

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

ESCUELA DE POST GRADO

Especialidad: Ecología Aplicada



**“DIVERSIDAD DE HEXÁPODOS DEL SUELO Y
CARACTERIZACIÓN DE LAS PARCELAS EN RESTAURACIÓN EN
TABACONAS (SAN IGNACIO, CAJAMARCA)”**

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE:

MAGÍSTER SCIENTIAE

Silvia Rocio Castro Delgado

Lima - Perú

2010

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

ESCUELA DE POST GRADO

Maestría en Ecología Aplicada

**DIVERSIDAD DE HEXÁPODOS DEL SUELO Y
CARACTERIZACIÓN DE LAS PARCELAS EN RESTAURACIÓN EN
TABACONAS (SAN IGNACIO, CAJAMARCA)**

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE:

MAGÍSTER SCIENTIAE

Silvia Rocio Castro Delgado

Sustentada y Aprobada ante el siguiente jurado:

Mg. Sc. Clorinda Vergara Cobián
PRESIDENTA

Dr. Edgar Sánchez Infantas
MIEMBRO

Mg. Sc. Raúl Eyzaguirre Pérez
MIEMBRO

Mg. Sc. Germán Arellano Cruz
PATROCINADOR

INDICE

I. INTRODUCCION.....	1
II. REVISION DE LITERATURA.....	4
2.1 La Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas (CCSMT) y el Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN).....	4
2.1.1 El Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN).....	7
2.2 Los Sistemas Complejos Adaptativos (SCA) y su dinámica.....	8
2.2.1 La resiliencia de los sistemas ecológicos sociales (SES).....	9
2.2.1.2 La resiliencia.....	9
a) La resiliencia en la metáfora de la bola en el hoyo.....	10
b) La resiliencia como propiedad del Ciclo Adaptativo.....	13
2.2.1.2 Panarquía.....	15
2.2.2 La diversidad biológica, grupos funcionales y las “especies clave” (<i>keystone species</i>).....	17
2.2.3 Las perturbaciones.....	19
2.3 La restauración ecológica.....	20
2.4 El bosque y la estratificación vertical.....	24
2.5 El suelo.....	25
2.6 Los hexápodos del suelo.....	26
2.6.1 La diversidad de hexápodos del suelo, la resiliencia y la restauración.....	27
2.6.1.1 Utilizando hexápodos para evaluar el éxito de la restauración.....	29
2.6.2 La comunidad de insectos en el SNTN.....	32
2.7 Análisis del muestreo – Curvas de acumulación de especies.....	33

III. MATERIALES Y MÉTODOS	36
3.1 Área de estudio.....	36
3.1.1 Ubicación Geográfica.....	36
3.1.2 Geología y geomorfología de la zona.....	39
3.1.3 Clima.....	39
3.1.4 Zonas de vida.....	40
3.2 Materiales.....	41
3.3 Metodología.....	42
3.3.1 Fechas de evaluación.....	42
3.3.2 Evaluación de la comunidad de insectos del suelo.....	42
3.3.2.1 Establecimiento de los transectos y estaciones de muestreo en las parcelas.....	42
3.3.2.2 Las trampas pitfall.....	43
3.3.2.3 Revisión de las muestras en laboratorio.....	44
3.3.3 Caracterización de las parcelas.....	45
3.3.3.1 Distancias entre las parcelas y el bosque.....	45
3.3.3.2 Evaluación de la diversidad y cobertura vegetal.....	45
3.3.3.3 Cantidad de luz y uniformidad de su distribución sobre el suelo en cada parcela.....	46
3.3.3.4 Muestreo del suelo de las parcelas.....	47
3.3.4 Análisis de los datos.....	47
3.3.4.1 Caracterización y agrupación de las parcelas.....	47
3.3.4.2 Curvas de acumulación de especies.....	48
3.3.4.3 Variables biológicas en cada parcela.....	50
3.3.4.4 Distribución de abundancias en cada parcela.....	51
3.3.4.5 Asociaciones espaciales y temporales entre las parcelas por la composición de especies de hexápodos.....	52

3.3.4.6 Relaciones entre la comunidad de hexápodos del suelo y las variables de su hábitat.....	52
3.4.4.7 Clasificación trófica de los hexápodos del suelo registrada.....	52
IV. RESULTADOS Y DISCUSION.....	54
4.1 Caracterización de las parcelas evaluadas.....	54
4.1.1 Distancias entre las parcelas y el bosque.....	54
4.1.2 Cobertura y diversidad vegetal.....	57
4.1.3 Cantidad de luz y uniformidad de su distribución sobre el suelo en cada parcela.....	62
4.1.4 Agrupación de las parcelas mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis Cluster.....	64
4.1.5 El Suelo en las parcelas.....	68
4.2 Los hexápodos del suelo.....	73
4.2.1 Composición taxonómica general de los Hexápodos del suelo.....	73
4.2.2 Riqueza y abundancia de los Hexápodos del suelo en cada parcela y en cada época.....	78
4.2.3 Análisis del muestro de los Hexápodos del suelo – Curvas de acumulación de especies.....	79
4.2.4 Composición de especies y distribución de abundancias en cada muestreo.....	86
4.2.5 Variables Biológicas.....	92
4.2.5.1 Abundancia de los hexápodos.....	92
4.2.5.2 Diversidad y riqueza de morfoespecies de los hexápodos..	93
4.2.5.3 Dominancia y Equidad de los hexápodos.....	95
4.2.6 Asociaciones espaciales y temporales entre las parcelas por la composición de especies de hexápodos.....	97
4.2.6.1 Asociaciones espaciales entre las parcelas.....	97
4.2.6.2 Asociaciones temporales (asociación entre las parcelas y entre las dos épocas de muestreo).....	101
4.2.7 Relación entre los hexápodos del suelo y las características de las parcelas.....	102

4.2.7.1 Relación entre los hexápodos y las distancias.....	102
4.2.7.2 Relación entre los hexápodos y las variables biológicas tomadas en la caracterización de las parcelas.....	105
4.2.8 Clasificación trófica de los hexápodos del suelo.....	115
4.3 Análisis de la resiliencia.....	122
V. CONCLUSIONES.....	128
VI. RECOMENDACIONES.....	131
VII. RESUMEN.....	132
VI. BIBLIOGRAFIA.....	135
ANEXO 1	
ANEXO 2	
ANEXO 3	
ANEXO 4	

I. INTRODUCCION

Los bosques son muy importantes porque proveen a las sociedades humanas de bienes y servicios. Por ejemplo, mantienen la biodiversidad y la producción de bienes (madera, animales de caza y muchos productos farmacéuticos e industriales); captan, regulan y reciclan el agua; mitigan las fuerzas erosivas del viento y de la lluvia sobre el suelo, asegurando así, su generación y preservación (Daily, 1990). Los bosques de América Latina y el Caribe son los bosques tropicales más importantes del mundo, tanto por su extensión geográfica como por su riqueza biológica y complejidad ecológica. Perú, es un país privilegiado, pues no sólo ocupa el cuarto lugar en extensión boscosa sino que también posee una amplia variedad de tipos de bosque (INRENA, 1994; Hartshorn, 2002). Uno de estos tipos, es el bosque montano, el cual es definido en el Perú como vegetación boscosa ubicada por encima de los 1000 m de altitud. En los Andes del Norte del Perú, especialmente, en las provincias de Jaén y San Ignacio (Cajamarca), se encuentra la mayor concentración de estos bosques en el país (Gómez, 1995), formando con las sociedades humanas que los habitan, sistemas ecológicos sociales (SES) por cientos de años (Espinoza, 1973).

Los bosques son sistemas complejos adaptativos (SCA) que están continuamente sometidos a distintas perturbaciones. La respuesta a éstas depende principalmente de la intensidad de la perturbación y de la capacidad del sistema de absorber perturbación y de reorganizarse en un contexto cambiante, reteniendo esencialmente la misma función, estructura y retroalimentación, es decir, depende de su resiliencia (Walker *et al.*, 2004). Por ejemplo, después de una perturbación natural o de poca intensidad, estos ecosistemas entran a una fase de reorganización (fase α) y después, a una trayectoria que puede ser reconocida como una sucesión natural, un paso de una fase (r) a una fase (K). El bosque se recuperará, nunca volverá a ser el mismo, pero probablemente, llegue a tener las mismas funciones que presentaba anteriormente. Sin embargo, si las perturbaciones son muy intensas y frecuentes, la resiliencia de este sistema se podría degradar y con esto, su capacidad para autoorganizarse. El sistema puede caer a un "estado alternativo indeseable", un estado en donde se genera un escaso flujo de servicios para la sociedad que depende de él.

En estas situaciones, la restauración ecológica puede ayudar a recuperar el ecosistema tratando de reconstruir estructuras y funciones perdidas, recuperar resiliencia y su capacidad de proporcionar una amplia gama de servicios y productos naturales de la

que dependen las economías humanas, además de contrarrestar extremos en el clima causados por la pérdida de estos ecosistemas (SER, 2004; Clewell & Aronson, 2006). La restauración ecológica es una práctica que trata de ayudar a la recuperación o reconstrucción de la trayectoria histórica del ecosistema más que regresarlo al estado pre-perturbado (Palmer *et al.*, 1997; Young, 2000; SER, 2004).

Para medir el éxito de la restauración, la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER, 2004) ha propuesto nueve atributos que un sistema restaurado debe cumplir. Sin embargo, en la actualidad, muchos estudios han evaluado sólo un conjunto de parámetros que Ruiz-Jaen & Aide (2005), agruparon en tres categorías: 1) Diversidad, 2) Estructura de la vegetación y 3) Procesos ecológicos. Los hexápodos son uno de los grupos que comúnmente han sido utilizados para evaluar el éxito de la restauración. Esto se debe a su alta diversidad y extraordinaria abundancia; a su participación en muchos de los procesos, pues ocupan una amplia variedad de nichos ecológicos (saprófagos, depredadores, herbívoros, parásitos, parasitoides, polinizadores, saprófagos, presa y alimento de aves, reptiles y mamíferos, etc.); a que tienen ciclos de vida o tiempos generacionales relativamente cortos; son sensibles a la perturbación y sobre todo, son fáciles de muestrear (Rosenberg *et al.*, 1986; Dourojeanni, 1987; Janzen, 1987; Borror *et al.*, 1992; Pearson & Cassola, 1992; Kremen *et al.*, 1993; Stork, 1993; Ruppert & Barnes 1996; Acosta, 2001; Giraldo, 2002; Giraldo & Arellano, 2003; Andersen *et al.*, 2004; Hattenschwiler *et al.*, 2005; Gullan & Cranston, 2005; Lavelle *et al.*, 2006). Los hexápodos del suelo son muy importantes porque participan activamente en los procesos físicos, químicos y biológicos de la formación del suelo (Lavelle *et al.* 2006). Por esto, es muy importante evaluarlos y monitorearlos.

La evaluación del éxito de la restauración ha permitido reconocer sus limitaciones, tal como la distancia a las fuentes de recolonización o la influencia de especies vegetales invasoras y oportunistas que pueden detener la sucesión del bosque y hacer más difícil la restauración.

Dentro de todo este contexto, las hipótesis de esta investigación se pueden expresar de la siguiente manera: A) Se espera que la caracterización de las parcelas muestren un gradiente sucesional, en donde las parcelas en restauración más jóvenes, se encuentren en etapas tempranas de la sucesión (fase "r") y las más viejas se encuentren en las etapas posteriores ("fase K") o en etapas muy similares a los sitios de referencia. B) Se espera que la riqueza, la abundancia y la diversidad de hexápodos del suelo, así como también, la riqueza y la abundancia dentro de cada categoría trófica

incrementen debido al aumento de la heterogeneidad o complejidad del hábitat, microclimas más estables en el suelo debido al dosel más abundante y a la mayor diversidad de recursos proporcionados por el aumento de la diversidad de plantas en las parcelas restauradas más viejas, tal como podría ocurrir en los sitios de referencia. C) Se espera también que la composición de morfoespecies de las parcelas en restauración más viejas sean muy similares a la composición de morfoespecies de los sitios de referencia. D) Se espera que las parcelas más cercanas a los bosques se recuperen más rápido que las parcelas más alejadas, ya que las parcelas más cercanas al bosque tendrán más oportunidad de ser recolonizadas.

Considerando lo mencionado, la presente investigación planteó los siguientes objetivos:

Objetivo general: Determinar el impacto de las actividades de restauración de bosques en la recuperación de las comunidades de hexápodos del suelo en la zona de amortiguamiento ubicada en la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas en época seca y época húmeda.

Objetivos específicos:

- Caracterizar ambientalmente las zonas de muestreo con respecto a las principales variables biológicas y físicas.
- Caracterizar la diversidad, abundancia relativa, riqueza de morfoespecies y composición trófica de los hexápodos del suelo en las parcelas en restauración y en los sitios de referencia en época seca y época húmeda.
- Determinar patrones de variación espacio-temporal de la riqueza, abundancia y diversidad de los hexápodos del suelo.
- Determinar de qué modo ciertos grupos o especies de la comunidad de hexápodos del suelo evaluados indican ciertas variables físicas o biológicas de su entorno.
- Analizar la comunidad de hexápodos y el ecosistema (o el SES) desde el punto de vista de la resiliencia, ciclos adaptativos y estados estables alternativos.

II. REVISION DE LITERATURA

2.1 LA COMUNIDAD CAMPESINA SAN MIGUEL DE TABACONAS (CCSMT) Y EL SANTUARIO NACIONAL TABACONAS NAMBALLE (SNTN)

La Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas (CCSMT) se encuentra ubicada en la zona de amortiguamiento del Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN), en el distrito de Tabaconas, provincia de San Ignacio, departamento de Cajamarca, entre el límite departamental de Cajamarca y Piura. Esta comunidad fue reconocida como una organización de comuneros usufructuarios unidos por vínculos ancestrales, sociales y culturales, administrados por un estatuto comunal el 27 de octubre de 1936 (AMPA-WWF, 2008).

La historia del hombre en estas tierras se remonta a algunos cientos de años atrás. De hecho, el nombre "Tabaconas" se debe al grupo étnico que habitaba esa zona, el cual formaba parte del imperio de los Incas y que existió muchos años antes de que llegaran los españoles. Los "Tabaconas" hablaban el quechua, vivían a lo largo de la quebrada del río Tabaconas y junto a otros grupos étnicos vecinos, practicaban la agricultura de subsistencia. La invasión de los españoles disminuyó la población de todos los grupos étnicos en esa área. En el año 1606, esta población ya había disminuido en un 95,27% y en el siglo XIX, llegaron a desaparecer casi por completo (Espinoza, 1973).

La CCSMT es muy antigua, la población está básicamente conformada por mestizos y es producto de la migración. Según la información recopilada en el 2008 por el equipo técnico de Amazónicos por la Amazonía (AMPA) y la WWF-Perú para el plan de ordenamiento territorial de esta zona (AMPA-WWF, 2008), esta comunidad abarca una superficie aproximada de 29355 ha y se caracteriza por tener una población conformada aproximadamente por 750 familias y 3,480 habitantes entre niños jóvenes y adultos, todos distribuidos en 13 caseríos, representando así el 20% de la población del distrito de Tabaconas.

En cuanto a las características socioeconómicas y culturales, la principal actividad que desarrollan sus pobladores es la agricultura. El cultivo más importante es el café (*Coffea arabica*), el cual se cultiva de forma intensiva y de manera tradicional, bajo la

sombra de los árboles, sin abonos y con un deshierbe de 1 o 2 veces por año. Su cosecha se realiza de junio a setiembre. La mayoría de las parcelas tienen aproximadamente 20 años de antigüedad, la productividad de café en éstas fluctúa entre los 5 y 6 qq/ha (AMPA-WWF, 2008), valor que está muy debajo del alcanzado en toda la región Nor – Oriental (Cajamarca (14.56 qq/ha), Amazonas (18.67 qq/ha) y San Martín (20.60 qq/ha)), cuyo promedio alcanza los 17.5 qq/ha (INIA, 2009). Las plagas que principalmente atacan el café de esta zona son la “roya” y “el ojo de pollo” (AMPA-WWF, 2008).

En estas parcelas de Agroforestería, el café se siembra asociado a otros cultivos como paca (*Inga spectabilis*), yuca (*Manihot esculenta*), ricacha o zanahoria (*Arracacia xanthorrhiza*), camote (*Ipomoea batatas*), vitucas o zango, limón dulce, naranja, chirimoya (*Annona cherimolia*), zambumba (*Curcubita ficifolia*), granadilla (*Pasiflora ligularis*), plátano de seda, achiote (*Bixa orellana*), cultivos que son para el consumo familiar, generalmente. El segundo cultivo más importante es la caña de azúcar que es transformada en alcohol (Yonque, chancaca y panela) para comercio dentro de la comunidad y autoconsumo (AMPA-WWF, 2008). En los últimos años, diversas organizaciones como la WWF, Proyecto Bosque del Chinchipe - PBCH y la Municipalidad Distrital, entre otros, han promovido la siembra de plantaciones forestales (como alisos, eucaliptos salinos, guayache, pinos y guayacán) en estas parcelas (AMPA-WWF, 2008).

Estas tierras de cultivo se encuentran ubicadas en las riberas del río Tabaconas y en las encañadas de los cerros. La actividad agrícola no se desarrolla en las partes altas debido a que prácticas de tumba-quema y la sobreexplotación del suelo, realizadas varios años atrás, han causado su degradación (AMPA-WWF, 2008). En la actualidad, en estas zonas ya abandonadas y que ocupan varias áreas de la comunidad, crece un pasto conocido como “zacate”-y un helecho conocido como la ‘Shapumba’ (*Pteridium* sp 1). La “Shapumba”, es una planta indicadora de suelos degradados en el Perú (Proamazonía, 2003) y al parecer, es la planta que más abunda en las zonas deforestadas de Tabaconas.

Otra actividad productiva es la crianza de ganado vacuno el que se alimenta básicamente del “zacate”, pasto que crece en las faldas de los cerros y de los pastos que cultivan en algunas parcelas. Algunos pobladores realizan la caza de animales silvestres como el añuje, yamanguje, armadillo y majaz, la caza es de subsistencia y se realiza generalmente en las chacras de yuca y maíz en donde estos animales acuden en busca de alimento (AMPA-WWF, 2008).

La deforestación en la CCSMT es muy evidente, se realizó principalmente para obtener tierras de cultivo y por la madera. En los últimos 10 años, la tala de los bosques se intensificó por el elevado precio de la madera en el mercado y por la agricultura migratoria. Los árboles son talados para vender la madera, actividad que ha incrementado a pesar de ser producto de la tala ilegal y para utilizar la madera como leña para cocinar, principalmente la de la “guaba” y los “alisos” que actualmente, al parecer, es raro encontrarlos cerca de la comunidad (AMPA-WWF, 2008).

La CCSMT es una comunidad que enfrenta numerosos problemas. Es pobre, el principal problema está relacionado con la satisfacción de necesidades básicas, pues sólo el 13% de la población las cubre y el 19% vive en extrema pobreza. Las familias se sustentan básicamente con la cantidad de áreas de cultivos de café y número de cabezas de ganado vacuno que poseen. En general, la mayoría de la población tiene un bajo nivel de ingresos, situación que se vuelve más crítica por la falta de oportunidades de empleo (AMPA-WWF, 2008). A este problema se le suman diferentes amenazas y riesgos que existen en la zona, los cuales fueron identificados por la población de CCSMT y fueron recopilados mediante encuestas y talleres de participación realizadas por el AMPA-WWF (2008) para el “Análisis Participativo de Riesgos”. Estos se basaron principalmente en la percepción y la experiencia que han vivido en años anteriores los comuneros. Entre las amenazas identificadas se mencionaron: apertura de vías de acceso en zonas vulnerables; la quema continua de pastos y purmas (agricultura migratoria) y la quema de bosques para cambio de uso; la tala ilegal y la deforestación (pérdida de la cobertura boscosa) y en general, el mal uso de la tierra sin considerar la oferta del territorio. Entre los riesgos mencionados se encuentran: deslizamiento de tierras (huaycos, derrumbes); erosión de los suelos; pérdida de la biodiversidad; contaminación de los ríos y quebradas por arrastre de sedimentos y desbalance hídrico; incremento de la temperatura; disminución de la producción; incremento de la pobreza; abandono de tierras y apertura de nuevas áreas boscosas y agudización de conflictos sociales por el uso del suelo. La quema de los bosques y de las purmas realizada en varias zonas de la comunidad para obtener más tierras de cultivo muchas veces ha sido incontrolable, lo que ha originado incendios que en algunas ocasiones han durado dos meses y que han ocasionado muchos daños materiales ya que han alcanzado chacras, áreas reforestadas, amplias áreas boscosas y hasta casas. Asimismo, los derrumbes y huaycos que se intensifican en la época de lluvias han ocasionado muchos daños materiales, como pérdidas de chacras, parcelas de café, maquinaria pesada y hasta vidas humanas (AMPA-WWF, 2008).

2.1.1 El Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN)

Para conservar zonas representativas únicas de los Andes del Norte, en el Perú se creó en 1988, el Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN) mediante Decreto Supremo N° 051-88-AG (INRENA; 2009). Este se encuentra ubicado entre los distritos de Tabaconas y Namballe, en la Provincia de San Ignacio, Departamento de Cajamarca, en la región de los Andes del Norte y comprende aproximadamente una extensión de 29,500 ha. Este santuario reúne un conjunto de bosques montanos y páramos que muestran una alta riqueza de especies, alto grado de endemismo y un refugio para numerosas especies consideradas emblemáticas, como el oso andino (*Tremarctos ornatus*), el tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*) y el árbol del romerillo (*Podocarpus* sp.) (Amanzo *et al.*, 2003). Por su ubicación, este santuario ha sido considerado una zona estratégica y muy importante, pues además de sus características ecológicas singulares, contiene las cabeceras de 3 importantes cuencas hidrográficas tributarias del Amazonas: la del río Tabaconas, la del río Blanco y el curso alto del río Miraflores (WWF – Perú, 2007).

La creación de este santuario ha evitado en cierto grado que la deforestación del bosque siga avanzando. Zonas adyacentes a este, como las ubicadas en Tabaconas, están visiblemente deforestadas y el problema, tal como lo reconocieron los mismos pobladores es que la deforestación empuja a que las tierras se erosionen más fácilmente (AMPA-WWF, 2008). Debido a que este tipo de perturbaciones producen pérdida de suelos, de diversidad y probablemente también, a la extinción de especies muchas de las cuales podrían ser clave ("keystone species) tanto para el bosque como para la comunidad (De Leo & Levin, 1997; Montoya *et al.*, 2001; Davic, 2003; Garibaldi & Turner, 2004), la red Internacional WWF ha considerado al Complejo de los Andes del Norte como una de las ecorregiones con mayor prioridad para su conservación. En el año 2005, la WWF- Perú estableció parcelas de restauración en áreas previamente deforestadas, bajo tres modalidades: parcelas de reforestación, parcelas de agroforestería y parcelas silvopastoriles con el fin de promover alternativas para el desarrollo sostenible de la comunidad de Tabaconas y así, disminuir la presión sobre el santuario y otras áreas naturales.

2.2 SISTEMAS COMPLEJOS ADAPTATIVOS (SCA) Y SU DINÁMICA.

Para comprender mejor la restauración ecológica, es necesario entender lo que es un Sistema Complejo Adaptativo (SCA) y sus características, dentro de las cuales, las más importantes son su auto-organización y su capacidad adaptativa. Un SCA es un tipo de sistema que es definido como una red de múltiples elementos (células, especies, individuos, naciones, instituciones, etc.) que forman una colección heterogénea de agentes individuales que interactúan mutuamente en el espacio y en el tiempo (en interacciones fijas y variables) y en donde, la complejidad emerge de un pequeño grupo de procesos clave que crean y mantienen las propiedades de autoorganización del sistema (Levin, 1998; Holling, 2000; Holling 2001; Folke, 2006; Brownlee, 2007). Su complejidad no depende del número de sus componentes sino de su diversidad, individualidad, disposición e interrelaciones, y son adaptativos porque estos sistemas tienen la habilidad para adaptarse o reaccionar ante cambios en su entorno (Levin, 1998; Naeslund, 2006; Brownlee, 2007). Entre sus características más importantes se pueden mencionar: a) Dinámicas lejos del equilibrio y dinámicas no lineales: las respuestas de los SCA a las perturbaciones, no son lineales, predecibles, ni controlables; no existe un único estado de equilibrio, sino múltiples estados separados por umbrales de cambio; los cambios entre estados pueden ser graduales, bruscos y catastróficos; b) Multiescalares: las características que definen los SCA dependen de la escala espacio – temporal de referencia. Asimismo, los SCA se encuentran anidados dentro de otros en niveles jerárquicos diferentes; c) Autoorganización: Los sistemas se autoorganizan y un reducido número de procesos clave crea y mantiene la capacidad de auto-organización. Los SESs se desarrollan siguiendo ciclos.

El concepto de SCAs fue desarrollado inicialmente en Santa Fe Institute en New México (USA), a finales de los años 80' por un grupo interdisciplinario conformado por físicos, economistas, matemáticos, entre otros, en donde uno de sus más grandes contribuidores fue el genetista John H. Holland, quien definió este sistema desde el punto de vista adaptativo (Brownlee, 2007). Otros investigadores de diferentes disciplinas contribuyeron también al desarrollo de este tema, como el economista Brian Arthur y el ecólogo Simon Levin (Brownlee, 2007).

Un Sistema Ecológico Social (SES) es un caso típico de SCA (Levin, 1998), es un sistema natural que de alguna forma compleja se vincula e interacciona dinámica e interdependiente con uno o más sistemas sociales. Un SES se ha desarrollado bajo la influencia de los procesos naturales y la organización humana mientras que un

ecosistema o un sistema natural es aquel que se desarrolla mediante procesos naturales y que se organiza y mantiene por sí solo (SER, 2004). Anderies *et al.* (2006), lo define como un sistema constituido por agentes que abarcan microbios, plantas y humanos que poseen capacidad de procesar información; constituido por sus interacciones y por un substrato físico que incluye químicos, luz y agua. Las interacciones entre estos agentes y sus interacciones con el substrato generan SESs dinámicos. Definir un sistema como SES o sólo natural, es un asunto de escala tanto espacial como temporal. En un sistema natural, la habilidad de las especies a adaptarse a un ambiente cambiante es lo más importante, en un SES, la dinámica y la dirección del cambio están dominadas por las acciones humanas (Walker *et al.* 2004).

2.2.1 La resiliencia de los sistemas ecológicos sociales (SES)

La autoorganización y la capacidad adaptativa se unen para formar un concepto clave en la dinámica de los SES, “**la resiliencia**”.

2.2.1.1 La Resiliencia

La resiliencia está actualmente definida como la capacidad de un sistema de absorber perturbación y de reorganizarse en un contexto cambiante, reteniendo esencialmente la misma función, estructura y retroalimentación, por lo tanto, la misma identidad (Walker *et al.*, 2004). Pero la resiliencia es más que la habilidad del sistema para resistir o amortiguar perturbaciones, este es sólo un aspecto, en un SES la resiliencia es también, el grado en el cual el sistema es capaz de autoorganizarse y la habilidad de construir e incrementar la capacidad de aprendizaje y adaptación, además de persistir después de una perturbación (Carpenter *et al.*, 2001; Smit & Wandel, 2006; Folke, 2006; Resilience Alliance, 2009). La teoría de la resiliencia emergió de la ecología a finales de los años 60' y a principios de los 70' y pronto se empezó a aplicar al estudio de los ecosistemas, luego, se extendió a otros campos de la ciencia como a la antropología, psicología, economía, sociología, etc. (Folke, 2006).

La resiliencia puede ser observada en dos modelos: a) En la metáfora de la bola en el hoyo y 2) En el ciclo adaptativo, ambas propuestas de Holling.

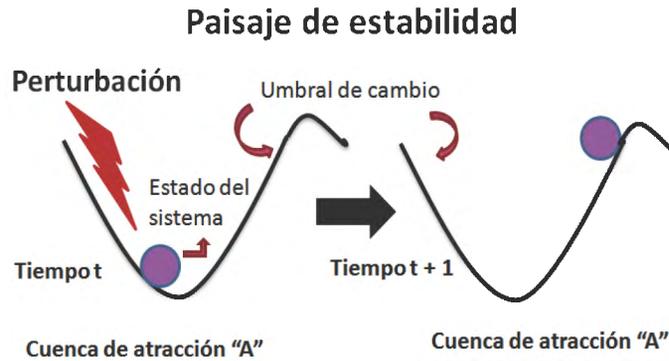
a) La resiliencia en la metáfora de la bola en el hoyo

En su artículo sobre resiliencia y estabilidad en los sistemas ecológicos, Holling (1973), propuso un modelo para explicar la dinámica de los sistemas en el contexto de los cambios no lineales y los estados múltiples. Holling planteó la existencia de múltiples “estados estables” o múltiples “cuencas de atracción” y propuso que un ecosistema o SES puede existir en uno de estos “estados estables” o en una de las muchas “cuencas de atracción”. En cada “estado estable”, los ecosistemas generarían un determinado flujo de servicios, por lo tanto, un estado o una cuenca deseable por ejemplo, sería una en la que se generen múltiples servicios, mientras que una indeseable éstos serían escasos o perdidos (Folke *et al.*, 2002; Elmqvist *et al.*, 2003).

Para entender el modelo se usa la metáfora de la bola dentro de un hoyo. La bola representa el sistema y el hoyo, la “cuenca de atracción”. En términos técnicos, si se considera que un sistema está conformado por variables, entonces, el “estado” (state) de un sistema está definido por una combinación específica de los valores de sus variables en un tiempo determinado. Un “espacio de estados” (*states space*) son todas las posibles combinaciones de valores de las variables que conforman el sistema. La dinámica del sistema se representa como el movimiento a través de este espacio. Una “cuenca de atracción” (*basin of attraction*) o un “estado estable” (*stable state*) es una región del “espacio de estado” en el cual el sistema tiende a permanecer. El “atractor” (*attractor*) se representa como el fondo de la cuenca. Para algún determinado sistema puede haber más que una “cuenca de atracción” o “estados estables”. Los diferentes “estados estables” en las que un sistema se puede situar y los límites que los separan, los “umbrales” (*threshold*), originan los “paisajes de estabilidad” (*stability landscapes*) (Peterson *et al.*, 1998; Walker *et al.*, 2004; Resilience Alliance, 2009) (Figura 1 y 2).

La resiliencia enfocada desde este punto de vista se define como la capacidad del sistema de quedarse en la misma cuenca de atracción. Al analizarla en este modelo se observan 4 principales propiedades (Walker *et al.*, 2004): a) Latitud (L): el cual se define como la máxima cantidad que un sistema puede ser cambiado antes de perder su habilidad para recuperarse, se representa como el ancho de la “cuenca de atracción”; b) Resistencia (R): se define como la facilidad o dificultad de cambiar la posición del sistema; se representa como la profundidad de la cuenca, cuando esta es más profunda se requerirán fuerzas o perturbaciones más fuertes para cambiar el actual estado del sistema y una perturbación aún más fuerte para llevarlo a otra cuenca de atracción; c) Precariedad (Pr), se representa como la distancia entre el estado actual del sistema al

Figura 1. La metáfora de la bolita en la copa, en donde la “bolita” representa el estado del sistema resultado de la interacción de N variables; la “cuenca de atracción” forma parte de un espacio multidimensional donde el sistema mantiene su estructura y funcionamiento (su integridad ecológica) (Fuente: elaboración propia a partir de Walker *et al.*, 2004).

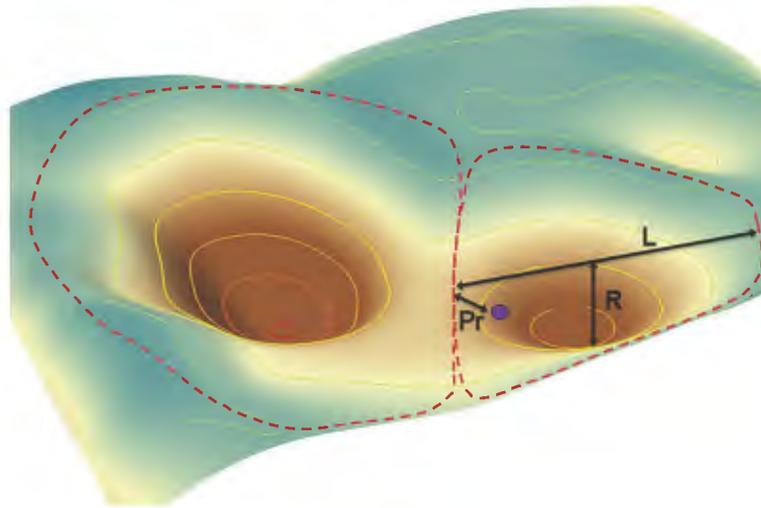


umbral. Los primeros tres aspectos se aplican a todo el sistema o a los subsistemas que constituyen este. La cuarta propiedad es la Panarquía, que se verá más adelante. La Figura 2 muestra los tres primeros componentes de la resiliencia para una cuenca de atracción en un paisaje de estabilidad.

Los paisajes de estabilidad son dinámicos y variables (Beisner *et al.*, 2003). La influencia de los factores externos y la de los procesos internos pueden provocar también cambios en la topología del “paisaje de estabilidad” en el que se desenvuelve el sistema. Estos cambios pueden ser en el número de las cuencas de atracción; en las posiciones de las cuencas dentro del “paisaje estable”; en las posiciones de los umbrales entre las cuencas (latitud (L)) o cambios en la profundidad de las cuencas (resistencia (R)). Si el sistema se mueve dentro de la cuenca, su posición con relación al umbral cambia (precariedad (Pr)).

Desde Holling (1973), la evidencia empírica que sustenta este modelo empezó a crecer y ahora, casi 40 años después, es substancial (Gunderson, 2000; Folke, 2006; Anderies *et al.*, 2006; Resilience Alliance, 2009). La presencia de múltiples cuencas de atracción y la transición del sistema entre estas han sido documentadas para una amplia variedad de ecosistemas terrestres y acuáticos (Scheffer, 1990; Gunderson, 2000; Scheffer *et al.*, 2001; Folke *et al.*, 2002; Elmqvist, *et al.*, 2003; Scheffer & Carpenter, 2003; Folke *et al.*, 2004; Vandermeer *et al.*, 2004; Bellwood *et al.*, 2005; Anderies *et al.*, 2006; Kizing *et al.*, 2006; Resilience Alliance, 2009).

Figura 2. Propiedades de la resiliencia analizadas en las cuencas de atracción. L: latitud; R: resistencia y Pr: precariedad (Fuente: Walker *et al.*, 2006).



Según Walker *et al.* (2004), los tres atributos que gobiernan la dinámica de un SES y determinan su futura trayectoria son: 1) la resiliencia, propiedad clave y herramienta para gestionar SESs; 2) la adaptabilidad que en un SES es una función del componente social y equivale a la capacidad colectiva de los humanos para manejar y construir resiliencia utilizando sus 4 propiedades y 3) la transformabilidad, que es la capacidad de crear un nuevo sistema (definiendo y creando nuevos paisajes de estabilidad al introducir estructuras y funciones nuevas (nuevas variables)) cuando las estructuras o condiciones ecológicas, económicas y sociales hacen al SES existente insostenible. Manejar y construir resiliencia, significa, por ejemplo, que una comunidad de personas considere algunos estados estables deseables, por lo que, podrían prevenir que el sistema se mueva a otro estado alternativo pero indeseable del cual podría ser difícil o imposible recuperarse. La dificultad de salir de un estado indeseable hace que la resiliencia no siempre sea deseable. Los humanos pueden trabajar para cambiar la topología del “paisaje de estabilidad” (cambiar la latitud y la resistencia) haciendo las cuencas de atracción o estados estables deseables más amplios y/o más profundos y encogiéndolos estados estables indeseables. Si el sistema ha caído en un estado indeseable, el colectivo humano podría crear nuevos estados deseables y eliminar los indeseables y/o manipulando la precariedad de manera que el sistema se mueva a las zonas más profundas en una cuenca deseable o lo más cerca al borde del umbral de una cuenca indeseable. Gunderson *et al.* (2006), citan algunos ejemplos e identifican elementos clave para que la adaptabilidad y la transformabilidad se logren.

b) La resiliencia como propiedad del Ciclo Adaptativo

Después de muchos años de estudiar los ecosistemas y los efectos del manejo en los componentes sociales y ecológicos, Holling (2001, 2004), desarrolló el “Ciclo Adaptativo” para explicar la autoorganización de los SES. De acuerdo a este modelo, los SESs no tienden hacia un estado de equilibrio, están en continuo movimiento, en continuo cambio. Este es uno de los pocos “metamodelos” sobre la dinámica de los SCA bien definidos y ampliamente sustentados (Cumming & Collier, 2005). El ciclo adaptativo está definido por tres propiedades que determinan el estado futuro del sistema, estas son: **1) Potencial**, que en términos generales se refiere a la riqueza del sistema (capital ecológico, como riqueza de especies, capital económico, social y cultural, relaciones humanas, mutaciones e invenciones). Esta propiedad determina el rango de futuras opciones alternativas posibles; **2) Conectividad**, entre las variables y los procesos que controlan internamente el sistema, es una medida que refleja el grado de flexibilidad o rigidez de tales controles, tal como su sensibilidad o no a las perturbaciones; **3) Resiliencia** o la capacidad adaptativa, se presenta aquí como una medida de su vulnerabilidad a inesperadas o impredecibles perturbaciones. Asimismo, el ciclo implica el movimiento de un sistema a través de dos bucles y cuatro fases (Figura 3).

