *et al.* 2012). Además, en mezclas de broza con diferentes calidades los detritívoros pueden hacer un uso complementario del recurso (Vos *et al.* 2013) para suplir sus demandas de nutrientes así como para diluir los compuestos tóxicos que puedan tener algunas hojas (p.ej. fenoles) (Vos *et al.* 2011).

Por su parte, la cantidad de broza que se deposita en el suelo, además de afectar la disponibilidad del recurso, es fundamental en la regulación del microambiente de la interfase broza-suelo, al moderar las fluctuaciones de temperatura en el suelo y la pérdida de agua en este subsistema (Sayer 2006). Esas condiciones microambientales moderadas por la broza son consideradas imprescindibles para la persistencia y actividad de la mesofauna (Simpson *et al.* 2012), debido a que su pequeño tamaño corporal los hace particularmente susceptibles a la desecación (Tian *et al.* 1993). Además, las características

microambientales del hábitat, influyen las respuestas de los organismos vinculadas con el desarrollo, las tasas de reproducción y fecundidad (Kardol *et al.* 2011). Al mismo tiempo, a medida que la profundidad de la broza aumenta, pueden diferenciarse estratos de progresivo grado de descomposición que pueden ser colonizados por diferentes especies y así aumentar la diversidad de invertebrados de la broza (Hansen 2000). A su vez, la presencia de distintos componentes estructurales de la broza, por ejemplo, elementos leñosos y foliares, pueden ser utilizados diferencialmente como sitios para la reproducción y/o desarrollo de acuerdo a los requerimientos de las especies (Wardle 2006, Salamon *et al.* 2008). De esta manera, una mayor cantidad de broza, más aún si sus componentes son diferentes, promovería una mayor abundancia y, posiblemente, también mayor riqueza del ensamble de invertebrados (Berg & Bengtsson 2007, Sayer *et al.* 2010). Las variaciones en la cantidad de broza, a través de la modulación en las características del hábitat también pueden afectar las interacciones entre los organismos que residen en este ambiente (Doblas-Miranda *et al.* 2009). Particularmente, tanto la abundancia como la riqueza de predadores, responden a cambios en la densidad de presas (O'Brien *et al.* 2017) y también en la complejidad del hábitat (Uetz 1979, Birkhofer *et al.* 2008). Además, existe evidencia de que los predadores ejercen efectos cascada sobre la microflora y los procesos mediados por esta, a través de la regulación del tamaño poblacional de las presas (mecanismo de regulación descendente o top-down; Santos *et al.* 1981; Mikola & Setälä 1998).

El Chaco Árido como caso de estudio

En ambientes del Chaco Árido de Córdoba la intensificación del uso de la tierra, principalmente relacionada a actividades extractivas (tala y pastoreo), han disminuido considerablemente la superficie de bosques (Zak *et al.* 2004). Se estima que en la actualidad más del 80% de la superficie antiguamente ocupada por los bosques chaqueños ha desaparecido (Hoyos *et al.* 2013). La superficie transformada ha sido reemplazada por cultivos (soja, papa, trigo) y por un mosaico de comunidades vegetales nativas bajo uso ganadero de similar composición florística pero con marcadas diferencias en sus características fisonómicas (Cabido & Pacha 2002). Estas fisonomías presentan una

disminución creciente de la biomasa aérea y de la broza que se deposita en el suelo a medida que el uso (tala y ganadería) se hace más intenso (Conti *et al.* 2014). A lo largo de dichas fisonomías se observa una leve disminución en la calidad (aumento en la relación lignina:N (L:N) y en el contenido total de fibras (LCH)) pero un aumento en la descomponibilidad hacia los sitios de uso más intensivo (Cuchiatti 2016).

Estudios previos, indican que los cambios en la vegetación asociados al uso pueden afectar algunas características de los ensamblajes de invertebrados del suelo en el Chaco Árido. Molina y colaboradores (1999) mostraron que, si bien la abundancia, riqueza y diversidad de insectos epigeos no difirió en sitios con distinta intensidad de uso, la abundancia de detritívoros se redujo donde la intensidad de uso fue más alta, resultando en un aumento proporcional de predadores. Sin embargo, no fueron evaluadas en dicho trabajo a qué características del recurso o hábitat de los insectos se asociaban tales cambios. En un estudio posterior, Malin-Vilar (2011) encontró que la riqueza del ensamblaje de mesofauna asociada a la broza, disminuyó hacia los sitios donde la intensidad de uso fue mayor y los detritívoros fueron el grupo dominante en las diferentes fisonomías de la vegetación del Chaco Árido. Los cambios reportados estuvieron principalmente relacionados a un menor aporte de broza en los sitios con mayor intensidad de uso, aunque también la calidad de la broza fue un importante regulador de la abundancia de organismos detritívoros.

El objetivo general del trabajo fue analizar, en dos fisonomías del Chaco Árido (bosque conservado estratificado y arbustal xerófilo abierto) resultantes de intensidades de uso de la tierra contrastantes (baja y alta intensidad, respectivamente), la variación en las características del hábitat (cantidad, complejidad y condiciones microclimáticas), las características del recurso trófico (calidad) y los ensamblajes de invertebrados desde un punto de vista taxonómico (abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad) y funcional (abundancia y riqueza dentro de gremios tróficos). Al mismo tiempo se propuso evaluar la asociación de los patrones encontrados.

HIPÓTESIS DEL TRABAJO Y RESULTADOS ESPERADOS

Hipótesis 1: Los cambios en el uso de la tierra podrían afectar tanto la cantidad de broza y la calidad de los distintos componentes (hojas y leño) como así también las características microclimáticas del hábitat (**Fig. 1A y Fig. 1C**).

Hipótesis 2: Como consecuencia de esta variación tanto en la cantidad como en los atributos químicos de la broza y también en el microambiente, la estructura de los ensamblajes de invertebrados que habitan en la broza podría ser alterada (**Fig. 1E**).

Resultados esperados: Una mayor intensificación en el uso de la tierra en el Chaco Árido, produciría una disminución en la cantidad de la broza que llega al suelo (**Fig. 1A**). A su vez, un menor aporte de broza podría disminuir la disponibilidad de hábitats para los invertebrados y modificar las condiciones microclimáticas del mismo (**Fig. 1B y C**), en particular disminuir la humedad, lo que finalmente, resultaría en una menor abundancia y diversidad de invertebrados (**Fig. 1D y F**). Asimismo, una disminución/aumento en la calidad de la broza que llega al suelo podrían afectar principalmente a los organismos detritívoros (**Fig. 1E**).

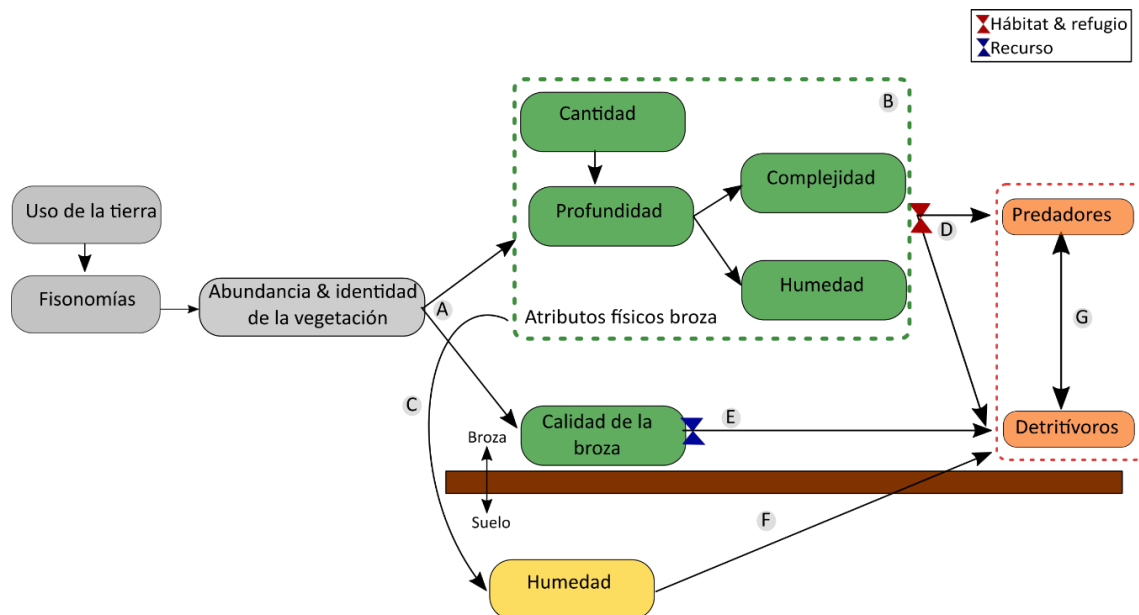


Figura 1. Esquema de las hipótesis en el Chaco Árido, en relación a los atributos de la broza y la diversidad de invertebrados que allí residen. En color gris se indican los efectos de los cambios en el uso de la tierra sobre la vegetación, en verde se indican las características de la broza mientras que en amarillo los atributos del suelo. En color naranja, se muestran los gremios tróficos de invertebrados. Para más detalle ver el texto.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el extremo oeste de la provincia de Córdoba, Dto. Pocho, siendo sus límites 31° 47' – 31° 17' S y 65° 16' –65° 32' W, en los alrededores de la localidad de Chancaní. La región corresponde a la Provincia Fitogeográfica Chaqueña, cuya vegetación predominante son bosques xerofíticos con un estrato arbóreo dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Prosopis flexuosa*. El estrato arbustivo está dominado por *Mimozyanthus carinatus*, *Acacia gilliesii* y *Larrea divaricata* (Cabido *et al.* 1992). La región presenta una marcada estacionalidad (clima de tipo monzónico), con una estación húmeda y cálida (octubre-marzo) y otra seca y fría (abril-septiembre) (Cabido *et al.* 1992). Los suelos son principalmente ardisoles franco arenosos de origen aluvial (Conti *et al.* 2014).

Como parte de estudios previos en el área, se seleccionaron las dos fisonomías nativas más extremas, resultantes de baja y alta extracción maderera y pastoreo (de ganado vacuno y caprino intensivo) sobre la típica fisonomía de bosque chaqueño de la zona (Cabido & Pacha 2002; Hoyos *et al.* 2013). Dichas fisonomías son, respectivamente:

- **Bosque conservado estratificado** (“bosque conservado”): Presenta tres estratos: arbóreo, arbustivo y herbáceo. Este último se encuentra dominado por una alta cobertura de especies de gramíneas perennes. La intensidad de desmonte y carga ganadera han sido muy bajas (**Fig. 2a**).
- **Arbustal xerófilo abierto** (“jarillal”): Se caracteriza por presentar un estrato arbustivo, empobrecido en especies y dominado por *Larrea divaricata*. Las características de esta fisonomía se deben a una alta intensidad de desmonte como así también a elevadas cargas ganaderas (**Fig. 2b**).

De acuerdo a Conti y Díaz (2013), las fisonomías resultantes de cambios en el uso de la tierra, aunque no presentan marcados cambios en la identidad taxonómica y funcional de las especies dominantes de plantas, poseen marcadas diferencias en sus abundancias (**Fig. 2c**).