El bucle delantero (Figura 3) que va desde una fase de explotación (r) a una de conservación (K), es la sucesión ecológica clásica, pero el concepto que ve al ecosistema no como un superorganismo sino como un sistema en no-equilibrio con la capacidad de autoorganizarse (Odum & Sarmiento, 1998). Durante esta trayectoria de largos periodos, el potencial y la conectividad se incrementan, el capital se acumula y los cambios se hacen gradualmente lentos y predecibles, asimismo, poco a poco se incrementa la rigidez del control y el sistema se hace menos flexible respondiendo menos a los choques externos. Si caracterizamos cada fase se tiene por ejemplo que la fase de explotación (r) se identifica por presentar bajo potencial (baja riqueza de especies, de biomasa, estructura física, nutrientes, etc.), baja conectividad (redes ecológicas simples) y alta resiliencia, por lo que el sistema puede absorber una amplia variedad de perturbaciones. La fase de conservación “k” se caracteriza por tener un alto potencial (alta riqueza de especies), alta conectividad (redes ecológicas complejas) y baja resiliencia o alta vulnerabilidad. En un ecosistema natural como un bosque, este bucle puede ser representado por la transición de un bosque joven (r) a un bosque maduro (K), en donde el capital (diversidad de especies y la riqueza estructural de ecosistema) se incrementan; la incertidumbre asociada a los estados futuros del ecosistema disminuye; las especies “k” y las especialistas se incrementan y las especies “r” y oportunistas disminuyen. La

dominancia ecológica disminuye, pues las especies dominantes en las etapas tempranas disminuyen en las etapas más maduras, donde el número de nichos ecológicos es mayor y las especies ecológicamente semejantes coexisten. La red trófica se hace más complicada, como consecuencia del aumento de las especies de un mismo nivel trófico. Durante este proceso, se pueden sustituir algunas especies por otras (Holling, 2001; Resilience Alliance, 2009).

Figura 3. Representación bidimensional y tridimensional del Ciclo Adaptativo de Holling. Las flechas indican la velocidad de los cambios. Flechas discontinuas representan cambios lentos; una flecha continua representa cambios rápidos. (Fuente: Holling, 2001).



El bucle trasero, que va desde la fase de reseteo (Ω) a la fase de reorganización (α), es una trayectoria de periodos de cambios rápidos y de gran incertidumbre (Figura 3). En la fase de reseteo o colapso " Ω ", llamada también fase de "destrucción creativa", el potencial es bajo debido a que el capital se destruye, la resiliencia se desestabiliza muy rápidamente, la conectividad disminuye, se rompen redes y el sistema puede presentar un comportamiento caótico (ejemplo: cuando un bosque se quema). En la fase de reorganización " α " que puede ser rápida o lenta, el sistema se reestructura, está abierto a que se presenten innovaciones, oportunidades e invasiones externas debido a que el potencial y la resiliencia son altas y la conectividad es baja. Esta es una fase crítica debido a que determina el futuro del siguiente ciclo (Holling, 2001; Resilience Alliance, 2009). En esta fase, el sistema podría cambiar de una "cuenca de atracción" a otra (Gunderson, 2000).

El paso de " K " a " Ω " es provocado por agentes de perturbación, tales como el viento, el fuego, las enfermedades, plagas de insectos y sequías. La perturbación libera

los nutrientes acumulados en la vegetación y en el suelo y rompe la fuerte organización lo que permite la reorganización en el inicio de nuevo ciclo. El paso de “ Ω ” a “ α ” es un periodo de rápida reorganización durante el cual las recombinaciones novedosas pueden inesperadamente sembrar experimentos que dirigen a innovaciones en el siguiente ciclo. La reorganización puede explotar la novedad que se acumula pero que yace latente durante el bucle delantero (Holling, 2001; Resilience Alliance, 2009).

En resumen, el ciclo adaptativo se caracteriza por tener dos objetivos opuestos, crecimiento y estabilidad en una mano, y cambio y variedad en la otra. El primero maximiza la producción y la adaptación y el segundo, maximiza la invención, la entrada de novedad y el resurgimiento (Holling, 2001). El ciclo adaptativo algunas veces no es un ciclo regular ni fijo, los sistemas pueden moverse de “K” hacia “r” o de “r” directamente a “ Ω ” o regresar de “ α ” a “ Ω ” (Walker *et al.*, 2004). Un aspecto muy importante que siempre se debe tomar en cuenta es que las tres propiedades, potencial, conectividad y resiliencia se dan en general en todas las escalas, desde una célula a la biosfera y desde una forma individual a toda una cultura. Los ciclos adaptativos se presentan en varias escalas espaciales y temporales, y los ciclos de diferentes escalas interactúan, a esta particularidad se le ha llamado “Panarquía” (Holling, 2001; Holling, 2004).

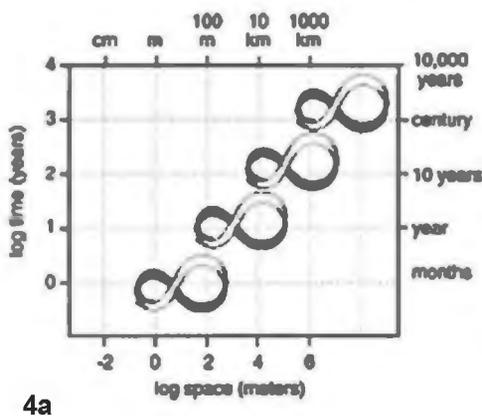
2.2.1.2 Panarquía

La Panarquía es la representación de un conjunto de ciclos adaptativos anidados en diferentes escalas que interactúan entre sí. Todos los SESs existen y funcionan en múltiples escalas de organización espacial, temporal y social y las conexiones a través de las escalas son muy importantes, ya que determinan la sostenibilidad de un sistema en alguna escala objetivo particular. En una escala particular el sistema es un subsistema de toda la Panarquía (Figura 4) (Holling, 2001; Holling, 2004; Resilience Alliance, 2009).

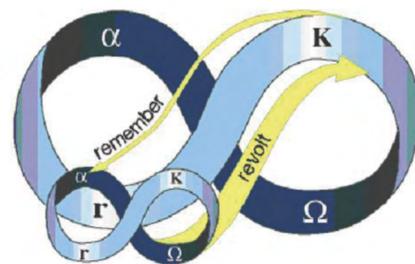
Potencialmente, hay múltiples conexiones entre las fases de un nivel y las fases de otro nivel. Pero dos de estas son particularmente significativas para la sostenibilidad. Estas conexiones son críticas para crear y sostener la capacidad adaptativa. Son llamadas “revuelta” (*revolt*) y “recuerdo” (*remember*), se hacen importantes en momentos de cambio (Figura 4b) (Holling, 2001; Resilience Alliance, 2009). La conexión llamada “revuelta” puede causar un cambio crítico cuando un nivel en la Panarquía entra a una fase “ Ω ”, de destrucción creativa, el colapso se puede desencadenar a un nivel más grande y más lento para provocar una crisis. Tal evento será probable si los niveles más

lentos están en su fase “K”, debido a que en este punto la resiliencia es baja y el nivel es particularmente vulnerable, en realidad, puede desencadenar la crisis en muchos de los niveles más lentos y más grandes, particularmente si estos han acumulado vulnerabilidad y rigidez. La flecha etiquetada como “recuerdo” (*remember*) indica un segundo tipo de conexión a través de las escalas que es importante en tiempo de cambio y renovación. Una vez que la catástrofe es desencadenada en un nivel, la oportunidad para la renovación del ciclo está influenciado por la fase K del siguiente nivel más lento y más grande.

Figura 4a) La Panarquía es un conjunto anidado de ciclos adaptativos que abarca todas las escalas, desde hojas a biomasa, desde milímetros y días a cientos de kilómetros y milenios. Los ciclos pequeños se encuentran anidados en los más grandes a través de escalas espaciales y temporales, estos forman parte de ciclos mayores que a su vez son parte de otros más grandes aun. 4b) Conexiones panárquicas: “revuelta” (*revolt*) y “recuerdo” (*remember*) (Fuentes: Figuras obtenidas de Holling (2001) y Resilience Alliance (2009), respectivamente).



4a



4b

Cada nivel se permite operar a su propio paso, protegidos desde arriba por los niveles más lentos y más grandes pero vigorizados desde abajo por los niveles más rápidos y más pequeños. Por lo tanto, la Panarquía demuestra una actividad creativa y conservativa, las interacciones entre ciclos combinan aprendizaje con continuidad. El proceso puede servir para definir el significado de “desarrollo sostenible”. “Sostenibilidad” es la capacidad para crear, probar y mantener la capacidad adaptativa. “Desarrollo”, es el proceso de crear, probar y mantener oportunidad (Holling, 2001 y Resilience Alliance, 2009).

2.2.2 La diversidad biológica, grupos funcionales y las “especies clave” (*keystone species*)

La diversidad biológica se define como la relación entre el número de especies y la abundancia relativa de cada una de ellas en una determinada unidad de estudio. En este sentido, se divide en dos componentes: riqueza, que es el número de especies y equidad que describe la distribución de individuos entre las especies. Si en una comunidad todas las especies tienen aproximadamente el mismo número de individuos tendrá una equidad muy alta, lo contrario ocurrirá si la abundancia relativa de las especies es muy heterogénea. En ningún ambiente todas las especies son igual de comunes, lo normal es que algunas sean muy abundantes, otras moderadamente comunes y el resto, frecuentemente la mayoría, raras. La abundancia de ciertos miembros en una comunidad ayuda a definir su identidad (Magurran, 2004).

La diversidad biológica genera resiliencia pero más que generada por la riqueza de especies es por la diversidad de grupos funcionales y por la diversidad de especies dentro de cada grupo, dentro de cada escala y a través de estas (Sánchez, 1992; Walker, 1992; De Leo & Levin, 1997; Peterson *et al.*, 1998; Elmqvist *et al.*, 2003; Folke *et al.*, 2004). Un grupo funcional es un grupo de especies que tienen el mismo rol ecológico. Por ejemplo se puede formar un grupo funcional en base a las preferencias tróficas de las especies (recursos alimenticios de origen vegetal y animal) pudiendo clasificar así a los saprófagos, fitófagos, etc. La resiliencia es generada por redundancia y compensación funcional, es decir, si una especie es removida, la función ecológica puede persistir debido a que es reemplazada por otras especies con similares roles y que en algún momento parecieron innecesarias. De este modo, la función ecológica no desaparece hasta que todas las especies que realizan este rol sean removidas del sistema. La superposición de funciones de las diferentes especies permite al ecosistema persistir (Sánchez, 1992; De Leo & Levin, 1997; Peterson *et al.*, 1998). Asimismo, las diferentes especies dentro de un grupo funcional pueden operar en diferentes escalas espacio-temporales y esta redundancia a través de las escalas genera también resiliencia debido a que las perturbaciones son limitadas a escalas específicas por lo que las especies que operan en otras escalas podrían persistir y compensar a las eliminadas (Peterson *et al.*, 1998). La pérdida de redundancia o diversidad dentro de un grupo funcional disminuye la resiliencia y con ello, la capacidad del sistema para amortiguar perturbaciones (De Leo & Levin, 1997; Peterson *et al.*, 1998). Una alta diversidad también ofrece un “seguro biológico” ya que las especies dentro de un grupo funcional pueden responder de manera

diferente a las perturbaciones y a las diferentes condiciones ambientales (diversidad de respuestas) (Montoya *et al.*, 2001; Elmquist *et al.*, 2003).

No todas las especies que conforman un grupo funcional tienen el mismo valor de importancia. Muchos investigadores han reconocido que algunas especies o grupos tienen un rol clave en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, y por lo tanto, son esenciales para su integridad, a estas especies se les ha llamado “especies clave” (*keystone species*). Davic (2003), define a las “especies clave” como aquellas muy interconectadas cuyos efectos “*top-down*” sobre la diversidad específica o procesos competitivos son relativamente importantes en relación a su dominancia o biomasa. Según su propuesta, serían las especies con biomasa dominante dentro de los grupos funcionales las que regularían la diversidad de especies de los niveles tróficos inferiores. Del mismo modo, Montoya *et al.* (2001); Sole & Montoya (2001) y Montoya & Sole (2002), al evaluar redes tróficas observaron que de todas las especies que las conforman, hay numerosas que tienen pocas conexiones y muy pocas que tienen muchas conexiones. A estas especies con muchas conexiones en la red las llamaron “pequeños mundos” (*small world*) y las propusieron como “especies clave” ya que su remoción podría desencadenar cambios dramáticos en la estructura y funcionamiento del sistema. Efectivamente, si una perturbación elimina especies al azar, el sistema podría mostrar resiliencia pero si se eliminan las especies más conectadas, la resiliencia del sistema se podría degradar. Así, la red trófica o ecológica, en general, se fragmentaría en subredes que estarían desconectadas entre sí, lo que podría desencadenar extinciones secundarias, es decir, extinciones de especies que derivan de la eliminación de otras especies. Estos conceptos son similares a los de Walker (1992), quien propuso que los grupos funcionales pueden ser divididos en especies “manejadoras” (*drivers*) y “pasajeras” (*passengers*). Los “manejadores” son “especies clave” que controlan el futuro de un sistema, mientras que los “pasajeros” viven dentro pero no alteran significativamente a los ecosistemas. Al igual que las otras propuestas, remover los “pasajeros” tiene poco efecto pero remover los manejadores tiene grandes impactos. La resiliencia ecológica reside en la diversidad de los manejadores y en el número de pasajeros quienes son manejadores potenciales. En un SES, las “especies clave” son especies de plantas o animales destacadas que conforman la identidad cultural de las personas. Su importancia está reflejada en los roles fundamentales que estas especies juegan en la dieta, materiales, medicina y/o prácticas espirituales (Garibalid & Turner, 2004).

2.2.3 Las perturbaciones

Los ecosistemas y SESs están sometidos a perturbaciones que se efectúan a través de un rango de escalas espaciales y temporales. Las perturbaciones son sucesos relativamente discretos en el tiempo y en el espacio que alteran la estructura de los ecosistemas (o SESs), de las comunidades o de las poblaciones y cambian la disponibilidad de recursos, hábitats y/o medio físico aptos (Pickett & White, 1985). Las perturbaciones mueven masa y energía de una parte del ecosistema a otra, entre ellas podemos mencionar cambios en la intensidad lumínica, en los nutrientes o en la biomasa vegetal que se encuentra sobre el suelo. Los tipos de perturbación varían desde un extremo determinado por las propiedades biológicas del sistema (por ejemplo: la senilidad que produce la muerte de un árbol y crea un claro en el dosel del bosque) hasta un extremo causado por factores ambientales externos (perturbaciones externas: viento, precipitación, etc.). Estas pueden ser naturales o inducidas por el hombre. Las perturbaciones naturales que afectan a los ecosistemas o SES incluyen por ejemplo, entre otras erupciones volcánicas, terremotos, huracanes, derrumbes, caídas de árboles y fuego. Las perturbaciones más comunes de tipo antropogénico incluyen, entre otras, cambios en el uso de tierra (deforestación, quema), explotación selectiva de recursos y construcción de carreteras (Scatena, 2002). El potencial que tiene una perturbación para afectar en algún grado a los ecosistemas o SES depende de varios factores, entre los cuales se encuentran: el tipo de perturbación; su fuerza; el componente del ecosistema directamente impactado; el área total afectada y la distribución espacial del efecto; la frecuencia de la perturbación; las condiciones iniciales del sistema (es decir, la fase del ciclo adaptativo en el que se encontraba) y su resiliencia (la precariedad del sistema con relación al umbral de cambio y la latitud y la profundidad de la “cuenca de atracción” o estado estable). Para que una perturbación sea “catastrófica” o no, dependerá del nivel jerárquico de consideración y de la percepción humana (Scatena, 2002).

La respuesta del sistema ecológico o SES a la perturbación depende principalmente de la intensidad de la perturbación, de su resiliencia, de su capacidad adaptativa y hasta de su decisión para transformarse, tal como se vio en el Capítulo 2.2.2.1. Las respuestas no son lineales, predecibles, ni controlables; no existe un único estado de equilibrio, sino múltiples estados (cuencas de atracción) separados por umbrales de cambio, estos cambios pueden ser bruscos y catastróficos (Holling, 1973; Folke *et al.*, 2002; Walker *et al.*, 2004; Folke, 2006). El cambio de un estado alternativo a otro, indica una pérdida de resiliencia. La resiliencia depende mucho de variables de baja tasa de cambio (clima, uso de tierras, almacén de nutrientes, valores humanos; grupos

tróficos) y se puede perder o degradar por: pérdida de diversidad biológica; contaminación tóxica; instituciones cerradas e inflexibles; subsidios perversos que favorecen el uso insostenible de recursos; un enfoque exagerado en la producción y en el incremento de las eficiencias que lleva a una pérdida de redundancia (Resilience Alliance, 2009). En un sistema ecológico o SES resiliente, las perturbaciones tienen potencial para crear oportunidad, para hacer nuevas cosas, para la renovación, la innovación y el desarrollo. En un sistema vulnerable, es decir, un sistema que ha perdido resiliencia, aun pequeñas perturbaciones pueden causar consecuencias sociales dramáticas (Adger, 2006).

Las perturbaciones, la estocasticidad y las decisiones de los humanos dentro y fuera del sistema moldean la topología del “paisaje de estabilidad” y mantienen al SES en constante cambio, es decir, en continuo movimiento dentro de un particular “estado estable” (Folke *et al.* 2002; Walker *et al.*, 2004; Kizing *et al.*, 2006). El cambio es inherente al sistema. La perspectiva del manejo de ecosistemas y con ello de la gestión de la resiliencia tiene en cuenta que se debe esperar lo inesperado y que se deben cambiar esas políticas que aspiran a controlar el cambio en sistemas asumidos a ser estables a manejar la capacidad de los SESs a lidiar, a adaptarse y a moldear el cambio, es decir, incrementar la capacidad adaptativa del sistema (Folke, 2006). Se ha argumentado que el manejo de la resiliencia aumenta la probabilidad de trayectorias deseables sostenibles para su desarrollo en ambientes cambiantes donde el futuro es impredecible y la sorpresa es probable e inevitable (Walker *et al.*, 2004; Adger *et al.*, 2005).

2.3 LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA

La Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica (SER, 2004), define a la restauración ecológica como una actividad deliberada que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido. Pero más que retornarlo a su estado pre-perturbado, trata en lo posible de retornarlo a su trayectoria histórica (SER, 2009; Clewell, 2000). Generalmente, el ecosistema que se va a restaurar es un sistema que no puede recuperarse por sí solo. Por lo tanto, el principal objetivo de la restauración es construir un ecosistema que contenga los suficientes recursos bióticos y abióticos como para continuar su desarrollo sin ayuda y subsidio adicional, se podrá mantener tanto estructural como funcionalmente y demostrará capacidad de recuperación dentro de los límites normales de estrés y alteración ambiental (SER, 2004). Las razones para

recuperarlo pueden ser muchas, pero una de las más importantes y poco reconocidas es por su capacidad de proporcionar una amplia gama de servicios y productos naturales de las que pueden depender las economías humanas, además de contrarrestar extremos climáticos causados por su pérdida (Clewell & Aronson, 2006).

La restauración ecológica es una actividad adaptativa que se ocupa de recuperar un ecosistema o un SES, cuya resiliencia ha sido degradada y que ha sido empujado por perturbaciones (incendios, tormentas, huaycos, etc.) a otra cuenca de atracción indeseable (desde la perspectiva humana) de la que no puede salir. La restauración trata de rescatar el ecosistema o el SES llevándolo a una “cuenca” más deseable o alterando la forma de la cuenca y trata en lo posible de que recupere resiliencia para que amortigüe futuras perturbaciones.

Un paso previo e importante es definir cuál es la “cuenca de atracción” o el escenario que se desea, es decir, cuál será la “referencia”, la meta a la que se quiere llegar. La SER (2004) define “ecosistema de referencia” como el ecosistema que servirá de modelo para la planificación del proyecto de restauración y posteriormente, para su evaluación. Una sola referencia representa sólo una trayectoria de las muchas que podría tener el ecosistema dentro de una cuenca, todas las cuales podrían valer de referencia. Por lo tanto, lo ideal es reconstruir toda una constelación de trayectorias. Asimismo, las referencias suelen ser ecosistemas muy desarrollados, mientras que los sitios a restaurar suelen representar estadios sucesionales previos; por lo que se requiere interpolar hacia atrás para construir la referencia adecuada (SER, 2004), de aquí la importancia de registrar la historia de un lugar. Asimismo, los sitios de referencia deben de estar en la misma zona de vida, cercano al proyecto de restauración y deberían estar expuestos a disturbios naturales similares al de la zona restaurada (SER, 2004; Ruiz-Jaen & Aide 2005).

Aunque la restauración ecológica es una ciencia relativamente nueva, es una actividad que está creciendo y hay muchos ejemplos de éxito (SER, 2004; Rey, 2005; Clewell & Aronson, 2006).

La restauración ecológica es una de las varias actividades adaptativas que se esfuerzan por recuperar un ecosistema. Estas actividades incluyen la reclamación, la rehabilitación, la reforestación, la mitigación y varios tipos de manejo de recursos tales como fauna silvestre y hábitats como agroforestería y silvicultura. Todas estas actividades pueden coincidir en parte con la restauración y quizás se puedan considerar como tal, si

satisfacen muchos de los atributos de un ecosistema restaurado. La SER (2004), ha enumerado 9 atributos como base para determinar cuando se ha logrado la restauración, no es necesario la expresión de todos, sólo se necesita que estos atributos demuestren que va hacia una cuenca de atracción, la meta o la referencia deseada (SER, 2004). Estos atributos son: 1) El ecosistema restaurado debe tener una composición de especies y una estructura comunitaria similar a la del ecosistema de referencia; 2) Debe de presentar todos los grupos funcionales necesarios para recuperar o fortalecer la resiliencia, de tal forma que pueda responder a las fuentes de estrés del entorno; 3) Debe contener especies autóctonas hasta el grado máximo factible, pero en ecosistemas culturales restaurados se puede ser indulgente con especies exóticas domesticadas (como lo podría ser el café en Tabaconas, por ejemplo); 4) Debe tener un ambiente físico capaz de sostener poblaciones reproductivas; 5) Debe funcionar normalmente; 6) Debe integrarse con el paisaje, con el cual interactúa a través de flujos e intercambios bióticos y abióticos (a este atributo se le podría llamar “conexiones panárquicas”); 7) Se deben de haber eliminado o reducido, tanto como sea posible, las amenazas potenciales; 8) Debe tener la suficiente resiliencia para aguantar y recuperarse de las perturbaciones naturales y 9) debe ser autosostenible, al mismo grado que su ecosistema de referencia.

En teoría, medir estos atributos podrían proveer un excelente evaluación del éxito de la restauración, sin embargo, muy pocos estudios han tenido los recursos financieros para monitorearlos a todos, debido principalmente, a que el número de características que se pueden medir en un ecosistema es mucho mayor de las que se pueden razonablemente monitorear, además que su descripción requeriría estudios a largo plazo y generalmente, la fase de monitoreo de los proyectos de restauración raramente superan los 5 años haciéndolos obligatoriamente incompletos (SER, 2004; Ruiz-Jaen & Aide, 2005).

En la práctica, muchos estudios evalúan sólo un conjunto de variables. Justamente, Ruiz-Jaen & Aide (2005), revisaron los artículos publicados en el “*Restoration Ecology*” (Vol. 1(1) – 11(4)) para determinar cómo ha sido evaluado el éxito de la restauración y encontraron que ningún estudio ha evaluado todos los atributos propuestos por el SER (2004), pero la gran mayoría ha incluido al menos una variable que puede ser agrupada, de acuerdo a estos autores, en tres grandes categorías: 1) Diversidad, usualmente para determinar la riqueza y abundancia de organismos dentro de diferentes niveles tróficos; 2) Estructura de la vegetación, usualmente determinado por la evaluación de la cobertura vegetal, la diversidad de plantas leñosas, la altura de las plantas, la biomasa, etc., medidas útiles para predecir la dirección de la sucesión de las

plantas y 3) Procesos ecológicos, como el ciclo de nutrientes y las interacciones biológicas que son importantes debido a que proveen información de la resiliencia de los ecosistemas restaurados. Asimismo, estos atributos evaluados en un sitio restaurado, han sido generalmente comparados con valores de sitios de referencia para estimar el nivel del éxito de la restauración, tal como ha sido recomendando por el SER (SER, 2004).

El análisis de Ruiz-Jaen & Aide (2005), determinó también que dentro de estas tres grandes categorías hay limitaciones y sesgos. Por ejemplo, en diversidad encontraron que la gran mayoría de estudios evaluó sólo un taxa y que lo más evaluado fue la riqueza de especies de la comunidad de plantas, seguido de la riqueza de especies de algunos grupos de hexápodos o de artrópodos en total. Esto se debe a que evaluar todos los componentes de la diversidad representa un enorme desafío para los investigadores. En adición, algunos de estos estudios clasificaron a la especies dentro de grupos funcionales. Los vertebrados son más evaluados que las plantas y los invertebrados en los proyectos de conservación que en los de restauración (Young, 2000). Asimismo, para medir la estructura vegetal la mayoría de los estudios incluyó una o dos variables y la más utilizada fue la cobertura vegetal. En cuanto a los procesos ecológicos, las más evaluadas fueron las interacciones biológicas, seguidas del depósito de nutrientes y la materia orgánica del suelo. Las interacciones biológicas como la herbivoría, la dispersión, la polinización o el parasitismo generalmente fueron medidas de forma indirecta, por ejemplo, contando cuantos herbívoros hay. Los procesos ecológicos son raramente evaluados directamente debido a que son más lentos para recuperarse en comparación a la diversidad y a la estructura vegetal (Kindscher & Tieszen, 1998; mas referencias).

La vegetación es casi siempre incluida debido a que generalmente las leyes lo exigen; por el supuesto de que la recuperación de la fauna y los procesos ecológicos seguirán su establecimiento; porque el desarrollo de la complejidad estructural aumenta la dispersión de las semillas y la disponibilidad de los nutrientes y porque es una variable de fácil medición (Ruiz-Jaen & Aide, 2005). La importancia de la evaluación de artrópodos en general y de hexápodos, en particular, se verá más adelante.

2.4 LOS BOSQUES Y SU ESTRATIFICACIÓN VERTICAL

Los bosques como ecosistemas proveen a las sociedades humanas de bienes y servicios. En efecto, nos brindan el servicio de captar, regular y reciclar el agua; de mitigar inundaciones, sequías y las fuerzas erosivas del viento y de la lluvia; al amortiguar las fuerzas erosivas, permiten la generación y preservación del suelo; mantienen la biodiversidad y la producción de bienes (madera, animales de caza y muchos productos farmacéuticos e industriales); ayudan a la purificación del aire, del agua y de forma parcial, a la estabilización del clima, disminuyendo el calentamiento global por la absorción de dióxido de carbono de la atmósfera; amortiguan los extremos climáticos; además de proveer belleza estética y estímulo intelectual que levanta el espíritu humano (Daily, 1990).

La estratificación vertical de la vegetación en los bosques crea condiciones ambientales particulares que determinan la distribución de los organismos que los habitan, de tal forma que algunas especies se pueden encontrar con mayor frecuencia en un estrato del bosque que en otros (Bruhl *et al.*, 1998; Chung, 2004; Wermelinger *et al.*, 2007; Martínez-Meléndez, 2008). En los bosques amazónicos el tamaño de los árboles más altos alcanza por lo general de 30 a 45 m, llegando algunos a mayores alturas. La diversa altura de los árboles da origen a una estratificación vertical que es importante para el mantenimiento de la diversidad. Por lo general, se distinguen cinco estratos en el bosque amazónico (Brack & Mendiola, 2004): a) El estrato del suelo: Con una capa más o menos profunda de materia orgánica en donde se desarrolla una diversa vida animal; b) El estrato del sotobosque: Conformado por arbustos y hierbas. Es de poca densidad debido a la escasa luz que recibe. Cuando se produce un claro en el bosque, generalmente por la caída de un árbol maduro que arrastra a otros, las plantas herbáceas reaccionan rápidamente, y se forma una mancha de hierbas y arbustos que puede ser de gran importancia para los herbívoros; c) El estrato de los troncos que está conformado por los troncos de los árboles, ampliamente cubiertos de plantas epifitas (bromearas, aráceas, helechos y otras) y lianas de las plantas trepadoras y por último d) El dosel (dosel de coronas continuas y dosel de coronas emergentes) que está conformado por las coronas de los árboles, donde éstas se entrelazan unas con otras. Desde el aire este estrato parece un tapiz continuo de verdor. El dosel dispone de abundante luz solar por lo que crecen muchas plantas epifitas (bromearas, orquídeas, etc.) entre las ramas. Este estrato tiene abundancia de hojas, flores y frutos, que mantienen una variedad de animales especializados. La mayor parte de las especies animales de este estrato nunca desciende al suelo.

2.5 EL SUELO

El suelo se define como un cuerpo tridimensional conformado por una mezcla de materia mineral, materia orgánica, agua y aire, cuyas proporciones varían con el tiempo y de un lugar a otro (Plaster, 2000). El suelo es un recurso importante para las sociedades humanas porque proveen muchos servicios. Entre estos se pueden mencionar: a) Como refugio de semillas y soporte físico cuando germinan y maduran a plantas adultas; b) Como almacén de nutrientes, el suelo los retiene y los entrega a las plantas. Las plantas obtienen del suelo 13 de los de los 16 nutrientes considerados esenciales para la mayoría de estas. Estos 13 nutrientes son clasificados en macro (Nitrógeno (N), Potasio (K), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Fósforo (P) y Azufre (S)) y micronutrientes (Boro, Cobre, Cloro, Hierro, Manganeso, Molibdeno, Zinc y Níquel). Las plantas usan en grandes cantidades los macronutrientes. Los otros elementos restantes son el oxígeno y el hidrógeno, los cuales provienen del aire. A esta capacidad del suelo de suministrar nutrientes para el crecimiento de las plantas se le llama "fertilidad"; c) El suelo no sólo es el soporte físico de las plantas, sino también de una muy amplia variedad de organismos, justamente, su fertilidad es un resultado de sus actividades que son cruciales para la conversión química y la transferencia física de nutrientes esenciales; d) Los organismos del suelo también participan en la descomposición de los residuos y materia orgánica muerta, estos procesos también desintoxican el ambiente porque pueden disminuir a muchos patógenos potenciales para los humanos. Los químicos inorgánicos simples que resultan de la descomposición natural son eventualmente retornados a las plantas como nutrientes; e) El suelo interactúa con la atmósfera y la corteza terrestre y esta interacción se refleja en forma de ciclos, la temperatura, el oxígeno, carbono, agua y otros nutrientes más que perderse se reciclan, siendo el suelo un depósito temporal de estos elementos (Daily *et al.*, 1990; Plaster, 2000; Lavelle *et al.*, 2006).

Los organismos en el suelo son enormemente abundantes y diversos. Algunos estudios han mostrado que pueden llegar a representar el 23 % de la diversidad total de los organismos vivientes que han sido descritos hasta la fecha (Decaens *et al.*, 2006). Sus tamaños abarcan tres órdenes de magnitud (Plaster, 2000; Lavelle *et al.*, 2006): La microfauna, conformada por microorganismos como los virus, bacterias y protozoarios, además de los nematodos que miden menos que 200 μm en promedio, viven en las porosidades llenas de agua. Los microartrópodos, los pequeños anélidos como los Enchytraeidae y en general, muchos otros grupos forman la mesofauna (0.2 – 2 mm), que viven en las porosidades del suelo llenos de aire. Los artrópodos más grandes, los moluscos, los anélidos y los crustáceos comprenden la macrofauna que vive en la

superficie del suelo o en nidos y madrigueras que construyen en el suelo. En algunos lugares los vertebrados, la megafauna, pueden ser conspicuos elementos de la fauna del suelo (por ejemplo, los conejos, topos, ratones, etc.).

2.6 LOS HEXÁPODOS DEL SUELO

Los Hexápodos son un subfilo de artrópodos que incluye a los insectos (Clase Insecta), así como también a varios grupos muy emparentados con éstos, como los proturos (Clase Protura), los dipluros (Clase Diplura) y los colémbolos (Clase Collembola) (Borror *et al.*, 1992). Este subfilo es el grupo de animales más dominante de los ecosistemas terrestres. Su asombrosa abundancia y alta riqueza de especies los ha convertido en componentes muy importantes tanto para los ecosistemas como para los SESs donde el humano es el principal actor (Stork, 1993; Borror *et al.*, 1992; Ruppert & Barnes, 1996; Gullan & Cranston, 2006).

La importancia de los hexápodos se debe a que participan en muchos de los procesos de los ecosistemas, por ejemplo, un gran grupo de especies participan como polinizadores haciendo posible la producción de frutos y semillas, otras, ayudan a la propagación de las plantas y hongos ya que dispersan las semillas y las esporas. Otras especies, además, proveen miel, cera, seda y otros productos de valor comercial. Algunas otras realizan servicios como carroñeros, fitófagos, predadores, parásitos y parasitoides ayudando así, a controlar las poblaciones de plantas y animales que podrían ser dañinos para los humanos. Especies saprófagas, ayudan a limpiar los residuos y a reciclar los nutrientes. En general, son el alimento exclusivo o parte de la dieta de las aves, peces y mamíferos, entre los cuales se menciona a los humanos. Los hexápodos también son utilizados en medicina e investigación científica y desde el punto de vista estético, son fuente de inspiración para muchos artistas. Algunas especies son nocivas, ya que causan enormes pérdidas cada año en los cultivos agrícolas y productos almacenados, además, pueden transmitir enfermedades que afectan seriamente la salud de las plantas, los humanos y otros animales (Borror *et al.*, 1992; Ruppert & Barnes, 1996; Gullan & Cranston, 2006; Lavelle, 2006).

Muchas especies de hexápodos gastan parte o toda su vida en el suelo y participan activamente en los procesos físicos, químicos y biológicos de su formación (Lavelle *et al.* 2006), a cambio este hábitat provee casa, protección y alimento. Por

ejemplo, algunas especies como las termitas y las hormigas que habitan en el suelo hacen túneles y huecos haciéndolo más aireado y mejoran así sus propiedades físicas y las actividades biológicas que ocurren ahí (Holldobler & Wilson, 1990; Plaster, 2000; Lavelle & Spain, 2001; Hedde *et al.*, 2005; Lavelle *et al.*, 2006; Jouquet *et al.*, 2006). Las heces y los cuerpos muertos de los hexápodos lo enriquecen más porque aumentan su contenido orgánico. Los hábitos alimenticios son diversos en este estrato del bosque, muchos hexápodos saprófagos se alimentan de humus o de material vegetal en descomposición convirtiéndolos en sustancias más simples que son más disponibles para las plantas. Algunos se alimentan de las partes bajas de las plantas en crecimiento y muchos otros son carroñeros. También están presentes los predadores y parasitoides. En el bosque tropical lluvioso, los colémbolos pueden llegar a millones por hectárea y las hormigas (Formicidae, Hymenoptera) que anidan en el suelo y que forrajea sobre el suelo pueden llegar a ser extremadamente abundantes (Holldobler & Wilson, 1990; Borror, *et al.*, 1992; Ruppert & Barnes, 1996). En lugares donde las hormigas llegan a ser muy densas, pueden mover la misma cantidad de suelo que las lombrices de tierra. Las hormigas también transportan restos de animales y plantas dentro de sus nidos bajo el suelo, mezclan estos materiales con la tierra escavada y el área del nido es cargada con altos niveles de carbono, nitrógeno y fósforo. En consecuencia, el suelo se fragmenta en un mosaico de concentración de nutrientes que se hace disponible para las plantas (Haines, 1978; Brise, 1982; Holldobler & Wilson, 1990; Gunadi & Verhoef, 1993; Jouquet *et al.*, 2006). Las hormigas carpinteras junto a las termitas, aceleran la conversión de árboles y ramas caídas a suelo (Borror, *et al.*, 1992; Ruppert & Barnes, 1996). Los grillos (Orthoptera), colémbolos y moscas, como los “phoridos” (Diptera) que son generalmente saprófagos, los Staphylinidos y Carabidos, (Coleoptera) que son en su mayoría predadores, parasitoides como las microavispa (Hymenoptera) y los fitófagos que se alimentan de las partes bajas de las plantas son grupos muy importantes para el suelo también (Borror, *et al.*, 1992; Barnes, 1996).

2.6.1 La diversidad de hexápodos del suelo, la resiliencia y la restauración

Actualmente, a nivel mundial, numerosas investigaciones han evaluado la diversidad de hexápodos para estudiar el éxito de su recuperación de forma natural (estudios sucesionales) y después de trabajos de restauración. Tras estos estudios subyacen conceptos como el de la resiliencia, los ciclos adaptativos y los estados estables o cuencas de atracción. Los estudios sucesionales son los estudios del bucle

delantero del ciclo adaptativo ((Capítulo 2.2.1.1, Figura 3) que va desde una fase de explotación (r) a una de conservación (K). La evaluación de la diversidad de hexápodos después de una perturbación es equivalente a evaluar la trayectoria de la comunidad, el cual puede ir desde la fase “K” a “ Ω ” o desde “ Ω ” a “ α ”, a “r” o a otro “K”. Todos estos estudios dependen de la escala de tiempo en la que son hechos. De la misma manera, cuando se habla de restauración se habla de las actividades humanas que tratan de sacar el sistema, que en este caso puede ser la comunidad de artrópodos del suelo, de un “estado estable” indeseable y colocarlo a la trayectoria de uno deseable, por ejemplo. En general, los proyectos de restauración asumen que la recuperación de la fauna y los procesos ecológicos continúan después del establecimiento de la vegetación (Ruiz-Jaen & Aide, 2005), así, normalmente, la restauración de los hexápodos o artrópodos, en general, no es directa, es más bien por un proceso sucesional natural que actúa después de que las condiciones adecuadas han sido establecidas.

Evaluar el progreso de los proyectos de restauración con los hexápodos terrestres tiene muchas ventajas: alta abundancia, alta riqueza de especies, enorme importancia funcional, ciclos de vida o tiempos generacionales relativamente cortos (de tal forma que muchas generaciones pueden ser evaluadas en pocos años, relativamente hablando); sensibilidad a las perturbaciones, pues su respuesta es rápida ante los cambios y sobre todo, por la facilidad con la cual pueden ser muestreados (Rosenberg *et al.*, 1986; Dourojeanni, 1987; Janzen, 1987; Borror *et al.*, 1992; Pearson & Cassola, 1992; Kremen *et al.*, 1993; Stork, 1993; Ruppert & Barnes 1996; Acosta, 2001; Giraldo, 2002; Giraldo & Arellano, 2003; Andersen *et al.*, 2004; Andersen & Majer, 2004; Hattenschwiler *et al.*, 2005; Gullan & Cranston, 2006). Sin embargo, esta alta diversidad y enorme abundancia hace que sea difícil evaluar a todos los hexápodos terrestres, aun si el estudio está enfocado en algún estrato vertical del bosque como el suelo. Para solucionar este problema, algunos investigadores han propuesto concentrarse sólo en algún grupo taxonómico y utilizarlo como indicador de la recuperación de otros grupos o de todo el sistema. Por ejemplo, en Australia, algunos investigadores han estudiado y propuesto a las hormigas como bioindicadores para monitorear el impacto de las diversas formas de uso de tierras, como el pastoreo, la actividad minera y la restauración. La propuesta de usar a las hormigas como bioindicadores se sustenta en su gran abundancia, alta diversidad, importancia funcional, la gran variedad de interacciones que tienen con el resto del ecosistema y a su habilidad para integrar un amplio rango de variables ecológicas (Majer, 1983; Andersen, 1990; Brown, 1991; Andersen, 1993; Andersen & Sparling, 1997; Folgarait, 1998; Alonso & Agosti, 2000 Hoffmann *et al.*, 2000; Andersen *et al.*, 2002; Andersen *et al.*, 2003; Andersen & Majer, 2004; Andersen *et al.*, 2004).

En la actualidad existe mucha discusión al respecto, ya que se ha observado que diferentes organismos perciben el entorno de diferentes maneras, por lo tanto experimentan diferentes efectos como consecuencia de la misma perturbación. Justamente, Lawton *et al.* (1998), investigaron el efecto de la modificación del hábitat en el bosque tropical sobre 8 taxa de animales: aves, mariposas, escarabajos voladores, escarabajos del dosel, hormigas del dosel, hormigas de la hojarasca, termitas y nematodos del suelo, en un gradiente que iba desde un bosque tropical casi primario, un bosque en sucesión secundaria viejo y una plantación en el Bosque Mbalmayo Reserve, Camerún. Aunque la riqueza de especies de todos los grupos, en general, disminuyó con el incremento de la perturbación, ningún grupo sirvió como un buen taxón indicador para los cambios en la riqueza de especies de otros grupos. La ventaja de evaluar muchos grupos taxonómicos de hexápodos es que salen a la luz las diferentes formas en las que este sistema, conformado por la comunidad de hexápodos, puede responder a las perturbaciones, asimismo, permite encontrar a los grupos de hexápodos que podrían ser más sensibles y a los que podrían ser los más importantes para este sistema, es decir, “los grupos clave”, por último, se puede tener una mejor aproximación del estado de la resiliencia de este sistema. Por ejemplo, Castañeda *et al.* (2007), evaluaron el efecto de la quema controlada en la comunidad de artrópodos epigeos en los pastizales de Junín, para lo cual no sólo analizaron la abundancia y la diversidad, sino que también agruparon a los artrópodos en grupos funcionales. Luego de la quema, observaron una disminución significativa en la abundancia y la diversidad tanto en la zona quemada como en la zona control, lo que sugirió un efecto estacional. Sin embargo, el efecto de la quema sólo se observó en los macroartrópodos parasitoides y los microartrópodos depredadores.

2.6.1.1 Utilizando los hexápodos para evaluar el éxito de la restauración.

Muchos grupos de hexápodos han sido utilizados para evaluar el éxito de la restauración. Como se había mencionado anteriormente, las hormigas han sido muy utilizadas en Australia. En algunos de estos estudios estos hexápodos han mostrado un claro patrón sucesional, en donde en los estadios sucesionales más avanzados, la diversidad y las especies especialistas se incrementaron, las especies oportunistas disminuyeron y la red trófica se hizo más complicada. Por ejemplo, Andersen *et al.*, (2003), encontraron que la riqueza de especies se incrementó con la edad del sitio en restauración, aunque sólo uno de los sitios tuvo un valor similar al de los sitios de referencia. Tanto este sitio como los de referencia fueron los únicos que presentaron a

todos los grupos funcionales. Los grupos funcionales más especializados estuvieron pobremente representados o ausentes en los sitios en restauración más jóvenes, los que presentaron una alta abundancia de oportunistas. Barberena-Arias & Aide (2003), registraron los cambios de la riqueza y la composición trófica de los insectos de hojarasca en tres zonas abandonadas de 5, 30 y más de 60 años de edad. Su estudio encontró un significativo efecto de la edad del bosque en la riqueza de especies, es decir, las zonas más jóvenes tuvieron menos especies que las zonas más viejas. Además, encontraron que todos los grupos tróficos estuvieron presentes en todas las zonas pero algunos como los predadores fueron más abundantes en las zonas más viejas. Asimismo, Andersen, (1993), encontró que el proceso sucesional de la comunidad de hormigas puede ser detenido por la presencia dominante de ciertas plantas. En Colombia, Estrada & Fernández (1999) evaluaron la diversidad de hormigas en un gradiente sucesional del bosque nublado en la Reserva La Planada (Nariño, Colombia) pero no encontraron diferencias estadísticas en la riqueza y diversidad entre los sitios de la gradiente, sin embargo, hallaron que la composición taxonómica estuvo asociada al estadio sucesional, lo que puede indicar quizás que un agrupamiento de las especies en grupos funcionales pudo haber mostrado un patrón sucesional. Resultados similares han sido registrados en un estudio de la diversidad de abejas en estados sucesionales en Colombia. Smith-Pardo & Gonzales (2007), evaluaron la diversidad y la riqueza de abejas durante 6 meses en 4 estados sucesionales (pastizal, rastrojo bajo, rastrojo alto y bosque). El pastizal y el rastrojo alto presentaron los mayores índices de diversidad y riqueza de abejas y fueron significativamente más altos que en los dos otros sitios. El bosque no presentó la mayor diversidad y riqueza de abejas, a pesar de haber tenido una alta diversidad y riqueza estructural, lo que les sugirió que no existe una relación directa entre la riqueza de abejas y la edad de la sucesión, aunque los autores no descartaron que probablemente pudiera haber sido un sesgo del muestreo.

La diversidad de los hexápodos también ha sido correlacionada con otras variables del ecosistema como con la diversidad de plantas, diversidad estructural y microorganismos. Por ejemplo, Andersen & Sparling, (1997), estudiaron la relación entre la riqueza de hormigas y la biomasa de microbios en el suelo en 17 zonas con diferentes grados de impacto por las actividad minera pero en recuperación y en 18 sitios no impactados, todos en la región Kakadu, Australia. Sus resultados mostraron que en los sitios con impacto, la biomasa de microbios estuvo correlacionada positivamente con la riqueza de especies de hormigas pero no con la riqueza de especies de plantas. Contrariamente, las zonas no impactadas mostraron una clara correlación negativa.

Algunos estudios sucesionales en bosques neotropicales y australianos encontraron que con el aumento de la heterogeneidad del hábitat (expresada como mayor riqueza y diversidad estructural de plantas) también aumentaron la riqueza y diversidad de las especies de hormigas. Bustos y Ulloa - Cachón (1996), realizaron un estudio en el Parque Nacional Farallones de Cali (Colombia) en el que compararon la fauna de hormigas de tres estadios sucesionales: Bosque primario, caracterizado por una alta diversidad estructural, bosque secundario y un pastizal abandonado en regeneración. Sus resultados mostraron diferencias significativas en la riqueza de especies y la diversidad entre los tres estadios sucesionales, la más baja diversidad se mostró en el pastizal en regeneración y cada estadio sucesional mostró una composición de especies característica. Contradictoriamente, algunos lugares han mostrado que la diversidad de hormigas es mayor en las zonas perturbadas o en estadios sucesionales más jóvenes que en las zonas donde el bosque no ha sido perturbado. Palladani *et al.* (2007), evaluaron las comunidades de hormigas del suelo de un bosque templado de coníferas al suroeste de Oregon (USA) que comprende un mosaico de parches con edades que van desde los 5 a 427 años. Sus resultados mostraron que la riqueza de especies fue casi tres veces más alta en claros jóvenes que en bosques viejos, maduros y con el dosel cerrado. Lassau & Hochouli (2004), estudiaron los efectos de la Complejidad del hábitat en la comunidad de hormigas en Sydney (Australia), y encontraron también que la riqueza de especies de hormigas fue más alta en las áreas de baja complejidad de hábitat. Se debe aclarar que las diferencias en la complejidad del hábitat estudiado no reflejaban diferentes estratos sucesionales, más bien, el hábitat fue como un mosaico de parches donde predominaban los eucaliptos en tierras pobres en nutrientes. Asimismo, muchas de las especies encontradas eran oportunistas.

Debido a su estrecha relación con el suelo, los Collembolas son otro grupo de hexápodos ampliamente utilizado para evaluar el éxito de la restauración en minas (Greenslade & Majer, 1992, Pflug & Wolters, 2002). Por ejemplo, Andrés & Mateos (2005), estudiaron la respuesta de los Collembolas y los Ácaros en diferentes tratamientos de restauración en una mina abandonada en Catalonia (España) y hallaron que la riqueza de especies, la diversidad de los oribátidos y de los collembolas fueron los parámetros más sensibles para evaluar esos tratamientos. El efecto de las perturbaciones y el éxito de la restauración sobre la diversidad, abundancia relativa, riqueza de especies y composición trófica de sólo los Coleópteros, ha sido evaluados también (Kremen *et al.*, 1993; Stork, 1995; Pearson & Cassola, 1992; Rodríguez, *et al.*, 1998). Giraldo (2002) y Giraldo & Arellano (2003), describieron la resiliencia de una comunidad epigea de Coleópteros en las lomas (Reserva Nacional de Lachay, Lima) ante

una perturbación natural como lo fue la ocurrencia del evento El Niño 1997 – 98. El estudio mostró recuperación de los patrones de variación temporal típicos de las diferentes especies de coleópteras después de la perturbación.

Algunos estudios pueden ayudar a mejorar las prácticas de restauración. Longcore (2003), evaluó la comunidad de artrópodos del suelo para estudiar el éxito de la restauración en un matorral costero en California (USA), para lo cual muestreo zonas no perturbadas, zonas perturbadas y zonas en restauración y analizó la influencia de la vegetación sobre la comunidad. Sus resultados mostraron que ninguna de las zonas en restauración desarrollaron una comunidad de artrópodos parecida a las zonas no perturbadas y hasta perturbadas de ese lugar. La diversidad de artrópodos en las zonas no perturbadas y zonas perturbadas fueron más grandes que en las zonas restauradas de 5 y 15 años. Asimismo, encontraron que las zonas en restauración presentaban más especies exóticas que en las otras zonas y pocas especies nativas, lo cual puede indicar que la presencia de especies exóticas de artrópodos puede inhibir la invasión de las especies nativas.

2.6.2 La comunidad de insectos en el SNTN

Comparado con los bosques húmedos bajos, los bosques montanos andinos han recibido poco interés de los científicos y del público en el pasado. Muy pocos estudios con comunidades de insectos se han registrado para los Andes del Norte Peruano y particularmente, para el SNTN y su zona de amortiguamiento. De los pocos que hay, muchos se han hecho en zonas aledañas. Por ejemplo, Lamas (1997) estudió la diversidad de lepidópteros en siete localidades diferentes de la Cordillera del Cóndor, entre Perú y Ecuador, y reportó un total de 474 especies luego de tres expediciones realizadas en los años 1987, 1993 y 1994. Asimismo, encontró muchas especies endémicas y en diferentes estratos altitudinales, por ejemplo, las subfamilias Heliconiinae e Ithomiinae (ambas de la familia Nymphalidae) fueron más abundantes en los bosques montanos bajos. Todas las especies montanas endémicas se hallaron por encima de los 1500 m y correspondieron a las subfamilias Satyrinae e Ithomiinae (Nymphalidae) y a la familia HesperIIDae. En los bosques montanos altos, en los campos de bromelias, por encima de los 2,000 msnm sólo se colectaron siete especies. Forsyth & Spector (1997), registraron 18 especies de escarabajos del estiércol en dos localidades ubicadas entre los 1000 y 1500 m en la Cordillera del Cóndor. Lombardo & Ayala (1982), revisaron el género *Calopteromantis*, un género de Mantis y describieron una especie nueva, en los

bosques montanos altos de Loja (Ecuador). Salazar (2002) y Salazar & Carrejo (2002) registraron a los géneros Calopteromantis y Pseudopogonogaster en bosques nublados a partir de los 2000 msnm, con presencia de abundantes líquenes, musgos y plantas epífitas.

La evaluación rápida de la diversidad de los insectos terrestres del SNTN realizada por Acosta (Amanzo *et al.*, 2003) tenía como objetivo efectuar un inventario de insectos terrestres y acuáticos en tres zonas representativas del SNTN y su zona de amortiguamiento. En esta evaluación, se registraron un total de 372 morfoespecies de hexápodos, distribuidos en 97 familias y 14 órdenes taxonómicos. El autor considera, sin embargo, que este número es sólo una pequeña porción de la verdadera riqueza de especies de la zona de estudio, debido a que el periodo de muestreo fue muy corto y faltaron otros tipos de trampas. Asimismo, pudo determinar que el método de captura más exitoso fue el de las pan-traps, siendo Coleoptera, Diptera e Hymenoptera los órdenes más ricos en morfoespecies. En términos generales, la evaluación rápida de la entomofauna terrestre del Santuario sugeriría la posibilidad de encontrar una alta diversidad en varios órdenes taxonómicos y se espera que estudios más intensos aumenten los registros de especies.

2.7 ANÁLISIS DEL MUESTREO – CURVAS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES

La curva de acumulación de especies es una gráfica en la que se representa el número de especies acumulado frente al esfuerzo de muestreo empleado (Colwell & Coddington, 1994). El esfuerzo de muestreo puede ser el número acumulado de individuos colectados, de muestras o tiempo de muestreo y cuando este incrementa, la tasa en el cual las nuevas especies son añadidas al inventario declina asintóticamente (Colwell & Coddington, 1994). Esta es una herramienta muy útil en la evaluación de la diversidad ya que permite 1) Extrapolar el número de especies observado en el muestreo para estimar el total de especies que estarían presentes en la zona; 2) Evaluar la representatividad del actual muestreo en un área definida y 3) Planificar el trabajo de muestreo, ayudando a estimar el esfuerzo requerido para conseguir inventarios más fiables (Soberon & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Magurran, 2004).

Al estimar el total de especies que estarían presentes en la zona, se podría calcular el porcentaje que se ha capturado. Actualmente, existen 3 grandes grupos de métodos para estimar el total de especies en una zona a través de la extrapolación, estos son: Los métodos paramétricos, los métodos no paramétricos y las funciones de acumulación (Colwell & Coddington, 1994; Moreno, 2001; Magurran, 2004).

Los métodos paramétricos se llaman así porque dependen de los patrones de distribución de abundancias relativas de las especies. De este grupo, los más comunes son el Log-normal y el modelo de la vara quebrada, sin embargo, debido a que involucra varias dudosas asunciones y prácticas han sido poco utilizados (Colwell & Coddington, 1994; Moreno & Halffter, 2000; Magurran, 2004).

Los modelos no paramétricos han sido llamados así porque los datos no asumen un tipo de distribución particular, es decir, no se ajustan a un modelo de distribución de abundancias determinado. Están enfocados en las especies que se presentan solamente en una o dos muestras o que tienen uno o dos individuos en el conjunto de muestras. Con estos modelos se estima el número total de especies bajo el supuesto teórico de que el esfuerzo de colecta realizado es máximo y que cuantas más especies raras haya, mayor será el número de especies que quedan por aparecer en el inventario (Chao, 1987; Colwell & Coddington, 1994; Magurran, 2004).

Las funciones de acumulación usadas en este tipo de extrapolación pueden ser asintóticas o no asintóticas (Colwell & Coddington, 1994; Magurran, 2004). En ambos casos, no sólo estiman la riqueza de especies total sino que permiten predecir el incremento de la riqueza de especies por un esfuerzo de muestreo adicional (Colwell & Coddington, 1994). Del mismo modo, se puede estimar la cantidad de esfuerzo requerido para alcanzar un número dado de especies o una proporción dada del número total de especies (Colwell & Coddington, 1994; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003), por lo que si se quiere aportar recomendaciones sobre la planificación del muestreo para otros investigadores es preferible utilizar estos métodos y expresar el esfuerzo como unidades de muestreo (Moreno & Halffter, 2001; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

Los modelos asintóticos más simples y más ampliamente utilizados son el modelo exponencial negativo y la ecuación de Clench (Soberon & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994; Fagan & Kareiva, 1997; Moreno & Halffter, 2000; Moreno, 2001; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Magurran, 2004). Son más simples porque sólo tienen dos parámetros. No obstante, se han propuesto varias funciones diferentes, algunas un

poco más complejas porque tienen 3 o 4 parámetros, como “Chapman-Richards”, “Weibull”, “Morgan-Mercer-Flodin”, “Beta-P”, etc. Todas estas funciones, además de otras han sido revisadas por Tjorve (2003), quien además hace una interpretación resumida de los parámetros de cada función. Flather (1996) comparó diferentes funciones de acumulación, incluyendo las más utilizadas para escoger cual de todas se ajusta mejor a los datos, utilizó datos de aves a una escala regional y encontró que la función “Weibull” fue la que más se ajustó. Jiménez-Valverde *et al.* (2006), encontraron la función apropiada de la misma manera.

Colwell & Coddington (1994), sugieren que antes de seleccionar la función es aconsejable realizar una prueba preliminar, ajustando diferentes funciones para determinar que modelo se ajusta mejor a los datos. No obstante, hasta la fecha, muy pocos trabajos han comparado diferentes funciones de acumulación de especies, en efecto, lo que ha ocurrido generalmente es que han seleccionado una función a priori (Jiménez-Valverde *et al.*, 2006).

Para escoger cual es la mejor función se pueden comparar los coeficientes de determinación (R^2), que es una medida descriptiva de la proporción de la varianza explicada por la función; sus valores van de 0 a 1, si el valor es cercano a este último significa que la función se ajusta mejor a los datos. Asimismo, se puede hacer un análisis visual de los residuos, como lo hizo Flather (1996) y comparar la suma de cuadrados de los residuos (Flather, 1996; Jiménez-Valverde *et al.*, 2006).

Un detalle que se debe tomar en cuenta, antes de analizar y comparar las curvas, es que la forma de estas está influenciada por el orden en el que se colocaron las trampas (Colwell & Coddington, 1994; Thompson & Thompson, 2007). Un conjunto de datos puede dar lugar a toda una familia de curvas según el orden en que se den las muestras. Por ello es necesario un proceso previo de suavizado de la curva, en el que el orden de entrada de las trampas (n) es aleatorizado y el número medio de especies (S_n) calculado para los valores de n comprendidos entre 1 y el número total de trampas (Colwell & Coddington, 1994). De esta manera, obtenemos la curva ideal o el promedio estadístico de adición de especies con el aumento de esfuerzo. El programa EstimateS (Colwell, 2006), ha sido desarrollado para este propósito.

III. MATERIALES Y METODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

3.1.1 Ubicación Geográfica

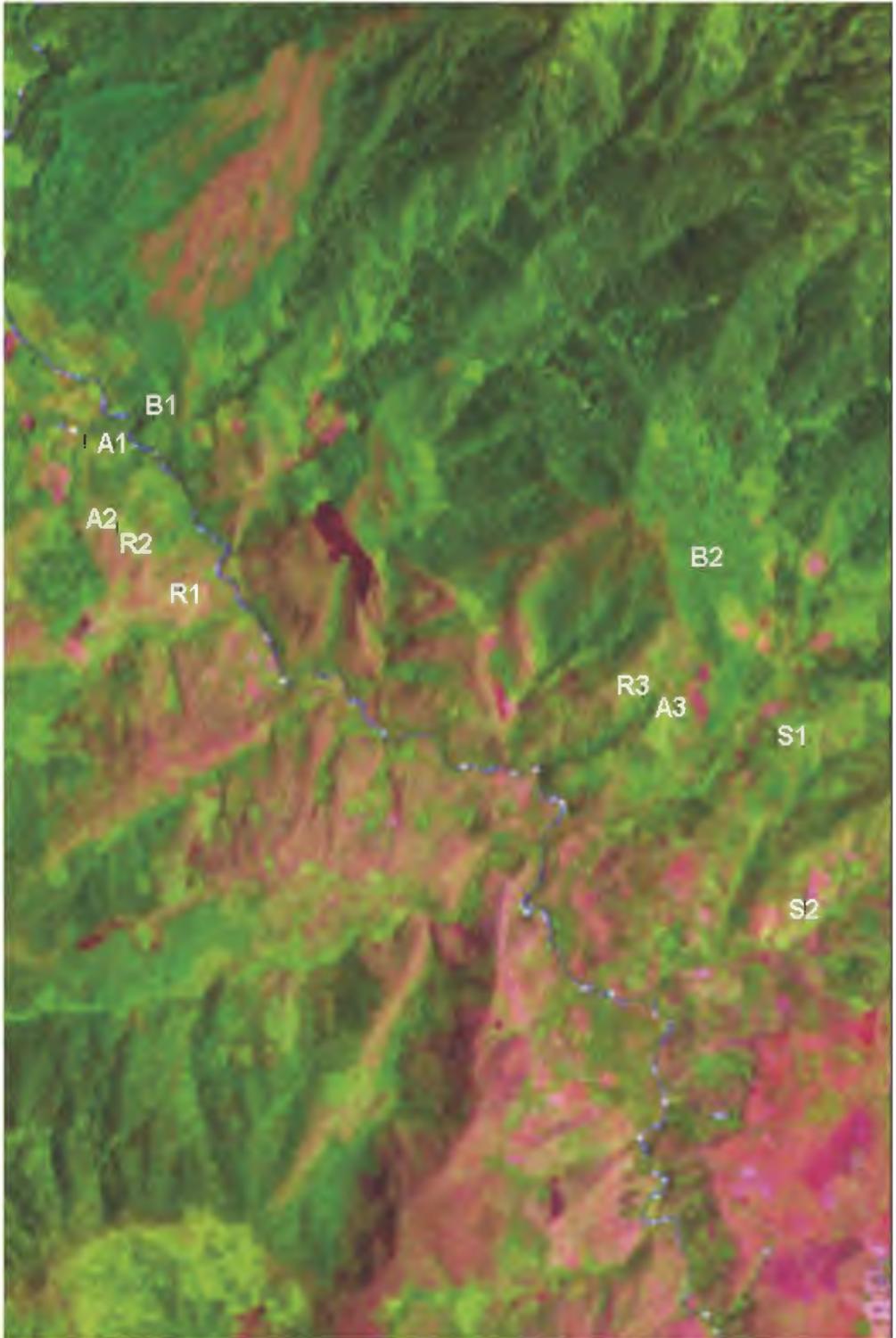
El estudio se realizó a lo largo de la quebrada del Río Tabaconas y en la zona del Carmen, ambos lugares ubicados en la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas (CCSMT), en la zona de amortiguamiento del Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN), en el Distrito de Tabaconas, Provincia de San Ignacio, Departamento Cajamarca (Figura 5 y 6).

Figura 5. Esquema de la ubicación del área de estudio



Diez sitios fueron muestreados: 3 parcelas en reforestación (R1, R2 y R3); 3 parcelas de agroforestería (A1, A2 y A3); 2 parcelas de pastura (P1 y P2) y 2 bosques de referencia (B1 y B2) (Figura 6). Las 3 parcelas de restauración y la parcela de agroforestería A2 fueron establecidas por la WWF-Perú con la implementación del proyecto “Un paisaje vivo: Conservación, Integración Regional y Desarrollo Local en la Cordillera Real Oriental” en el año 2005. Estas áreas estuvieron previamente deforestadas y actualmente, invadidas en gran parte por el helecho *Pteridium* sp. (Fam.: Dennstaedtiaceae). Las parcelas A1 y A3, son parcelas de agroforestería que fueron establecidas por los pobladores hace 15 y 30 años atrás, aproximadamente y las

Figura 6. Ubicación de las parcelas muestreadas



parcelas P1 y P2 fueron establecidas como parcelas de silvopastura con el proyecto de la WWF pero que no llegaron a establecerse debido a los daños ocasionados por los animales domésticos. En el Tabla 1 se presenta el nombre de la parcela, las coordenadas UTM, la altitud, la edad, la pendiente y el tamaño de los sitios muestreados.

Tabla 1. Nombre, código, coordenadas UTM, altitud, edad, pendiente y tamaño de las parcelas muestreadas.

Nombre de la Parcela	Código	Coordenadas	Altitud (msnm)	Edad (años)	Pendiente	Tamaño (ha)
Reforestacion 1	R1	687207 9415014	2052	2	40 - 45	2
Reforestacion 2	R2	687014 9415206	2071	2	30 - 35	1
Reforestacion 3	R3	689120 9414608	2075	2	45	1
Agroforesteria 1	A1	686805 9415612	2024	15	40 - 45	1
Agroforesteria 2	A2	686941 9415266	2062	2	25	1
Agroforesteria 3	A3	689266 9414554	2044	30	30	1.5
Bosque 1	B1	686808 9415634	2023	+30	45 - 25	?
Bosque 2	B2	689455 9414770	2100	+30	30	?
Pastura 1	P1	689787 9414420	2054	0	40	1
Pastura 2	P2	689796 9413756	1957	0	40 - 35	1

3.1.2 Geología y geomorfología de la zona

“Tabaconas es en la Montaña” dice una cláusula del Conde de Nieva, con lo cual expresaba su ubicación en la Cordillera de los Andes (Conde de Nieva: real provisión: Lima, 4-IX-1561. AGI. Justicia. 1082. (citado por Espinoza, 1973)). Efectivamente, la CCSMT y el SNTN se ubican en la zona norte de la Cordillera de los Andes, formando parte de la unidad morfoestructural conocida como la Cordillera Oriental (AMPA-WWF, 2008).

Debido a diversos procesos geomorfológicos, el territorio comunal presenta un relieve con gran variedad de formas, entre las que destacan las zonas montañosas, cuyas montañas más altas pueden llegar a los xxxx metros de altitud. El 52 % de la superficie comunal tiene laderas montañosas con pendientes entre 25 a 50 °, el 25.38 % tiene pendientes entre los 50 y 75 ° y sólo el 0.29% de la comunidad tiene superficies con pendientes entre los 0 y 4°. El territorio comunal está conformado por varias unidades geomorfológicas, de las cuales, el “Complejo Mararón” domina el 42 % de la superficie de la comunidad. Las rocas más antiguas de la región se encuentran en este complejo que consiste de rocas metamórficas de bajo grado, filita negra, meta-andesita verdosa y mica-esquistos grisverdoso. La secuencia tiene un espesor máximo de más de 2,000 m y data del precámbrico alcambriano (AMPA-WWF, 2008).

Asimismo, en este territorio se han producido procesos pedogenéticos que han dado origen a una gran variedad de suelos. Entre los cuales se encuentran los suelos del gran grupo de los Dystrudepts (Udepts, Inceptisols) que ocupan el 32% del territorio comunal, seguidos de los Hapludalfs (Udalfs Alfisols) con el 27% y los Eutrudepts (Udepts, Inceptisols) con el 16% del territorio comunal (AMPA-WWF, 2008).

3.1.3 Clima

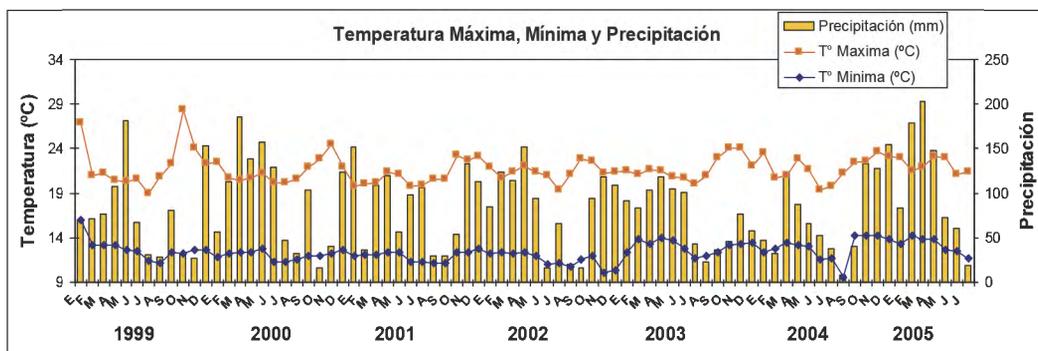
Durante un año normal, esta zona presenta dos estaciones bien definidas, la época de lluvias, generalmente de diciembre a junio, en la que cae el 85% de la precipitación pluvial total anual, y la época seca, que ocurre por lo general entre los meses de julio – noviembre, el cual es un periodo de baja precipitación.

Según Meneses *et al.* (1987), en los márgenes del río Tabaconas, la temperatura media anual varía entre 22.5 - 24 °C y la precipitación fluctúa entre 1150 – 1400 mm.

Estos registros no son tan diferentes a la información meteorológica obtenida desde enero del año 1999 hasta junio del 2005, proporcionada por la estación Climatológica Ordinaria (CO) Tabaconas (1800 msnm), la más cercana a la zona de estudio (Figura 7). En este rango de tiempo, la temperatura media anual máxima varió desde 21 a 22 °C, la temperatura media anual mínima fue de 17.2 °C y la precipitación total por año varió desde 1144 mm (en el año 2000) hasta 886 mm (en el 2003). En cuanto a las fluctuaciones mensuales se pudo observar que generalmente, marzo, abril y mayo son los meses de mayor precipitación (llegando a alcanzar 202 mm en marzo del 2005), agosto es el mes de menor precipitación (llegando sólo a alcanzar 8.3 mm en el año 2004) y junio, julio y agosto son los meses de bajas temperaturas.

En las zonas más elevadas, dentro del SNTN en donde se encuentra también el páramo el clima es más frío, la temperatura media anual varía de 6 a 12 °C y las temperaturas diarias pueden llegar a fluctuar en un rango de 20 °C, llegando por debajo de 0 °C en la noche. La precipitación total puede variar entre 2000 y 4000 mm y puede caer en forma de granizo. Las neblinas son frecuentes en estas zonas haciéndolas más húmedas (Meneses *et al.*, 1987).

Figura 7. Fluctuación de la temperatura máxima, mínima y la precipitación promedio mensual en la estación Climatológica Ordinaria (CO) Tabaconas (Enero, 1999 – Julio, 2005).



3.1.4 Zonas de vida

Los registros proporcionados por la estación Climatológica Ordinaria (CO) Tabaconas (Enero, 1999 – Julio, 2005) y el mapa ecológico del Perú basado en el esquema de clasificación de Holdridge (INRENA, 1994) indican que la zona de estudio se localiza en el Bosque Húmedo – Premontano tropical (Bh –PT). La vegetación en esta

zona (en la fase K del ciclo adaptativo de Holling) es un bosque siempre verde, alto y tupido (INRENA, 1994). El estrato arbóreo está dominado por Lauraceas y Podocarpaceas, de los cuales el *Podocarpus oleifolius* ("romerillo") es el más representativo de los bosques montanos del norte; también se encuentran *Beilschimidida sulfata* ("Cedrillo"), *Cedrela fissilis* ("Cedro blanco"), *Ficus glabrota* ("higueron"), entre otros; el estrato inferior del bosque es denso, pudiendo observarse helechos arborescentes de los géneros *Cyathea* y *Alsophila*, así como también musgos, bromeliáceas y abundantes líquenes (Meneses *et al.*, 1987).

En cambio el SNTN, debido a su mayor extensión presenta cuatro zonas de vida (INRENA,1994): bosque muy húmedo montano bajo tropical (Bh – MBT: 57,2% de la superficie total); bosque húmedo premontano tropical (Bh – PT: 12,4%); bosque húmedo montano bajo tropical (Bh – MBT: 1,3%) y bosque pluvial montano tropical (Bp – MT: 29,1%) siendo este último el más importante debido a sus mayores niveles de precipitación y a los paisajes de páramo que alberga (Amanzo *et al.*, 2003).

3.2 MATERIALES

En este trabajo se utilizaron los siguientes materiales:

Para el campo

100 potes de 500ml con tapa a presión	Pliego de papel para las etiquetas
Cinta flag	Palas
Detergente	Machetes
Cajas de plástico de 57 litros	Galoneras de un galón
Formol	Plástico azul
Cinta de embalaje	Rafia
Jarra medidora	Cartón
Cinta métrica de 30 metros	Brújula
Plumones gruesos negro indeleble	Papel periódico
Libretas de campo	Cámara fotográfica
Lápices	GPS
Embudo	

Para el laboratorio y escritorio

Microscopio estereoscópico	Pinzas
20 litros de alcohol de 96%	Placas petri
Paquetes de 100 alfileres entomológicos	Viales
Cajas entomológicas Smith	Pinning Block
Sacador de puntas entomológicas	Hojas bond
Lapiceros indelebles	Cartucho de tinta para impresora
Libretas de registro	Imagen satelital (Aster).
Tapers rectangulares grandes	

3.3 METODOLOGÍA

3.3.1 Fechas de evaluación

Se realizaron dos salidas al campo, la primera se realizó en Setiembre-Octubre del 2007 (Época Seca) y la segunda, en Febrero del 2008 (Época Húmeda). Cada una de ellas es representativa de las estaciones que caracterizan el clima de la zona.

3.3.2 Evaluación de la comunidad de hexápodos del suelo

3.3.2.1 Establecimiento de los transectos y estaciones de muestreo en las parcelas.

En cada parcela se establecieron dos transectos, de 50 metros de largo, paralelos a la pendiente y separados entre sí aproximadamente 20 m. En cada transecto, se establecieron 5 estaciones de muestreo, separadas entre sí 10 metros. En cada estación de muestreo se instaló una trampa pitfall, por lo que en cada parcela hubo 10 trampas. El esfuerzo temporal fue de 6 días. El 50% de las trampas fueron colocadas un día y al día siguiente, el otro 50%, tratando de esta manera de que todas las trampas tengan el mismo tiempo atmosférico. En total, por cada época de estudio hubo 100 trampas y al final de la evaluación en el campo hubo un total de 200 trampas.

El número de trampas en cada parcela o el tamaño de la unidad muestral (TUM) depende de los objetivos del estudio, los taxa y la zona evaluada. Para determinados

taxa como las hormigas del suelo, se han desarrollado protocolos como el protocolo "ALL" ("Ants of the Leaf Litter Protocol"), que propone utilizar 20 trampas Pitfall en un transecto de 200 metros y un esfuerzo temporal mínimo de 48 horas (Fisher *et al.*, 2000; Alonso & Agosti, 2000; Agosti & Alonso, 2003). Estudios enfocados en la diversidad de todos los artrópodos de suelo han utilizado diferentes TUM (Bess *et al.*, 2002; Ramírez *et al.*, 2003; Castañeda, 2007). En esta ocasión se establecieron 10 trampas debido al alto nivel del taxa (Hexápodos), la zona de vida, el tamaño de la parcela, el esfuerzo temporal y el tiempo que se tomó en el laboratorio para evaluar todos los hexápodos colectados.

Cada trampa pitfall llevó una etiqueta y estuvo marcada con un pedazo de cinta flag con un código para ubicarla con facilidad al momento de recogerla. La ubicación de los transectos en la siguiente época se hizo en los mismos sitios, que quedaron georeferenciados en el muestreo anterior.

3.3.2.2 Las trampas pitfall

Este tipo de técnica se utilizó para muestrear los insectos que habitan y forrajean sobre el suelo. Consistió de un vaso plástico de 500 ml de capacidad, semilleno con formol diluido al 5% y un poquito de detergente (una cuchara de detergente por 4 litros de formol al 5%) para romper la tensión superficial del líquido, enterrado al ras del suelo.

Para proteger las trampas de la lluvia en época húmeda, y evitar que se llenen con agua, en el sitio donde se colocó cada una se instaló un toldo pequeño cuadrado de plástico, aproximadamente, a una altura de 70 cm sobre el suelo. Cuatro soguillas unieron cada punta del toldo a una planta para poder sujetarlo. En algunos casos se tuvo que hacer estacas para sujetar las cuerdas (Figura 8).

Cuando fueron recogidas, cada trampa fue cerrada con su respectiva tapa de presión e identificada por medio de dos etiquetas que llevaban el código de la parcela y el número de la trampa, una fue colocada alrededor del envase y la otra sobre la tapa. Para evitar que la trampa se destape por accidente, todas fueron aseguradas con cinta adhesiva. Para transportarlas seguras hasta el museo, todas se colocaron en dos cajas de plástico duro de 57 litros.

Figura 8. Colocación de las trampas pitfall: a) Parcela P1 y b) Parcela R3



3.3.2.3 Revisión de las muestras en laboratorio

Todas las trampas fueron llevadas al Museo de Entomología de la Universidad Nacional Agraria La Molina (Lima, Perú), para la identificación y determinación de su abundancia.

Cada muestra fue lavada en un cernidor con agua de caño para eliminar el formol y parte de la tierra, luego se transfirió al mismo frasco con alcohol al 75% y con su respectiva etiqueta que tenía el código de la parcela y el número de la trampa.

Haciendo uso de un microscopio estereoscópico de hasta 100 x y colocando el contenido de a pocos en una placa Petri, se procedió a separar los especímenes, contando el número de individuos por especie. Estos datos se colocaron en una libreta para luego ser pasados a una hoja en Excel y luego ser analizados.

Sólo se consideraron especímenes adultos en el conteo de especies. Las larvas y las ninfas no fueron consideradas por la imposibilidad en muchos casos, de correlacionarlas con otras formas de desarrollo. Una excepción fue el Orden Collembola, que por tener una metamorfosis simple (inmaduros semejantes a los adultos en forma) se considero en su totalidad.

Los especímenes fueron montados en puntas y alfileres entomológicos, salvo los insectos pequeños, repetidos y los de cuerpo blando que fueron mantenidos y conservados en alcohol al 75%.

Las especies fueron identificadas en sus respectivas categorías taxonómicas con bibliografía especializada, como Bolton (1994); Borror *et al.*, (1992); Triplehorn & Johnson (2005); Nauman *et al.* (1991, Vol I y Vol II) y Fernández (2003), entre otros. Aquellas a las que no se les pudo determinar la categoría de especie taxonómica, como ha sido recomendado por muchos investigadores, se les identificó como morfoespecie dejándolos así para su posterior identificación (Derraik *et al.*, 2002). Cada morfoespecie está designada por el nombre de la familia, género o el orden al que pertenece, seguido por el número correspondiente (Morfoespecie 1 = Mor 1).