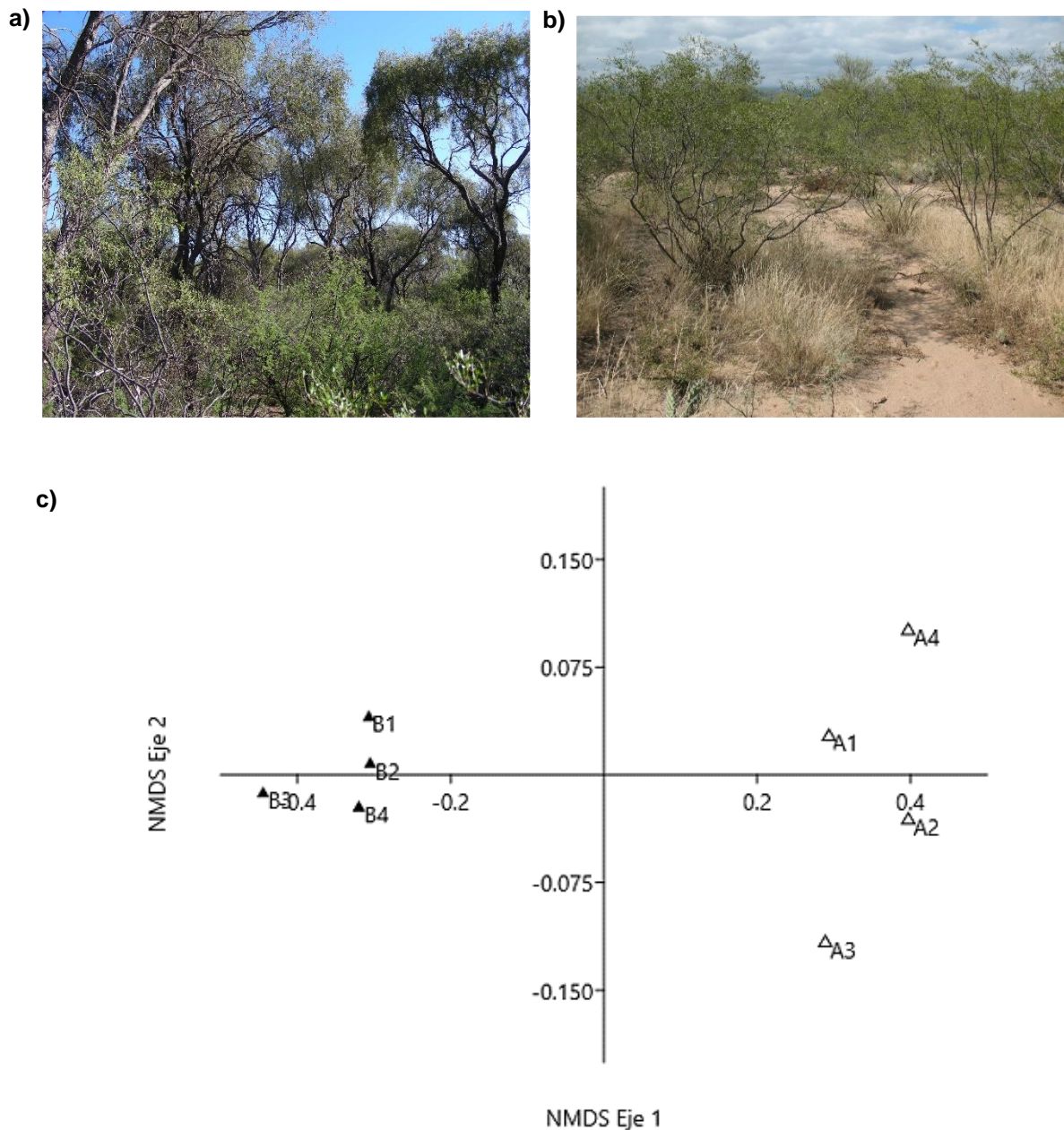


Figura 2. Fisonomías del Chaco Árido asociadas a cambios en el uso de la tierra seleccionadas: a) Bosque conservado estratificado, b) Arbustal abierto. c) Diagrama de ordenamiento (NMDS) de la estructura de la vegetación (composición y cobertura absoluta) en las dos fisonomías seleccionadas (Según Conti & Díaz 2013). El eje 1 explica el 86,5% de la variabilidad mientras que el eje 2 sólo el 2,3%. El valor de stress para el diagrama en dos dimensiones fue de 0,05. B= parcelas del bosque (triángulos rellenos) y A= parcelas del arbustal abierto (triángulos blancos).

Dentro de cada fisonomía, se establecieron 4 parcelas de 2500 m² bajo condiciones climáticas y de sustrato litológico lo más similares posibles, las cuales fueron delimitadas previamente dentro de un proyecto trienal

(Biodiversidad funcional y resiliencia en ecosistemas semiáridos del Centro-Oeste de Argentina, PICT 0554). Las parcelas del bosque se ubicaron dentro de la Reserva Forestal Chancaní, mientras que aquellas correspondientes al arbustal abierto, pertenecieron a terrenos privados. Todas las parcelas se encontraron separadas, al menos por 1 km de distancia.

El muestreo fue llevado a cabo durante el mes de marzo del 2016. Durante la realización del mismo y, luego de haber recolectado las muestras en 7 de las 8 parcelas seleccionadas, se produjo un evento de lluvia que afectó una parcela correspondiente al arbustal abierto. A diferencia de las restantes parcelas del arbustal, este sitio tuvo una gran abundancia de organismos detritívoros (principalmente colémbolos) y larvas de holometábolos (**Anexo 1**). Considerando que, en ambientes áridos, pequeños pulsos de agua pueden desencadenar rápidas respuestas de los organismos (por ejemplo, alimentación, reproducción o dispersión; Schwinning & Sala 2004), esta parcela fue excluida en los posteriores análisis.

Recolección y procesamiento de la broza

En cada una de las parcelas (dentro de las dos fisonomías), se realizó una transecta en dirección Norte-Sur en la cual se establecieron 10 cuadrados de 0,25 x 0,25 m, separados a una distancia de 5 m. En cada uno de ellos, se midió la profundidad de la broza empleando una regla milimetrada. A modo de absorber la mayor variabilidad posible, se obtuvieron los valores de profundidad de las 4 esquinas y del centro. Posteriormente, se recolectó todo el material depositado en los 10 cuadrados, formándose un total 5 muestras compuestas (cada una constituida por el material senescente de dos cuadrados). Con el objetivo de preservar los invertebrados, la broza fue colocada en bolsas de plástico con suficiente aire (para conservar la humedad), las que a su vez se colocaron dentro de bolsas de consorcio negras (para mantener las condiciones de poca luminosidad). Además, el mismo día de recolección de las muestras, se inspeccionaron cuidadosamente para extraer grandes predadores que pudiesen afectar la abundancia de presas a través del consumo. Una vez en el laboratorio, se procedió a la extracción de los invertebrados, como se detalla en el próximo apartado.

Extracción de invertebrados

Los invertebrados fueron extraídos de la broza recolectada, mediante el método Berlese-Tullgren por 5 días (Crossley & Coleman 1999). El método Berlese es un sistema de extracción por embudo que permite la recolección de pequeños invertebrados de suelo descrito originalmente por Berlese (1905) y posteriormente modificado por Tullgren (1918). Este método consiste en un embudo en cuyo interior hay una malla (1 mm de diámetro) que retiene la muestra de broza, al mismo tiempo que permite que los invertebrados la atraviesen y caigan en la parte inferior. Sobre este conjunto se aplicó una fuente de luz (25 W de intensidad). Así, a medida que la muestra se va secando, los invertebrados finalmente son recolectados en un recipiente que contiene alcohol al 70% situado en el extremo del embudo. Posteriormente, los invertebrados se clasificaron taxonómicamente mediante claves dicotómicas: insectos: Triplehorn & Johnson (2005), ácaros y colémbolos: Momo y Falco (2009), pseudoescorpiones: Mahnert y colaboradores (2011) y arañas: Grismado y colaboradores (2014). Formicidae se identificó hasta el nivel de especie/morfoespecie y el resto de los insectos hasta familia. Los moluscos se identificaron hasta clase (Gastropoda), Acari hasta orden, mientras que arañas y pseudoescorpiones hasta familia y en algunos casos hasta género. Estados inmaduros de insectos fueron considerados dentro de un grupo misceláneo (larvas de holometábolos). Posteriormente, los individuos fueron asignados al gremio trófico correspondiente al hábito de alimentación dominante en el grupo taxonómico al que pertenecieran: detritívoros, herbívoros, exportadores, omnívoros y predadores. En este trabajo, los herbívoros no fueron considerados para el análisis del ensamble de invertebrados de la broza, debido a que se considera que estos organismos se encuentran accidentalmente en la broza (caída o transporte pasivo por el viento) y no utilizan recursos del suelo (a diferencia de herbívoros radicales) (Knops *et al.* 1999). Por las razones anteriores los herbívoros sólo fueron considerados como posibles presas (ver en la sección Discusión y **Anexo 2**). Por otra parte, las larvas fueron incluidas en los análisis de abundancia y, al igual que los herbívoros, como presas para predadores.

Atributos de la broza

Luego de la extracción de los invertebrados, sobre la broza recolectada se determinaron los siguientes atributos:

Complejidad del hábitat: se estimó mediante el índice de diversidad Shannon (H'), el cual fue calculado a partir de la riqueza y abundancia absoluta de los diferentes componentes de la broza (Ossola *et al.* 2016). Se tomó como abundancia absoluta de cada componente su valor del peso seco expresado en gramos (g). Las muestras de broza fueron tamizadas empleando un tamiz de 2 mm y luego se separaron los siguientes componentes (**Fig. 3**):



Figura 3. Diferentes componentes de la broza.

Una vez separados, los diferentes componentes fueron secados en estufa a 60°C durante 48 hs y posteriormente se determinó el peso seco de cada uno de ellos.

Cantidad: La cantidad de broza en cada muestra fue obtenida a través de la sumatoria del peso seco (g) de todos los componentes allí presentes.

Calidad: Se determinó la relación C:N y el pH en el componente leñoso (incluyendo ramas y leño) y foliar (tanto en hojas dicotiledóneas como aquellas de gramíneas y *Selaginella selowii*, analizadas conjuntamente) de la broza. Se seleccionaron tres submuestras (de las 5 submuestras de cada parcela) con las que se obtuvo una única submuestra compuesta de material leñoso y una única

submuestra compuesta de material foliar, para cada parcela (dentro de cada fisonomía).

Para determinar el contenido de C y de N se empleó un analizador elemental Perkin Elmer Serie II. Por su parte, las mediciones de pH fueron realizadas siguiendo el protocolo propuesto por Cornelissen y colaboradores (2006) mediante el cual se mezclaron 40 ml de agua con 5 g de muestra (relación 8:1) en tubos Falco. A fin de lograr la mezcla entre la fase sólida y líquida, los tubos fueron puestos en un agitador durante 60 minutos y una vez finalizado, las muestras se centrifugaron por 20 minutos a 3000 rpm. Finalmente se recogió el sobrenadante sobre el cual se midió el pH utilizando un pHmetro.

Humedad: La estimación del contenido relativo de humedad se realizó a través del método gravimétrico, tanto en broza como en suelo. Para ello, en cada parcela (dentro de cada fisonomía) se estableció una transecta paralela a la mencionada anteriormente y se recolectó la broza ubicada en 10 cuadrados de 0,25 x 0,25 m. Adicionalmente, empleando un cilindro de 10 cm de diámetro, se obtuvieron los primeros 5 cm del suelo ubicados en el centro de cada cuadrado. Como en el caso anterior, se realizaron submuestras compuestas, las cuales se colocaron en envases herméticos y se conservaron a 4°C hasta su análisis. Una vez en el laboratorio, las submuestras se tamizaron utilizando un tamiz de 2 mm y luego se pesaron para obtener su peso fresco (inicial). Después se secaron a estufa a 60°C y 105°C, para broza y suelo respectivamente, por 48 hs para obtener el peso seco (final). El porcentaje relativo de humedad se obtuvo por diferencia entre el peso inicial y final.

Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto de la fisonomía sobre 1) los atributos de la broza (cantidad, calidad, complejidad y humedad) y del suelo (humedad) y 2) sobre la abundancia, riqueza y diversidad taxonómica y funcional de los invertebrados de la broza se emplearon modelos lineales generales y mixtos (paquete nlme software R version 3.3.1, Pinheiro & Bates 2000). La parcela fue incluida como efecto aleatorio para contemplar la falta de independencia entre las parcelas de la misma fisonomía. Para modelar las varianzas heterogéneas, se utilizó la

estructura VarIdent en el caso de que fuera necesario (Zuur *et al.* 2009). Cuando fue requerido se evaluó la interacción entre los efectos fijos.

Para analizar la composición del ensamble de invertebrados se realizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) considerando las fisonomías (bosque conservado y arbustal abierto) (PAST versión 3.16, Hammer *et al.* 2001). Se utilizó la medida de disimilaridad Bray-Curtis, la cual se considera apropiada para datos de abundancia de especies donde algunos valores son 0 (Quinn & Keough 2002) y, además es ampliamente usada en literatura acerca de la biota del suelo (p. ej. Ashford *et al.* 2013). Por otra parte, se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM; PAST versión 3.16, Hammer *et al.* 2001) para determinar si la composición difería significativamente entre las fisonomías, empleando la distancia de Bray-Curtis con 999 permutaciones. El programa calcula el estadístico R, cuyos valores van de -1 a +1, donde el valor +1 indica que la composición de invertebrados de la broza se separa completamente bajo las distintas situaciones de uso. Además, el programa indica un valor de p, el cual expresa la probabilidad de que ese estadístico sea mayor al esperado por azar.

Con el objetivo de analizar la asociación entre los atributos de los ensambles de invertebrados (abundancia, riqueza y diversidad taxonómica y funcional), de la broza (cantidad, complejidad, profundidad y humedad) y del suelo (humedad) independientemente de la fisonomía, se emplearon modelos lineales generales (paquete lm, software R versión 3.3.1). Para analizar la existencia de multicolinealidad entre las variables, en estos modelos se calculó el factor de inflación de la varianza (VIF por sus siglas en inglés, paquete car, software R versión 3.3.1). Este factor representa la proporción de la varianza en una variable predictora explicada por todas las otras variables predictoras del modelo. Valores de VIF > 3 son indicadores de existencia de multicolinealidad (Zuur *et al.* 2009). En este trabajo todos los valores de VIF fueron menores a 3. Por último, la asociación entre los atributos de los ensambles de invertebrados y la calidad de la broza se examinó a través de correlaciones de Pearson o Spearman, dependiendo del cumplimiento de los supuestos.