3.3.3 Caracterización de las parcelas

Para caracterizar cada parcela se evaluaron la diversidad y cobertura vegetal, la altura de las plantas, la sombra del dosel (o la cobertura de las plantas sobre el suelo o la cantidad de cielo descubierto) y su dispersión para saber si era homogénea o agregada y se muestreó el suelo en cada parcela. Asimismo, se midió la distancia entre las parcelas y los bosques o parches de bosque más cercanos ya que estos pueden actuar como fuentes de recolonización.

3.3.3.1 Distancias entre las parcelas y el bosque

Para medir las distancias entre las parcelas y el bosque, se seleccionaron a los Bosques 1 y 2, como los principales bosques de referencia, el primero para las parcelas de la quebrada del río Tabaconas y el segundo, para las parcelas de la Zona del Carmen. Luego, con la imagen satelital (Aster, 2007) de la zona y con la ayuda de la imagen de clasificación de territorio realizado por la WWF en donde sólo se resaltaron los bosques, se ubicaron algunos parches de bosque (PB) identificados también en el campo como probables fuentes de recolonización. Se tomaron 5 medidas de distancia entre los bosques y las parcelas, y con estos datos se calculó el promedio y su respectivo intervalo de confianza. Las distancias fueron calculadas con el programa "ArcGIS 9.2 DESKTOP".

3.3.3.2 Evaluación de la diversidad y cobertura vegetal

Para medir la diversidad y la cobertura vegetal, se utilizó el método de "Intersección en Línea" (Franco, 1985), que en este caso consistió del establecimiento de

un transecto de 30 metros de longitud en cada parcela en donde se registró la cobertura vegetal medida por la proyección ortogonal de cada individuo a la línea, obteniendo así para cada especie vegetal un valor relativo de cobertura con respecto a la longitud del transecto. El lugar del transecto fue elegido al azar dentro de cada parcela. Esta evaluación se hizo tanto en época seca como en época húmeda.

3.3.3.3 Cantidad de luz y uniformidad de su distribución sobre el suelo en cada parcela

El rol de la disponibilidad de luz y la uniformidad de su distribución en la regeneración de especies forestales así como su influencia en la diversidad de plantas en el ecosistema ha sido ampliamente estudiado (Clark & Clark, 1992; Hogan & Machado, 2002), sin embargo, se conoce muy poco sobre su influencia en otros taxa tales como en los hexápodos del suelo.

La disponibilidad de luz se puede medir de forma indirecta calculando la proporción de cielo visible o el porcentaje de dosel que no está cubierto por vegetación y su distribución en el espacio (Clark & Clark, 1992). Para lograr este objetivo se tomaron 10 fotografías en cada parcela con una cámara NIKON 4500 Coolpix de 6 mega pixeles y con un lente normal. La cámara fue colocada a nivel del suelo, con el lente hacia arriba y en diferentes sitios ubicados al azar y separados entre sí 10 metros aproximadamente. Esta evaluación se hizo en época seca y húmeda.

Cada fotografía fue analizada con el programa HemiView ver. 2 (Delta T Devices, ltd, 2001), con el cual se calcularon los índices "GndCover" y el "LAIDev". Luego se calculó el promedio y los intervalos de confianza para cada índice y cada parcela. El "GndCover" sirve para estimar la cantidad de cielo obstruido (el opuesto a este índice es el VisSky, que da un valor de la proporción de cielo no obstruido). Sus valores varían de 0 (cuando el cielo está completamente visible) a 1 (cuando el cielo está completamente cubierto u oscuro). El LAIDev: es un índice que mide la uniformidad de la distribución de del cielo visible en el dosel (o la uniformidad de la distribución de la luz que llega al suelo), sus valores van generalmente de 0 a más, cuando los valores son iguales a 0 o muy cercanos a 0, el cielo está uniformemente despejado y cuando los valores son mayores, el cielo está obstruido más homogéneamente (Delta-T Devices Ltd., 2001).

3.3.3.4 Muestreo del suelo de las parcelas

En cada parcela se tomaron 40 submuestras de suelo, cada una de 0.5 Kg, tomadas a una profundidad de 20 cm y en 4 transectos paralelos entre sí (10 submuestras por transecto), a fin de abarcar toda la parcela. Luego se mezclaron cuidadosamente en un plástico de dos por dos metros y se tomó aproximadamente 1 kilo de esta mezcla (Protocolo utilizado por el laboratorio de suelos de la UNALM). Esta muestra compuesta se envió al laboratorio de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional Agraria La Molina, para un análisis de fertilidad. El suelo sólo fue muestreado en época seca, por lo que para todo el estudio sólo hubo 10 muestras de suelo. Los resultados fueron analizados con la tabla de interpretación de la UNALM.

3.3.4 Análisis de los datos

3.3.4.1 Caracterización y agrupación de las parcelas

Para agrupar a las parcelas de acuerdo a las variables evaluadas, se utilizaron dos técnicas multivariadas: el “Análisis de Componentes Principales” (ACP) y el “Análisis Cluster” los cuales fueron realizados con el programa Statistica versión 7.0. Las técnicas multivariadas son un conjunto de métodos estadísticos cuya finalidad es analizar simultáneamente varias variables medidas para cada individuo u objeto estudiado (Flury & Riedwyl, 1988).

El Análisis Cluster tiene como objetivo clasificar una muestra de entidades (individuos o variables) en grupos, de forma que las observaciones pertenecientes a un grupo sean muy similares entre sí y muy disimilares del resto (Flury & Riedwyl, 1988). Si las variables están medidas en diferentes unidades o escalas, la comparación entre unas variables u otras será difícil, por lo tanto para homogenizar los valores de las diferentes variables y considerar a todas implícitamente equivalentes en cuanto a la información recogida, se eliminaron las diferentes unidades de medida clasificándolas en 3 intervalos de clase. Para medir el grado de afinidad o disimilaridad se utilizó el índice “1-Pearson r” y el análisis se hizo por liga simple (*Single Linkage*).

El ACP es una técnica estadística de síntesis de la información, o reducción de la dimensión (número de variables) que recoge la variación total de un conjunto de variables originales, en variables artificiales compuestas por las primeras que sucesivamente

acumulan la máxima variabilidad en los datos. La varianza explicada por cada componente es cuantificada por el “valor propio” (“eigenvalue”) y los coeficientes de las variables originales en la ecuación lineal que representa a cada componente, se denominan factores o componentes (PC), indicando su contribución de mayor o menor importancia de las mismas en la variabilidad explicada por ese eje o componente, es decir, cuales variables son las responsables de esa variabilidad en el mismo. Posteriormente, una vez establecidos los componentes que explican la mayor fracción de la variabilidad total, los mismos son representados gráficamente en un plano, lo cual permite establecer un diagrama de dispersión de las variables y/o las parcelas de la muestra estudiada en función de los componentes obtenidos, estableciendo posibles agrupamientos (Flury & Riedwyl, 1988).

3.3.4.2 Curvas de acumulación de especies.

Para analizar la representatividad del conjunto de muestras en cada parcela se analizaron las curvas de acumulación de especies. La metodología es la misma que utilizaron Jiménez-Valverde *et al.* (2006) y Jiménez-Valverde & Hortal (2003).

La acumulación de especies por cada trampa fue establecida por una curva especie-área, cuyos ejes fueron: “número de trampas” en el eje X, y el “promedio estadístico de adición de especies con el aumento de cada trampa” en el eje Y. Este promedio fue calculado randomizando 100 veces el orden en el cual fueron añadidas las muestras y fue calculado para cada valor de n entre 1 y el número total de trampas. Este proceso de aleatorización está detallado en Colwell & Coddington (1994). Los cálculos fueron realizados con Estimate S 6.0 software (Colwell, 2006).

Siete funciones de acumulación de especies fueron probadas (Tabla2), a excepción de la función “Power” y la “logarítmica”, todas las demás fueron asintóticas, y utilizadas por Tjorve, (2003).

Tabla2. Funciones de acumulación de especies candidatas. La variable dependiente (V2) es el número de especies y la variable independiente (V1) es el número de trampas.

Funcion	Fórmula	Número de Parametros	Asíntota
Power	$V2=a \cdot V1^b$	2	No
Exponencial Negativa	$V2=(a/b) \cdot (1-\exp(-b \cdot V1))$	2	si (a/b)
Clench	$V2=(a \cdot V1)/(1+(b \cdot V1))$	2	si (a/b)
Logaritmica	$V2=(1/(1-\exp(-b))) \cdot \text{LOG}(1+(1-\exp(-b)) \cdot a \cdot V1)$	2	No
Weibull	$V2=a \cdot (1-\exp(-b \cdot V1^c))$	3	si (a)
Morgan-Mercer-Flondin	$V2=a \cdot V1^c / (b + V1^c)$	3	si (a)
Chapman-Richards	$V2=a \cdot (1-\exp(-b \cdot V1))^c$	3	si (a)

Los modelos fueron ajustados por regresión no lineal usando el programa STATISTICA (Statsoft, 2001). Los modelos más simples, los que tienen sólo dos parámetros, fueron ajustados utilizando el algoritmo "Simplex & Quasi-Newton". Sin embargo, para ajustar las funciones más complejas los algoritmos Hooke-Jeeves o Rosenbrock fueron más útiles.

Para encontrar el mejor modelo, se hizo un análisis visual de la curva, se analizó el coeficiente de determinación (R^2), la suma de cuadrados (SS) y el Criterio de Información de Akaike (AIC) que permite la definitiva selección del modelo que mejor se ajusta a los datos. El AIC es un estadístico que permite decidir el orden de un modelo, para lo cual toma en consideración tanto la medida en que el modelo se ajusta a las series observadas como el número de parámetros utilizados en el ajuste (Motlisky & Christopoulos, 2003).

El AIC es definido por la ecuación:

$$\text{AIC} = N \cdot \ln(\text{SS}/N) + 2 \cdot K + ((2 \cdot K \cdot (K+1)) / (N-K-1))$$

Donde:

N = número de trampas

SS = es la suma de cuadrados del error.

K = es el número de parámetros más uno.

El modelo que mejor se ajusta a los datos y que describa mejor la serie tiene el más bajo valor de AIC (Motlisky & Christopoulos, 2003).

3.3.4.3 Variables biológicas en cada parcela.

En cada parcela se estimaron: la abundancia relativa; riqueza o número de morfoespecies; diversidad, dominancia y equidad. En el caso de las plantas, la abundancia relativa fue reemplazada por la cobertura.

El índice de diversidad de Shannon (H') (Magurran, 2004) es uno de los más utilizados y se calcula mediante la siguiente expresión:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

Donde:

H'=Índice de diversidad de Shannon (H'): bits/ind

P_i= ni/N

N_i=Número de individuos de la morfoespecie i

N=Número total de Individuos

Para el cálculo de la diversidad de las especies vegetales se utilizó p_i como la proporción de la cobertura de cada especie respecto a la cobertura total, es decir: longitud proyectada por la especie i/ longitud proyectado por el total de especies.

La riqueza de especies fue analizada en su expresión más sencilla (S= Número de morfoespecies). Para estimar la equidad se aplicó el índice de equidad de Pielou (1969):

$$E = H' / H_{Max} = H' / \log_2 S$$

Donde:

E = Índice de equidad de Pielou

S = Número de morfoespecies

H'= Índice de diversidad de Shannon

También se calculó el índice de Dominancia:

$$D = 1 - \sum p_i^2$$

Donde:

$\sum p_i^2$ = Índice de Simpson

P_i : es la proporción de individuos en la i -ésima especie.

El índice de dominancia, mide la probabilidad de que dos individuos sacados al azar entre todos los individuos de una comunidad no sean de la misma especie. Es decir, es una medida de la igualdad de distribución, o de heterogeneidad de especies y homogeneidad poblacional entre ellas.

3.3.4.4 Distribución de abundancias en cada parcela.

Para analizar la distribución de las abundancias de las morfoespecies en cada parcela se ordenaron las morfoespecies de mayor a menor abundancia, las cantidades se expresaron en porcentajes, pero por razones de espacio en las figuras, sólo se muestran a las 20 más abundantes. Las distribuciones se tipificaron siguiendo el enfoque de Giraldo (2002):

- a) **Dominancia Marcada:** cuando una de las especies (especie dominante) se destaca claramente de las demás por su mayor abundancia.
- b) **Dominancia Exagerada:** un caso particular de dominancia marcada en el cual la especie comprende más del 80% de la abundancia total relativa.
- c) **Dominancia Compartida:** cuando dos o tres especies se destacan de las demás por sus mayores abundancias.
- d) **Distribución equitativa:** cuando no hay especies que se destaquen notoriamente por sus mayores abundancias.

3.3.4.5 Asociaciones espaciales y temporales entre las parcelas por la composición de especies de hexápodos

Se empleó el Análisis de Cluster ya que permite comparar simultáneamente una serie de muestras e ilustrar las relaciones existentes entre ellas. La similitud entre las comunidades de hexápodos de cada parcela evaluada se calculó utilizando el índice de Jaccard (Magurran, 2004), quien considera solo la ausencia y presencia de las morfoespecies en las parcelas.

$$S_j = \frac{c}{a+b-c}$$

Donde:

S_j = coeficiente de similitud de Jaccard

a = número de especies presentes en el sitio A

b = número de especies presentes en el sitio B

c = número de especies presentes en ambos sitios A y B

3.3.4.6 Relaciones entre la comunidad de hexápodos del suelo y las variables de su hábitat.

Las relaciones entre las variables obtenidas de la comunidad de hexápodos y las variables más importantes obtenidas del ACP fueron detectadas mediante análisis de correlación y sus correspondientes diagramas de dispersión. Para cuantificar el grado de asociación lineal entre las variables se calcularon los coeficientes de correlación lineal simple (o de Pearson. r) y los coeficientes de determinación (r²) y con un nivel de significación de p<0.05. Antes de aplicar cualquier análisis se comprobaron las asunciones de normalidad (Shapiro Wilk y Jaque Bera).

3.3.4.7 Clasificación trófica de los hexápodos del suelo registrada

Se elaboró una clasificación trófica de los hexápodos registrados, considerándose 6 categorías tróficas como importantes:

- **Saprófagos:** a veces también llamados detritívoros, obtienen su alimentación de detritos o cualquier tipo de materia orgánica en descomposición. Los detritívoros constituyen una parte importante de los ecosistemas porque contribuyen a la descomposición y al reciclado de los nutrientes. Hábitos terrestres.
- **Fitófagos:** todos los animales que se alimentan de materia vegetal (incluyendo algas).
- **Omnívoros:** Los animales omnívoros (del latín omnis, "todo" y -vorus, "que come") son aquéllos cuyo sistema digestivo es capaz de digerir tanto carnes como vegetales.
- **Predadores:** Se le llama predador a todo animal que se alimenta del cuerpo de otros animales, devorándolo, generalmente vivos, pero también muertos (carroñeros). Son generalmente cazadores.
- **Micetófagos:** todos los animales que se alimentan de hongos (micelios)
- **Parasitoide** Insectos que tienen un nicho ecológico que puede, hasta cierto punto, ser considerado intermedio entre el hábito depredador y el parásito. Los depredadores normalmente matan su presa y la consumen. Los parásitos no necesariamente matan su presa y hasta pueden vivir con, o dentro de ella por largos períodos. Los parasitoides matan su presa al final del ciclo, cuando completan su desarrollo.

Dichas categorías están basadas en los recursos alimenticios de origen vegetal y animal y fueron obtenidas de Borror *et al.*, (1992); Gullan & Cranston (1994); Fernández (2003) entre otros. Debido a que las preferencias alimenticias de la mayoría de las especies son desconocidas se optó por asumir las preferencias predominantes dentro de cada familia.

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 CARACTERIZACIÓN DE LAS PARCELAS EVALUADAS (ver Anexo 1)

4.1.1 Distancias entre las parcelas y el bosque

Como se puede observar en la Figura 9, todas las parcelas evaluadas en la quebrada están separadas del principal bosque de referencia (B1) por el río Tabaconas. La Tabla 3, muestra las distancias promedio entre las parcelas evaluadas y el bosque, además de a los parches más cercanos. La parcela A1 fue la más cercana a este bosque (115.8 +/- 14.14 metros aprox.) seguida de la parcela A2 (463.6 +/- 13.14 metros aprox.) y la R2 (545.6 +/- 13.14 metros aprox.). La parcela más lejana fue R1 (767,4 +/- 21,69 metros aprox.).

Figura 9. Distancias entre el Bosque o los parches de bosque y las parcelas evaluadas en la quebrada del río Tabaconas



Asimismo, A1 estaba más cerca al parche de bosque PB1 que las otras parcelas, aunque no se note claramente en la imagen satelital, esto se pudo comprobar en el campo. Los parches PB2 y PB3 estuvieron tan lejanos de las parcelas A2, R2 y R1 como lo estuvo el B1. Se debe indicar además que estos parches de bosque se encontraban a altitudes más elevadas que las parcelas evaluadas.

Tabla 3. Distancias promedio aproximadas (metros) entre el Bosque o los parches de bosque y las parcelas evaluadas. Intervalos de 95% de confianza.

PARCELAS EN LA QUEBRADA DEL RIO TABACONAS				
Distancias desde B 1 hasta:				
	A1	A2	R1	R2
Promedio (m)	115,8	463,6	767,4	545,6
IC +/-	14,14	13,14	21,69	15,67
Distancias desde el Parche de Bosque 3 (P B 3) hasta:				
		A2	R1	R2
Promedio (m)		329,6	544,4	368
IC +/-		2,33	2,61	2,16
Distancias desde el Parche de Bosque 2 (P B 2) hasta:				
	A1	A2		
Promedio (m)	394,6	534,4		
IC +/-	27,82	10,19		
Distancias desde el Parche de Bosque 1 (P B 1) hasta:				
	A1			
Promedio (m)	296,4			
IC +/-	20,34			

La Figura 10 y la Tabla 4 muestran la distribución de las parcelas en la zona del Carmen y la distancia promedio al bosque de referencia B2, así como también la distancia promedio a algunos de los parches. En esta zona, las parcelas más cercanas al bosque B2 fueron A3 y R3 (434,2 +/- 20,95 y 418,4 +/- 28,26 metros, respectivamente), mientras que las más lejanas fueron P1 y P2 (813,4 +/- 47,76 y 1420,4 +/- 93,75 metros respectivamente). Asimismo, la parcela P1 estuvo muy cercana a PB4 (54,8 +/- 3,44 metros) y la parcela P2 fue la más lejana de los parches PB4 y PB5.

Figura 10. Distancias entre el Bosque o los parches de bosque y las parcelas evaluadas en la zona del Carmen

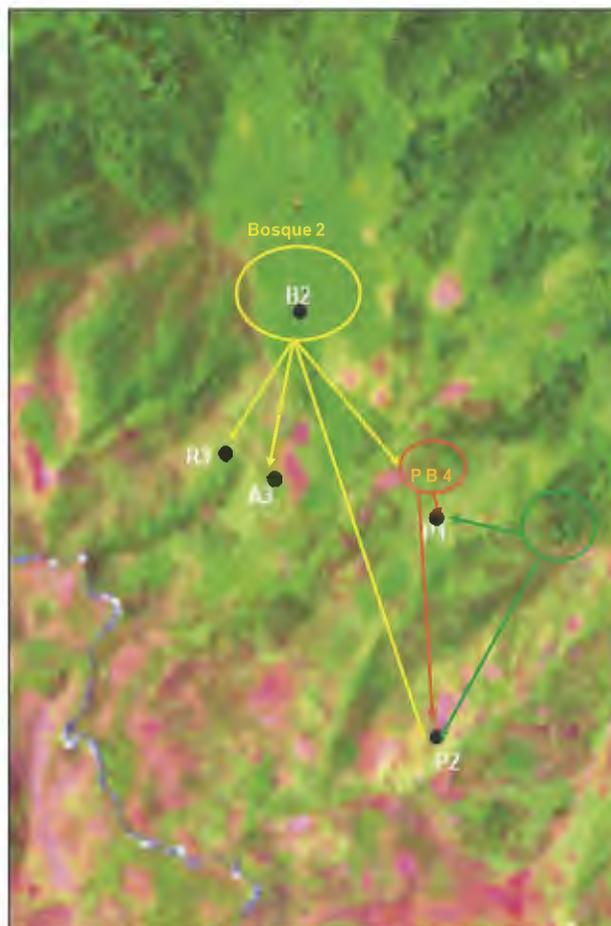


Tabla 4. Distancias aproximadas (metros) entre el Bosque o los parches de bosque y las parcelas evaluadas. Intervalos de 95% de confianza.

PARCELAS EN LA ZONA DEL CARMEN				
Distancias desde B2 hasta:				
	A3	R3	P1	P2
Promedio (m)	434,2	418,4	813,4	1420,4
IC +/-	20,95	28,26	47,76	93,75
Distancias desde el Parche de Bosque 4 (P B 4) hasta:				
		P1	P2	
Promedio (m)		54,8	1039	
IC +/-		3,44	2,74	
Distancias desde el Parche de Bosque 5 (P B 5) hasta:				
		P1	P2	
Promedio (m)		425,6	851,8	
IC +/-		28,40	33,76	

4.1.2 Cobertura y diversidad vegetal.

Las Tablas 5 y 6 muestran el número de especies o la riqueza, la cobertura (%) de las dos plantas más importantes de la zona, el helecho (*Pteridium* sp 1) y el café (*Coffea arabica*), el número de individuos con alturas mayores a los 2 metros y algunos índices de diversidad como el índice de Shannon, la dominancia y la equidad, todo para época seca y húmeda, respectivamente.

Tanto en época seca como en húmeda, las parcelas con las mayores riquezas de especies fueron A1, A3, B1 y B2, seguidas de las parcelas R2, A2, R1 y R3. Las parcelas P1 y P2 mostraron las más bajas riquezas en ambas épocas (Tablas 5 y 6). La Figura 11 muestra un incremento en el número de especies en 7 de las 10 parcelas en la época húmeda, reflejando así la influencia de la lluvia en la germinación de las semillas.

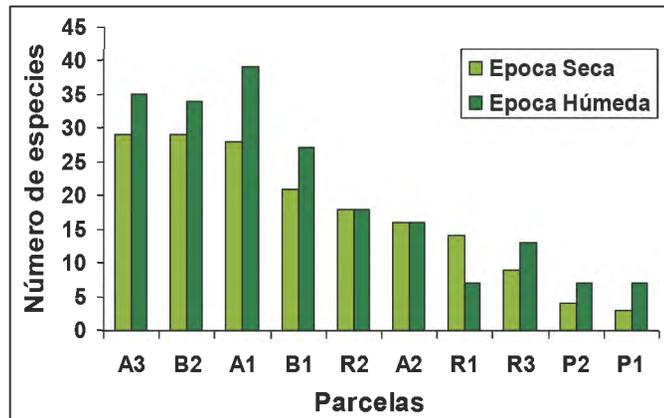
Tabla 5. Variables biológicas de las plantas tomadas en época seca.

Parcelas en Epoca seca	Número de especies	Cobertura de <i>Pteridium</i> sp 1 (%)	Cobertura de <i>Coffea</i> <i>arabica</i> (%)	Número de ind. con alturas > 2 metros	Índice de Diversidad de Shannon (H')	Dominancia	Índice de equidad (J')
R1	14	85,37	0	0	0,737	0,732	0,279
R2	18	71,27	0	3	1,299	0,517	0,449
R3	9	52,56	0	0	1,331	0,362	0,606
A1	28	0	43,38	15	2,158	0,226	0,648
A2	16	68,07	0	0	1,325	0,479	0,478
A3	29	0	26,15	34	2,362	0,144	0,701
P1	3	0	0	0	0,655	0,649	0,596
P2	4	22,93	0	0	1,193	0,351	0,861
B1	21	0	0	12	2,562	0,095	0,842
B2	29	0	0	21	2,930	0,070	0,870

Tabla 6. Variables biológicas de las plantas tomadas en época húmeda.

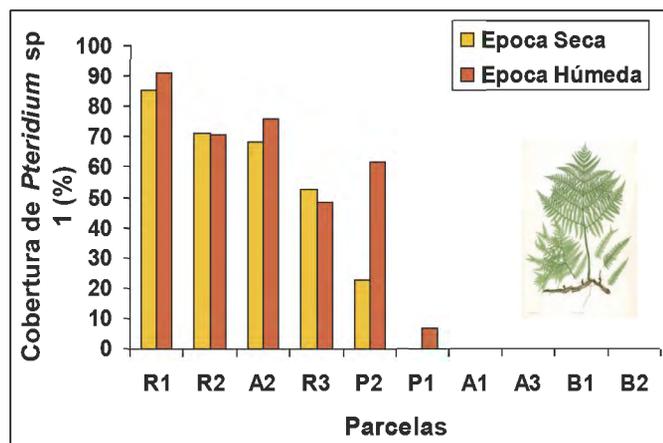
Parcelas en Epoca húmeda	Número de especies	Cobertura de <i>Pteridium</i> sp 1 (%)	Cobertura de <i>Coffea</i> <i>arabica</i> (%)	Número de ind. con alturas > 2 metros	Índice de Diversidad de Shannon (H')	Dominancia	Índice de equidad (J')
R1	7	90,88	0	0	0,456	0,828	0,234
R2	18	70,82	0	0	1,337	0,511	0,463
R3	13	48,16	0	2	1,795	0,273	0,700
A1	39	0	35,92	12	2,525	0,164	0,689
A2	16	75,68	0	2	1,074	0,583	0,387
A3	35	0	32,8	30	2,436	0,156	0,685
P1	7	6,72	0	0	1,084	0,479	0,557
P2	7	61,53	0	0	1,321	0,408	0,679
B1	27	0	0	22	2,820	0,074	0,856
B2	34	0	0	25	3,059	0,062	0,868

Figura 11. Número de especies o riqueza de plantas de las parcelas evaluadas, comparando los valores obtenidos en época seca y húmeda.



En época seca, el *Pteridium* sp 1 se registró en 5 de las 10 parcelas (R1, R2, A2, R3 y P2), pero en sólo 4 éste superó el 50 % de la cobertura total registrada, mostrándose así, altamente dominante. El valor máximo se observó en R1, que llegó a conformar el 85 % de la cobertura total (Tabla 5 y Figura 12). En época húmeda, se registró el mismo resultado, pero además se observó un ligero aumento en R1 y A2. En P2, el helecho aumentó su cobertura en más del 50% (Tabla 6 y Figura 12).

Figura 12. Cobertura (%) del helecho *Pteridium* sp 1 en cada parcela, comparando los valores obtenidos en época seca y húmeda.

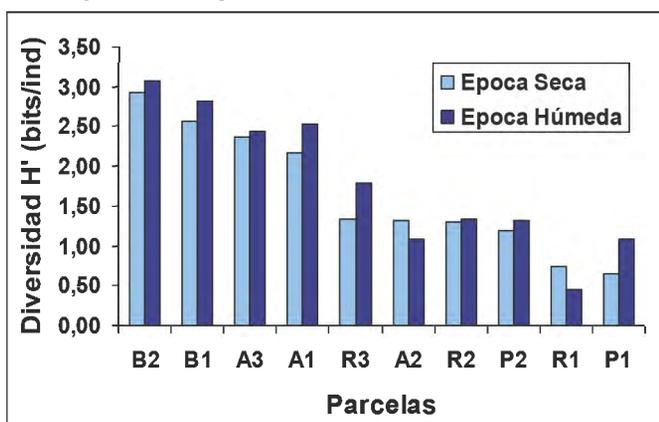


El *Pteridium* spp es probablemente, el género de helechos más distribuido en el mundo. En efecto, su distribución es cosmopolita, se le encuentra en todos los

continentes (a excepción de la Antártica) y en casi todas las zonas climáticas. Esto se debe a la facilidad con la que se dispersan las ligeras esporas con los vientos, incluso entre continentes (Ouden, 2000; Heike, 2009). En el Perú, se le conoce como “shapumba” y se ha encontrado en Cusco (Machu Picchu), en el sur de Puno, en Cajamarca, Lambayeque y en muchos lugares de la Amazonia peruana como en Amazonas, San Martín y Huánuco ocupando aéreas deforestadas (Tyron, 1964; PROAMAZONIA, 2003; Zimmermann & Horna, 2003). En el pasado, se consideraba a este género con una única especie, *Pteridium aquilinum*, pero ahora lo subdividen en varias. Debido a su crecimiento clonal, longevidad y alta resiliencia, esta planta puede formar grandes poblaciones que pueden dominar la vegetación del suelo por décadas y hasta por centurias. Una población así tan densa compite por agua y nutrientes y reduce el crecimiento de los árboles. La consecuencia más importante para la dinámica de los bosques es su efecto negativo en la regeneración de otras especies de plantas. Este helecho detiene la sucesión del bosque, por lo que es considerado como una de las malezas más problemáticas en el mundo (Ouden, 2000).

Justamente, las parcelas que no presentaron a este helecho mostraron los más altos valores de diversidad de Shannon, estas fueron: B2, B1, A3 y A1, tanto para época seca como para la húmeda (Tabla 5 y 6, Figura 13). Estas también fueron las mismas que presentaron las más altas riquezas de especies de plantas.

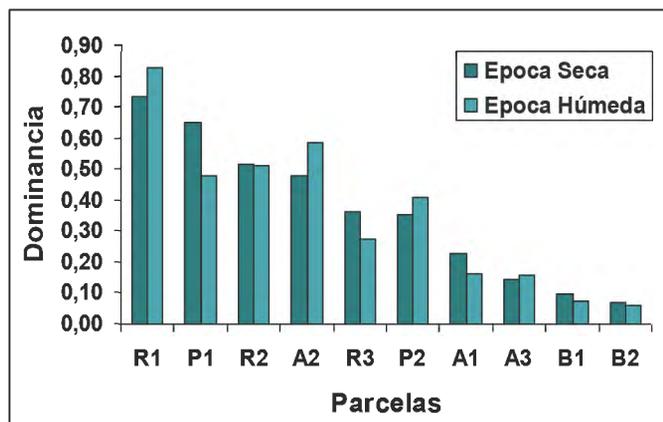
Figura 13. Índice de Diversidad de Shannon (H') en cada parcela, comparando los valores obtenidos en época seca y húmeda.



Las parcelas que mostraron los más altos valores de dominancia tanto en época seca como en época húmeda fueron R1, P1, R2 y A2, les siguieron R3 y P2 (Tabla 5 y 6,

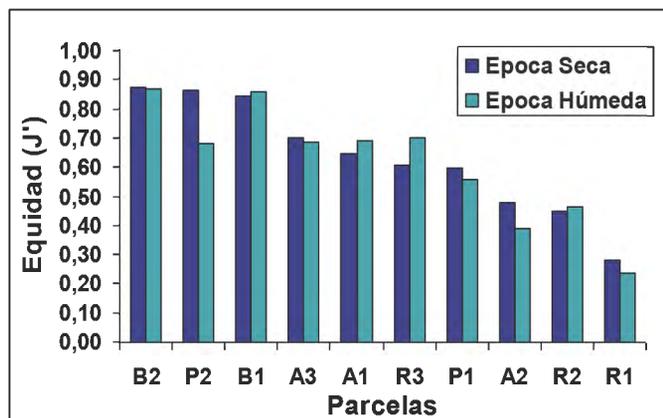
Figura 14). Estos valores altos pueden ser el reflejo de la alta cobertura del helecho en R1, R2 y A2, el cual fue muy abundante en estas parcelas (Figura 12), mientras que en P1 puede deberse a una especie de pasto que estaba sembrado para el ganado y que dominaba la parcela. La ligera disminución del valor de la dominancia en época húmeda puede deberse a la aparición de otras especies. Contradictoriamente, las parcelas A1, A3, B1 y B2 mostraron los más bajos valores, debido seguramente, a la distribución más equitativa de las especies de plantas.

Figura 14. Índice de Dominancia (1 - Índice de Simpson) de cada parcela, comparando los valores obtenidos en época seca y húmeda.



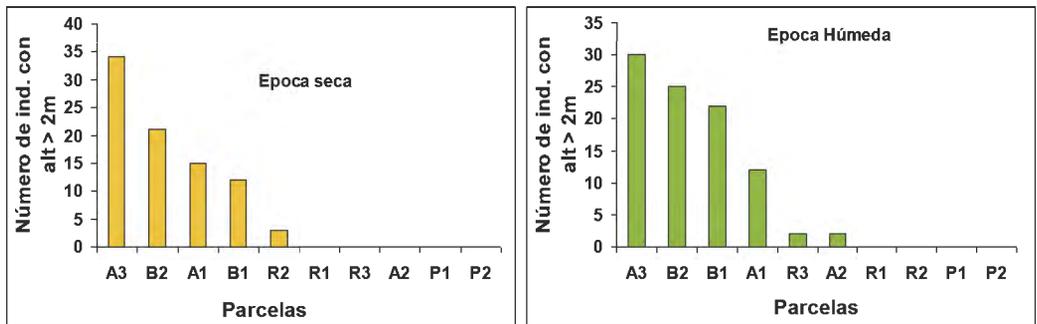
La equidad no agrupo a las parcelas como los índices anteriores. La parcela P2 estuvo entre las que mostraron alta equidad a pesar de ser una de las dos que presentaron las riquezas bajas (Tabla 5 y 6, Figura 15).

Figura 15. Índice de equidad para cada parcela, comparando los valores obtenidos en época seca y húmeda.



Las Figuras 16 a y b, muestran las parcelas que tuvieron plantas con alturas mayores a los 2 metros. Estas fueron árboles principalmente. En las parcelas de agroforestería A1 y A3, se incluyeron arbustos como el café porque superaron esta altura, también se incluyeron todos los árboles frutales como el plátano, la chirimoya, entre otros. En los bosques B1 y B2, se observaron más árboles que arbustos.

Figura 16. Número de individuos con alturas mayores a los 2 metros en época a) seca y b) húmeda.



Como se puede observar, las parcelas presentan características comunes y estas son las mismas en ambas épocas. Una de las observaciones más importantes es que los valores de las variables obtenidas de las parcelas A1 y A3, en especial de esta última, son muy similares a los obtenidos de los bosques de referencia B1 y B2. Estos bosques y las parcelas de agroforestería A1 y A3, son las que tienen mayor diversidad y riqueza de especies (entre 21-39 especies). En ninguna de estas se registró el *Pteridium* sp 1, pero en A1 y A3 había café además de otras plantas comestibles, muchas de los cuales con alturas mayores a los dos metros. La distribución de las especies en estas parcelas fue en cierto grado equitativa, pues ninguna especie fue dominante. Las parcelas R1, R2, R3 y A2 estuvieron dominadas por el *Pteridium* sp 1 y no tuvieron tantas especies como en los bosques puesto que sólo se observaron entre 7-18 especies. Estas características muestran a estas parcelas con baja diversidad y baja equidad. Las parcelas P1 y P2, parcelas de pastoreo para el ganado, fueron las que presentaron las más bajas riquezas y diversidades. La alta dominancia en P1 se debió a la alta abundancia de una especie de pasto, no obstante, en época seca el pasto estaba muy pequeño y dejaba mucha tierra descubierta. En cambio en P2, el pasto era más alto y se mezclaba con el *Pteridium* sp 1 y otras dos especies de pasto,

4.1.3 Cantidad de luz y uniformidad de su distribución sobre el suelo en cada parcela

La Tabla 7 y las Figuras 17 y 18 muestran los valores promedios y los intervalos de confianza del GndCover y LAIDev para cada parcela por época. En ambas figuras, dos columnas juntas forman una parcela, la primera representa el valor obtenido en época seca y la segunda, en la húmeda.

Tabla 7. GndCover y LAIDev promedios en cada parcela por época y sus respectivos intervalos de confianza (Intervalos de 95% de confianza).

PARCELA		EPOCA SECA		EPOCA HUMEDA	
		GndCover	LAIDev	GndCover	LAIDev
R1	PROMEDIO	0.824	1.947	0.756	1.413
	CI +/-	0.048	0.116	0.116	0.376
R2	PROMEDIO	0.848	2.212	0.704	1.057
	CI +/-	0.031	0.547	0.164	0.296
R3	PROMEDIO	0.457	1.118	0.773	1.805
	CI +/-	0.190	0.516	0.083	0.458
A1	PROMEDIO	0.608	2.729	0.710	2.935
	CI +/-	0.203	0.760	0.190	0.753
A2	PROMEDIO	0.497	1.737	0.654	1.513
	CI +/-	0.250	0.981	0.223	0.983
A3	PROMEDIO	0.865	3.541	0.789	3.842
	CI +/-	0.095	0.598	0.204	0.629
P1	PROMEDIO	0.044	0.273	0.530	1.908
	CI +/-	0.054	0.310	0.151	0.410
P2	PROMEDIO	0.246	0.803	0.254	0.626
	CI +/-	0.104	0.648	0.169	0.446
B1	PROMEDIO	0.891	4.072	0.864	3.088
	CI +/-	0.095	0.894	0.099	0.459
B2	PROMEDIO	0.891	3.808	0.862	3.235
	CI +/-	0.064	0.712	0.059	0.645

Entre los factores que afectan la cantidad y la calidad de luz que llega al suelo del bosque se encuentran el grado de cobertura vegetal o la densidad del dosel. Efectivamente, el dosel del bosque tropical capta la mayor parte de la radiación solar incidente, lo que provoca un ambiente de poca luminosidad en el suelo y en el sotobosque (Hogan & Machado, 2000). Efectivamente, las parcelas B1, B2 y A3, cuyo

sotobosque era un ambiente con poca luminosidad, mostraron los valores más altos de GndCover (muy cercanos a 1 y con intervalos de confianza muy cortos) y de LAIDev. El LAIDev y el GndCover son medidas complementarias de la cantidad de cielo cubierto por la vegetación del dosel o la cobertura, al suelo. Altos valores de GndCover indican que el dosel (o la cobertura) está conformado de mucha vegetación y altos valores de LAIDev indican que esta vegetación está homogéneamente distribuida y formando quizás un dosel totalmente cerrado o con claros de tamaño pequeño (Tabla 7; Figuras 17 y 18; Anexo 2: Figura 1: a, b y c). Los resultados de GndCover y LAIDev en la parcela A1, muestran zonas en la parcela con un dosel muy cubierto y zonas con un dosel con claros, debido probablemente a que algunos árboles y plantas de café estaban distanciadas. Los valores de GndCover de R2, R1, A2 y R3, sus respectivos intervalos de confianza, los más amplios de todas las parcelas, y los valores de LAIDev, cuyos valores fueron los más bajos, indican que la cobertura vegetal conformada por los helechos presentaba aperturas de muchos tamaños, de tal forma que no cubría el cielo homogéneamente. Ninguna de estas parcelas tenía un dosel, pues no tenían arboles. (Anexo 1: Figuras: 6, 7, 12 – 17; Anexo 2: Figuras1: d, e, f, g y h).). En las parcelas P1 y P2 tampoco había dosel (Anexo 1: Figuras 18 – 24 y Anexo 2: Figuras i, j, y k). El pasto en la parcela P1 en época seca era tan pequeño que había mucho suelo descubierto, por esto P1 presentó los más bajos valores de GndCover y LAIDev. En la época húmeda, este pasto creció de tal forma que cubrió el suelo pero no de forma tan homogénea, esta situación quedó registrada en el ligero incremento del GndCover.

Figura 17. Valores del índice de GndCover para cada parcela. Dos columnas juntas representan a una parcela, la primera en época seca y la segunda, en época húmeda.

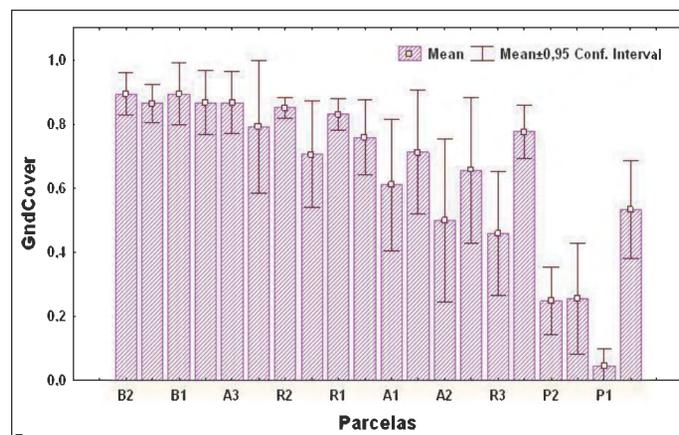
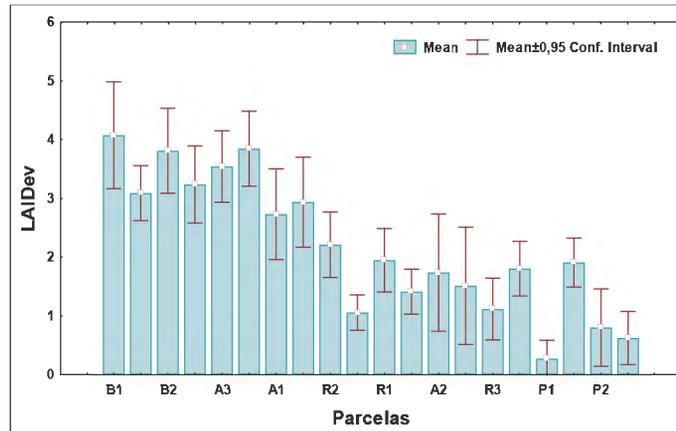


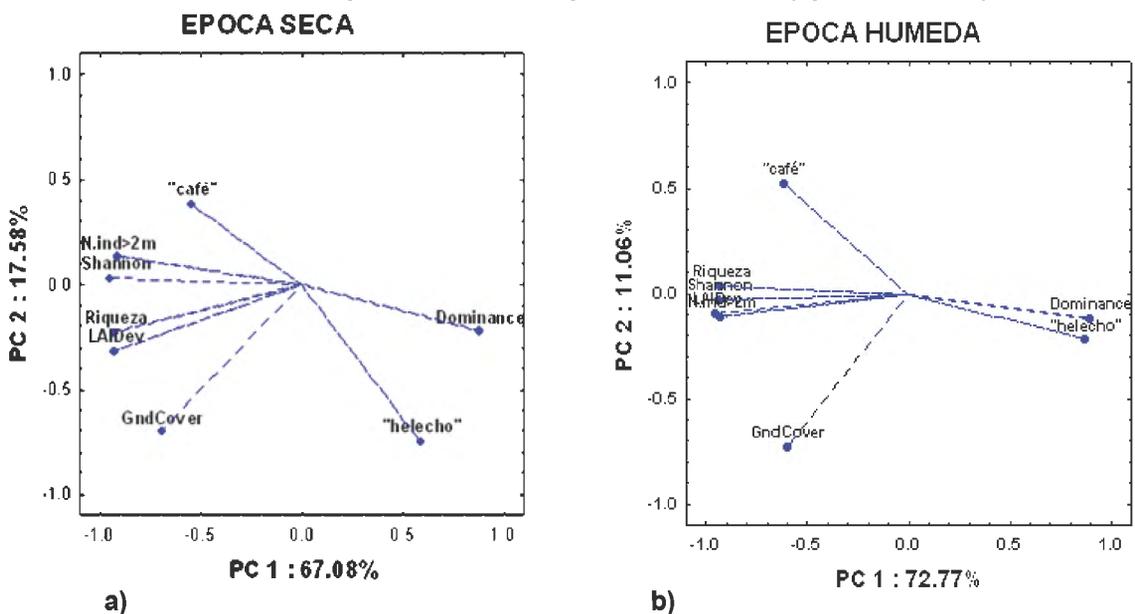
Figura 18. Valores del índice de LAIDev para cada parcela. Dos columnas juntas representan a una parcela, la primera en época seca y la segunda, en época húmeda.



4.1.4 Caracterización y agrupación de las parcelas mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis Cluster.

Los Análisis de Componentes Principales (ACP) de las variables obtenidas de las parcelas en ambas épocas se presentan en las Figuras 19 a y b, y el aporte de cada variable a su respectivo factor o los coeficientes de los dos primeros componentes principales (PC) se presentan en la Tabla 8.

Figura 19. a) Proyección de las variables biológicas ambientales de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2 (época seca) y b) Proyección de las variables biológicas ambientales de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2 (época húmeda).



Los diagramas del ACP conformados por los dos primeros componentes principales (plano PC 1: PC 2) realizados con los valores obtenidos en época seca y húmeda, explicaron el 84.66 % y el 83.3 % de la variabilidad total, respectivamente (Tabla 9). Los diagramas muestran tanto a las variables (Figuras 19 a y b) como a las parcelas (Figuras 20 a y b) agrupadas alrededor de cada componente principal (PC) según la variabilidad aportada a cada uno de ellos.

Al analizar la proyección de las variables biológicas ambientales sobre los diagramas o los planos PC 1: PC 2 (Figura 19 a y b) de ambas épocas, estas se presentan separadas en dos grupos a lo largo del eje del PC 1 pero no presentan una clara agrupación a lo largo del PC 2. Así, se puede observar que la “Dominancia” y el “% de cobertura del helecho” se agrupan al lado derecho del PC1, mientras que todas las demás se agrupan al lado izquierdo. Efectivamente, al observar los coeficientes del PC 1 (Tabla 8), tanto la “Dominancia” como el “% de cobertura del helecho” se correlacionan negativamente con la riqueza, la diversidad de Shannon, el LAIDev y el Núm. de ind. >2 m. y muestran una correlación negativa de menor grado con el “% de la cobertura del café” y el GndCover. A excepción de estas dos últimas variables, todas las demás aportaron gran parte de su variabilidad al PC 1 en ambas épocas.

Tabla 8. Análisis de Componentes Principales: Coeficientes de las variables de los dos primeros componentes principales para Época Seca y Húmeda.

Variables	EPOCA SECA		EPOCA HUMEDA	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
% de cobertura "helecho"	0.584	-0.742	0.868	-0.214
% de cobertura "café"	-0.551	0.386	-0.619	0.524
Riqueza	-0.927	-0.225	-0.932	0.040
Dominancia	0.871	-0.224	0.890	-0.113
Shannon	-0.956	0.030	-0.939	-0.026
GndCover	-0.699	-0.697	-0.602	-0.728
LAIDev	-0.927	-0.317	-0.956	-0.091
Num de ind. > 2m	-0.917	0.132	-0.931	-0.107

La proyección de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2 en ambas épocas muestra también a las parcelas separadas en dos grupos a lo largo del eje del PC 1. Las parcelas B1, B2, A1 y A3 se agruparon hacia la izquierda y las parcelas P1, P2, A2, R1, R2 y R3 se agruparon hacia la derecha del centro del PC 1 (Figura 20 a y b). Al relacionar

estos resultados con las Figuras 19 a y b y los capítulos precedentes, se observa que el primer grupo de parcelas está definido por la presencia del café (% de cobertura “café”), altas riquezas de especies, altos índices de Shannon, altos valores de LAIDev y GndCover y altos números de plantas con alturas superiores a los 2 metros. En cambio, el grupo de parcelas ubicadas al lado derecho se definen por la presencia del *Pteridium* sp 1 (% de cobertura “helecho”), el cual fue altamente abundante en casi todas estas parcelas y por tener, en general, altas dominancias. No se observaron agrupaciones definidas entre las parcelas a lo largo del eje del Factor 2, no obstante, en época seca se observa que P1 y P2 están más relacionadas entre sí que con las demás parcelas. Igualmente, con las parcelas restantes, R1, R2, A2 (y quizás R3) están más relacionadas entre sí que con P1 y P2. En época húmeda las parcelas se alejan más entre sí, esto puede deberse al aumento de la dominancia y al aumento en la cobertura del *Pteridium* en P2.

Tabla 9. Análisis de Componentes Principales: Valor Propio y % de varianza total explicada por los dos primeros PC para época seca y húmeda.

	PC	Valor Propio	% Total varianza	Valor propio acumulado	Acumulado en %
Época Seca	1	5.37	67.08	5.36	67.07
	2	1.40	17.58	6.77	84.65
Época Húmeda	1	5.82	72.77	5.82	72.77
	2	0.89	11.06	6.71	83.83

La figuras 21 a y b, muestran los resultados del análisis de agrupación, los análisis Cluster, y muestran a las parcelas agrupadas tal como se presentaron en el ACP. En época seca (Figura 21 a) se observan dos grandes grupos: el primero, que de aquí en adelante se llamará “**Estado alternativo 1 (EA1)**” esta conformado por las parcelas **B1, B2, A1 y A3** y el segundo, el “**Estado alternativo 2**” está formado al mismo tiempo por dos subgrupos, el primero, el “**Estado alternativo 2A (EA2A)**” conformado por **P2 y P1** y el segundo, el “**Estado alternativo 2B (EA2B)**” conformado por **A2, R1, R2 y R3**. En época húmeda, se identificaron los dos grandes grupos, sin embargo, P2 se separa de P1 para formar parte de las parcelas del “EA2B”, esto se debe al aumento de la cobertura de *Pteridium* sp 1, lo cual puede estar indicando una trayectoria sucesional (el paso de una “fase α ” a una posible “fase r”).

Figura 20. a) Proyección de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2 (época seca) y b) Proyección de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2 (época húmeda).

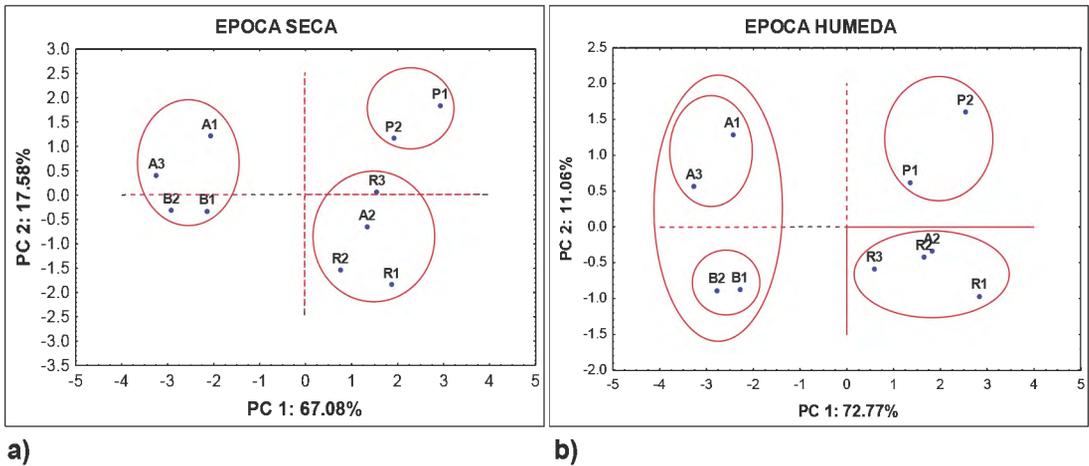
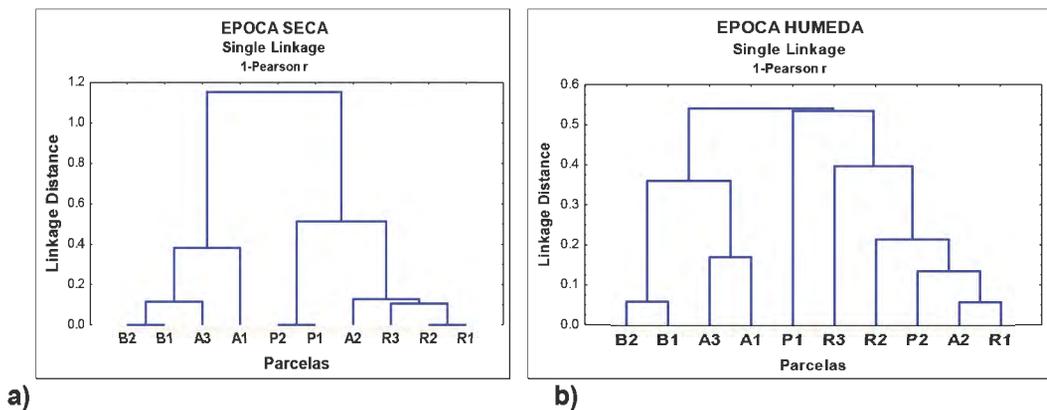


Figura 21. Dedrogramas de similitud de las parcelas en (a) época seca y (b) época húmeda



Los nombres de los grupos (EA1 y EA2) se deben a que estos dos grupos de parcelas no parecen estar en la misma trayectoria sucesional. Es decir, las parcelas R1, R2, R3, A2, P1 y P2 probablemente, no pasarán por sucesión natural a algún estadio similar a lo que sería un bosque debido a la alta dominancia de *Pteridium* sp 1. Aunque no se sabe si *Pteridium* sp 1 es *Pteridium aquilinum*, tiene características ecológicas muy similares. El *Pteridium* sp 1, tal como lo hace su congénere, podría estar deteniendo la sucesión natural e impidiendo la regeneración de las plantas nativas de la zona que con el tiempo podrían formar un bosque. Es por eso que cada grupo de parcelas parece conformar una cuenca de atracción o un estado estable alternativo. De aquí la importancia de la restauración de la zona. Este tema se revisará en el último capítulo.

4.1.5 El Suelo en las parcelas

Los resultados del análisis del suelo se muestran en el Tabla 10. Las características que se tomaron en cuenta fueron: pH; salinidad o conductividad eléctrica (CE); calcáreo total (CaCO_3); materia orgánica (M.O.); fósforo disponible (P); potasio disponible (K); capacidad de intercambio catiónico (CIC); calcio, magnesio, sodio y potasio cambiables (Ca^{+2} ; Mg^{+2} ; K^+ ; Na^+); aluminio ($\text{Al}^{+3} + \text{H}^+$); suma de cationes, suma de bases y porcentaje de saturación de bases.

Como se puede observar, la zona en general tiene suelos ácidos pues presentan valores menores a 6, lo que es normal en regiones húmedas (Foth, 1985). Las parcelas A1 y A3 se presentan como moderadamente ácidas, mientras el resto de parcelas (a excepción de R3 que se muestra como extremadamente ácida) se presentan como fuertemente ácidas (Figura 22 a). La conductividad eléctrica fue mucho mayor en la parcela A1, pero en general, todos los suelos se muestran ligeramente salinos. La materia orgánica se mostró alta en toda la zona, ya que todos los sitios superaron el 6%, sin embargo, las parcelas R1, R3, A2, B1 y B2 mostraron los valores más altos llegando a alcanzar, en el último caso, el 14,6 %. La cantidad de Fósforo se mostró bajo (con valores menores a 7) en las parcelas R1, R2, A1, A2, P1, P2 y B2 y con valores medios en R3, A3 y B1. La cantidad de potasio se mostró bajo en la parcela R3, con valores medios en los sitios R1, R2, A2, A3, P2, B1 y B2 y con valores altos en A1 y P1. En este caso, ninguna de estas variables permite separar a las parcelas en grupos, tal como se hizo en el capítulo anterior. La capacidad de intercambio catiónico se mostró más alto en R1, R2 y R3 que en las demás parcelas. Tanto la cantidad de calcio como la cantidad de magnesio se mostraron con los valores más bajos en R1, R2 y R3, mientras que en estas mismas parcelas, el aluminio se mostró con los valores más altos. La cantidad de sodio no mostró patrones muy claros.

Se hizo un ACP para filtrar a las variables a un subconjunto que explique mejor la variabilidad de las parcelas y así, con estas se puedan agrupar en un análisis Cluster. Los dos primeros PCs del ACP explicaron el 78.31 % de la variabilidad total. Los coeficientes de las variables de estos dos componentes se presentan en la Tabla 11. Las variables que aportaron más de su variabilidad al PC1 están resaltadas en negrita. Los resultados muestran que el aluminio se correlaciona negativamente con las variables que también están aportando el mayor porcentaje de su variabilidad al PC1, estas son: el pH, el Ca^{+2} , el Mg^{+2} , el K^+ , la SdC (suma de cationes); la SdB (suma de bases) y el %SatB (%de saturación de bases) (Tabla 11 y Figura 22).

Tabla 10. Características del suelo de las parcelas (muestras tomadas sólo en la época seca).

Código	pH (1:1)	C.E. (1:1)	CaCO ₃	M.O.	P	K	CIC	Ca +2	Mg +2	K +	Na +	Al +3	Suma de Cationes	Suma de Bases	% Sat. De Bases
		dS/m	%	%	ppm	ppm	me/100g	me/100g	me/100g	me/100g	me/100g	+ H+			
R1	4.67	0.02	0.00	11.60	4.30	152	29.76	1.16	0.61	0.34	0.14	3.60	5.85	2.25	38
R2	4.56	0.02	0.00	7.00	3.30	122	35.20	0.74	0.40	0.34	0.12	4.40	6.00	1.60	27
R3	3.80	0.06	0.00	10.40	7.10	84	36.00	1.13	0.51	0.24	0.16	4.30	6.34	2.04	32
A1	5.96	0.18	0.00	6.80	6.70	305	24.00	12.79	3.58	0.74	0.10	0.50	17.71	17.21	97
A2	5.13	0.03	0.00	12.00	5.20	167	32.00	4.15	2.10	0.38	0.14	1.60	8.37	6.77	81
A3	5.62	0.07	0.00	6.80	11.60	181	23.20	9.65	3.26	0.47	0.14	0.50	14.02	13.52	96
P1	5.11	0.09	0.00	7.40	4.50	283	26.24	7.34	3.01	0.70	0.14	1.00	12.19	11.19	92
P2	4.66	0.02	0.00	6.20	4.40	161	20.32	2.54	1.31	0.44	0.15	1.70	6.14	4.44	72
B1	4.57	0.05	0.00	11.60	7.10	198	28.32	2.46	1.03	0.41	0.13	2.90	6.93	4.03	58
B2	4.59	0.09	0.00	14.60	3.60	119	24.00	3.32	1.28	0.29	0.11	2.80	7.80	5.00	64

Figura 22. a) Proyección de las variables del suelo de las parcelas sobre el plano PC 1: PC 2

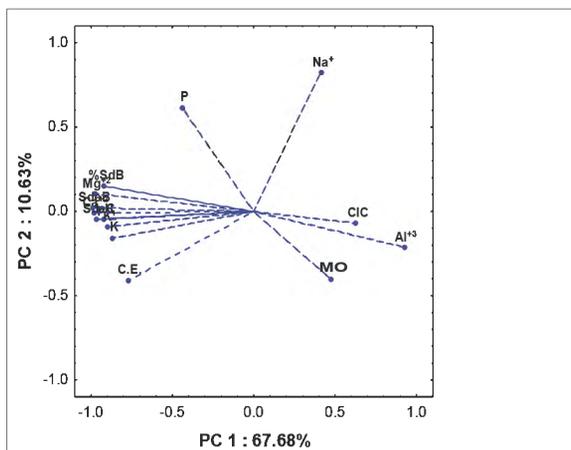
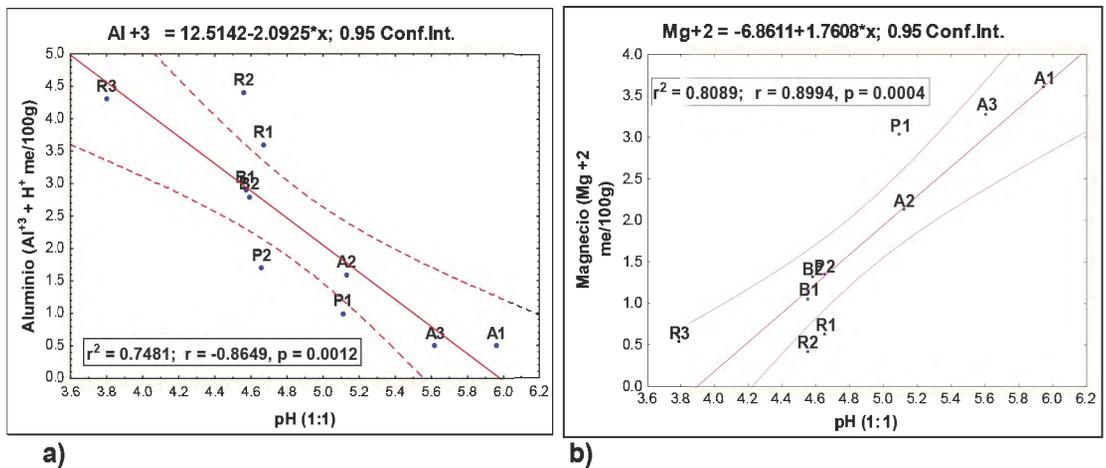


Tabla 11. Análisis de Componentes Principales: Coeficientes de las variables del suelo, valor propio y % de varianza total explicada por los dos primeros PC.

Variable	PC 1	PC 2
pH	-0.92	-0.05
C.E.	-0.77	-0.40
M.O.	0.47	-0.40
P	-0.43	0.61
K +	-0.87	-0.16
CIC	0.63	-0.07
Ca +2	-0.98	0.00
Mg +2	-0.97	0.11
K +	-0.89	-0.09
Na +	0.41	0.82
Al	0.92	-0.21
SdC	-0.96	-0.05
SdB	-0.99	0.02
%SatB	-0.92	0.15
Valor propio	9.48	1.49
Varianza total %	67.68	10.63
Valor propio acumulado	9.48	10.96
Varianza acumulada %	67.68	78.31

Efectivamente, la Figura 23a muestra una correlación negativa significativa entre el aluminio y el pH ($p < 0.5$). Esta relación entre el aluminio y el pH del suelo ha sido ya ampliamente estudiada. Altas concentraciones de aluminio soluble han sido asociadas a suelos ácidos, y pueden ser responsables de la reducción de los rendimientos de los cultivos (Foth, 1985). El aluminio fuertemente intercambiable no sólo restringe el crecimiento radicular sino que también afecta negativamente en la respiración, el metabolismo y con eso el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Foth, 1985; Minocha & Minocha, 2005). Otros nutrientes cuya disponibilidad aumenta a medida que incrementa el pH del suelo es el magnesio (Figura 23b), el calcio y el potasio (Forth, 1985). Estos nutrientes son deficientes en suelos ácidos.

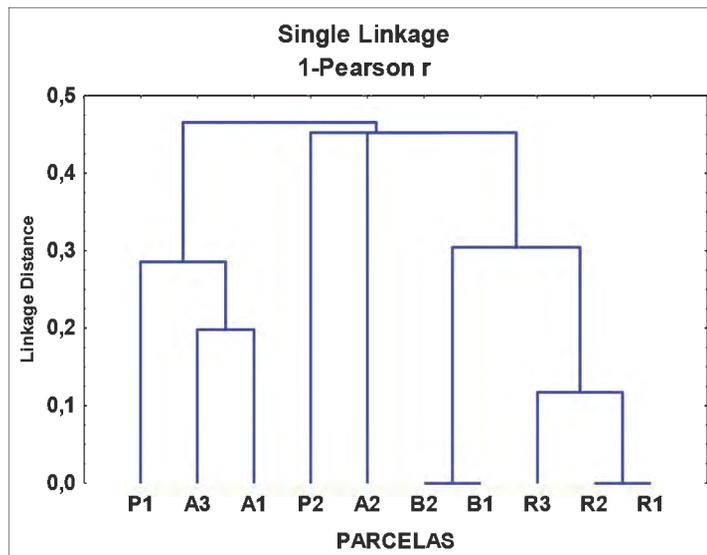
Figura 23. a) Diagrama de dispersión entre el pH y la cantidad de aluminio. b) Diagrama de dispersión entre el aluminio y el magnesio en las parcelas.



El análisis de la agrupación (Cluster) de las parcelas según las características del suelo se presenta en la Figura 24. En general, las parcelas no se mostraron agrupadas como en el capítulo anterior. El dendrograma muestra dos grandes grupos, el primero, conformado por A1, A3 y P1, cuyas dos primeras parcelas pudieron haber tenido la influencia de fertilizantes agregados por la gente de la zona. La parcela P1 era un pastizal para el ganado que mostraba excremento de vacas el cual es un fertilizante muy importante. El segundo grupo está conformado a la vez por 3 subconjuntos: P2 y A2 constituyen el primer y el segundo subconjuntos, y el tercero por B1 - B2 y R1 - R2 y R3. Este último subconjunto muestra condiciones que son más naturales, ya que lo normal en estas tierras es que los suelos sean ácidos, tal como se observa en los suelos del bosque. Sin embargo, los suelos de las tres parcelas de reforestación se presentan aun

más ácidos que los suelos del bosque (Tabla 10 y la Figura 23 a y b). Estas son las parcelas donde las poblaciones de *Pteridium* sp. 1 son dominantes. El *Pteridium* es tolerante a una amplia gama de suelos (Heike, 2009) pero algunos estudios lo han asociado con suelos ácidos y han demostrado su tolerancia a altas concentraciones de Aluminio (Ouden, 2000; Pantoja, 2007). Algunos agricultores usan el compost de *Pteridium* para disminuir el pH en el suelo (Owen & Marrs, 2001; Donelly, 2003; Ausden & Kemp, 2005), lo que indica que puede ser el *Pteridium* el responsable de disminuir más el pH del suelo en estas parcelas. Los requerimientos nutritivos de este helecho son relativamente bajos, pero su productividad parece limitada al fósforo del suelo. Asimismo se ha encontrado que este helecho está bien adaptado a crecer en suelos pobres debido a su eficiente translocación de nutrientes y a su rápida acumulación en el rizoma (Ouden, 2000). Por estas cualidades, al *Pteridium*, en general, se le ha utilizado como planta indicadora de suelos degradados (PROAMAZONIA, 2003).

Figura 24. Dendrograma de similitud de parcelas según las variables del suelo.



4.2 LOS HEXAPODOS DEL SUELO

4.2.1 Composición taxonómica general de los Hexápodos del suelo

En total, se registraron 32498 individuos, distribuidos en 3 clases (Ellioplura, Diplura e Insecta), 16 ordenes, 115 familias determinadas y 1259 morfoespecies. De la suma total, 15831 individuos distribuidos en 884 morfoespecies fueron colectados en época seca y 16667 distribuidos en 711 morfoespecies fueron colectados en época húmeda (Tabla 12 y 13). La clase con más número de individuos (69%) y de morfoespecies (98%) fue Insecta (Figura 25 y 26) Los órdenes con más abundancia de individuos fueron Collembola, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera con el 31%, 27%, 20% y 18% del total, respectivamente. El orden con más riqueza de morfoespecies fue Hymenoptera que llegó a conformar el 32% del total de las morfoespecies registradas, seguido de Diptera (27%) y Coleoptera (26%).

Tabla 12. Abundancia relativa y su porcentaje en cada orden de insectos del suelo de Tabaconas (Cajamarca) colectados en época seca (Set, 2007) y en época húmeda (Feb – Mar, 2008).

ABUNDANCIA RELATIVA TOTAL							
CLASE	ORDEN	EPOCA SECA (Set, 2007)		EPOCA HUMEDA (Feb - Mar, 2008)		TOTAL	
		Número de individuos	%	Número de individuos	%	Número de individuos	%
ELLIPLURA	Collembola	3395	21,45	6729	40,37	10124	31,15
DIPLURA	Diplura	84	0,53	42	0,25	126	0,39
INSECTA	Blattodea	10	0,06	20	0,12	30	0,09
INSECTA	Coleoptera	3745	23,66	2659	15,95	6404	19,71
INSECTA	Dermaptera	4	0,03	4	0,02	8	0,02
INSECTA	Diptera	4710	29,75	4198	25,19	8908	27,41
INSECTA	Embioptera	1	0,01	0	0,00	1	0,00
INSECTA	Hemiptera	357	2,26	313	1,88	670	2,06
INSECTA	Hymenoptera	3411	21,55	2456	14,74	5867	18,05
INSECTA	Isoptera	0	0,00	12	0,07	12	0,04
INSECTA	Lepidoptera	3	0,02	0	0,00	3	0,01
INSECTA	Microcoryphia	35	0,22	79	0,47	114	0,35
INSECTA	Orthoptera	39	0,25	137	0,82	176	0,54
INSECTA	Phasmatodea	1	0,01	4	0,02	5	0,02
INSECTA	Psocoptera	11	0,07	0	0,00	11	0,03
INSECTA	Trichoptera	25	0,16	14	0,08	39	0,12
TOTAL		15831	100	16667	100	32498	100

Al comparar la abundancia de cada orden entre la época seca y la húmeda se puede observar que a excepción de Collembola que incrementó su abundancia en casi el

100% en época húmeda (Figura 27), en los demás ordenes está disminuyó, no obstante, los grupos abundantes siguen siendo los mismos en ambas épocas. Igualmente, el número de morfoespecies de Hymenoptera, Hemiptera y Collembola se mantuvo casi constante entre ambas épocas, pero en época húmeda, en Diptera disminuyó y en Coleoptera aumentó (Figura 38).

Tabla 13. Número de morfoespecies en cada orden de insectos del suelo de Tabaconas en época seca (Set, 2007) y en época húmeda (Feb – Mar, 2008).

RIQUEZA RELATIVA TOTAL							
CLASE	ORDEN	EPOCA SECA (Set, 2007)		EPOCA HUMEDA (Feb - Mar, 2008)		TOTAL	
		Número de morfoespecies	%	Número de morfoespecies	%	Número de morfoespecies	%
ELLIPLURA	Collembola	23	2,6	21	3,0	26	2,07
DIPLURA	Diplura	1	0,1	1	0,1	1	0,08
INSECTA	Blattodea	8	0,9	4	0,6	8	0,64
INSECTA	Coleoptera	200	22,6	230	32,3	322	25,58
INSECTA	Dermaptera	3	0,3	3	0,4	5	0,40
INSECTA	Diptera	267	30,2	149	21,0	337	26,77
INSECTA	Embioptera	1	0,1	0	0,0	1	0,08
INSECTA	Hemiptera	80	9,0	66	9,3	119	9,45
INSECTA	Hymenoptera	270	30,5	215	30,2	398	31,61
INSECTA	Isoptera	0	0,0	1	0,1	1	0,08
INSECTA	Lepidoptera	3	0,3	0	0,0	3	0,24
INSECTA	Microcoryphia	1	0,1	1	0,1	1	0,08
INSECTA	Orthoptera	14	1,6	16	2,3	21	1,67
INSECTA	Phasmatodea	1	0,1	3	0,4	4	0,32
INSECTA	Psocoptera	10	1,1	0	0,0	10	0,79
INSECTA	Trichoptera	2	0,2	1	0,1	2	0,16
TOTAL		884	100	711	100	1259	100

Esta disminución tanto en la abundancia como en el número de morfoespecies puede deberse principalmente a la acción mecánica de la lluvia y al exceso de humedad en época húmeda. El efecto negativo sobre los insectos en la época de mayor precipitación en la selva peruana ha sido registrado también por Arellano (2001). En Tabaconas, las lluvias pueden llegar a ser tan abundantes que insectos como los Dipteras, que agrupa a las moscas, las cuales poseen alas membranosas no se movilizan tanto, ya que probablemente, la fuerza con la que cae la lluvia puede matarlas. El aumento de la abundancia en Collembola puede deberse a la alta humedad, condiciones que son apropiadas para su sobrevivencia.

Figura 25. Abundancia relativa total en cada clase de Hexápoda del suelo en Tabaconas (Cajamarca).

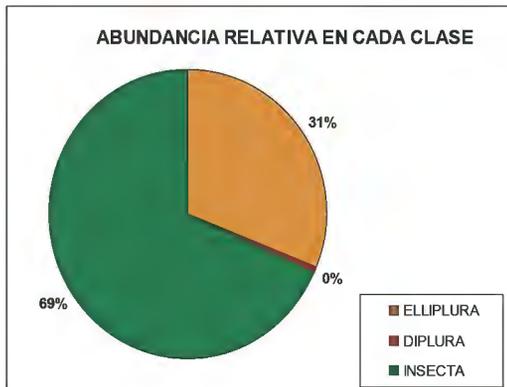


Figura 26. Riqueza de morfoespecies en cada clase de Hexápoda del suelo en Tabaconas (Cajamarca).

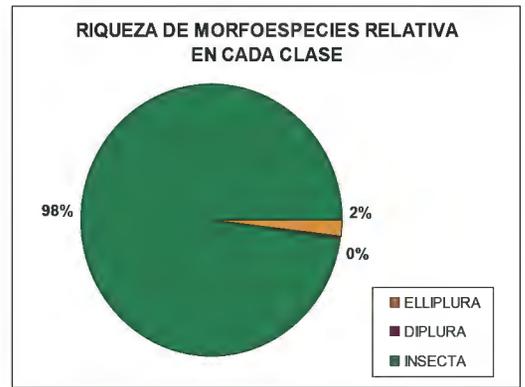


Figura 27. Composición porcentual de la abundancia relativa en cada orden en la época seca (Set, 2007) y la húmeda (Feb-Mar, 2008) de los insectos del suelo en Tabaconas (Cajamarca).

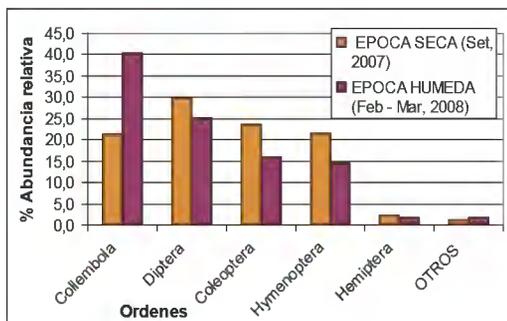
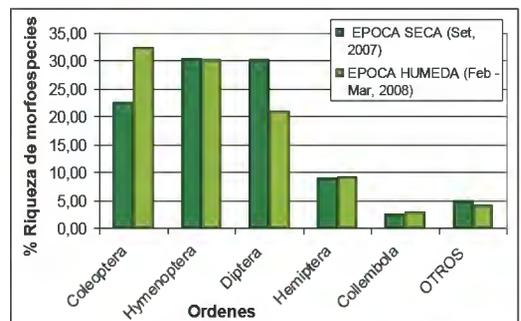


Figura 28. Composición porcentual de la riqueza de morfoespecies en cada orden en la época seca (Set, 2007) y la húmeda (Feb-Mar, 2008) de los insectos del suelo en Tabaconas (Cajamarca).



Analizando la composición taxonómica de los ordenes más importantes, se puede observar lo siguiente (Tabla 14): La alta abundancia y el alto número de morfoespecies dentro del orden Coleoptera se debió principalmente a la familia Staphylinidae, el cual tiene el 49% de los individuos y el 25% de las morfoespecies del total de este orden. La segunda familia más abundante fue Nitidulidae (18%) y la segunda familia con más morfoespecies fue Curculionidae (16%). Dentro de Diptera, el 55% de los individuos y el 13 % de las morfoespecies de este orden pertenecieron a la familia Phoridae. En Hymenoptera, el 70% de los individuos y el 15% de las morfoespecies pertenecieron a la

familia Formicidae, ocupando así el segundo lugar después de Diapriidae que fue la que tuvo el más alto porcentaje de morfoespecies (18%). En el orden Hemiptera, la familia Cicadellidae fue la más abundante (27%) y la más rica en morfoespecies (28%). Collembola es el más importante en cuanto a abundancia total, no obstante, está representado por pocas morfoespecies. En la Tabla 14 se puede observar que en general, estos patrones se repiten tanto en época seca como en época húmeda.