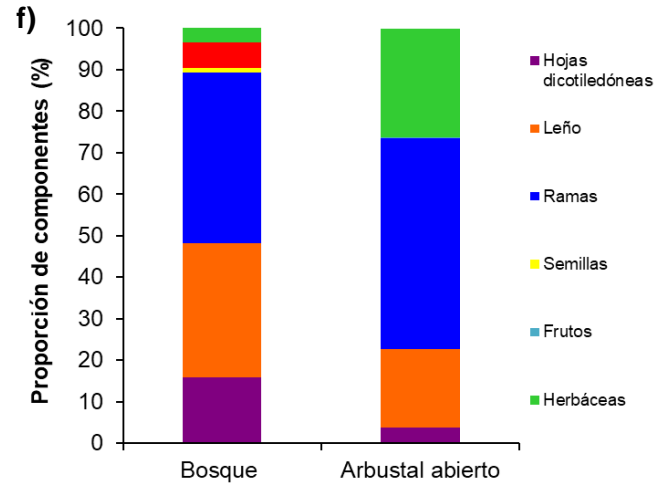
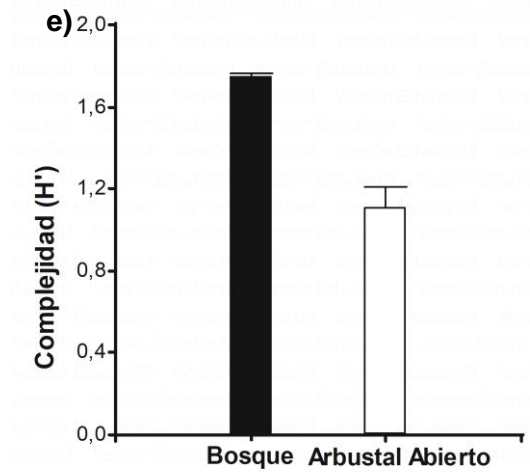
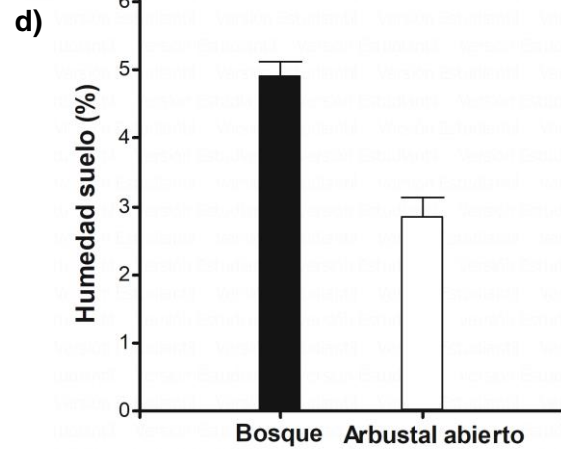
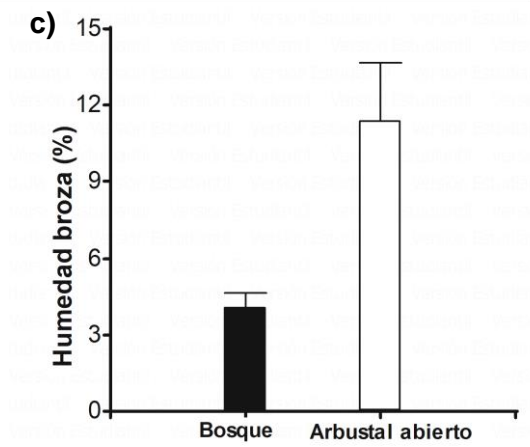
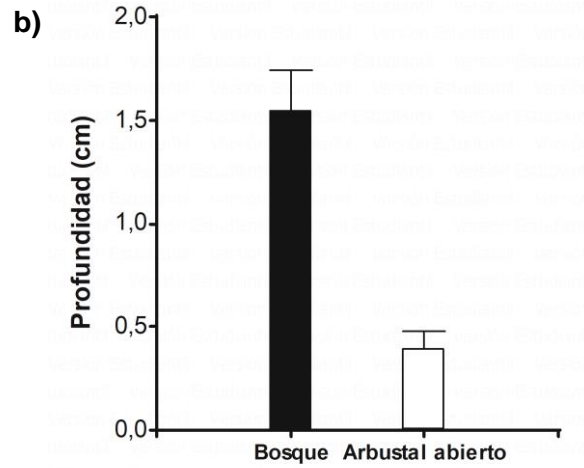
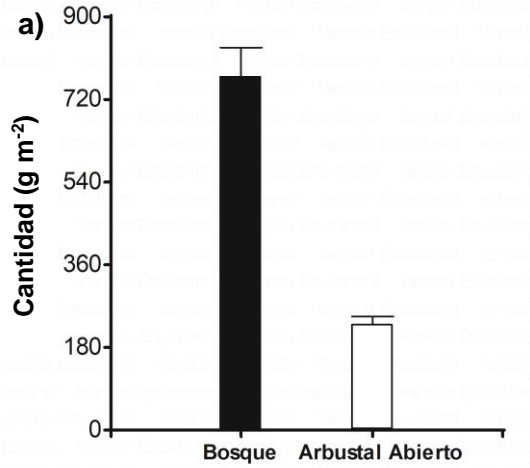
RESULTADOS

Atributos de la broza

La cantidad ($F=59,71$; $p<0,0001$) y profundidad de broza ($F=23,24$; $p=0,005$) como así también la humedad del suelo ($F=21,45$; $p=0,006$) fueron menores en el arbustal abierto en relación al bosque conservado (**Fig. 4 a, b y d**, respectivamente y **Anexo 3**). Por su parte, la humedad en la broza fue mayor en el arbustal abierto en comparación con el bosque ($F=20,22$; $p=0,006$; **Fig. 4c y Anexo 3**).

La complejidad del hábitat, fue menor en el arbustal abierto ($F=35,78$; $p=0,002$; **Fig. 4e y Anexo 3**). También se observaron diferencias en la abundancia relativa de los componentes de la broza al comparar ambas fisonomías (**Fig. 4f**). Mientras que la proporción de hojas de especies dicotiledóneas fue mayor en el bosque (16%) en relación al arbustal abierto (4%), la proporción de gramíneas y *S. Sellowii* mostró la tendencia opuesta (26% en el arbustal en relación al 3% en el bosque). Por su parte, en el bosque se observó una mayor proporción de componente leñoso (10% más en relación al arbustal), que se debió fundamentalmente a la presencia de frutos lignificados.

En cuanto a la calidad de la broza recolectada, el rango de variación de la relación C:N para las hojas fue entre 19,6 y 23,3 mientras que, para el leño, entre 23,2 y 40,7. La relación C:N dependió tanto de la fisonomía como del órgano considerado (interacción Fisonomía*Componente $F=7,22$; $p=0,02$; **Fig. 4g y Anexo 3**), presentando el arbustal abierto mayores valores de C:N respecto al bosque pero sólo en el componente leñoso. Por su parte, el pH presentó valores más bajos en el arbustal abierto tanto para el componente leñoso como para el foliar ($F=5,15$; $p=0,04$; **Fig. 4h y Anexo 3**). En general, e independientemente de la fisonomía, el valor del pH del componente foliar fue mayor en comparación con el material leñoso ($F=5,13$; $p=0,047$; **Fig. 4i**). Los valores de pH oscilaron entre 5,23 y 5,91 en las hojas, en tanto que para el leño el valor más bajo fue 5,04 mientras que el más alto 5,59.



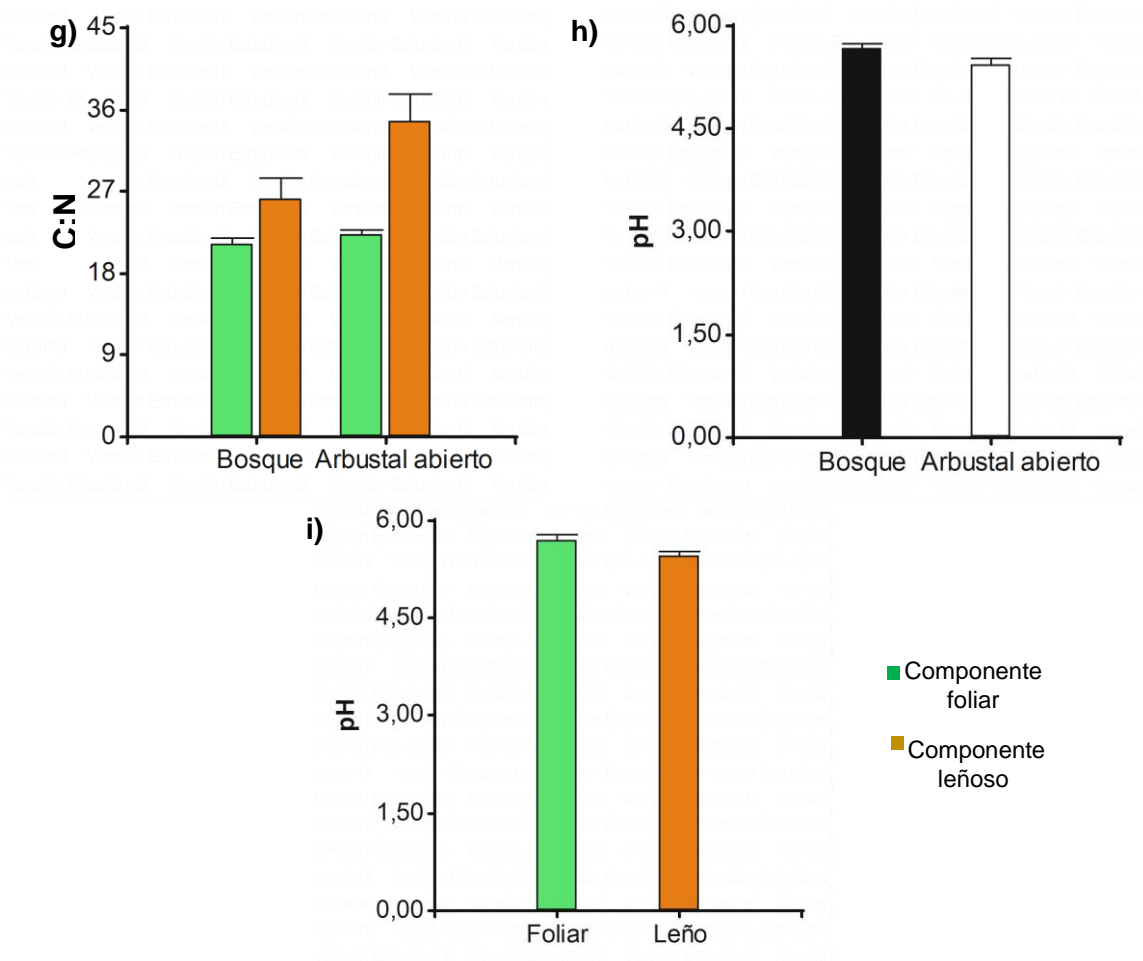


Figura 4. Atributos de la broza y suelo en dos fisonomías vegetales del Chaco Árido. (a) Cantidad, (b) profundidad, (c) humedad de la broza, (d) humedad del suelo. En (e) se indica la complejidad del hábitat (H') mientras que en (f) las distintas proporciones de los componentes de la broza. Para una mejor visualización hojas, ramas y leño de distintos tamaños se agruparon bajo un único grupo, según corresponda. En (g) se muestra la relación C:N, en tanto que en (h) e (i) los valores de pH comparando las fisonomías y los componentes de la broza, respectivamente. Barras indican promedios \pm E.E.

Composición taxonómica del ensamble de invertebrados

Se recolectaron un total de 1394 individuos, distribuidos en 23 grupos taxonómicos (**Anexo 4**). Los ácaros constituyeron el 89% de los invertebrados recolectados. Los insectos representaron el 9% del total, mientras que arañas, pseudoscorpiones, colémbolos y gastrópodos representaron en conjunto, sólo el 2% (**Fig. 5**). Dentro de los ácaros, Prostigmata fue el orden más numeroso (40%) seguido por Mesostigmata (37%) y luego Oribatida (23%). Por su parte, dentro de la Clase Insecta, se identificaron 11 familias distribuidas en 5 órdenes.

Del total de insectos colectados, el 50% pertenecieron a la familia Liposcelididae, mientras que el 30% correspondieron a larvas de holometábolos (**Anexo 4**).



Figura 5. Proporción (%) de los grupos taxonómicos para el total de invertebrados de la broza. Dentro de “otros” se incluye: arañas, pseudoescorpiones, colémbolos y gastrópodos.

Con respecto a la composición del ensamble de invertebrados, en general, las parcelas del bosque tendieron a ubicarse hacia el extremo negativo del eje 1 del análisis de escalamiento multidimensional, mientras que las parcelas del arbustal abierto hacia el lado positivo (**Fig. 6**). Una solución de dos dimensiones fue suficiente para lograr un valor de stress menor a 0,1. Un 84,4% de la variación en la composición de invertebrados de la broza pudo ser explicada por eje 1 del NMDS, que a su vez estuvo asociado a la abundancia de Prostigmata ($r=-0,93$; $p=0,02$), Mesostigmata ($r=-0,89$; $p=0,03$) y Oribatida ($r=-0,95$; $p<0,001$). El eje 2 no explicó las variaciones en la composición del ensamble de invertebrados. Si bien las parcelas del bosque tendieron a ser más semejantes entre sí que con las del arbustal abierto, las diferencias fueron marginalmente significativas ($R_{Global}=0,72$, $p=0,058$; ANOSIM).