Las trampas pitfall sirven para muestrear los hexápodos que habitan y forrajean sobre el suelo, sin embargo, no todos los órdenes colectados con estas trampas y registrados en este estudio habitan normalmente el estrato suelo, algunos habitan comúnmente en los estratos verticales superiores, como en el sotobosque y/o el dosel. En efecto, un gran número de estudios sobre estratificación vertical de insectos han demostrado que los ensamblajes de especies que habitan el dosel son diferentes de los que habitan en el suelo y estas diferencias probablemente se deben a la disponibilidad de recursos, preferencias microclimáticas y a la evasión de predadores (Stork & Grimbacher, 2006). Por ejemplo, Chung (2004), demostró que la familia Staphylinidae y Scarabaeidae fueron más abundantes en el suelo que en los otros estratos verticales del bosque. Bruhl *et al.* (1998), encontró también una clara distribución vertical entre algunas subfamilias de Formicidae. Similarmente, Lepidoptera, orden que agrupa a las mariposas y a las polillas, vuelan y forrajean entre las flores de estratos superiores del bosque; Phasmatodea, conocidos como los insectos palo, son herbívoros que habitan generalmente sobre arbustos y árboles de los que se alimentan y los tisanópteros (orden Thysanoptera), llamados comúnmente trips, se alimentan casi exclusivamente de vegetales, hojas, flores y frutos, por lo que viven generalmente sobre la vegetación (Borror *et al.*, 1992). Debido a que esta técnica no es efectiva muestreando Lepidoptera, Phasmatodea y Thysanoptera (Resources Inventory Comité, 1998), estos se excluyeron de todos los análisis siguientes. Asimismo, se excluyeron los órdenes Psocoptera y Embioptera debido a que su metamorfosis, la cual es incompleta (hemimetabola) causó confusión al separarlos como morfoespecies. El orden Isoptera, que agrupa a todas las termitas, es extremadamente agregado y difícil de muestrear con esta técnica. Dermaptera, se excluyó también porque en este estudio estuvo representado por muy pocos individuos. Por todas estas razones, todos estos 7 órdenes se excluyeron de todos los demás análisis. El número total de hexápodos resultó en 32418 individuos, distribuidos en 3 clases (Elliplura, Diplura e Insecta), 9 ordenes, 100 familias determinadas y 1232 morfoespecies. De la suma total, 15786 individuos distribuidos en 864 morfoespecies quedaron para la época seca y 16633 distribuidos en 703 morfoespecies para la época húmeda (Tabla 15).

Tabla 14. Abundancia relativa y riqueza en cada familia de insectos de suelo de Tabaconas en época seca (Set, 2007) y en época húmeda (Feb – Mar, 2008).

CLASE	ORDEN	FAMILIA	EPOCA SECA (Set, 2007)		EPOCA HUMEDA (Feb - Mar, 2008)		TOTAL	
			RIQUEZA	ABUNDANCIA	RIQUEZA	ABUNDANCIA	RIQUEZA	ABUNDANCIA
ELLIPLURA	Collembola	Indeterminado	23	3395	21	6729	26	10124
DIPLURA	Diplura	Diplura	1	84	1	42	1	126
INSECTA	Blattodea	Blattodea	8	10	4	20	8	30
INSECTA	Coleoptera	Anthicidae	1	4	1	7	1	11
INSECTA	Coleoptera	Bostrichidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Coleoptera	Carabidae	7	16	16	91	18	107
INSECTA	Coleoptera	Cerambycidae	1	1	0	1	1	1
INSECTA	Coleoptera	Chrysomelidae	10	46	12	32	19	78
INSECTA	Coleoptera	Coccinellidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Coleoptera	Curculionidae	26	90	38	237	50	327
INSECTA	Coleoptera	Elateridae	4	7	4	16	6	23
INSECTA	Coleoptera	Geotrupidae	3	3	1	2	3	5
INSECTA	Coleoptera	Histeridae	0	0	1	5	1	5
INSECTA	Coleoptera	Leiodidae	2	176	2	245	2	421
INSECTA	Coleoptera	Lycidae	4	4	1	1	5	5
INSECTA	Coleoptera	Nitidulidae	9	765	7	384	10	1149
INSECTA	Coleoptera	Pselaphidae	14	113	14	53	21	166
INSECTA	Coleoptera	Ptiliidae	5	162	5	43	5	205
INSECTA	Coleoptera	Ptilodactylidae	7	15	8	16	13	31
INSECTA	Coleoptera	Scarabaeidae	12	61	13	344	18	405
INSECTA	Coleoptera	Scolytidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Coleoptera	Scydmaenidae	13	44	11	47	17	91
INSECTA	Coleoptera	Staphylinidae	51	2136	63	1008	83	3144
INSECTA	Coleoptera	Tenebrionidae	1	1	1	2	1	3
INSECTA	Coleoptera	Indeterminado	27	98	32	126	45	224
INSECTA	Dermaptera	Anisolabididae	0	0	1	2	1	2
INSECTA	Dermaptera	Formiculidae	1	1	1	1	1	2
INSECTA	Dermaptera	Labidae	0	0	2	1	1	1
INSECTA	Dermaptera	Spongiphoridae	2	3	0	0	2	3
INSECTA	Diptera	Agromyzidae	1	2	0	1	1	2
INSECTA	Diptera	Anisopodidae	3	415	3	47	4	462
INSECTA	Diptera	Anthomyiidae	0	3	0	0	0	3
INSECTA	Diptera	Asilidae	2	2	0	0	2	2
INSECTA	Diptera	Bibionidae	3	10	1	1	3	11
INSECTA	Diptera	Cecidomyiidae	19	485	9	171	22	656
INSECTA	Diptera	Ceratopogonidae	15	67	2	7	16	74
INSECTA	Diptera	Chironomidae	20	51	7	159	26	210
INSECTA	Diptera	Chloropidae	17	92	6	12	22	104
INSECTA	Diptera	Clusiidae	0	0	0	1	1	1
INSECTA	Diptera	Dolichopodidae	22	681	10	21	25	82
INSECTA	Diptera	Drosophilidae	8	101	3	40	10	141
INSECTA	Diptera	Empididae	18	176	12	71	21	247
INSECTA	Diptera	Ephydriidae	1	1	1	2	1	3
INSECTA	Diptera	Heleomyzidae	4	7	0	0	4	7
INSECTA	Diptera	Lonchaeidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Diptera	Micropezidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Diptera	Muscidae	7	8	4	5	10	13
INSECTA	Diptera	Mycetophilidae	7	59	6	22	11	81
INSECTA	Diptera	Periscoliididae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Diptera	Phoridae	39	2104	22	2773	43	4877
INSECTA	Diptera	Psychodidae	4	77	4	9	7	86
INSECTA	Diptera	Ragionidae	0	0	1	2	1	2
INSECTA	Diptera	Sarcophagidae	2	4	1	1	2	5
INSECTA	Diptera	Scatopsidae	4	153	2	10	4	163
INSECTA	Diptera	Sciariidae	26	264	21	125	33	389
INSECTA	Diptera	Simuliidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Diptera	Sphaeroceridae	15	451	14	663	23	1114
INSECTA	Diptera	Stratiomyidae	7	35	0	0	7	35
INSECTA	Diptera	Syrphidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Diptera	Tabanidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Diptera	Tachinidae	3	3	3	3	6	6
INSECTA	Diptera	Tethinidae	1	2	0	0	1	2
INSECTA	Diptera	Tipulidae	8	63	5	41	9	104
INSECTA	Diptera	Indeterminado	4	10	9	10	13	20
INSECTA	Embioptera	Indeterminado	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Hemiptera	Alydidae	1	0	1	0	1	1
INSECTA	Hemiptera	Anthocoridae	3	20	1	1	3	21
INSECTA	Hemiptera	Aphididae	2	53	2	27	3	80
INSECTA	Hemiptera	Aradidae	2	2	3	4	3	6
INSECTA	Hemiptera	Cicadellidae	23	114	17	75	34	189
INSECTA	Hemiptera	Cydnidae	6	22	5	23	7	45
INSECTA	Hemiptera	Delphacidae	4	29	4	59	6	88
INSECTA	Hemiptera	Gelasioconidae	1	1	2	2	1	2
INSECTA	Hemiptera	Lygaeidae	14	53	13	87	18	140
INSECTA	Hemiptera	Membracidae	1	1	1	1	2	2
INSECTA	Hemiptera	Miridae	5	8	4	9	9	17
INSECTA	Hemiptera	Pentatomidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Hemiptera	Reduviidae	1	1	1	1	2	2
INSECTA	Hemiptera	Saldidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hemiptera	Schizopteridae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hemiptera	Tropiduchidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hemiptera	Indeterminado	16	51	11	22	25	73
INSECTA	Hymenoptera	Aganidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Apidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Bethylidae	7	8	6	14	11	22
INSECTA	Hymenoptera	Braconidae	26	41	13	38	36	79
INSECTA	Hymenoptera	Ceraphronidae	22	124	13	58	27	182
INSECTA	Hymenoptera	Cynipidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Diapriidae	41	202	41	128	78	330
INSECTA	Hymenoptera	Encyrtidae	6	9	5	7	10	16
INSECTA	Hymenoptera	Eucolidae	7	13	6	11	11	24
INSECTA	Hymenoptera	Eulophidae	6	7	3	3	9	10
INSECTA	Hymenoptera	Eupelmidae	1	2	0	0	1	2
INSECTA	Hymenoptera	Evanidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Figitidae	1	2	0	0	2	2
INSECTA	Hymenoptera	Formicidae	39	2453	47	1650	58	4103
INSECTA	Hymenoptera	Ichneumonidae	11	12	13	21	24	36
INSECTA	Hymenoptera	Megaspilidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Mutillidae	4	5	4	6	6	11
INSECTA	Hymenoptera	Mymaridae	15	61	7	13	20	74
INSECTA	Hymenoptera	Platygastridae	14	118	6	54	16	172
INSECTA	Hymenoptera	Pompilidae	0	0	1	1	1	1
INSECTA	Hymenoptera	Proctotrupidae	7	21	6	18	11	39
INSECTA	Hymenoptera	Pteromalidae	2	10	2	2	10	12
INSECTA	Hymenoptera	Scelionidae	30	303	31	413	48	716
INSECTA	Hymenoptera	Sphecidae	2	3	1	3	2	6
INSECTA	Hymenoptera	Torymidae	0	0	2	2	2	2
INSECTA	Hymenoptera	Trichogrammatidae	1	5	0	0	1	5
INSECTA	Hymenoptera	Vespidae	1	2	1	1	1	3
INSECTA	Hymenoptera	Indeterminado	7	7	4	8	11	15
INSECTA	Isoptera	Indeterminado	0	0	1	12	1	12
INSECTA	Lepidoptera	Indeterminado	3	3	0	3	3	3
INSECTA	Microcoryphia	Indeterminado	1	1	1	19	1	114
INSECTA	Orthoptera	Acrididae	5	15	3	40	5	55
INSECTA	Orthoptera	Gryllidae	6	20	8	90	10	110
INSECTA	Orthoptera	Rhipipterygidae	1	1	0	0	1	1
INSECTA	Orthoptera	Tetrigidae	2	3	5	7	5	10
INSECTA	Phasmatodea	Indeterminado	1	1	3	4	4	5
INSECTA	Psocoptera	Indeterminado	10	11	0	0	10	11
INSECTA	Trichoptera	Indeterminado	2	25	1	14	2	35
		TOTAL	884	15831	711	16667	1259	32498

Tabla 15. Abundancia relativa y riqueza en cada orden de hexápodos del suelo de Tabaconas en época seca (Set, 2007) y en época húmeda (Feb – Mar, 2008).

CLASE	ORDEN	EPOCA SECA		EPOCA HUMEDA	
		abundancia	riqueza	abundancia	riqueza
ELLIPLURA	Collembola	3395	23	6729	21
DIPLURA	Diplura	84	1	42	1
INSECTA	Blattodea	10	8	20	4
INSECTA	Coleoptera	3745	200	2659	230
INSECTA	Diptera	4710	267	4198	149
INSECTA	Hemiptera	357	80	313	66
INSECTA	Hymenoptera	3411	270	2456	215
INSECTA	Microcoryphia	35	1	79	1
INSECTA	Orthoptera	39	14	137	16
TOTAL		15786	864	16633	703

4.2.2 Riqueza y abundancia de los hexápodos del suelo en cada parcela y en cada época.

Las Tablas 16 y 17 muestran la riqueza y la abundancia relativa de los hexápodos del suelo por parcela en época seca y húmeda, respectivamente. En este capítulo se hace una introducción de estas variables para que sirva de guía en los dos siguientes capítulos, el análisis de estas variables se realiza en el capítulo 4.2.5.

Tabla 16. Riqueza y abundancia relativa en cada parcela en época seca.

Epoca											TOT.E.
Seca	R1.es	R2.es	R3.es	P1.es	P2.es	A1.es	A2.es	A3.es	B1.es	B2.es	SECA
Riqueza	98	84	130	149	125	234	117	201	208	292	864
Abundancia	791	756	1149	1104	1308	1916	1228	2634	1959	2941	15786

Tabla 17. Riqueza y abundancia relativa en cada parcela en época húmeda.

Epoca											TOT.E.
Húmeda	R1.eh	R2.eh	R3.eh	P1.eh	P2.eh	A1.eh	A2.eh	A3.eh	B1.eh	B2.eh	HUMEDA
Riqueza	135	83	169	136	101	142	120	222	149	204	702
Abundancia	1155	786	3279	1670	1125	1332	1450	2600	1205	2031	16633

4.2.3 Análisis del muestro de los hexápodos del suelo – Curvas de acumulación de especies.

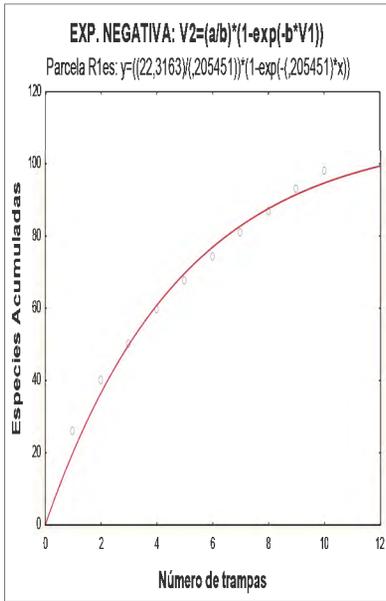
Los resultados del análisis del ajuste de las 7 funciones por cada parcela y por cada época, en donde se presentan, por cada función, el coeficiente de determinación (R^2), la asíntota, la suma de cuadrados, el AIC y la proporción de especies registrada se presentan en el Anexo 3. Teóricamente, el valor de la asíntota representa la riqueza de especies total estimada y que debería ser alcanzada con un esfuerzo de muestreo extremadamente alto.

Las funciones candidatas mostraron diferencias tanto por el coeficiente de determinación, como por la suma de cuadrados y el AIC. Aquellas que tuvieron coeficientes de determinación iguales pudieron ser diferenciadas con las otras variables. Para escoger a la función que mejor se ajustó a los datos se hizo una clasificación basada en los valores del AIC, la función que tuvo los valores más bajos fue la mejor y ocupó el primer puesto. Se hizo esta clasificación en cada parcela y se calculó un promedio de los puestos con todas las parcelas de cada época. Los resultados se muestran en la Tabla 18. En esta tabla también se muestra la proporción de especies promedio registrada según cada función y su respectiva desviación estándar.

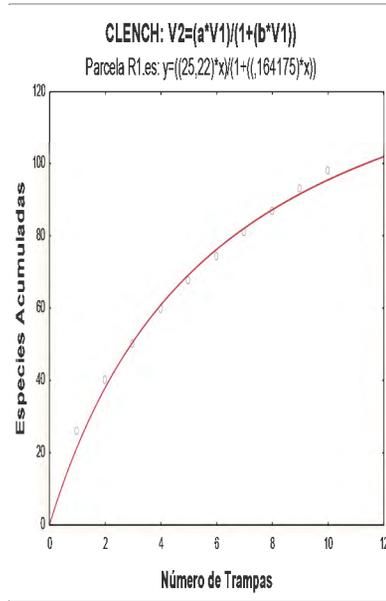
Tabla 18. Clasificación de las funciones candidatas basadas en el AIC. El ranking se elaboró promediando los puestos de cada parcela por época. Se muestra también el promedio de la proporción de especies registrada según cada función y su respectiva desviación estándar.

Función	EPOCA SECA			EPOCA HUMEDA		
	Puesto promedio	Proporción promedio (%)	Desviación estándar	Puesto promedio	Proporción promedio (%)	Desviación estándar
Power	3,00	*****	*****	2,90	*****	*****
Exponencial Negativa	5,90	89,20	3,61	5,90	88,64	4,71
Clench	4,60	62,65	3,94	4,60	62,17	5,27
Logarítmica	2,60	*****	*****	3,00	*****	*****
Weibull	6,40	**	**	6,40	**	**
Morgan-Mercer-Flondin	4,10	**	**	3,70	**	**
Chapman-Richards	1,40	62,49	7,46	1,50	57,05	10,80

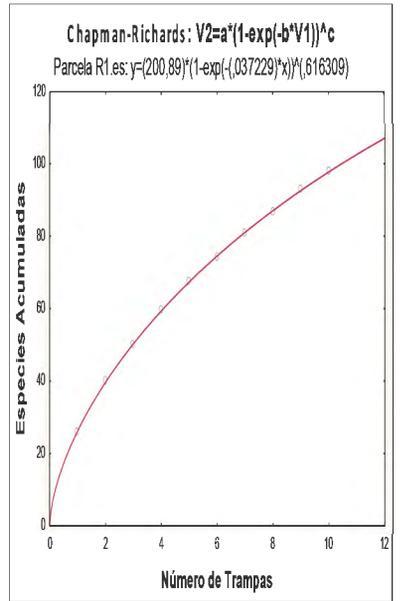
Figura 29. Curvas de acumulación de especies ajustadas con las funciones Ex. Negativa (a y d), Clench (b y e) y C.-Richards (c y f).



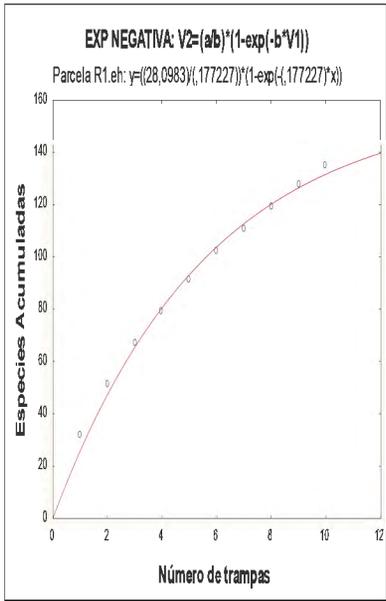
a)



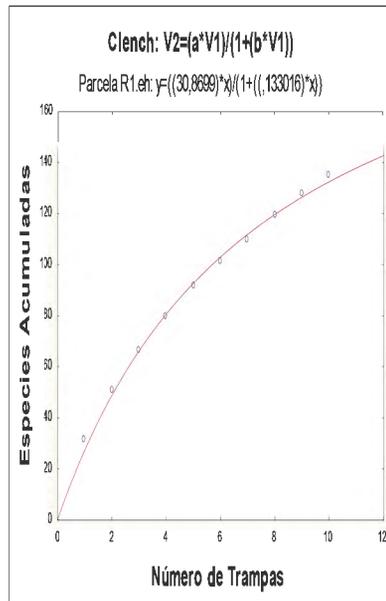
b)



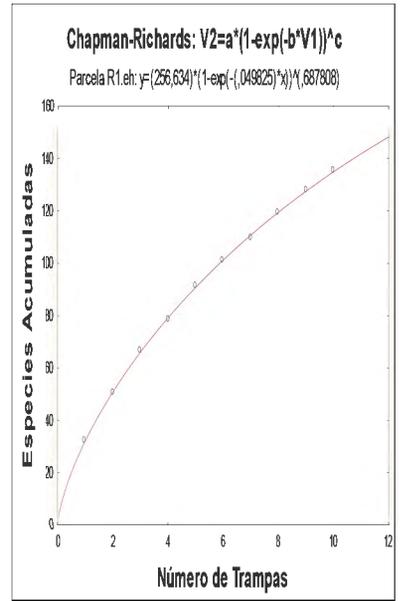
c)



d)



e)



f)

Tanto para época seca como para la húmeda la función “Chapman-Richards” fue la que ocupó el primer lugar (Tabla 18). Aunque la magnitud del coeficiente de determinación varió entre las parcelas, en general, en todas, fueron muy cercanos a 1.00, llegando a alcanzar este valor en la parcela A1.es y R3.eh (Tablas 19 y 20). El alto ajuste de esta función a los datos de cada parcela reflejados en los bajos valores del AIC, se observaron también en los pequeños valores de los residuales (Figura 29 c y f).

“Power” y “Logarítmica”, ocuparon el segundo y el tercer lugar. Soberon & Llorente (1993) sugirieron que la función Logarítmica puede ser razonable cuando la zona que está siendo muestreada es muy grande, heterogénea y/o el taxa es pobremente conocido, en situaciones así, al parecer, la probabilidad de alcanzar una nueva especie se hace cada vez más y más baja por lo que nunca alcanza el cero. Ninguna de estas dos funciones tienen una asíntota superior, lo cual significa que el número total de especies es infinito (Tjorve, 2003) y por lo tanto, no se puede estimar la proporción registrada por el muestreo.

La función “Morgan-Mercer-Flondin”, ocupó el cuarto lugar, sin embargo, ésta y la función “Weibull” que se adueñó del último puesto, estimaron asíntotas con valores inferiores a las riquezas observadas en el 15% y el 85% de las parcelas, respectivamente, lo que determinó que estas funciones se rechazaran (Tabla 18 y Anexo 3). Asimismo, “Weibull” exhibió coeficientes de determinación menores a 0.50 en la mayoría de los casos. Por estas razones, no se calculó la proporción registrada promedio según estas funciones, a pesar de que en algunas parcelas estas se ajustaron bien. Palmer (1990) argumentó que si una función produce un valor más bajo que la riqueza de especies observada, este debería ser considerado como un mal estimador. Otros estudios como el de Jiménez-Valverde *et al.* (1996) y el de Peterson & Slade (1998), encontraron que la función “Exponencial negativa” estimó una riqueza total más baja que la observada, por lo que tuvieron que rechazarla.

En este trabajo, la función “Exponencial negativa” y la ecuación de “Clench” estuvieron entre los últimos lugares. Si bien, no estimaron riquezas más bajas que las observadas, ambas funciones tuvieron altos valores de AIC y los coeficientes de determinación fueron bajos, reflejando así el escaso ajuste de estas funciones a los datos (Figura 29 a, b, d y e). La función “Exponencial negativa” ha sido recomendada cuando la zona muestreada es relativamente pequeña, homogénea y/o el grupo taxonómico es bastante bien conocido, por lo que con el tiempo todas las especies pueden ser encontradas (Soberon & Llorente, 1993). Sin embargo, es difícil encontrar estas

condiciones cuando se trabaja con grupos hiperdiversos como los hexápodos. Este es un grupo taxonómico limitadamente conocido y con muchas especies raras, en estos escenarios, Soberon & Llorente (1993), recomendaron utilizar la ecuación de “Clench”, que biológicamente significa que la probabilidad de añadir nuevas especies aumentará (hasta un límite) cuanto más alto sea el esfuerzo de muestreo. No obstante, los resultados de este análisis muestran que la ecuación de “Clench”, no parece ser una buena opción en este estudio.

Las funciones de acumulación de especies han sido utilizadas en muchos estudios y son herramientas esenciales en la evaluación de la diversidad. Sin embargo, usualmente, muchos investigadores han aceptado y utilizado una función sin considerar que otras funciones podrían ajustarse mejor a los datos (Tjorve, 2003; Jiménez-Valverde *et al.*, 2006; Stiles & Scheiner, 2007). Es importante encontrar la función que mejor se ajuste a los datos porque diferentes funciones estiman diferentes valores de riqueza total (Anexo 3) (Soberon & Llorente, 1993; Jiménez-Valverde *et al.*, 2006) y el cálculo de la proporción muestreada podría resultar en una subestimación o sobrestimación de lo registrado.

Al menos hasta el año 2003, pocos trabajos evaluaron cual de las funciones de acumulación de especies fue la más apropiada para sus datos. Uno de los primeros trabajos fue el de Soberon & Llorente (1993), quienes estuvieron entre los primeros que describieron las tres funciones más utilizadas (“Exponencial negativa”, “Logarítmica” y “Clench”), las compararon en algunos ejemplos y concluyeron recomendando basar su selección en las características del grupo y en el tamaño del lugar muestreado. Flather (1996), fue uno de los primeros que evaluó varias funciones. Después de comparar los coeficientes de determinación y evaluar los residuales, resultado del ajuste de 9 funciones a la acumulación de especies de aves, encontró que la función “Weibull” fue el modelo que mejor se ajustó, resultando superior a “Beta-P” que falló en el ajuste del 36% de los casos y a la función “Chapman-Richards”. De la misma manera, Jiménez-Valverde *et al.* (2006), compararon el ajuste de 7 funciones para un inventario de mariposas en 6 parcelas, para lo cual evaluaron el coeficiente de determinación, la suma de cuadrados y el AIC. Al analizar sus resultados concluyeron que “Weibull” y “Chapman-Richards” fueron las mejores. Tjorve (2003), revisó 14 funciones de acumulación de especies, 6 convexas (como la ecuación de “Clench” y la “Exponencial negativa”) y 8 sigmoidales (“Weibull” y “Chapman-Richards” entre otros). Las evaluó y las clasificó por su forma, número de parámetros y como estos afectan a la curva. Encontró a “Weibull” como una de las funciones más versátiles y flexibles, y concluyó recomendando la comparación de

varias funciones y que su elección debería incluir criterios biológicos. Contrariamente a los resultados de estos previos estudios, este análisis muestra que la función “Chapman-Richards” se ajustó mejor que “Weibull” y que las funciones más simples y ampliamente utilizadas como la “Clench” y la “Exponencial negativa”. El alto ajuste de esta función puede deberse justamente a la alta flexibilidad del modelo (Tjorve, 2003).

Al analizar el promedio de la proporción de especies registrada según las funciones “Exponencial negativa”, “Clench” y “Chapman-Richards” (Tabla 18) se observó que todos superaron el 50 %, llegando a alcanzar casi el 89 % con la primera, el 63 % con la segunda y el 63 % con la tercera función, respectivamente. El bajo valor de la desviación estándar para las dos primeras funciones indica que según estas, se ha registrado casi la misma proporción de especies en cada parcela. Sin embargo, al observar las figuras 13 a, b, d y e, se nota que este resultado se debe más por la forma de la función que por la tendencia de los datos observados. Los valores de la desviación estándar según “Chapman-Richards”, para ambas épocas, son más altos que los calculados según las otras funciones, lo que demuestra que el porcentaje registrado fue diferente en cada parcela y en cada época. Biológicamente, esto puede ser lo más correcto porque las parcelas evaluadas fueron estructuralmente diferentes (Capítulo 4.1) y esto puede afectar en la riqueza, la abundancia relativa de las especies y la diversidad, que a la vez influye en la forma de las curvas de acumulación de especies (Colwell & Coddington, 1994; Flather, 1996).

Tabla 19. Resultados del análisis del ajuste de la función Chapman-Richards para los datos de cada parcela en época seca.

EPOCA SECA	R2	Asíntota o Riqueza total estimada	Riqueza de especies observada	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción (%) de la riqueza Muestreada
R1	0,9999	146	98	0,48	-14,40	67,1
R2	0,9998	135	84	0,89	-8,21	62,2
R3	0,9998	207	130	1,62	-2,21	62,8
P1	0,9994	232	149	7,72	13,41	64,2
P2	0,9990	157	125	7,57	13,21	79,6
A1	1,0000	426	234	1,49	-3,04	54,9
A2	0,9997	225	117	1,98	-0,19	52,0
A3	0,9993	323	201	13,75	19,18	62,2
B1	0,9999	341	208	3,04	4,08	61,0
B2	0,9999	497	292	4,04	6,94	58,8
PROMEDIO				4,26	2,88	62,49

Tabla 20. Resultados del análisis del ajuste de la función Chapman-Richards para los datos de cada parcela en época húmeda.

EPOCA HUMEDA	R2	Asíntota o Riqueza total estimada	Riqueza de especies observada	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción (%) de la riqueza Muestreada
R1	0,9999	257	135	1,27	-4,61	52,53
R2	0,9998	140	83	0,72	-10,38	59,28
R3	1,0000	244	169	0,57	-12,71	69,26
P1	0,9996	394	136	4,10	7,08	34,52
P2	0,9997	150	101	1,28	-4,55	67,33
A1	0,9994	263	142	6,19	11,20	53,99
A2	0,9999	234	120	0,55	-12,97	51,28
A3	0,9998	405	222	4,05	6,97	54,81
B1	0,9993	208	149	8,91	14,85	71,63
B2	0,9997	365	204	6,42	11,57	55,89
PROMEDIO				3,41	0,65	57,06

Thompson & Withers (2003), utilizaron simulaciones generadas por la computadora para demostrar como la forma de las curvas de acumulación de especies están influenciadas por la riqueza, la abundancia relativa, la proporción de especies raras y la diversidad. Efectivamente, probaron que la curva cambió cuando la riqueza se mantuvo constante pero la abundancia relativa y por lo tanto, la proporción de especies raras fueron alteradas. Los sitios que tuvieron una alta proporción de especies raras y pocas especies abundantes mostraron una curva de acumulación de especies con un bajo punto de inflexión y una larga línea en crecimiento inclinándose hacia la asíntota, lo que dio como resultado la errónea sobreestimación de la riqueza total. Al contrario, las curvas llegaron a una asíntota más rápidamente en los sitios que tuvieron una muy alta equidad. Flather (1996) ya había relacionado de forma indirecta la forma de la curva con la abundancia relativa de las especies, pues probó que los paisajes con las más altas proporciones de tierras agrícolas y urbanas acumularon especies más lentamente (bajas tasas de acumulación) que los paisajes que mantuvieron grandes proporciones de hábitats naturales. Similarmente, Jiménez-Valverde *et al.* (2006), observaron que la ejecución de las funciones varió entre las parcelas que tienen diferentes grados de perturbación.

Aunque, la función “Chapman-Richards” se ajustó muy bien a los datos, no se puede comprobar la exactitud de la estimación de la asíntota ya que conocer el verdadero valor de la riqueza total de especies de hexápodos en una zona, aunque sea de una hectárea, es muy difícil. No obstante, se puede dudar de una estimación cuando no se encuentra un sentido biológico al resultado. Este puede ser el caso del valor estimado por la función “Chapman-Richards” para la parcela P1.eh, ya que el valor de la asíntota fue más alto a los estimados para los bosques y las parcelas de agroforestería (Tabla 8), lo que indica un valor incorrecto ya que P1.eh es una zona yerma (Capítulo 4.1). Esta errónea estimación que resulta en una muy baja proporción de especies registradas en P1.eh (34.5% de la riqueza total) puede ser debido, efectivamente, al alto número de especies raras y el bajo número de especies altamente abundantes en esta parcela (Figura 34 h) (Thompson & Withers, 2003; Magurran, 2004; Thompson *et al.*, 2007).

El porcentaje de especies registrado con 10 trampas pitfall y un esfuerzo temporal de 6 días, tanto en época seca (62,49 %, ds: 7,46) como en época húmeda (59,56 %, ds: 7,79: calculado sin considerar la parcela P1.eh), pueden considerarse fiables, a pesar de mostrar que aún son incompletos. Jiménez-Valverde & Hortal (2003) señalan que a menos que se alcance el número asíntotico de especies, no existen criterios objetivos que permitan decidir cuándo se considera un inventario lo suficientemente completo, por lo que los investigadores suelen establecer límites arbitrarios para determinar si los muestreos han sido lo suficientemente exhaustivos. Para establecer un límite arbitrario en este estudio se debe tomar en cuenta que sólo se han muestreado los hexápodos del suelo, grupo de amplia escala taxonómica y que se utilizó un sólo método de muestreo, por lo que la probabilidad de encontrar especies raras, especialmente del tipo “transeúntes” es muy alta. El porcentaje de especies registradas aumentará si se retiran estas especies transeúntes de la muestra. Esto se demostró al hacer un análisis previo en el que se incluyeron todos los órdenes, el porcentaje de especies registrado en algunas parcelas era más bajo que el actual pero al retirar 7 órdenes (Embioptera, Dermaptera, Isoptera, Lepidoptera, Phasmatodea, Pscoptera y Thysanoptera) conformados principalmente por uno o dos individuos, estos porcentajes aumentaron ligeramente. Efectivamente, Thompson *et al.* (2007), sugirieron retirar de este análisis a los individuos que normalmente no serían capturados en este tipo de hábitat o este tipo de trampa. Estas especies que podrían considerarse raras por “transitorias”, debido a que pertenecen a otro tipo de hábitat u otro estrato vertical del bosque, como al dosel y que ocasionalmente pueden pasar por el suelo, deberían excluirse del análisis debido a que distorsionan la forma de la curva de acumulación de especies y subestiman la proporción de especies registradas. Lamentablemente, en este trabajo, no se puede ser más

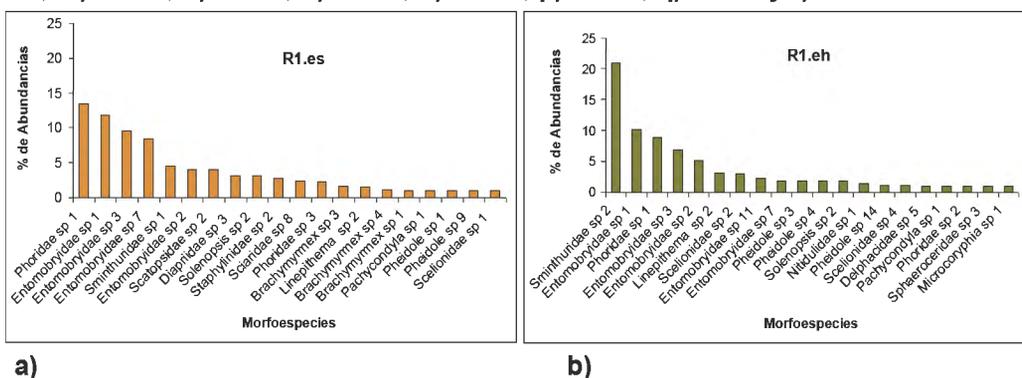
selectivo dentro de cada Orden que ha quedado (Tabla 5) debido a que no se conoce la ecología de la gran mayoría de las especies ni su comportamiento al moverse.

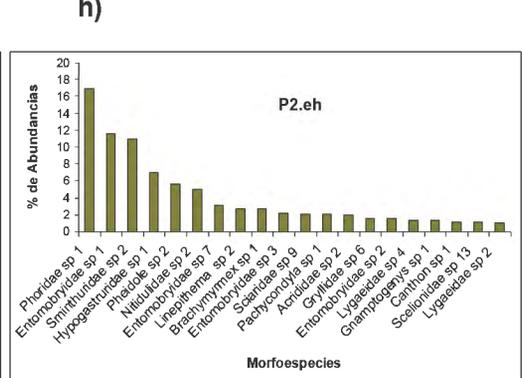
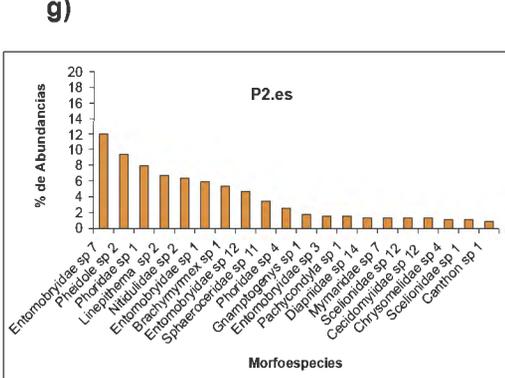
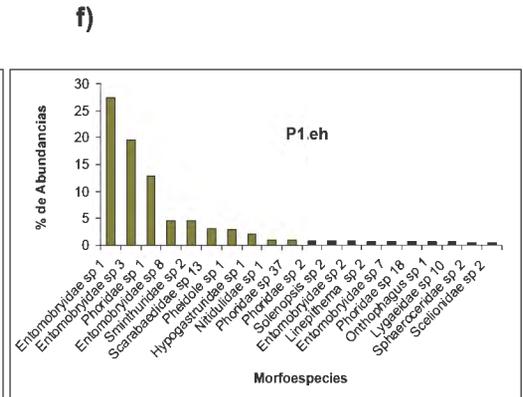
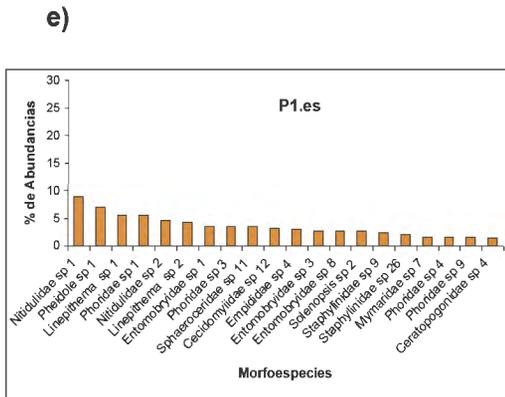
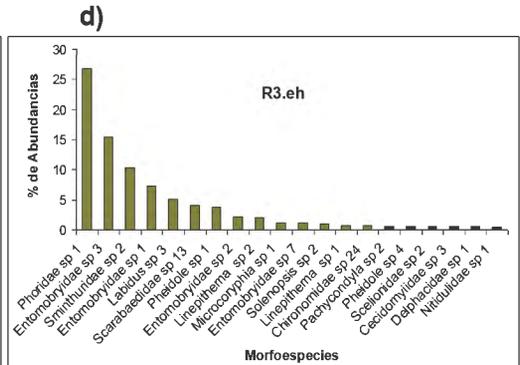
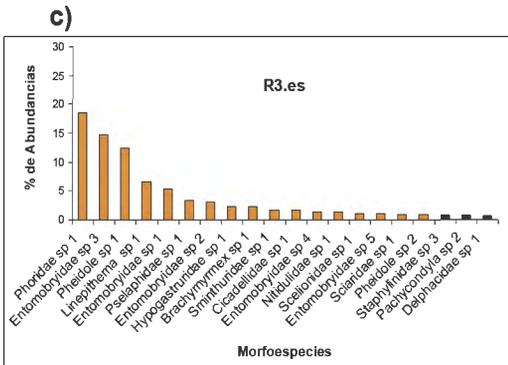
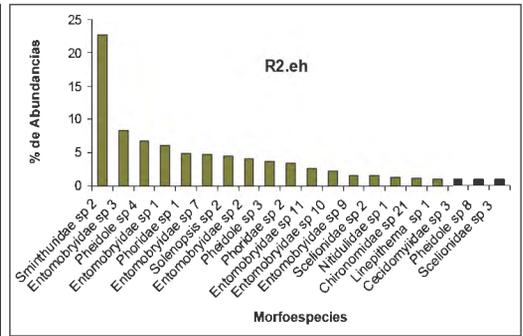
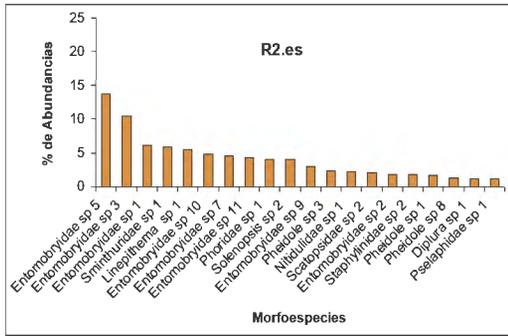
El ajuste de la función Chapman-Richards a los datos de cada parcela muestra que el esfuerzo de muestreo necesario para encontrar más especies se elevará a medida que la curva se acerca a la asíntota. Este esfuerzo de muestreo adicional se debe pensar tomando en cuenta el balance entre los costos (esfuerzo adicional, en dinero y tiempo) y las ganancias (número de nuevas especies), ya que al aumentar el esfuerzo este balance se va haciendo cada vez menos favorable y el porcentaje de especies que aún quedará por registrar serán muy probablemente más especies errantes en fase de dispersión o especies “transeúntes”, procedentes de hábitats externos al estrato vertical estudiado, el suelo.

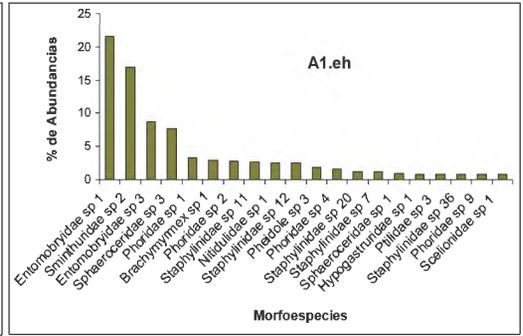
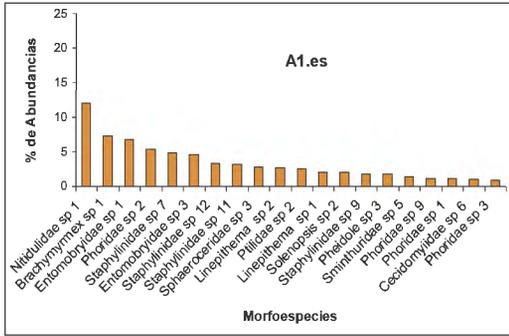
4.2.4 Composición de especies y distribución de abundancias en cada muestreo

Las Figura 30 a - r muestran la distribución de las abundancias de las morfoespecies de hexápodos en cada parcela, sólo se muestran las 20 primeras morfoespecies más abundantes, su valor está expresado en porcentajes. Estas figuras sirven para visualizar los distintos tipos de distribución y la composición de especies más abundantes. La distribución se tipificó siguiendo el enfoque de Giraldo (2002). Asimismo, la Tabla 21 muestra el porcentaje de la abundancia total relativa que representa estas 20 morfoespecies en cada parcela.

Figura 30. Distribución de abundancias, sólo se muestran las 20 primeras morfoespecies más abundantes en cada parcela: a) R1.es; b) R1.eh; c) R2.es; d) R2.eh; e) R3.es; f) R3.eh; g) A1.es; h) A1.eh; i) A2.es; j) A2.eh; k) A3.es; l) A3.eh; ll) P1.es; m) P1.eh; n) P2.eh; ñ) P2.es; o) B1.eh; p) B1.es; q) B2.eh y r) B2.es.

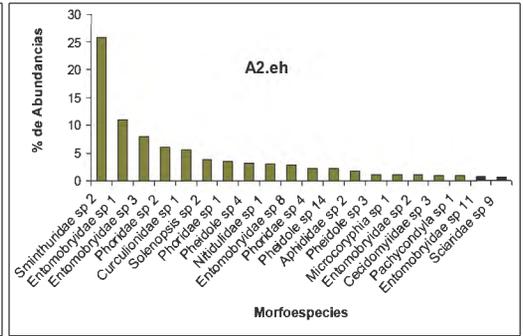
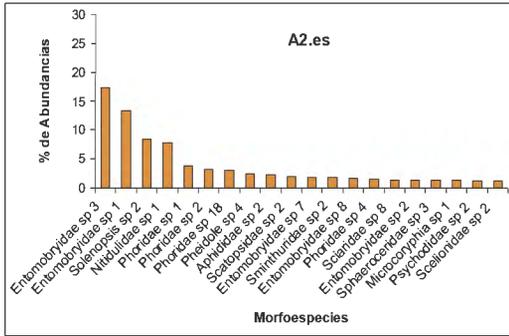






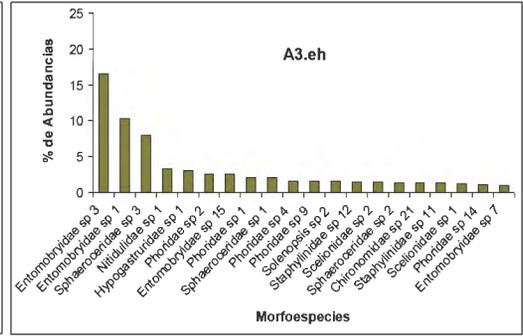
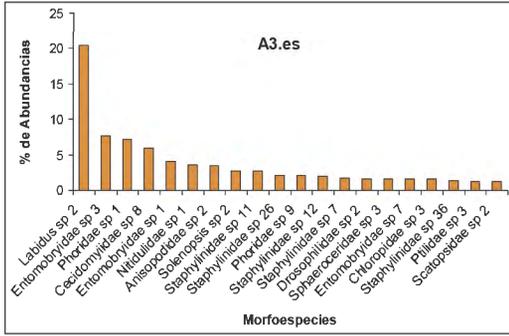
k)

l)



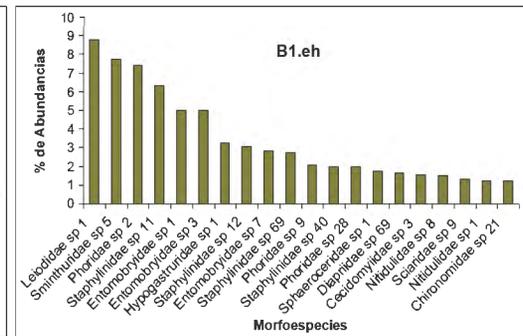
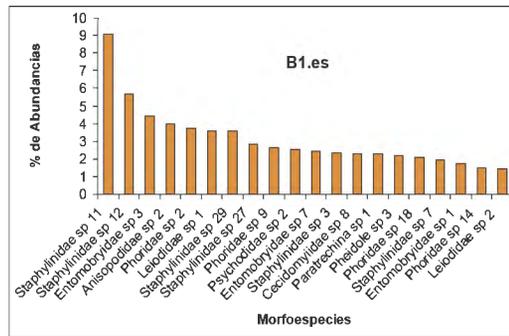
ll)

m)



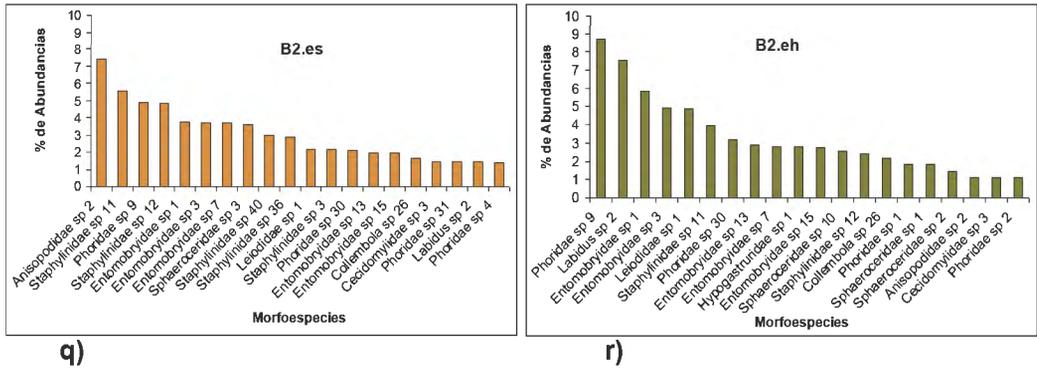
n)

ñ)



o)

p)



En la Tabla 21, porcentajes mayores que el 70% muestran que la mayor abundancia de individuos se concentra en estas 20 morfoespecies, mientras porcentajes más bajos o iguales que el 70% muestran una distribución de abundancias más equitativa. La parcela P1.eh muestra el valor más alto lo que puede explicar la sobrestimación de la asíntota (Capítulo 4.2.3). Los valores más bajos se observan en los bosques B1 y B2 de ambas épocas, las primeras morfoespecies más abundantes de estas parcelas no superaron el 10 % de la abundancia total (Tabla 22, Figura 30 o, p, q y r). Les siguen A1 en época seca y A3 en época húmeda (Figura 30 k y ñ).

La tipificación cualitativa de las distribuciones y las tres morfoespecies más abundantes con sus respectivos valores de abundancia y el porcentaje del total que representan se muestran en la Tabla 22. En ninguna de las parcelas se observó Dominancia Exagerada, pero en todas las parcelas del grupo “**Estado Alternativo 2B**” (EA2B), R1, R2, R3 y A2, se observó una transición desde una Dominancia Compartida en época seca a una Dominancia Marcada en época húmeda, en donde una especie dominante se destaca claramente de las demás. Las especies que destacaron por su abundancia en estas parcelas en época seca fueron en general colémbolos. En época húmeda, la Dominancia Marcada en tres de estas parcelas, R1, R2 y A2 se originó debido al incremento poblacional de la misma morfoespecie, Sminthuridae sp 2 (Collembola), mientras que en R3 esta morfoespecie se presentó como la tercera más abundante. La primera más abundante y dominante fue la morfoespecie Phoridae sp 1 (Diptera) que llegó a conformar el 27 % de la abundancia total. Sminthuridae, es generalmente un grupo de fitófagos, mientras que los Phoridae son saprófagos, el aumento de sus abundancias puede estar relacionado con aumento de la humedad y la abundante materia vegetal nueva y en descomposición que aparece en esta época. Estudios de la comunidad de artrópodos del *Pteridium aquilinum* en Nueva Zelandia han

encontrado también a Sminthuridae como uno de los taxa más abundantes (Winterbourn, 1987).

En las parcelas P1, P2, A1 y probablemente en A3, se observaron Distribuciones Equitativas en época seca, pero en la húmeda cambiaron a Dominancias Compartidas. En la parcela A3, se presentan dos porcentajes, el primero incluye a la morfoespecie *Labidus* sp 2, la cual en esta ocasión se presentó como la morfoespecie mas abundante, (538 individuos) y el segundo porcentaje no la incluye (Tabla 21, valor entre paréntesis). Esta separación se hizo porque esta morfoespecie es una hormiga nómada, es decir, que no llega a anidar en la tierra, pues se mueven en enjambres y de un lugar a otro diariamente. Los Bosques B1 y B2, no presentaron cambio en sus distribuciones entre la época seca y húmeda, ambas se mantuvieron con una Distribución Equitativa.

La influencia de la lluvia en la época húmeda sobre los insectos se manifiesta tanto directa como indirectamente. De forma directa, por su acción mecánica, la cual disminuye el movimiento de los hexápodos y de forma indirecta, por la humedad relativa, la cual es necesaria para ciertas fases de su desarrollo. En los bosques, una parte de la lluvia es interceptada por el dosel, otra parte se escurre por los troncos y el resto cae directamente al suelo. El dosel puede ayudar a amortiguar las perturbaciones para los hexápodos del suelo, ya que no sólo frena en cierto grado la fuerza mecánica de la lluvia en la época húmeda sino que también refleja los rayos solares y mantiene la humedad y la temperatura constante en la época seca. Todos estos factores pueden estar ayudando a mantener equitativas las abundancias de los hexápodos en B1 y B2, en ambas épocas. Resulta interesante observar que la distribución equitativa que presentan estas parcelas es una característica del bosque en la "fase K" del ciclo adaptativo. Supuestamente en esta fase, el número de nichos ecológicos es mayor y las especies ecológicamente semejantes coexisten. Distribuciones donde algunas especies son dominantes es característica de las etapas tempranas o jóvenes del bosque (fase r).

En cuanto a la composición de morfoespecies, muchas de las que estuvieron presentes en la época seca como las más abundantes se mantuvieron así en la época húmeda también. Las que no se mantuvieron, deben tener fluctuaciones poblaciones o patrones de emergencia característicos e influenciados por el cambio de época o simplemente fueron especies "transeúntes" que pasaron por ahí al momento del muestreo. Algunas morfoespecies como las del orden Collembola aumentaron su abundancia en época húmeda.

Tabla 21. Porcentaje de la abundancia total relativa que representan las 20 primeras morfoespecies más abundantes mostradas en las Figuras 34 a - r. Se resaltan los valores que son menores o iguales al 70%.

	E. Seca	E. Húmeda
R1	79	76
R2	82	83
R3	81	85
P1	71	86
P2	78	83
A1	69	82
A2	78	85
A3	76 (70)*	65
B1	62	68
B2	61	66

Tabla 22. Tipos de distribución de las abundancias de las morfoespecies más abundantes. Se presentan también las morfoespecies más abundantes con sus respectivos valores de abundancia y el porcentaje del total que representan entre paréntesis.

	EPOCA SECA - Tipo de distribución	Morfoespecies mas abundantes	EPOCA HUMEDA - Tipo de distribución	Morfoespecies mas abundantes
R1	D. Compartida	Phoridae sp 1 (106(13%)); Entomobryidae sp 1 (93(12%)); Entomobryidae sp 3 (76(10%))	D. Marcada	Sminthuridae sp 2 (241 (21%)); Entomobryidae sp 1 (117(10%)) y Phoridae sp 1 (102(9%))
R2	D. Compartida	Entomobryidae sp 5 (103(14%)); Entomobryidae sp 3 (79(10%)); Entomobryidae sp 1 (46(6%))	D. Marcada	Sminthuridae sp 2 (178 (23%)); Entomobryidae sp 3 (66(8%)); Pheidole sp 4 (53(7%))
R3	D. Compartida	Phoridae sp 1 (212(18%)); Entomobryidae sp 3 (168(18%)); Pheidole sp 1 (143(12%))	D. Marcada	Phoridae sp 1 (879(27%)); Entomobryidae sp 3 (507(15%)); Sminthuridae sp 2 (339(10%))
P1	Distrib. Equitativa	Nitidulidae sp 1 (99(9%)); Pheidole sp 1 (77(7%)); Linepithema sp 1 (62(6%))	D. Compartida	Entomobryidae sp 1 (458(27%)); Entomobryidae sp 3 (328(20%)) y Phoridae sp 1 (215(13%))
P2	Distrib. Equitativa	Entomobryidae sp 7 (156(12%)); Pheidole sp 2 (123(9%)); Phoridae sp 1 (104(8%))	D. Compartida	Phoridae sp 1 (190(17%)); Entomobryidae sp 1 (130(12%)); Sminthuridae sp 2 (123 (11%))
A1	Distrib. Equitativa	Nitidulidae sp 1 (230(12%)); Brachymyrmex sp 1 (140(7%)); Entomobryidae sp 1 (129(7%))	D. Compartida	Entomobryidae sp 1 (287(22%)); Sminthuridae sp 2 (225(17%)); Entomobryidae sp 3 (117(9%))
A2	D. Compartida	Entomobryidae sp 3 (211(17%)); Entomobryidae sp 1 (162(13%)); Solenopsis sp 2 (103(8%))	D. Marcada	Sminthuridae sp 2 (374(26%)); Entomobryidae sp 1 (158(11%)); Entomobryidae sp 3 (115(8%))
A3	D. Marcada (Distrib. Equitativa)	Labidus sp 2 (538(20%)); Entomobryidae sp 3 (202(8%)); Phoridae sp 1 (188(7%))	D. Compartida	Entomobryidae sp 3 (429(17%)); Entomobryidae sp 1 (268(10%)); Sphaeroceridae sp 3 (207(8%))
B1	Distrib. Equitativa	Staphylinidae sp 11 (177(9%)); Staphylinidae sp 12 (111(6%)); Entomobryidae sp 3 (87(4%))	Distrib. Equitativa	Leiodidae sp 1 (106(9%)); Sminthuridae sp 5 (93(8%)); Phoridae sp 2 (89(7%))
B2	Distrib. Equitativa	Anisopodidae sp 2 (217(7%)); Staphylinidae sp 11 (163 (6%)); Phoridae sp 9 (144 (5%))	Distrib. Equitativa	Phoridae sp 9 (177(9%)); Labidus sp 2 (153(8%)); Entomobryidae sp 1 (199(6%))

4.2.5 Variables Biológicas

Las Tablas 23 y 24 muestran las variables biológicas obtenidas de la comunidad de hexápodos en época seca y húmeda.

Tabla 23. Variables biológicas obtenidas de la comunidad de hexápodos de suelo registrados en época seca.

Epoca Seca	R1	R2	R3	P1	P2	A1	A2	A3	B1	B2	TOTAL SECA
Número de morfoespecies (Riqueza)	98	84	130	149	125	234	117	201	208	292	864
Número de individuos (Abundancia)	791	756	1149	1104	1308	1916	1228	2634	1959	2941	15786
Dominancia	0.06	0.05	0.08	0.03	0.05	0.04	0.07	0.07	0.03	0.03	0.02
Índice de Diversidad de Shannon (H')	3.45	3.43	3.30	3.94	3.59	4.03	3.44	3.64	4.21	4.35	4.77
Equidad	0.75	0.78	0.68	0.79	0.74	0.74	0.72	0.69	0.79	0.77	0.71

Tabla 24. Variables biológicas obtenidas de la comunidad de hexápodos de suelo registrados en época húmeda.

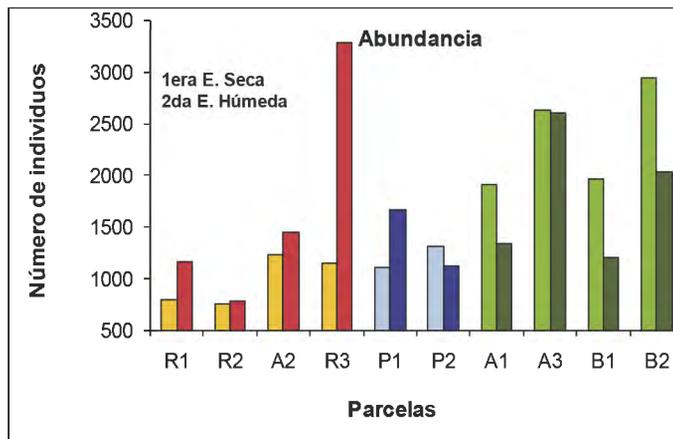
Epoca Humeda	R1	R2	R3	P1	P2	A1	A2	A3	B1	B2	TOTAL HUMEDA
Número de morfoespecies (Riqueza)	135	83	169	136	100	142	120	222	149	204	702
Número de individuos (Abundancia)	1155	786	3279	1670	1124	1332	1450	2600	1205	2031	16632
Dominancia	0.07	0.08	0.12	0.14	0.07	0.09	0.10	0.05	0.04	0.03	0.05
Índice de Diversidad de Shannon (H')	3.48	3.24	2.99	2.85	3.29	3.24	3.13	3.95	3.94	4.08	4.19
Equidad	0.71	0.73	0.58	0.58	0.72	0.65	0.65	0.73	0.79	0.77	0.64

4.2.5.1 Abundancia de los hexápodos.

Al comparar y analizar los valores de las abundancias de los hexápodos se puede observar un patrón más definido en la época seca que en la húmeda, en relación a la agrupación de las parcelas obtenida en el Capítulo 4.1.4. En época seca, los valores de

las abundancias en las parcelas del grupo EA1, cuyas barras se han marcado de colores verdes en la Figura 31 son mucho más altas que en los dos otros grupos y son más altas que los valores obtenidos en la época húmeda. Los valores de las abundancias de las parcelas de los grupos EA2A y EA2B son muy similares entre sí en época seca. En la época húmeda, en general, las abundancias aumentan, en especial, en R3, cuyo valor aumentó en casi un 300%, le siguieron las parcelas A3 y B2.

Figura 31. Número de individuos o abundancia relativa de hexápodos del suelo en las parcelas en época seca y húmeda. Las parcelas marcadas de colores verdes pertenecen al grupo EA1, las marcadas de colores naranjas al grupo EA2B y las marcadas de colores azules al grupo EA2A.



4.2.5.2 Diversidad y riqueza de morfoespecies de los hexápodos.

Las Figuras 32 y 33 comparan los valores de la riqueza y la diversidad de Shannon entre época seca y húmeda, respectivamente. Como se puede observar en la Figura 32, en época seca, las riquezas más altas se presentaron en las parcelas del grupo EA1, les siguieron los valores de las riquezas de las parcelas del grupo EA2A y por último los valores de las parcelas del grupo EA2B. En la época húmeda, las parcelas no se agrupan como en la época seca, sólo dos parcelas del grupo EA1 muestran las riquezas más altas, la A3 y la B2.

Figura 32. Riqueza de morfoespecies de hexápodos del suelo en las parcelas en época seca y húmeda. Las parcelas marcadas de colores verdes pertenecen a las parcelas del grupo EA1, las marcadas de colores naranjas al grupo EA2B y las marcadas de colores azules al grupo EA2A.

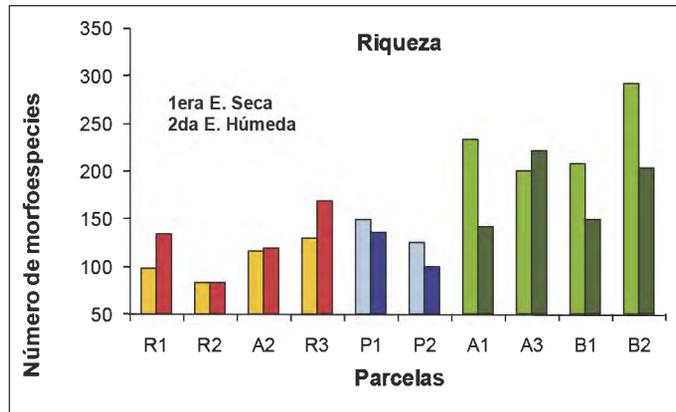
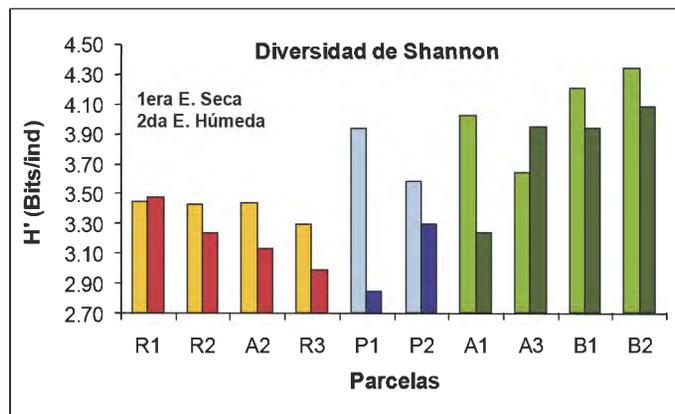


Figura 33. Diversidad de Shannon de los hexápodos del suelo en las parcelas en época seca y húmeda. Las parcelas marcadas de colores verdes pertenecen a las parcelas del grupo EA1, las marcadas de colores naranjas al grupo EA2B y las marcadas de colores azules al grupo EA2A.

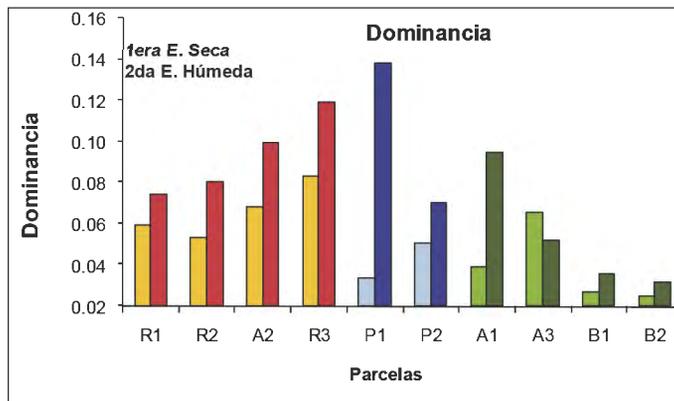


En cuanto a la diversidad de Shannon (Figura 33) se observa que en época seca, los valores más altos se presentan en tres parcelas del grupo EA1, A3, B1 y B2, llegando a alcanzar un valor de 4.35 bits/ind. en esta última parcela. Les siguen las parcelas del grupo EA2A y luego, las del grupo EA2B, cuyas parcelas mostraron valores similares. En época húmeda, a excepción de la parcela A3, en todas las demás la diversidad disminuyó, especialmente en A1 que de 4.03 bits/ind disminuyó a 3,24 bits/ind. La disminución de la diversidad en general puede deberse a las lluvias, como ya se discutió anteriormente.

4.2.5.3 Dominancia y Equidad de los hexápodos.

La Figura 34 muestra la dominancia de los hexápodos de suelo en las diferentes parcelas. Esta Figura refleja en cierto grado las conclusiones obtenidas en el Capítulo 4.2.4. En general, los valores más bajos se presentaron en la época seca, en las parcelas B1, B2, P1 y A1, seguidas de cerca de P2 y A3. Todas las parcelas del grupo EA2B mostraron las dominancias más altas. En época húmeda, la dominancia aumentó en el 90 % de las parcelas y mostró el valor más alto en P1, seguido de todas las parcelas del grupo EA2B. Los valores más bajos se presentaron en B1 y B2.

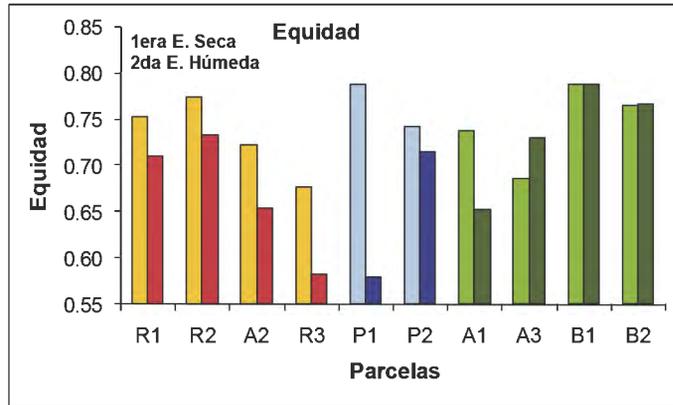
Figura 34. Dominancia en los hexápodos del suelo en las parcelas en época seca y húmeda. Las parcelas marcadas de colores verdes pertenecen a las parcelas del grupo EA1, las marcadas de colores naranjas al grupo EA2B y las marcadas de colores azules al grupo EA2A.



La equidad muestra la abundancia relativa de cada una de las especies de hexápodos y sus valores son opuestos a los de la dominancia. En época seca, la equidad no permite separar claramente a los grupos antes mencionados. En época húmeda, la equidad se presenta más baja en R3 y P1, debido seguramente al incremento en la dominancia de las especies saprófagas. En general, al menos en este estudio, la equidad no logró detectar diferencias entre los diferentes grupos.

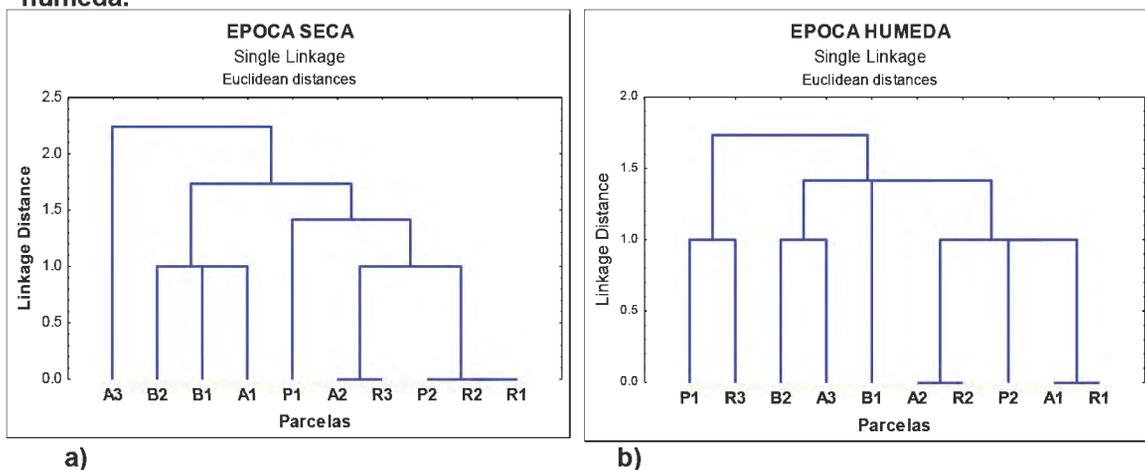
Para hacer un resumen de los hallazgos, se hizo un análisis de agrupaciones o Cluster, utilizando sólo los valores de las variables: riqueza, abundancia, Shannon y dominancia. Las Figuras 36 a y b, muestran los resultados del análisis de agrupación

Figura 35. Equidad de Shannon en los hexápodos del suelo en las parcelas en época seca y húmeda. Las parcelas marcadas de colores verdes pertenecen a las parcelas del grupo EA1, las marcadas de colores naranjas al grupo EA2B y las marcadas de colores azules al grupo EA2A.



tanto de la época seca como de la húmeda, respectivamente. En la época seca, se observan dos grupos muy bien definidos. El grupo conformado por tres de las parcelas del EA1: B1, B2 y A1, (las cuales fueron caracterizadas en los capítulos anteriores por tener dosel, más sombra y altas riquezas de especies de plantas) presentan comunidades de hexápodos con características similares, altas riquezas de especies, las más altas abundancias, valores del índice de Shannon altos, dominancias bajas y distribución de abundancias más equitativa. A pesar de que la parcela A3 muestra las mismas características que las parcelas anteriores, se separa del grupo debido a que la dominancia de hexápodos fue alta y similar a los valores obtenidos en el grupo EA2B. Esta alta dominancia en A3 se debe a la morfoespecie nómada *Labidus* sp 2. El segundo grupo de este Cluster está conformado por las parcelas del EA2. En general, todo este grupo está caracterizado por tener bajas riquezas de especies y bajas abundancias de hexápodos. Sin embargo, en este caso P1 y P2 no se asocian, P2 se asocia al grupo de parcelas EA2B. La causa de esta separación se debe a que P1 muestra un alto índice de Shannon y una baja dominancia. En época húmeda, se presenta una separación de grupos casi similar, pero P1 y R3 se separan de todas las demás para formar un grupo debido a sus altas dominancias y por presentar los más bajos valores de diversidad de Shannon. Asimismo, B1 y A1 se separan de las demás parcelas. Esta alteración puede deberse a la influencia de la lluvia y a las fluctuaciones poblaciones debido a la variación estacional.

Figura 36. Dendrogramas de similitud de parcelas: a) época seca y b) época húmeda.



4.2.6 Asociaciones espaciales y temporales entre las parcelas por la composición de especies de hexápodos.

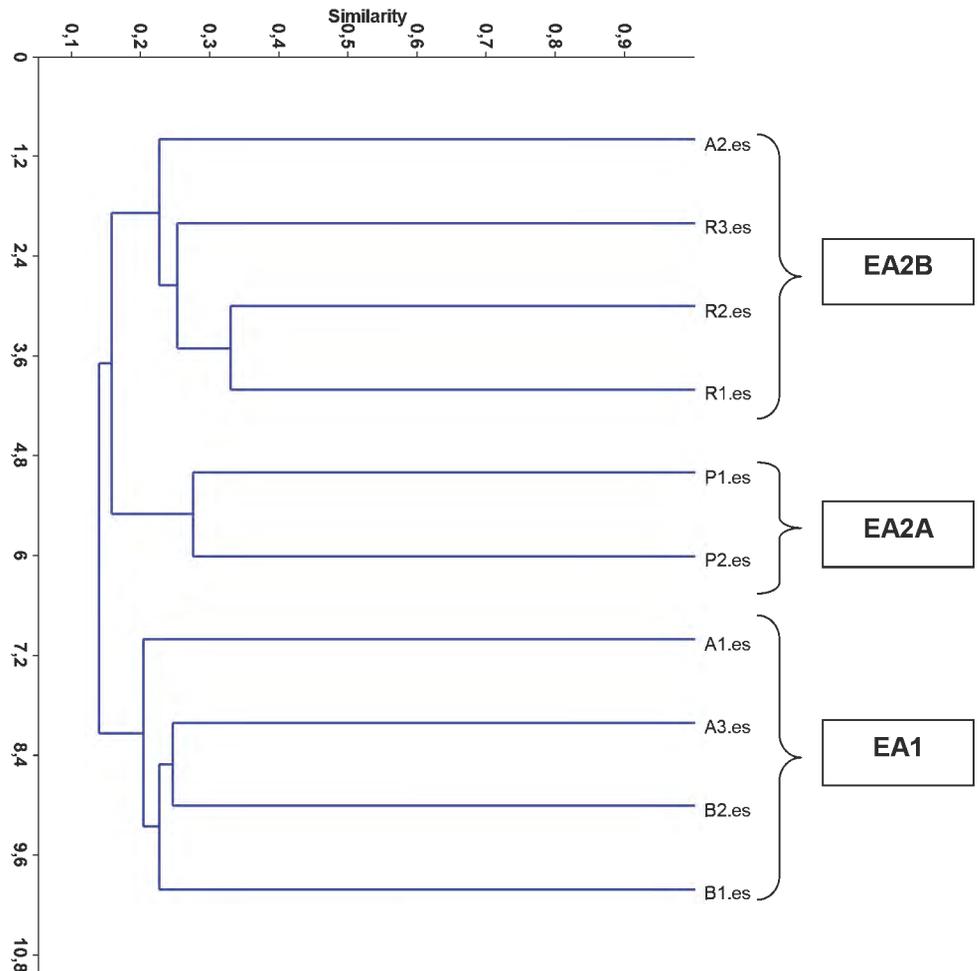
4.2.6.1 Asociaciones espaciales entre las parcelas.

Para comparar la composición de la comunidad de hexápodos del suelo entre las diferentes parcelas se utilizó el índice de Jaccard y el análisis Cluster. Las Figuras 37 y 38 muestran los dendrogramas que muestran la similitud en la composición de morfoespecies de hexápodos del suelo, calculada con el índice de Jaccard entre las parcelas evaluadas en la época seca y la húmeda, respectivamente. Las Tablas 25 y 26 muestran las matrices con los valores expresados en porcentajes.

Tabla 25. Matriz de índices de similitud de Jaccard entre las parcelas evaluadas en época seca.

	R1.es	R2.es	R3.es	P1.es	P2.es	A1.es	A2.es	A3.es	B1.es	B2.es
R1.es	100									
R2.es	33	100								
R3.es	26	24	100							
P1.es	21	14	15	100						
P2.es	17	11	13	27	100					
A1.es	16	13	16	19	12	100				
A2.es	26	23	19	18	16	21	100			
A3.es	14	12	14	16	12	23	20	100		
B1.es	15	11	14	13	10	19	22	21	100	
B2.es	10	8	10	11	8	18	14	24	24	100

Figura 37. Dendrograma construido con el Índice de similitud de Jaccard, con los valores obtenidos de las parcelas evaluadas en época seca.



En época seca, las parcelas se agruparon de la misma forma en la que fueron agrupadas con las características del hábitat (capítulo 4.1.4). Es decir, la similitud en la composición de especies agrupó a las parcelas en dos grandes grupos: **EA1 y EA2**, que a la vez se subdivide en **EA2A y EA2B**. Esto significa que la composición de morfoespecies está más influenciada por las características de las parcelas que por la distancia entre las parcelas, tal como se podría haber esperado. Por lo tanto, hay especies de hexápodos que son propias del bosque y hay especies comunes entre las parcelas donde domina el *Pteridium* sp 1. Es importante resaltar que ninguna de las agrupaciones llegó a compartir el 50 % de las morfoespecies, el valor más alto de similitud fue de 33% y lo presentó la asociación R1 - R2, seguida de las asociaciones R1 - R3 y R1 - A2, que tuvieron en común el 26% de sus morfoespecies (Tabla 25). Todas

estas parcelas conforman el grupo EA2B. Las parcelas del grupo EA2A, P1 - P2, compartieron el 27 % de sus morfoespecies y las parcelas del grupo EA1 presentaron valores similares, B2 - A3 y B1 - B2 tuvieron en común el 24 % de sus morfoespecies.

Un patrón similar se observa en la época húmeda (Figura 38 y Tabla 26), aunque, en este caso, se diferencia de la época seca, porque sólo se presentan los grupos: EA1 y EA2B. El grupo EA2A desaparece debido a que P2 se separa totalmente de las demás. Esta separación puede deberse a que P2 era la parcela más lejana de todas las demás y era la más cercana a la comunidad, y en algún grado, la influencia de la lluvia pudo haber modificado o amortiguado la migración de las morfoespecies. Si se observa la Tabla 25 y 26 se puede comprobar que en general, los valores de similitud entre P2 y las demás parcelas en la época húmeda han disminuido, especialmente con P1 que de un 27 % de especies compartidas en época seca disminuyó a 17 % en la época húmeda. Los valores más altos de similitud se observan entre las parcelas del grupo EA2B llegando alcanzar el 29% de especies compartidas.