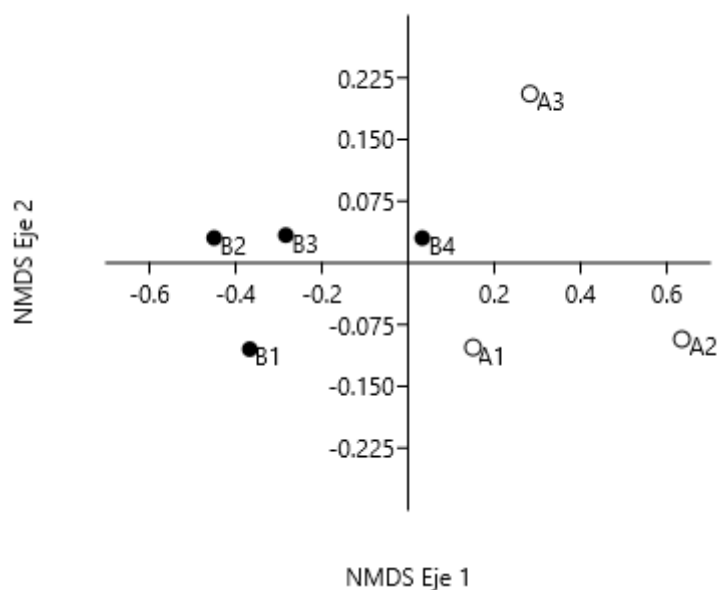


Figura 6. Diagrama de ordenamiento (NMDS) basado en la disimilaridad de Bray-Curtis en la composición del ensamblaje de invertebrados de la broza del Chaco Árido. Valor de stress < 0,1. B= parcelas del bosque (círculos rellenos) y A= parcelas del arbustal abierto (círculos blancos).

De los 23 grupos taxonómicos encontrados, el 35% (8 grupos) estuvieron compartidos por ambas fisonomías. Prostigmata y Mesostigmata fueron los órdenes más abundantes en ambas situaciones de uso (**Tabla 1**). Por su parte, Oribatida representó el 5% del total de individuos capturados en el arbustal abierto mientras que en el bosque constituyó el 23% del total. Representantes de la Clase Gastropoda y de los órdenes de artrópodos Aranea, Pseudoescorpionida y Coleoptera se encontraron exclusivamente en el bosque. En cuanto al arbustal abierto, el único orden exclusivo fue Neuroptera, integrado únicamente por la familia Myrmeleontidae.

Tabla 1: Abundancia relativa (%) de los grupos taxonómicos de invertebrados asociados a la broza en las distintas fisonomías vegetales del Chaco Árido de Córdoba.

Grupo Taxonómico	Bosque	Arbustal Abierto
Gastropoda	0,7	0,0
Prostigmata	36,2	41,7
Mesostigmata	33,8	32,5
Oribatida	23,1	5,3
Lynphiidae	0,1	0,0
<i>Camilina</i> sp. (Gnaphosidae)	0,2	0,0
Salticidae	0,2	0,0
<i>Parachernes</i> sp. (Chernetidae)	0,7	0,0
Olpidae	0,1	0,0

Hypogastruridae	0,1	2,0
Tomoceridae	0,1	0,0
Liposcelidae	3,8	9,9
Pseudocaeciilidae	0,1	0,0
<i>Brachimirmex patagonicus</i> (Formicidae)	0,1	1,3
<i>Cephalotes</i> sp. (Formicidae)	0,1	0,0
<i>Linepitema humile</i> (Formicidae)	0,0	0,7
Mimaridae	0,1	0,7
Trichogrammatidae	0,0	0,7
Tenebrionidae	0,2	0,0
Myrmeleontidae	0,0	0,7
Phoridae	0,0	1,3
Psychodidae	0,1	0,0
Sciaridae	0,4	3,3
	n=1206	n=151

La abundancia de artrópodos ($F=19,96$; $p=0,007$), como así también la diversidad ($F=6,16$; $p=0,05$) fueron menores en el arbustal abierto en relación con el bosque conservado. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la riqueza ($F=4,08$; $p=0,09$) ni tampoco en la equitatividad ($F=3,47$; $p=0,12$) (**Tabla 2**).

Tabla 2. Atributos taxonómicos de los invertebrados asociados a la broza en dos fisonomías vegetales del Chaco Árido. Se indican los valores medios de abundancia (n° individuos), riqueza (S), diversidad (H') y equitatividad (J') a. Entre paréntesis se muestra el error estándar asociado a cada variable. Los asteriscos indican los valores de significancia (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$;) y Ns= No significativo.

Variable	Bosque	Arbustal Abierto	P
Abundancia	61,5 (11,86)	10,93 (13,69)	**
Riqueza	4,9 (0,49)	3,2 (0,56)	Ns
Diversidad	1,16 (0,12)	0,83 (0,14)	*
Equitatividad	0,75 (0,03)	0,85 (0,04)	Ns

Análisis funcional

En general, no se observaron grandes cambios en la proporción de los gremios tróficos de invertebrados. En ambas fisonomías los predadores fueron el gremio trófico con mayor proporción de individuos, seguido por los detritívoros (**Fig. 7**). Al considerar la abundancia de cada gremio, tanto predadores ($F=19,75$;

$p=0,007$) y detritívoros ($F=14,47$; $p=0,01$) fueron menores en el arbustal abierto en comparación al bosque conservado (**Tabla 3**). Si bien no hubo diferencias significativas, la riqueza de predadores ($F=5,95$; $p=0,06$) como la de detritívoros ($F=4,75$; $p=0,08$) tendieron a ser menores en el arbustal abierto (**Tabla 3**).

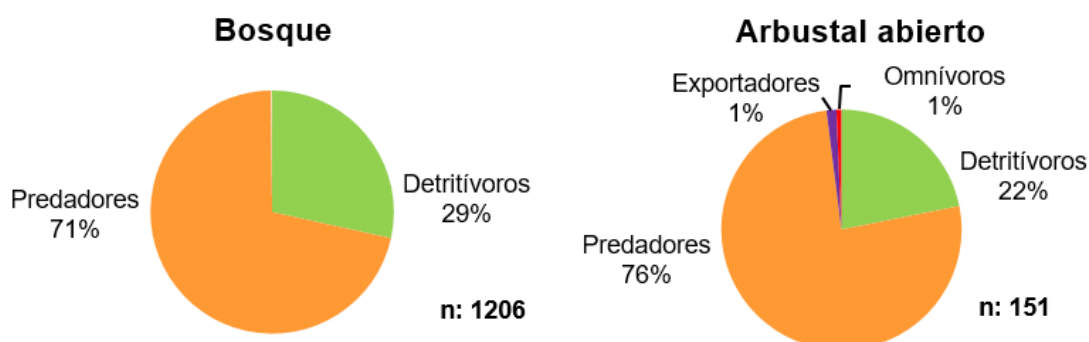


Figura 7. Proporción de los distintos gremios tróficos en los ensamblajes de invertebrados de la broza del Chaco Árido.

Tabla 3. Grupos funcionales de invertebrados asociados a la broza en dos fisonomías del Chaco Árido. Se indican los valores medios de abundancia (n° individuos) y riqueza (S). Entre paréntesis se muestra el error estándar asociado a cada variable. Los asteriscos indican los valores de significancia (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$;) y Ns= no significativo.

Gremio trófico	Variable	Bosque	Arbustal abierto	P
Predadores	Abundancia	43,05 (8,14)	7,67 (9,4)	**
	Riqueza	2,55 (0,28)	1,67 (0,32)	Ns
Detritívoros	Abundancia	17,15 (4,02)	2,2 (4,64)	**
	Riqueza	2,25 (0,29)	1,33 (0,33)	Ns

Asociación entre los atributos de la broza y los ensamblajes de invertebrados

En la figura 8 se muestra un diagrama de las asociaciones que fueron significativas ($p \leq 0,05$) entre los distintos atributos de la broza y del ensamblaje de invertebrados. La profundidad de la broza fue el único atributo de la broza/suelo que explicó la abundancia de invertebrados, aumentado la abundancia con la

profundidad de la broza. A su vez, la riqueza y diversidad taxonómica estuvieron asociadas positivamente por la cantidad de la broza (**Anexo 5**). En relación a la calidad de la broza, la abundancia se relacionó negativamente con la relación C:N del leño ($r = -0,83$, $p = 0,03$) y positivamente con el pH del leño ($r = 0,78$; $p = 0,05$). Por otra parte, la riqueza taxonómica sólo se correlacionó positivamente con el pH del leño ($r = 0,86$; $p = 0,01$).

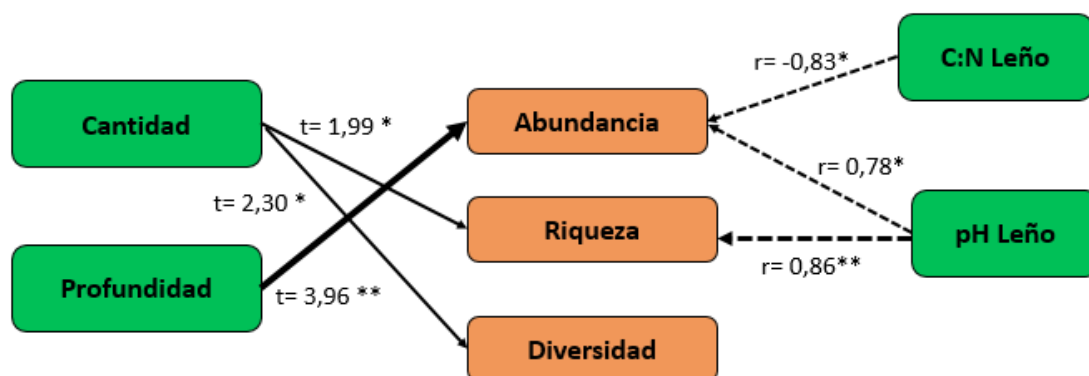


Figura 8. Diagrama de las asociaciones entre los atributos taxonómicos del ensamble de invertebrados (abundancia, riqueza y diversidad en color naranja) y las características de la broza/suelo (cantidad y profundidad en color verde). Para mayor simplicidad del mismo, sólo se indican aquellas asociaciones que fueron estadísticamente significativas ($*p \leq 0,05$; $**p \leq 0,01$). Las relaciones entre las variables físicas de la broza (cantidad y profundidad) y el ensamble de invertebrados se evaluaron a través de modelos lineales generales y mixtos (flechas con línea continua), mientras que para el caso de la calidad de la broza (C:N y pH del leño) se emplearon correlaciones de Spearman o de Pearson (flechas con línea discontinua) según correspondiera (Ver sección “Análisis de Datos”). El grosor de las flechas indica la magnitud de las relaciones.

Las asociaciones de los atributos de la broza/suelo y la diversidad funcional del ensamble de invertebrados con los respectivos valores p ($\leq 0,05$), se encuentran representadas en la figura 9. Tanto la profundidad como la cantidad de la broza explicaron la abundancia de detritívoros, con una relación positiva entre ellos. Por su parte, la profundidad de la broza fue el único atributo de la broza/suelo que explicó la abundancia de predadores, relacionándose ambas variables positivamente. Ni la riqueza de detritívoros, ni la de predadores fueron explicadas por los atributos de la broza/suelo (**Anexo 6**). Con respecto a la calidad de la broza, la abundancia de fauna detritívora no se correlacionó significativamente con ninguno de los atributos químicos ($p > 0,05$),

mientras que la riqueza de detritívoros se correlacionó positivamente con el pH del leño ($r=0,81$; $p=0,03$). Por otra parte, la abundancia de predadores se correlacionó positivamente con la abundancia de detritívoros ($r=0,77$; $p<0,0001$) y con el pH del leño ($r=0,78$; $p=0,05$), mientras que la riqueza no se correlacionó con ninguno de los atributos de calidad ($p>0,05$).

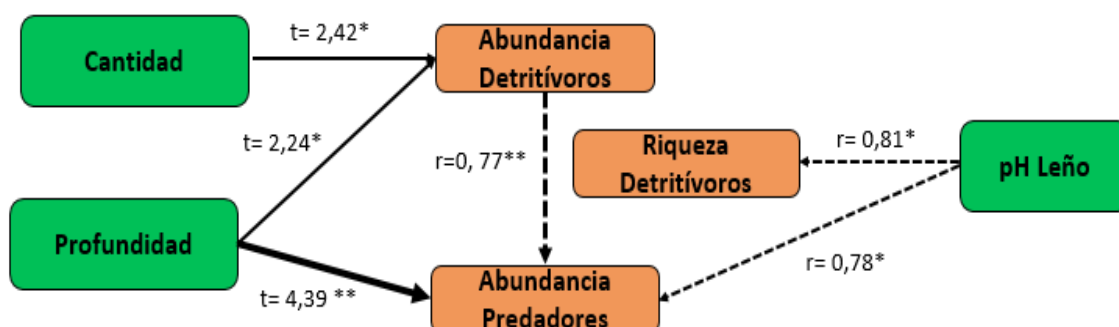


Figura 9. Diagrama de las asociaciones entre grupos funcionales (detritívoros y predadores, en color naranja) y las características de la broza/suelo (color verde). Para mayor simplicidad del mismo, sólo se indican aquellas asociaciones que fueron estadísticamente significativas ($*p\leq 0,05$; $**p\leq 0,01$). Las relaciones entre las variables físicas de la broza (cantidad y profundidad) y el ensamblaje de invertebrados se evaluaron a través de modelos lineales generales y mixtos (flechas con línea continua), mientras que para el caso de la calidad de la broza (C:N y pH del leño) y la abundancia de los gremios tróficos se emplearon correlaciones de Spearman o de Pearson (flechas con línea discontinua) según correspondiera (Ver sección “Análisis de Datos”). El grosor de las flechas indica la magnitud de las relaciones.

DISCUSIÓN

El presente trabajo, puesto en el contexto de estudios previos, muestra que la intensificación del uso de la tierra sobre el bosque del Chaco Árido no sólo afecta a la biomasa vegetal que crece sobre el suelo y a su diversidad funcional (Conti & Díaz 2013) sino que también genera cambios drásticos en la abundancia de la fauna que reside en la broza (7 veces menos predadores y 10 veces menos detritívoros) así como cambios de menor magnitud en la diversidad taxonómica. Estos cambios en la abundancia podrían asociarse principalmente a la disminución en la profundidad y cantidad de broza. Si bien el presente trabajo no lo pone a prueba de manera explícita, los cambios observados en los ensamblajes de invertebrados tienen el potencial de generar cambios de magnitud en el

funcionamiento ecosistémico (Peña-Peña & Irmiler 2016), retroalimentando así los efectos de los cambios en la vegetación en ese funcionamiento.

Atributos de la broza/suelo

De acuerdo a las hipótesis planteadas y, en concordancia con estudios previos, la fisonomía de arbustal abierto (resultante de una intensidad de uso alta) presentó una reducción marcada en la cantidad de broza que llega al suelo (3 veces menos broza en relación al bosque conservado) y, a través de ello, en la profundidad y complejidad estructural de esa broza. Tal como observaron trabajos anteriores en el área de estudio, dicha disminución en la cantidad de broza y una mayor desprotección del suelo, se asoció a un menor contenido de agua en el mismo (Bonino 2006, Cuchietti 2016). Resulta contradictorio, sin embargo, que el porcentaje de humedad en la broza haya seguido el patrón opuesto. Este último patrón podría deberse a que en el arbustal abierto, las gramíneas junto con *S. Sellowii* presentaron una mayor abundancia relativa y sus tejidos acumulan más humedad en comparación a los tejidos leñosos, siendo estos un 10% menor en relación con el bosque. En un estudio previo, Carranza y colaboradores (2012) indicaron que el porcentaje promedio de humedad en la broza de gramíneas nativas del Chaco Árido en sitios deforestados, aumenta durante la estación lluviosa (época en la cual se llevó a cabo el muestreo de la presente tesina), debido a que la broza se encuentra más expuesta al impacto de la lluvia directa que la broza de sitios no deforestados (en promedio 20% de humedad en relación al 12% bajo la canopia de árboles).

Con respecto a los atributos químicos de la broza, la menor calidad del leño en relación al componente foliar es consistente con una mayor proporción de complejas moléculas de carbono (lignina, celulosa y hemicelulosa) en los sustratos leñosos, en comparación con los foliares (Miner *et al.* 2010). Resulta llamativo, sin embargo, que la relación C:N del leño fuera menor en el bosque conservado ya que, de acuerdo a Conti y Díaz (2013), en estos sitios más conservados la densidad del leño es mayor, por lo que sería esperada una mayor relación C:N debido a un incremento en fracciones químicas más recalcitrantes, es decir con alto contenido de C (Venäläinen *et al.* 2003). La relación C:N, mostró

valores de magnitud comparables a lo reportado por Cuchiatti (2016) en mezclas naturales de broza (valores entre $26,83 \pm 0,46$ y $36,97 \pm 6,46$ en el bosque y arbustal abierto respectivamente). Por su parte, la relación opuesta entre el pH y la relación C:N es concordante con la idea de que ambas variables están afectadas inversamente por la concentración de metabolitos secundarios ricos en C y por la concentración de ácidos orgánicos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Estas diferencias de poca magnitud en la calidad de la broza entre las fisonomías bajo estudio, al igual que lo encontrado en trabajos previos en el Chaco Árido, podrían sugerir que el factor más importante en estructurar los ensambles de invertebrados de la broza no es su calidad. Más bien, la disminución marcada en el aporte de broza a medida que la intensidad de uso aumenta, podría ser el principal factor en alterar los ensambles de invertebrados.

Diversidad taxonómica de los ensambles de invertebrados

Tal como era esperado, en los sitios con uso más intensivo la abundancia de invertebrados fue menor y, en consecuencia, se observó una menor diversidad de estos organismos. Concretamente, en el arbustal abierto el número de individuos recolectados representó sólo el 13% del total en el bosque. Estos resultados son coincidentes con los de Tsiafouli y colaboradores (2015) quienes, en un estudio a lo largo de diferentes regiones de Europa con contrastantes regímenes climáticos y tipos de suelo, observaron que aquellos sitios con mayor intensificación de uso fueron los que presentaron menor biomasa y diversidad dentro de diversos grupos taxonómicos de organismos del suelo (p.ej. ácaros oribátidos y colémbolos). Este patrón puede deberse a que muchos de los organismos del suelo, debido a su lento crecimiento y bajas tasas reproductivas (Bedano *et al.* 2006) poseen poblaciones que tardan mucho tiempo en recuperarse luego de un disturbio (Caruso *et al.* 2007, Camann *et al.* 2008).

A pesar de la disminución en la abundancia de invertebrados en sitios con una mayor intensidad de uso de la tierra, no se encontraron diferencias en la distribución de abundancias de los grupos taxonómicos, es decir en la equitatividad. Esto indicaría que los diferentes organismos de la broza son igualmente afectados por la intensificación en el uso y los cambios en la vegetación y en el ambiente asociados (Tsiafouli *et al.* 2015). Las fisonomías

tampoco difirieron en cuanto a la riqueza de invertebrados. Este resultado concuerda con dos estudios realizados en bosques tropicales de Panamá en los que, manipulando la cantidad de broza y empleando un nivel de resolución taxonómica similar al de esta tesina, no observaron cambios en la riqueza de fauna que reside tanto en la broza (Sayer *et al.* 2010) como tampoco en la fauna edáfica (Ashford *et al.* 2013). En ambos casos no puede descartarse, sin embargo, que el patrón se deba al bajo nivel de resolución taxonómica empleado, lo cual podría enmascarar diferencias en el número de especies presentes. Más aun, considerando que, en el presente trabajo, el grupo más abundante fue el de los ácaros (en los sitios más conservados la abundancia fue 9 veces superior con respecto a los sitios menos conservados) y que estos organismos son sumamente diversos aun a escala local (Young *et al.* 2012).

Con respecto a la identidad de la biota del suelo, en concordancia con lo reportado en estudios llevados a cabo en bosques tropicales (Wiwatwitaya & Takeda 2005, Palacios-Vargas *et al.* 2007) y templados (Laganière *et al.* 2009) como también en desiertos (Santos & Whitford 1981), los ácaros fueron el grupo predominante dentro de la fauna de invertebrados de la broza del Chaco Árido. Curiosamente, los resultados aquí presentados difieren de los de trabajos previos en el área de estudio (Molina *et al.* 1999, Malín-Vilar 2011), en los cuales los insectos fueron el grupo dominante de los ensambles de invertebrados. Es posible que tanto las distintas técnicas empleadas (trampas pit-fall o embudos de Berlese-Tullgren) como las variaciones climáticas interanuales expliquen la disparidad de los resultados. Molina y colaboradores (1999) utilizaron trampas de caída (pit-fall) mientras que en el presente trabajo se utilizó el método de Berlese-Tullgren para la extracción de la fauna. Este último método se caracteriza por ser eficaz para capturar representantes de la mesofauna como ácaros (Sabu *et al.* 2010), estando menos representados distintos órdenes de insectos, por lo general más móviles, como los coleópteros. En segundo lugar, aunque Malín-Vilar (2011) también empleó el método de Berlese-Tullgren, podría ocurrir que las variaciones interanuales en las precipitaciones y temperaturas propias de los sistemas áridos (Doblas-Miranda *et al.* 2007), hayan impactado en la dominancia de los grupos encontrados en los dos estudios, ya que algunos de ellos, los ácaros en particular, son muy sensibles a los cambios ambientales (Xu *et al.* 2012).

Diversidad funcional de los ensamblajes de invertebrados

Si bien a nivel funcional, se observó una menor abundancia tanto de predadores como de detritívoros en el arbustal abierto en relación al bosque, no se observaron cambios marcados en la composición funcional del ensamblaje (las proporciones de los gremios tróficos fueron similares en ambas fisonomías y, en particular, la proporción de predadores fue siempre mayor en comparación a los detritívoros). Es posible que de la misma manera en que los usos de la tierra afectan principalmente a la abundancia más que a la identidad taxonómica y funcional de la vegetación (Conti & Díaz 2013), se observe el mismo efecto en el ensamblaje de invertebrados, para los cuales la broza generada por las plantas representa tanto el recurso como el hábitat.

Cabe aclarar que si bien podría parecer contradictorio que se observe una mayor abundancia de predadores que de detritívoros (que serían sus presas), esto puede deberse simplemente a que parte de los predadores son también presa de otros predadores (Ayal 2007), no sólo por las diferencias interespecíficas en cuanto al tamaño sino también entre los distintos estadios de desarrollo dentro de una misma especie (Megías *et al.* 2011). Además, podría ocurrir que parte de los predadores busquen sus presas en el suelo, tal como se ha visto para Mesostigmata y Prostigmata (los grupos más abundantes de predadores encontrados en este trabajo) que se alimentan de nematodos edáficos (Heidemann *et al.* 2011). En coincidencia con estos resultados, Santos y colaboradores (1981) como también Santos y Whitford (1981) mostraron en regiones desérticas, un patrón similar al comparar la abundancia de Mesostigmata y Prostigmata (predadores) en relación a colémbolos y oribátidos (presas).

Al incluir a herbívoros y larvas como presas, en el bosque la asimetría en la abundancia relativa de presas en relación a predadores sigue siendo alta (34% vs 66%, respectivamente), mientras que en el arbustal abierto las abundancias relativas se vuelven similares (49% presas y 51% predadores). Estos grupos podrían ser ítems alimenticios importantes para los predadores, especialmente en el arbustal abierto, donde la fauna herbívora en particular, presenta altas densidades (Molina *et al.* 1999). Por su parte, los estadios larvales de insectos que se desarrollan en la broza, resultan importantes en términos tanto de

abundancia como de biomasa y, ha sido demostrado que pueden ser consumidos por ácaros del orden Mesostigmata (Klarner *et al.* 2013).

Asociación de los invertebrados con las características del hábitat

Debido a que la broza representa tanto un recurso como el hábitat para los invertebrados, los cambios la vegetación podrían afectar a dichos organismos a través de la cantidad y calidad de broza que producen (Wardle *et al.* 2004). De acuerdo con esta idea, en este trabajo se encontró que una menor abundancia en los grupos taxonómicos y funcionales, se asociaron principalmente a una disminución en el aporte de broza. Sin embargo, contrario a lo esperado bajo la misma idea, no hubo asociación entre los atributos del ensamble de invertebrados y la heterogeneidad del hábitat. Tal como Bultman y Uetz (1984) propusieron, podría ser que el espacio de hábitat más que la heterogeneidad del mismo, sea el principal determinante de los tamaños poblacionales de los organismos, al proveer por ejemplo una mayor disponibilidad de presas para predadores.

Al analizar la composición taxonómica, tanto arañas como pseudoescorpiones estuvieron totalmente ausentes en los sitios con mayor intensidad de uso, pero sí estuvieron presentes en el bosque conservado, aunque su abundancia fue muy baja (1% del total). Pese a esta abundancia baja, la diferencia con el bosque podría ser relevante ya que estos órdenes de arácnidos pueden ser importantes en el control de los tamaños poblacionales de sus presas y, a través de ello, ejercer efectos sobre el funcionamiento ecosistémico (Brennan *et al.* 2006). En bosques templados, Uetz (1979) observó que una capa más profunda de broza incrementa la abundancia de familias de “arañas errantes” que residen dentro de este compartimento y con frecuencia se desplazan de un sitio a otro en busca de presas. En el caso de las “arañas tejedoras”, la cantidad de broza determina la disponibilidad de cavidades para la construcción de redes (Berg *et al.* 1998) que son empleadas en la captura de presas (Birkhofer *et al.* 2008). Este mecanismo podría explicar también la presencia de pseudoescorpiones, debido a que estos organismos construyen cámaras de seda en la que depositan sus huevos, mudan e incluso hibernan (Wood & Gabbutt 1979). Es así que, una mayor cantidad de broza alberga una

mayor abundancia de predadores (Kaspari & Yanoviak 2009), los cuales además presentan diferentes estrategias de caza.

En relación a las características microclimáticas del hábitat, se ha propuesto que la humedad de la broza cumple un rol importante en determinar patrones de distribución vertical y actividad de los invertebrados (Sayer 2006), especialmente en sistemas áridos (Whitford 1989, Doblás-Miranda *et al.* 2009) donde el agua puede ser limitante (Schwinning & Sala 2004). Sin embargo, en este trabajo y, en concordancia con lo encontrado por Malín-Vilar (2011), no se observó una relación entre el porcentaje de humedad de la broza o del suelo y los atributos taxonómicos o funcionales del ensamble de invertebrados. Esto puede deberse a que distintas especies exhiben diferentes rangos de tolerancia a la variabilidad en las condiciones microclimáticas (Huhta & Hänninen 2001). En este sentido, Palacios- Vargas y colaboradores (2007) reportaron en bosques tropicales secos una mayor abundancia de ácaros Prostigmata y Oribatida durante la estación seca, mientras que lo opuesto fue observado en la abundancia de colémbolos. Por otro lado, podría suceder que diferentes patrones en el ensamble de invertebrados (p.ej. variaciones en la abundancia de invertebrados) relacionados con los marcados cambios estacionales en la temperatura y humedad en sistemas áridos (Doblás-Miranda *et al.* 2009), emerjan al incorporar distintas fechas de muestreo, más que teniendo una medición puntual como la que se realizó en la presente tesina.

Además de las características del hábitat, la calidad de la broza fue un importante factor estructurador del ensamble de invertebrados de la broza. En general, una mayor calidad del leño se asoció positivamente con la abundancia y riqueza de invertebrados. Se ha postulado que las características químicas de la broza, determinan su palatabilidad (Swift *et al.* 1979) y, al hacerlo, regulan la densidad de los organismos (mecanismo de regulación ascendente o bottom-up, Wardle 2002). Si bien es esperable que este mecanismo afecte principalmente a aquellos invertebrados detritívoros que se alimentan preferentemente de hongos y bacterias, no hubo asociación entre la abundancia de detritívoros y la calidad, aunque sí con la riqueza dentro de este gremio. Dicha asociación podría relacionarse al hecho de que los hongos son los principales descomponedores del leño (Cornwell *et al.* 2009) y podrían ser aprovechados por distintas especies

de mesofauna detritívora, las cuales se caracterizan por “ramonear” las hifas o alimentarse de esporas fúngicas (Seastedt 1984).

CONCLUSIONES

En ambientes del Chaco Árido, los cambios en el ensamble de invertebrados en respuesta a los cambios fisonómicos debido a una mayor intensificación en el uso estuvieron principalmente asociados a cambios en la cantidad y profundidad de la broza, así como también por diferencias en la calidad del leño. Una disminución en la abundancia y diversidad de organismos, debido a una mayor intensidad de uso de la tierra, podría tener implicancias para los procesos de ciclado de nutrientes y descomposición en la cual los invertebrados intervienen.

Por otra parte, no se observaron cambios en la riqueza en los grupos taxonómicos o dentro de gremios funcionales, lo cual podría deberse al nivel de resolución taxonómico empleado. Es posible que, para evaluar patrones a la escala local de este estudio se requiera una mayor resolución taxonómica que la aquí empleada. Se sugiere, además, abordar estudios para conocer la variabilidad temporal en el ensamble de invertebrados y en relación a eventos de lluvia. Finalmente, realizar trabajos sobre los invertebrados que habitan en el suelo mineral será útil para evaluar la existencia de interconexiones de la fauna en la interfase broza-suelo, como así también patrones de migración vertical.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adl, S. M. (2003). *The ecology of soil decomposition*. Cabi Publishing.
- Ashford, O. S., Foster, W. A., Turner, B. L., Sayer, E. J., Sutcliffe, L., & Tanner, E. V. (2013). Litter manipulation and the soil arthropod community in a lowland tropical rainforest. *Soil Biology and Biochemistry*, 62, 5-12.
- Ayal, Y. (2007). Trophic structure and the role of predation in shaping hot desert communities. *Journal of Arid Environments*, 68(2), 171-187.
- Bakker, M. A., Carreño-Rocabado, G., & Poorter, L. (2011). Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use

- types. *Functional Ecology*, 25(3), 473-483.
- Bardgett, R. (2005). *The biology of soil: a community and ecosystem approach*. Oxford University Press.
- Bardgett, R. D., & van der Putten, W. H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), 505-511.
- Barrios, E. (2007). Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological economics*, 64(2), 269-285.
- Bedano, J. C., Cantú, M. P., & Doucet, M. E. (2006). Influence of three different land management practices on soil mite (Arachnida: Acari) densities in relation to a natural soil. *Applied Soil Ecology*, 32(3), 293-304.
- Berg, M. P., Kniese, J. P., Bedaux, J. J. M., & Verhoef, H. A. (1998). Dynamics and stratification of functional groups of micro-and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils*, 26(4), 268-284.
- Berg, M. P., & Bengtsson, J. (2007). Temporal and spatial variability in soil food web structure. *Oikos*, 116(11), 1789-1804.
- Berlese, A. (1905). Apparecchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli artropodi. *Redia*, 2: 85-89. Also *Bull. Soc. ent. Ital.*, 37: 227-232. 1921. Mezzo per separare gli artropodi raccolti col collettore Berlese. *Redia*, 14: 211-214.
- Birkhofer, K., Wise, D. H., & Scheu, S. (2008). Subsidy from the detrital food web, but not microhabitat complexity, affects the role of generalist predators in an aboveground herbivore food web. *Oikos*, 117(4), 494-500.
- Bonino, E. E. (2006). Changes in carbon pools associated with a land-use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest ecology and management*, 223(1), 183-189.
- Brennan, K. E., Ashby, L., Majer, J. D., Moir, M. L., & Koch, J. M. (2006). Simplifying assessment of forest management practices for invertebrates: How effective are higher taxon and habitat surrogates for spiders following prescribed burning?. *Forest Ecology and Management*, 231(1-3), 138-154.

- Brussaard, L. (1998). Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied soil ecology*, 9(1), 123-135.
- Bultman, T. L., & Uetz, G. W. (1984). Effect of structure and nutritional quality of litter on abundances of litter-dwelling arthropods. *American Midland Naturalist*, 165-172.
- Cabido, M., Acosta, A. T., Carranza, M. L., & Díaz, S. (1992). La vegetación del Chaco Árido en el W de la provincia de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques*, 17, 447-456.
- Cabido, M., & Pacha, M. J. (2002). Vegetación y flora de la Reserva Natural Chancaní. Serie C. Public. Técnicas. Agencia Córdoba Ambiente, Gobierno de la Provincia de Córdoba.
- Camann, M. A., Gillette, N. E., Lamoncha, K. L., & Mori, S. R. (2008). Response of forest soil Acari to prescribed fire following stand structure manipulation in the southern Cascade Range. *Canadian journal of forest research*, 38(5), 956-968.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Carranza, C., Noe, L., Merlo, C., Ledesma, M., & Abril, A. (2012). Efecto del tipo de desmonte sobre la descomposición de pastos nativos e introducidos en el Chaco Árido de la Argentina. RIA. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 38(1).
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J. C., & Poorter, L. (2012). Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100(6), 1453-1463.
- Caruso, T., Pigino, G., Bernini, F., Bargagli, R., & Migliorini, M. (2007). The Berger–Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: a case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages. *Biodiversity and Conservation*, 16(12), 3277-3285.

- Conti, G., & Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18-28.
- Conti, G., Pérez-Harguindeguy, N., Quètier, F., Gorné, L. D., Jaureguiberry, P., Bertone, G. A., ... & Díaz, S. (2014). Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, ecosystems & environment*, 197, 68-76.
- Cornelissen, J. H. C., Queded, H. M., Van Logtestijn, R. S. P., Pérez-Harguindeguy, N., Gwynn-Jones, D., Díaz, S., ... & Aerts, R. (2006). Foliar pH as a new plant trait: can it explain variation in foliar chemistry and carbon cycling processes among subarctic plant species and types?. *Oecologia*, 147(2), 315-326.
- Cornwell, W. K., Cornelissen, J. H., Allison, S. D., Bauhus, J., Eggleton, P., Preston, C. M., ... & Zanne, A. E. (2009). Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? *Global Change Biology*, 15(10), 2431-2449.
- Crossley, D. & Coleman, D. (1999) 'Microarthropods', in M. E. Sumner (ed) *Handbook of Soil Science*, CRC Press, *Boca Raton*, pp. 59–65.
- Cuchietti, A. (2016). Efectos del uso de la tierra y la biodiversidad funcional sobre el ciclado de la materia orgánica en el centro-oeste de Argentina. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, FCEFyN-UNC; Córdoba, Argentina.
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H., Bardgett, R. D., ... & da Silva, P. M. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2873-2893.
- Decaëns, T. (2010). Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19(3), 287-302.
- Doblas-Miranda, E., Sánchez-Piñero, F., & González-Megías, A. (2007). Soil macroinvertebrate fauna of a Mediterranean arid system: composition and temporal changes in the assemblage. *Soil Biology and Biochemistry*,

39(8), 1916-1925.

- Doblas-Miranda, E., Sanchez-Pinero, F., & Gonzalez-Megias, A. (2009). Different structuring factors but connected dynamics shape litter and belowground soil macrofaunal food webs. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(12), 2543-2550.
- Ettema, C. H., & Wardle, D. A. (2002). Spatial soil ecology. *Trends in ecology & evolution*, 17(4), 177-183.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57(1), 1-32.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Helkowski, J. H. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574.
- Fortunel, C., Garnier, E., Joffre, R., Kazakou, E., Quested, H., Grigulis, K., ... & Doležal, J. (2009). Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90(3), 598-611.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., & Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 372-380.
- Grandy, A. S., & Robertson, G. P. (2007). Land-use intensity effects on soil organic carbon accumulation rates and mechanisms. *Ecosystems*, 10(1), 59-74.
- Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G., Cornelissen, J. H. C., Rorison, I. H., ... & Booth, R. E. (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 259-281.
- Grismado, C. J., Ramírez, M. J., & Izquierdo, M. A. (2014). Araneae: Taxonomía, Diversidad y clave de identificación de familias de la Argentina. Roig-Juñent, S.; LE Claps & JJ Morrone (Directores). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, 3, 55-94.
- Hammer, Ř., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological

- Statistics Software Package for Education and Data Analysis—*Palaeontol. Electron.* 4: 9pp.
- Handa, I. T., Aerts, R., Berendse, F., Berg, M. P., Bruder, A., Butenschoen, O., ... & McKie, B. G. (2014). Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*, 509(7499), 218-221.
- Hansen, R. A. (2000). Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, 81(4), 1120-1132.
- Heidemann, K., Scheu, S., Ruess, L., Maraun, M. (2011). Molecular detection of nematode predation and scavenging in oribatid mites: Laboratory and field experiments. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 2229-2236.
- Högberg, M. N., Högberg, P., & Myrold, D. D. (2007). Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the trees, or all three? *Oecologia*, 150(4), 590-601.
- Hoyos, L. E., Cingolani, A. M., Zak, M. R., Vaieretti, M. V., Gorla, D. E., & Cabido, M. R. (2013). Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 260-271.
- Huhta, V., & Hänninen, S. M. (2001). Effects of temperature and moisture fluctuations on an experimental soil microarthropod community. *Pedobiologia*, 45(3), 279-286.
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., ... & Turnbull, L. A. (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546(7656), 65-72.
- Kardol, P., Reynolds, W. N., Norby, R. J., & Classen, A. T. (2011). Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology*, 47(1), 37-44.
- Kaspari, M., & Yanoviak, S. P. (2009). Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. *Ecology*, 90(12), 3342-3351.
- Klarner, B., Maraun, M., & Scheu, S. (2013). Trophic diversity and niche partitioning in a species rich predator guild—Natural variations in stable isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of mesostigmatid mites (Acari,

- Mesostigmata) from Central European beech forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 327-333.
- Knops, J. M., Tilman, D., Haddad, N. M., Naeem, S., Mitchell, C. E., Haarstad, J., ... & Groth, J. (1999). Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2(5), 286-293.
- Laganière, J., Paré, D., & Bradley, R. L. (2009). Linking the abundance of aspen with soil faunal communities and rates of belowground processes within single stands of mixed aspen–black spruce. *Applied soil ecology*, 41(1), 19-28.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., ... & Rossi, J. P. (2006). Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3-S15.
- Mahnert, V., Di Iorio, O., Turienzo, P., & Porta, A. (2011). Pseudoscorpions (Arachnida) from Argentina. New records of distributions and habitats, corrections and an identification key. *Zootaxa*, 2881(1), 1-30.
- Malin-Vilar, T.G. (2011). Efecto del uso de la tierra sobre la mesofauna epigea asociada a la broza en el Bosque Chaco occidental de Córdoba. Tesina de Grado en Ciencias Biológicas, FCEfyN-UNC; Córdoba, Argentina.
- MEA (2005). Ecosystems and human well-being: wetlands and water. World resources institute, Washington, DC, 5.
- Megías, A. G., Sánchez-Piñero, F., & Hódar, J. A. (2011). Trophic interactions in an arid ecosystem: From decomposers to top-predators. *Journal of Arid Environments*, 75(12), 1333-1341.
- Mikola, J., & Setälä, H. (1998). Productivity and trophic-level biomasses in a microbial-based soil food web. *Oikos*, 158-168.
- Miner, A., Alvarez, J., Villagra, P., & Aranibar, J. (2010). Dinámica temporal de la masa de broza en distintos microhábitats del desierto del Monte Central (Mendoza, Argentina). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias*, 42(2).
- Moço, M. K. S., Gama-Rodrigues, E. F., Gama-Rodrigues, A. C., Machado, R.

- C., & Baligar, V. C. (2010). Relationships between invertebrate communities, litter quality and soil attributes under different cacao agroforestry systems in the south of Bahia, Brazil. *Applied soil ecology*, 46(3), 347-354.
- Molina, S. I., Valladares, G. R., Gardner, S., & Cabido, M. R. (1999). The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 42(1), 29-42.
- Momo, F. R., & Falco, L. B. (2009). Biología y ecología de la fauna del suelo (No. 631.46 B615bi). Universidad Nacional de General Sarmiento.
- Moretti, M., Dias, A. T., Bello, F., Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., ... & Ibanez, S. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558-567.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., ... & Day, J. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45.
- O'Brien, M. J., Brezzi, M., Schuldt, A., Zhang, J. Y., Ma, K., Schmid, B., & Niklaus, P. A. (2017). Tree diversity drives diversity of arthropod herbivores, but successional stage mediates detritivores. *Ecology and Evolution*, 7(21), 8753-8760.
- Ossola, A., Hahs, A. K., Nash, M. A., & Livesley, S. J. (2016). Habitat complexity enhances comminution and decomposition processes in urban ecosystems. *Ecosystems*, 19(5), 927-941.
- Palacios-Vargas, J. G., Castano-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., & Martínez-Sánchez, J. (2007). Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and conservation*, 16(13), 3703-3717.
- Peña-Peña, K., & Irmiler, U. (2016). Moisture seasonality, soil fauna, litter quality and land use as drivers of decomposition in Cerrado soils in SE-Mato Grosso, Brazil. *Applied soil ecology*, 107, 124-133.

- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Urcelay, C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of botany*, 61(3), 167-234.
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2000). Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. *Mixed-effects models in S and S-Plus*, 3-56.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1), 297-330.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C., & Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21(6), 1016-1026.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). Experimental design and data analysis for biologists. *Cambridge University Press*.
- R 2.12.1 Development Core Team. (2011). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sabu, T. K., & Shiju, R. T. (2010). Efficacy of pitfall trapping, Winkler and Berlese extraction methods for measuring ground-dwelling arthropods in moistdeciduous forests in the Western Ghats. *Journal of Insect Science*, 10(1).
- Salamon, J. A., Zaitsev, A., Gärtner, S., & Wolters, V. (2008). Soil macrofaunal response to forest conversion from pure coniferous stands into semi-natural montane forests. *Applied soil ecology*, 40(3), 491-498.
- Santos, P. F., & Whitford, W. G. (1981). The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan desert ecosystem. *Ecology*, 62(3), 654-663.
- Santos, P. F., Phillips, J., & Whitford, W. G. (1981). The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert. *Ecology*, 62(3), 664-669.

- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1), 1-31.
- Sayer, E. J., Sutcliffe, L. M., Ross, R. I., & Tanner, E. V. (2010). Arthropod abundance and diversity in a lowland tropical forest floor in Panama: the role of habitat space vs. nutrient concentrations. *Biotropica*, 42(2), 194-200.
- Schneider, T., Keiblinger, K. M., Schmid, E., Sterflinger-Gleixner, K., Ellersdorfer, G., Roschitzki, B., ... & Riedel, K. (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *The ISME journal*, 6(9), 1749-1762.
- Schwinning, S., & Sala, O. E. (2004). Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 211-220.
- Seastedt, T. R. (1984). The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual review of entomology*, 29(1), 25-46.
- Seidelmann, K. N., Scherer-Lorenzen, M., & Niklaus, P. A. (2016). Direct vs. microclimate-driven effects of tree species diversity on litter decomposition in young subtropical forest stands. *PLoS one*, 11(8), e0160569.
- Simpson, J. E., Slade, E., Riutta, T., & Taylor, M. E. (2012). Factors affecting soil fauna feeding activity in a fragmented lowland temperate deciduous woodland. *PLoS One*, 7(1), e29616.
- Swift M. J., Heal O. W., & Anderson, J. M. (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford.
- 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(6), 731-737.
- Triplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (2005). *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thomson Brooks/Cole, Seventh Edition. USA.
- Tsiafouli, M. A., Thébault, E., Sgardelis, S. P., Rüter, P. C., Putten, W. H., Birkhofer, K., ... & Bjornlund, L. (2015). Intensive agriculture reduces soil

- biodiversity across Europe. *Global change biology*, 21(2), 973-985.
- Tullgren, A. (1918). Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen. *Zeitschrift Für Angewante Entomologie*, 4, 149-150.
- Uetz, G. W. (1979). The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia*, 40(1), 29-42.
- Venäläinen, M., Harju, A. M., Kainulainen, P., Viitanen, H., & Nikulainen, H. (2003). Variation in the decay resistance and its relationship with other wood characteristics in old Scots pines. *Annals of forest science*, 60(5), 409-417.
- Vos, V. C., van Ruijven, J., Berg, M. P., Peeters, E. T., & Berendse, F. (2011). Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos*, 120(7), 1092-1098.
- Vos, V. C., van Ruijven, J., Berg, M. P., Peeters, E. T., & Berendse, F. (2013). Leaf litter quality drives litter mixing effects through complementary resource use among detritivores. *Oecologia*, 173(1), 269-280.
- Wardle, D. A. (2002). *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components* (Vol. 34). Princeton University Press.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304(5677), 1629-1633.
- Wardle, D. A. (2006). The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology letters*, 9(7), 870-886.
- Whitford, W. G. (1996). The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems. *Biodiversity & Conservation*, 5(2), 185-195.
- Wiwatwitaya, D., & Takeda, H. (2005). Seasonal changes in soil arthropod abundance in the dry evergreen forest of north-east Thailand, with special reference to collembolan communities. *Ecological Research*, 20(1), 59-70.
- Wood, P. A., & Gabbutt, P. D. (1979). Silken chambers built by adult pseudoscorpions in laboratory culture. *Bulletin of the British*

Arachnological Society, 4(7), 285-293.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Xu, G. L., Kuster, T. M., Günthardt-Goerg, M. S., Dobbertin, M., & Li, M. H. (2012). Seasonal exposure to drought and air warming affects soil Collembola and mites. *PloS one*, 7(8), e43102.

Young, M. R., Behan-Pelletier, V. M., & Hebert, P. D. (2012). Revealing the hyperdiverse mite fauna of subarctic Canada through DNA barcoding. *PLoS One*, 7(11), e48755.

Zak, M. R., Cabido, M., & Hodgson, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological conservation*, 120(4), 589-598.

Zuur, A., Ieno, E. N., & Meesters, E. (2009). *A Beginner's Guide to R*. Springer Science & Business Media.

ANEXOS

Anexo 1. Caracterización de la parcela correspondiente al arbustal abierto asociado a un evento de lluvia:

Tabla Anexo 1. Abundancia de los distintos grupos taxonómicos de invertebrados asociados a la broza. Para cada grupo taxonómico se indica, además, el gremio trófico correspondiente.

Grupo Taxonómico	Familia	Especie	Gremio	Total
Acari	Prostigmata		Predador	63
	Mesostigmata		Predador	64
	Oribatida		Detritívoro	23
Collembola	Hypogastruridae		Detritívoro	24
	Isotomidae		Detritívoro	1
	Sminthuridae		Detritívoro	64
Psocoptera	Liposcelidae		Detritívoro	5

	Psoquillidae		Detritívoro	1
Hymenoptera	Formicidae	<i>Eciton sp.</i>	Predador	1
	Formicidae	<i>Solenopsis sp 1</i>	Omnívoro	1
	Formicidae	<i>Solenopsis sp 2</i>	Omnívoro	1
	Mimaridae		Predador	1
Diptera	Phoridae		Detritívoro	1
	Psychodidae		Detritívoro	2
	Sciaridae		Detritívoro	1
	Cecidomyiidae		Herbívoro	1
Thysanoptera	Thripidae		Herbívoro	1
Hemiptera (ninfas)			Herbívoro	2
Larvas de holometábolos			-	56
Ninfas Indeterminadas			-	5
Total				318

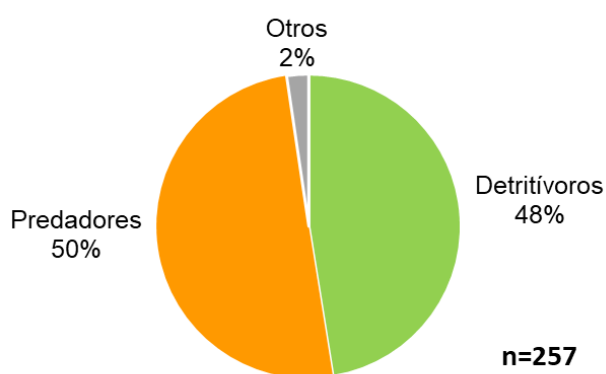


Figura Anexo 1. Proporción de los distintos gremios tróficos. Dentro de “Otros” se incluyen los gremios tróficos: omnívoros y herbívoros.

Anexo 2. Abundancia de invertebrados pertenecientes al gremio trófico “Herbívoros” en dos fisonomías del Chaco Árido. Se indica el estadio de desarrollo correspondiente.

Estadío	Grupo taxonómico	Familia	Bosque	Arbustal abierto
Adulto	Diptera	Cecidomyiidae	4	0
	Hemiptera	Coccidae	15	2
		Alerodoydae	0	1
		Psillidae	1	0
		Tingidae	0	1

	Thysanoptera	Thripidae	3	20
Inmaduros	Hemiptera	-	20	13
	Thysanoptera	-	26	26
Total			69	63

Anexo 3. Atributos de la broza y del suelo en las fisonomías vegetales seleccionadas para el estudio. Valores medios, entre paréntesis se muestran el error estándar asociado a cada medición. Los asteriscos indican valores de significancia (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,001$; *** $p \leq 0,0001$).

Variable	Bosque	Arbustal Abierto	P
Cantidad (g/m^2)	768,46 (51,63)	238,86 (59,62)	***
Profundidad (cm)	1,54 (0,16)	0,39 (0,18)	**
Complejidad (H')	1,75 (0,05)	1,11 (0,06)	**
Humedad Broza (%)	4,06 (1,32)	11,38 (1,52)	**
Humedad Suelo (%)	4,92 (0,23)	2,85 (0,27)	**
C:N	23,71 (1,41)	28,97 (2,99)	*
pH	5,67 (0,07)	5,46 (0,11)	*

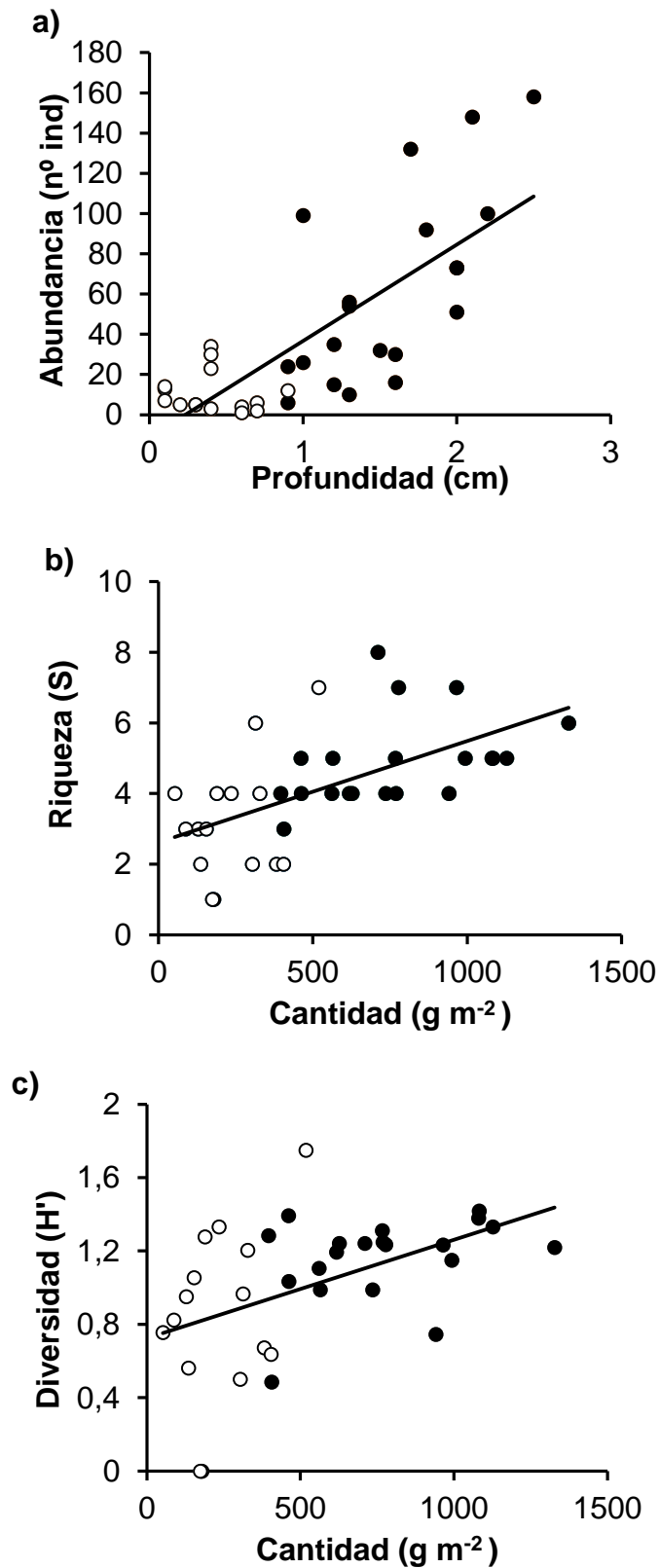
Anexo 4. Abundancia de los diferentes grupos taxonómicos de invertebrados asociados a la broza, en las fisonomías del Chaco Árido de Córdoba. Además se indica el gremio trófico correspondiente a cada taxa.

Grupo Taxonómico	Familia	Especie	Gremio	Bosque	Arbustal abierto	Total
Gastropoda	Gastropoda		Detritívoro	8	0	8
Acari	Prostigmata		Predador	436	63	499
	Mesostigmata		Predador	408	49	457
	Oribatida		Detritívoro	278	8	286
Araneae	Lynphiidae		Predador	1	0	1
	Gnaphosidae	<i>Camilina sp</i>	Predador	2	0	2
	Salticidae		Predador	3	0	3
Pseudoscorpionida	Chernetidae	<i>Parachernes sp</i>	Predador	9	0	9
	Olpiidae		Predador	1	0	1
Collembola	Hypogastruridae		Detritívoro	1	3	4
	Tomoceridae		Detritívoro	1	0	1
Psocoptera	Liposcelidae		Detritívoro	46	15	61
	Pseudocaeciliidae		Detritívoro	1	0	1
Hymenoptera	Formicidae	<i>Brachimirmex patagonicus</i>	Exportadora	1	2	3
	Formicidae	<i>Cephalotes sp</i>	Omnívora	1	0	1
	Formicidae	<i>Linepitema humile</i>	Omnívora	0	1	1

	Mimaridae	Parasitoide	1	1	2
	Trichogrammatidae	Parasitoide	0	1	1
Coleoptera	Tenebrionidae	Detritívoro	2	0	2
Neuroptera	Myrmeleontidae	Predador	0	1	1
	Phoridae	Detritívoro	0	2	2
Díptera	Psychodidae	Detritívoro	1	0	1
	Sciaridae	Detritívoro	5	5	10
Larvas de holometábolos	-	-	24	13	37
Total			1230	164	1394

Anexo 5. Resultados de los modelos lineales explorando las asociaciones entre los atributos taxonómicos de los invertebrados de la broza (abundancia, riqueza y diversidad) y los atributos de la broza (cantidad, profundidad, complejidad y humedad) y del suelo (humedad) en el Chaco Árido. En negrita se indican las relaciones significativas.

		Estimador	T	P
Abundancia	Cantidad (g/m ²)	0,03	1,25	0,22
	Profundidad (cm)	46,88	3,96	<0,0001
	Complejidad (H')	-14,04	-0,84	0,41
	Humedad	0,73	0,68	0,50
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	-0,92	-0,23	0,81
Riqueza	Cantidad (g/m²)	0,002	1,99	0,05
	Profundidad (cm)	0,51	0,90	0,37
	Complejidad (H')	-0,21	-0,26	0,79
	Humedad	-0,03	-0,73	0,47
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	-0,099	-0,52	0,60
Diversidad	Cantidad (g/m²)	0,0006	2,30	0,03
	Profundidad (cm)	-0,11	-0,80	0,43
	Complejidad (H')	0,12	0,60	0,55
	Humedad	-0,05	-1,02	0,32
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	-0,01	-1,20	0,24

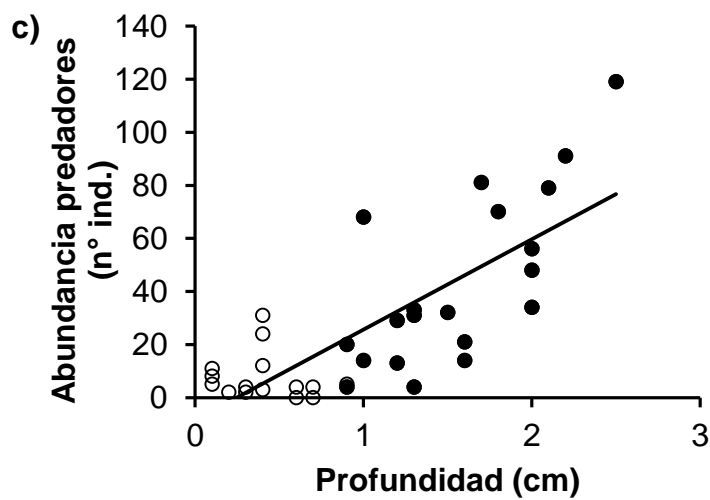
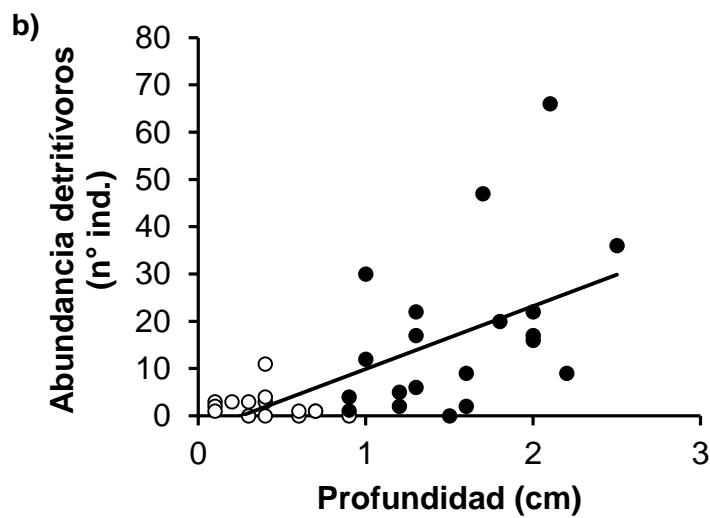
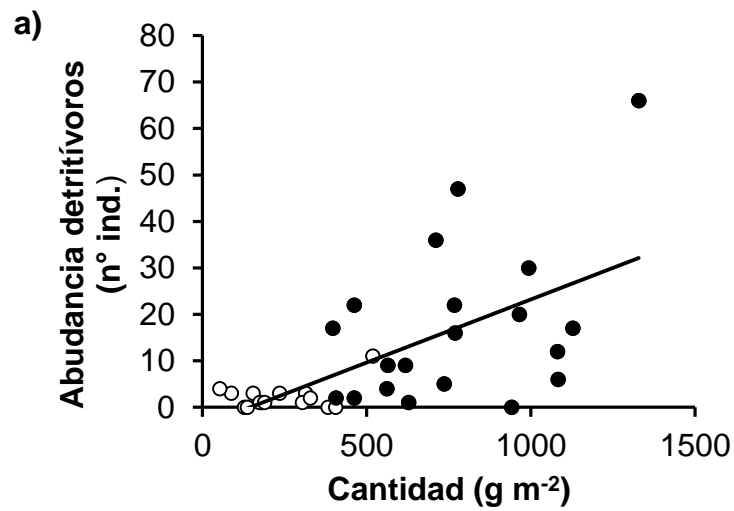


Relación entre los atributos taxonómicos de los invertebrados y los atributos de la broza. Asociación entre abundancia y profundidad de la broza (a). En (b) y (c) se muestra la asociación entre riqueza, diversidad y cantidad de broza, respectivamente. Si bien se utilizó un modelo lineal

mixto (Ver sección Análisis de Datos), en la figura se incluye una recta ajustada por mínimos cuadrados a fin de ilustrar el sentido de la relación. Círculos llenos corresponden al bosque conservado, mientras que los círculos blancos corresponden al arbustal abierto.

Anexo 6. Resultados de los modelos lineales explorando las asociaciones entre los atributos funcionales de los invertebrados de la broza (abundancia y riqueza de predadores y detritívoros) y los atributos de la broza (cantidad, profundidad, complejidad y humedad) y del suelo (humedad) en el Chaco Árido. En negrita se indican las relaciones significativas.

		Estimador	T	P
Abundancia Detritívoros	Cantidad (g/m²)	0,02	2,42	0,02
	Profundidad (cm)	10,25	2,24	0,03
	Complejidad (H')	-2,91	-0,45	0,66
	Humedad	0,33	0,81	0,43
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	-1,71	-1,13	0,27
Riqueza Detritívoros	Cantidad (g/m ²)	0,0006	1,000	0,32
	Profundidad (cm)	0,54	1,72	0,09
	Complejidad (H')	-0,77	-1,73	0,09
	Humedad	-0,04	-1,60	0,12
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	0,11	1,02	0,31
Abundancia Predadores	Cantidad (g/m ²)	0,008	0,52	0,60
	Profundidad (cm)	35,54	4,39	<0.0001
	Complejidad (H')	-11,07	-0,97	0,32
	Humedad	0,45	0,6	0,55
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	1,06	0,40	0,70
Riqueza Predadores	Cantidad (g/m ²)	0,0016	1,87	0,07
	Profundidad (cm)	0,14	0,32	0,75
	Complejidad (H')	0,46	0,75	0,46
	Humedad	0,004	0,09	0,92
	Broza (%)			
	Humedad Suelo (%)	-0,19	-1,35	0,18



Relación entre los atributos funcionales de los invertebrados y los atributos de la broza. Asociación entre la abundancia de detritívoros con la cantidad (a) y la profundidad de la broza (b). En (c) se muestra la asociación entre la abundancia con la profundidad de la broza,

respectivamente. Si bien se utilizó un modelo lineal mixto (Ver sección Análisis de Datos), en la figura se incluye una recta ajustada por mínimos cuadrados a fin de ilustrar el sentido de la relación. Círculos llenos corresponden al bosque conservado, mientras que los círculos blancos corresponden al arbustal abierto.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas y todos los que me han acompañado a lo largo de este viaje.

A mis directoras, Nati y Piqui, por haber aceptado ser parte de este proceso, por ayudarme a completar estas páginas, por motivarme y aconsejarme. Les agradezco infinitamente su dedicación, paciencia y porque a través de ellas es que comprendí, lo que a mi criterio significa hacer ciencia: “*Un trabajo lento, cosa de ojo, tiempo y corazón*”. Gracias por tanto y perdón por tan poco.

A la Cátedra de Biogeografía y al IMBIV, por darme el espacio para llevar a cabo esta tesina. Quisiera agradecer también a todos los integrantes del IMBIV que me hicieron sentir una más del equipo y me dieron una mano desde un comienzo.

Agradezco cálidamente a Alejandra Ceballos, Matías Izquierdo, Julia Tavella, Laura Bernaschini y Pablo Martínez que me ayudaron con la identificación de grupos particulares de invertebrados.

A los miembros del tribunal, por haber aceptado contribuir con esta tesina. Gracias por brindarme su tiempo y por los valiosos aportes, que sin duda ayudaron a mejorar el manuscrito.

A todas las personas que integran la comunidad de Biología. En especial a los docentes, por inspirarme y por ser quienes contribuyeron con mi educación, no sólo en saberes sino también en valores.

Al estado y a los ciudadanos y ciudadanas que contribuyen con su labor diario para que tengamos educación pública y un sistema de becas, con los que pude continuar mis estudios.

Y a todos mis seres queridos. A mi familia, por darme su amor incondicional y apoyo durante todos estos años. A mi papá, quien me enseñó a amar la vida en todas sus formas y a valorar la simpleza de las cosas. A mi madre, que se mantuvo fuerte frente a todas las vicisitudes del camino. A mi

hermana y hermanos por su contención. A mis sobrinas y sobrinos, por iluminar mis días y hacerlos más felices.

A mis amigas y amigos. A Maga y Vani, con quienes desandamos el camino hace más de una década. A los BIOTURROS, porque con su amistad y locuras hacen del mundo, un lugar mejor.