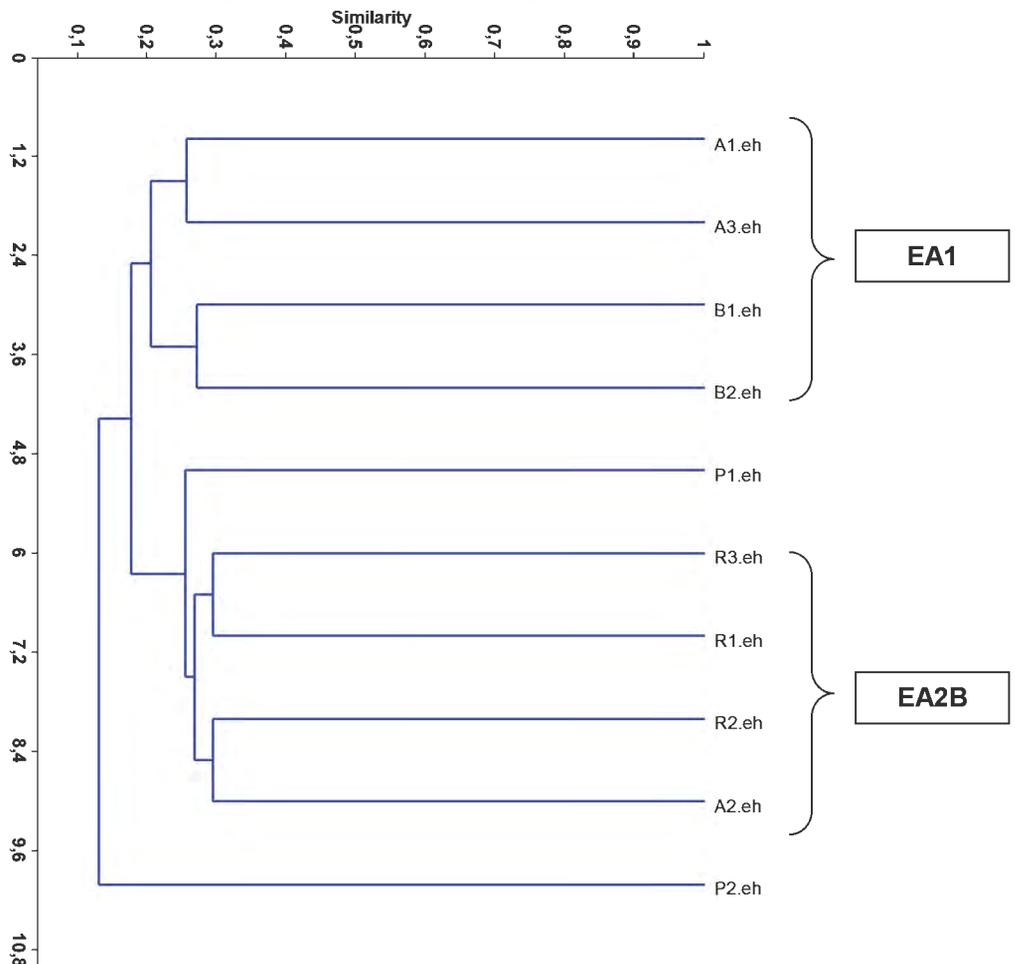
Tabla 26. Matriz de índices de similitud de Jaccard entre las parcelas evaluadas en época húmeda.

	R1.eh	R2.eh	R3.eh	P1.eh	P2.eh	A1.eh	A2.eh	A3.eh	B1.eh	B2.eh
R1.eh	100									
R2.eh	27	100								
R3.eh	29	23	100							
P1.eh	27	21	26	100						
P2.eh	16	14	15	19	100					
A1.eh	21	17	20	22	13	100				
A2.eh	28	29	29	28	14	20	100			
A3.eh	21	12	22	20	11	26	20	100		
B1.eh	18	14	18	15	8	17	18	22	100	
B2.eh	15	10	18	15	8	16	17	27	27	100

Existe una serie de factores que interactúan para determinar la composición de y la riqueza de una comunidad de hexápodos. Dichos factores comprenden factores climáticos, biogeográficos, diferencias en la cantidad y la calidad de las fuentes de energía y relaciones bióticas dentro de las cadenas tróficas, entre muchas otras. En este caso, el *Pteridium* sp 1 se estaría comportando como uno de los principales factores que no sólo determina la abundancia y la riqueza de hexápodos sino también la composición. Las poblaciones de *Pteridium* pueden mantener una composición de hexápodos muy

particular e interesante debido a que esta planta contiene tiaminasa y otros compuestos, como ptaquiloside o PTQ con propiedades mutagénicas y carcinógenas (Villalobos, 1985; Jacobs & Peck, 1993). Además, contiene glicosidos cianogenicos que son tóxicos (Heike, 2009). Debido a su alto contenido de compuestos tóxicos, es visto como un recurso potencial de insecticidas (Ramírez-Moreno *et al.*, 2001). Sin embargo, muchas especies de hexápodos han sido registrados como herbívoros del *Pteridium* spp mostrando así su alta adaptación a los tóxicos de esta planta. En el Reino Unido se han encontrado entre 27 a 40 invertebrados que se alimentan de este helecho, estos incluyen polillas (Lepidoptera) y dípteras de las familias Anthomyiidae y Agromizidae (Museo of History Natural, 2009). Diferentes especies de Coleópteros también han sido documentados, estas incluyen especies de la subfamilia Rutelinae (Scarabaeidae) y de las familias Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Scolytidae y Chrysomelidae (Avila *et al.*, 2008 y referencias dentro).

Figura 38. Dendrograma construido con el Índice de similitud de Jaccard, con los valores obtenidos de las parcelas evaluadas en época húmeda.



4.2.6.2 Asociaciones temporales (asociación entre las parcelas y entre las dos épocas de muestreo)

Las asociaciones se establecieron entre las parcelas evaluadas en las dos épocas, seca y húmeda. La Figura 39 muestra el dendrograma que muestra la agrupación de las parcelas de acuerdo a la similitud de la composición de sus morfoespecies. Como en los análisis anteriores, se presentan dos agrupaciones: EA1 y EA2 que a la vez se subdivide en EA2A y EA2B. Ninguno de los valores de similitud alcanzó el 50% (Tabla 27). El grupo EA1 se subdivide en dos: el subgrupo de las parcelas de agroforestaría A1 y A2 de ambas épocas y el subgrupo de los bosques B1 y B2 de ambas épocas también.

Figura 39. Dendrograma construido con el Índice de similitud de Jaccard, con los valores obtenidos de las parcelas evaluadas en épocas seca y húmeda.

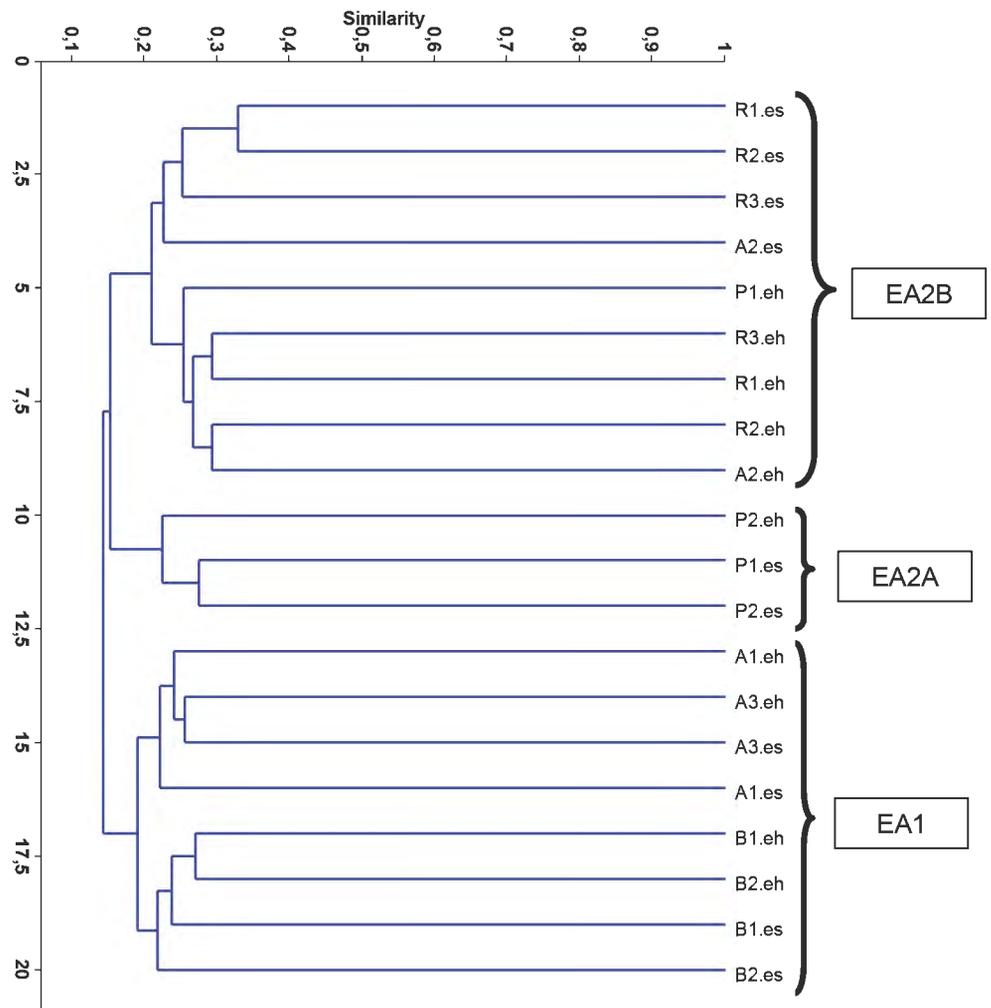


Tabla 27. Matriz de índices de similitud de Jaccard entre las parcelas evaluadas en época húmeda (en porcentajes).

	R1.eh	R2.eh	R3.eh	P1.eh	P2.eh	A1.eh	A2.eh	A3.eh	B1.eh	B2.eh	R1.es	R2.es	R3.es	P1.es	P2.es	A1.es	A2.es
R1.eh	100%																
R2.eh	27%	100%															
R3.eh	29%	23%	100%														
P1.eh	27%	21%	26%	100%													
P2.eh	16%	14%	15%	19%	100%												
A1.eh	21%	17%	20%	22%	13%	100%											
A2.eh	28%	29%	29%	28%	14%	20%	100%										
A3.eh	21%	12%	22%	20%	11%	26%	20%	100%									
B1.eh	18%	14%	18%	15%	8%	17%	18%	22%	100%								
B2.eh	15%	10%	18%	15%	8%	16%	17%	27%	27%	100%							
R1.es	25%	22%	22%	20%	17%	13%	20%	13%	14%	11%	100%						
R2.es	23%	27%	20%	17%	12%	12%	19%	12%	11%	10%	33%	100%					
R3.es	18%	14%	21%	23%	14%	11%	18%	13%	12%	11%	26%	24%	100%				
P1.es	16%	12%	16%	22%	19%	15%	16%	14%	11%	11%	21%	14%	15%	100%			
P2.es	14%	9%	15%	18%	26%	13%	14%	12%	10%	9%	17%	11%	13%	27%	100%		
A1.es	18%	12%	21%	20%	11%	22%	18%	21%	16%	17%	16%	13%	16%	19%	12%	100%	
A2.es	22%	20%	23%	19%	14%	17%	25%	16%	18%	15%	26%	23%	19%	18%	16%	21%	100%
A3.es	17%	12%	19%	18%	9%	23%	16%	26%	19%	21%	14%	12%	14%	16%	12%	23%	20%
B1.es	14%	11%	19%	14%	8%	14%	15%	17%	26%	22%	15%	11%	14%	13%	10%	19%	22%
B2.es	14%	8%	14%	13%	7%	15%	13%	20%	20%	22%	10%	8%	10%	11%	8%	18%	14%

4.2.7 Relación entre los hexápodos del suelo y las características de las parcelas.

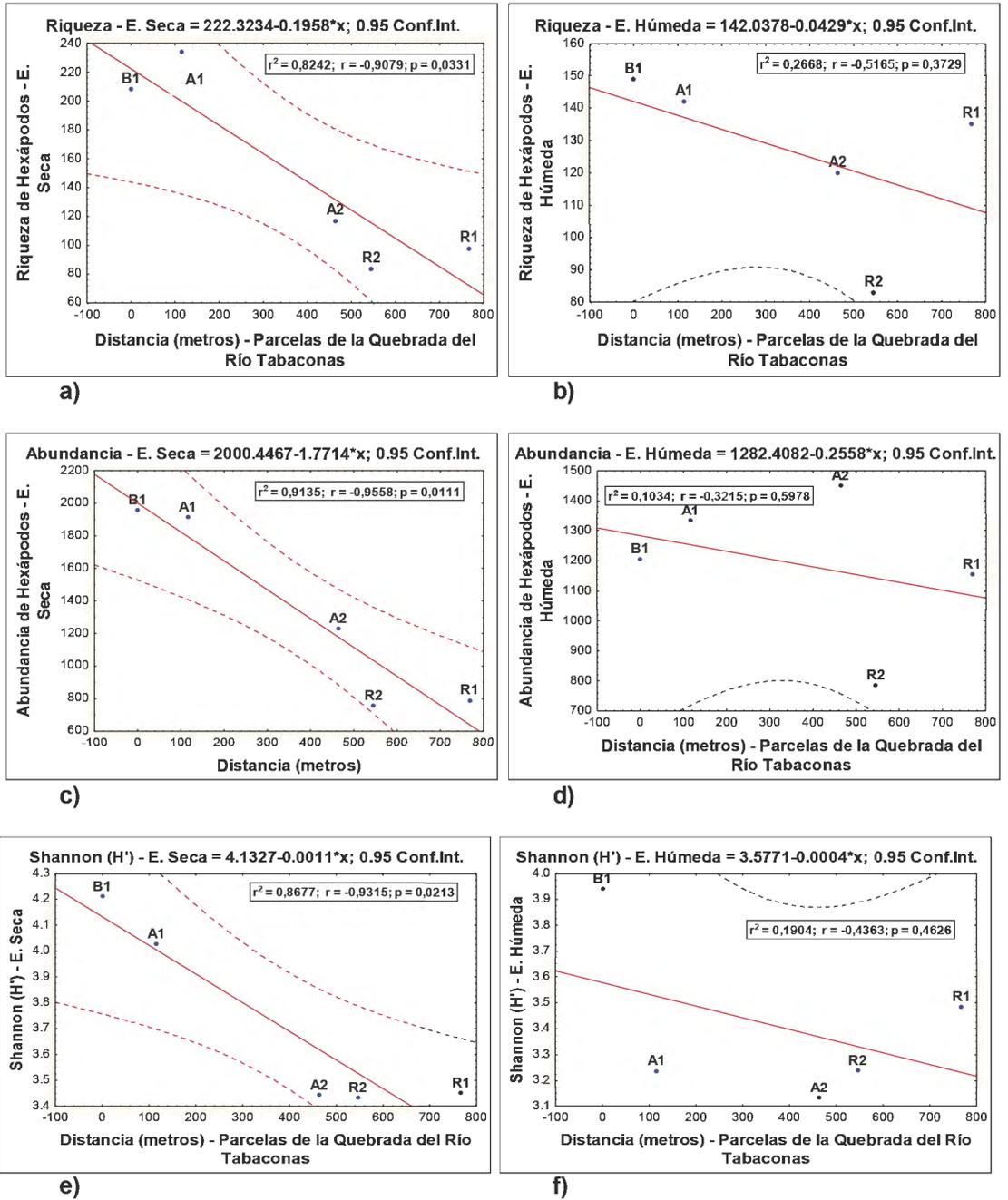
En este capítulo se analizó la relación entre los hexápodos del suelo (la riqueza y la abundancia) y las características de las parcelas, tales como la distancia con relación a los bosques (B1 y B2) y las variables biológicas obtenidas en la caracterización de las parcelas.

4.2.7.1 Relación entre los hexápodos y las distancias

La distancia es un factor muy importante en la restauración de los ecosistemas, pues cuanto más alejada y aislada esté la parcela, menos cantidad de especies inmigrarán para reponer las que se extinguen, por lo tanto, la recolonización de las especies será más difícil. Como sucede en una isla (MacArthur & Wilson, 1963), la diversidad expresa un balance entre la inmigración y la extinción.

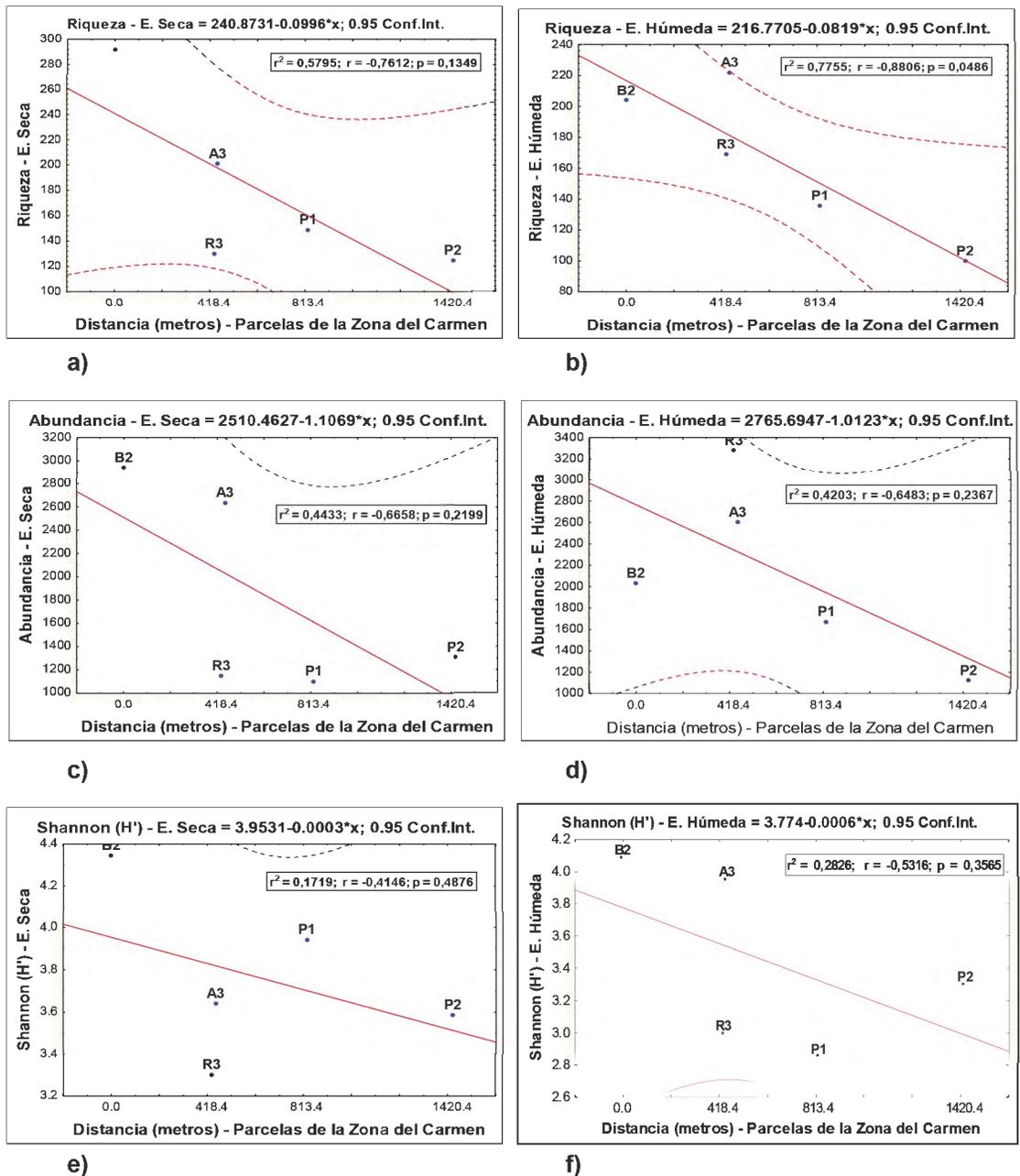
Las Figuras 40 a – f y las Figuras 41 a – f, muestran los diagramas de dispersión entre las distancias (entre las parcelas de la quebrada del río Tabaconas, las parcelas de la zona del Carmen y los bosques B1 y B2, respectivamente) y las variables biológicas como la riqueza, la abundancia y la diversidad de Shannon de los hexápodos del suelo. Todas estas variables de las parcelas de la quebrada del Río Tabaconas, en época seca, mostraron una correlación negativa significativa con la distancia, mientras que en época

Figura 40. Diagramas de dispersión entre la distancia (entre el Bosque B1 y las parcelas de la quebrada del Río Tabaconas) y a) Riqueza de hexápodos (ES); b) Riqueza de hexápodos (EH); c) Abundancia de hexápodos (ES); d) Abundancia de hexápodos (EH); e) Diversidad de Shannon de hexápodos (ES) y f) Diversidad de Shannon de hexápodos (EH).



húmeda este patrón desapareció (Figura 40 a – f). Las variables biológicas de las parcelas en la zona del Carmen no mostraron correlación con la distancia en ninguno de los casos (Figura 41 a –f).

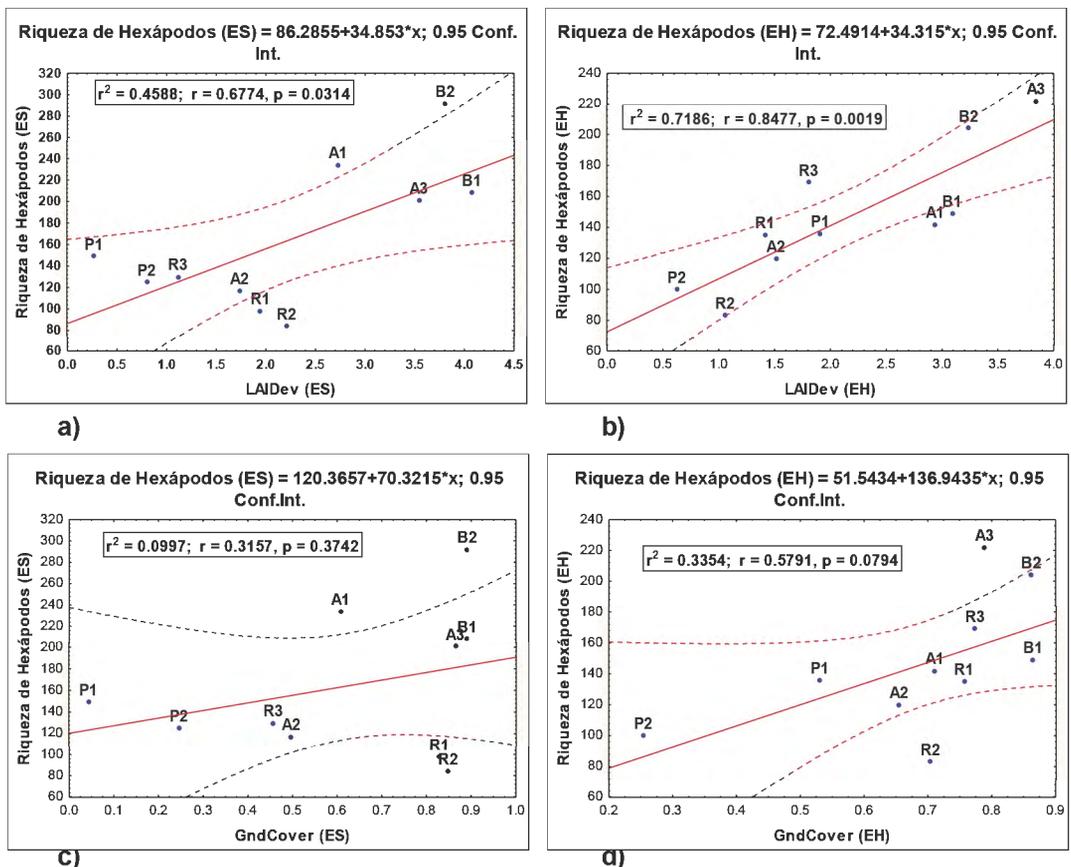
Figura 41. Diagramas de dispersión entre la distancia (entre el Bosque B2 y las parcelas de la zona del Carmen) y a) Riqueza de hexápodos (ES); b) Riqueza de hexápodos (EH); c) Abundancia de hexápodos (ES); d) Abundancia de hexápodos (EH); e) Diversidad de Shannon de hexápodos (ES) y f) Diversidad de Shannon de hexápodos (EH).

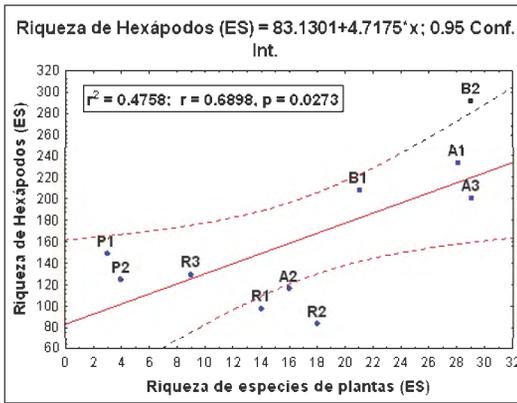


4.2.7.2 Relación entre los hexápodos y las variables biológicas tomadas en la caracterización

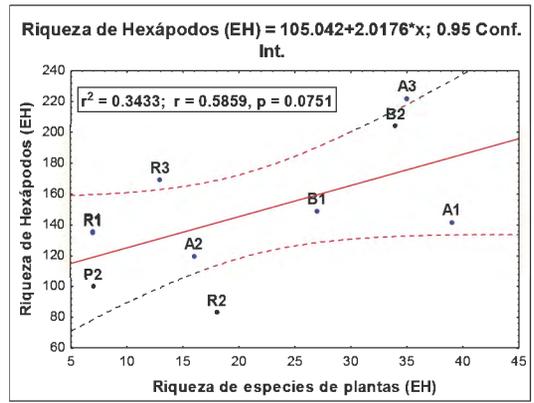
Las Figuras 42 a-m muestran los diagramas de dispersión entre las características de las parcelas y la riqueza de hexápodos y las Figuras 43 a-m, entre las características y la abundancia de hexápodos. Estas características fueron: LAIDev, el GndCover; Riqueza de plantas; Diversidad de Shannon; Dominancia de plantas, % de cobertura del “helecho” y número de plantas > a los 2 m. tanto para la época seca como para la húmeda.

Figura 42 Diagramas de dispersión entre la riqueza de hexápodos y las características de las parcelas: a) LAIDev – E. Seca; b) LAIDev – E. Húmeda; c) GndCover – E. Seca; d) GndCover – E. Húmeda; e) Riqueza de Plantas – E. Seca; f) Riqueza de Plantas – E. Húmeda; g) Diversidad de Shannon de plantas – E. Seca; h) Diversidad de Shannon de plantas – E. Húmeda; i) Dominancia de plantas – E. Seca; j) Dominancia de plantas – E. Húmeda; K) % de Cobertura del “helecho” – E. Seca; l) % de Cobertura del “helecho” – E. Húmeda; ll) Número de ind. > 2 m. – E. Seca y m) Número de ind. > 2 m – E. Húmeda.

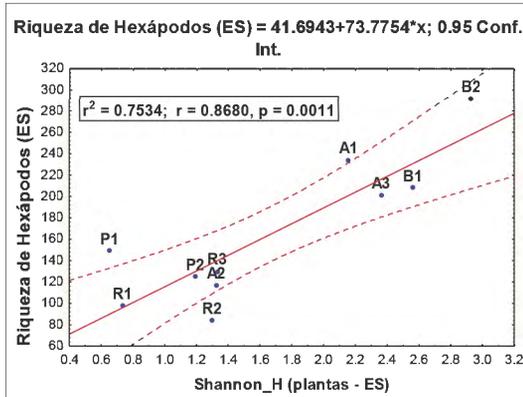




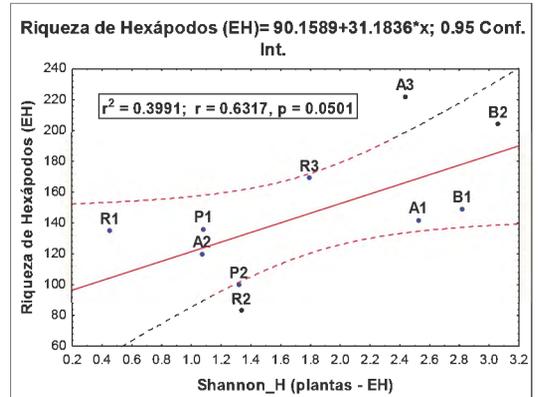
e)



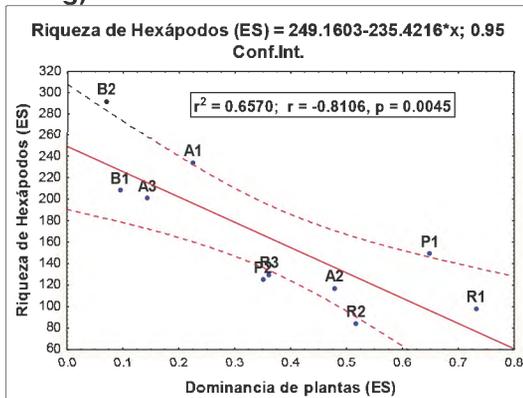
f)



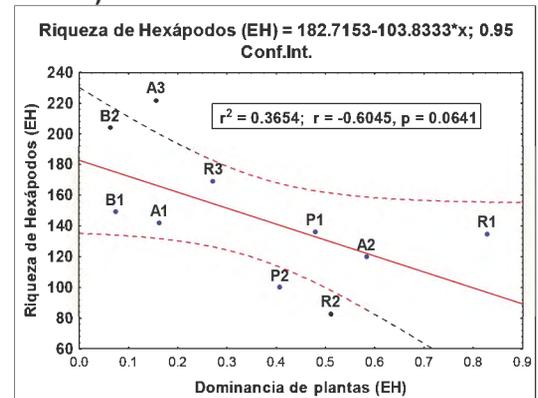
g)



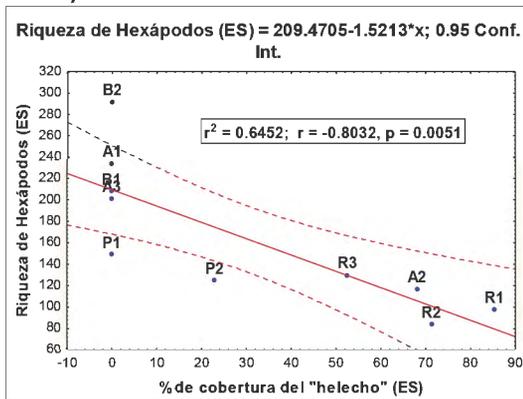
h)



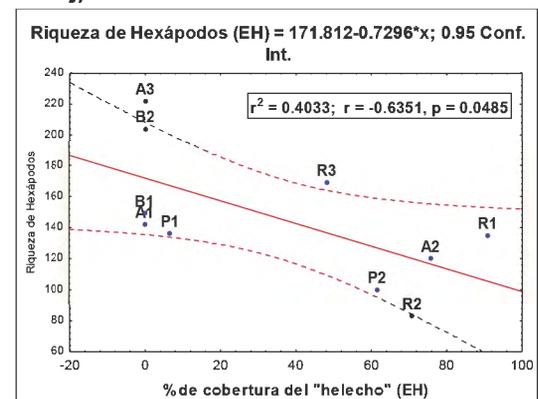
i)



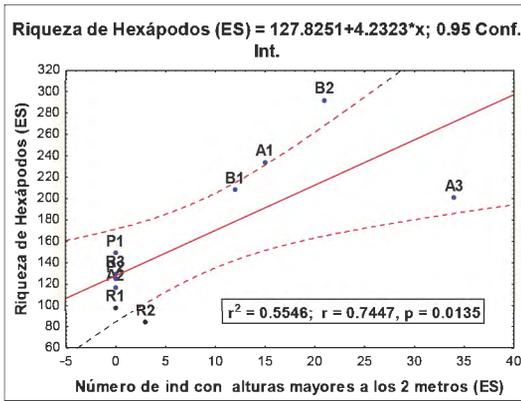
j)



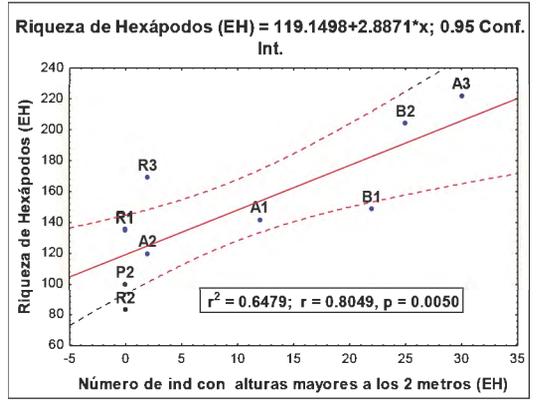
k)



l)

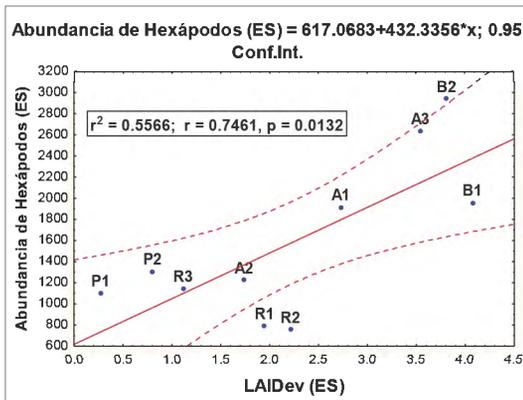


II)

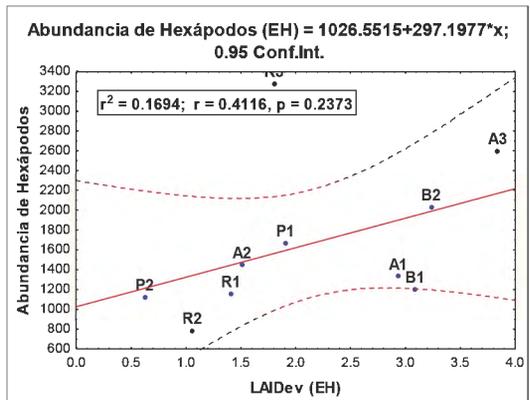


m)

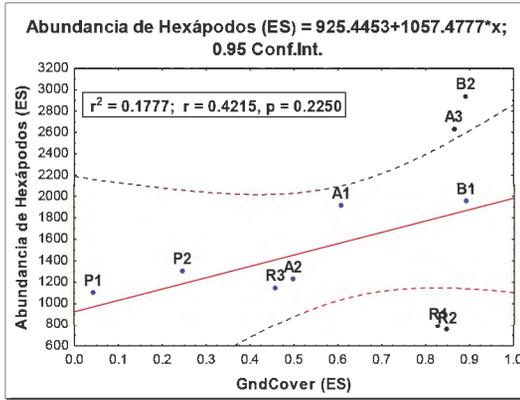
Figura 43 Diagramas de dispersión entre la abundancia de hexápodos y las características de las parcelas: a) LAIDev – E. Seca; b) LAIDev – E. Húmeda; c) GndCover – E. Seca; d) GndCover – E. Húmeda; e) Riqueza de Plantas – E. Seca; f) Riqueza de Plantas – E. Húmeda; g) Diversidad de Shannon de plantas – E. Seca; h) Diversidad de Shannon de plantas – E. Húmeda; i) Dominancia de plantas – E. Seca; j) Dominancia de plantas – E. Húmeda; k) % de Cobertura del “helecho” – E. Seca; l) % de Cobertura del “helecho” – E. Húmeda; II) Número de ind. > 2 m. – E. Seca y m) Número de ind. > 2 m – E. Húmeda.



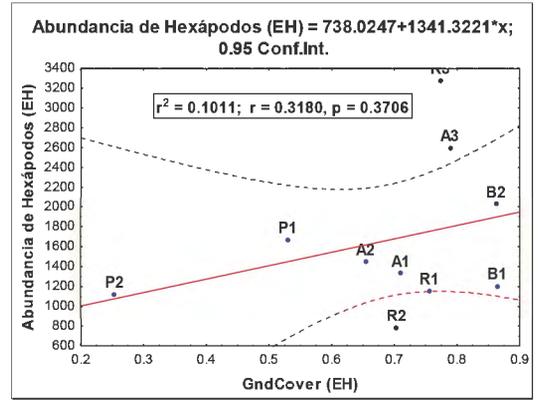
a)



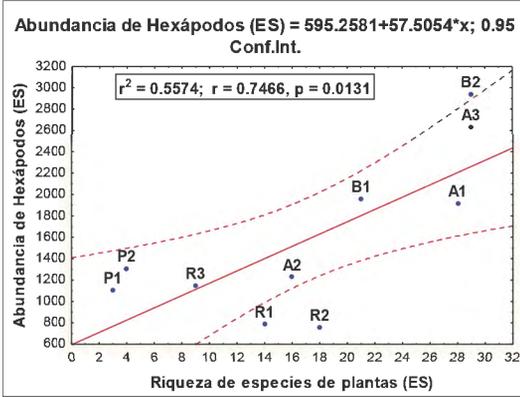
b)



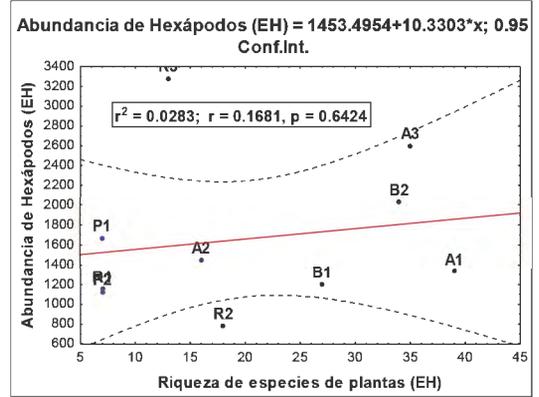
c)



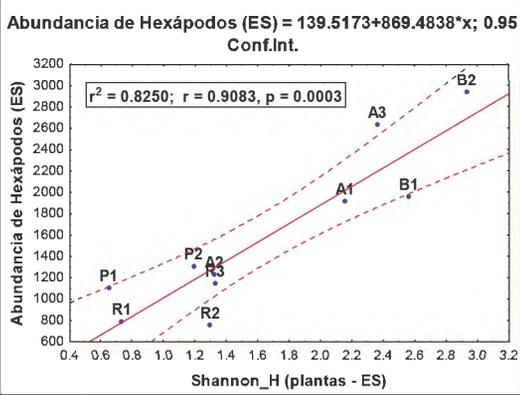
d)



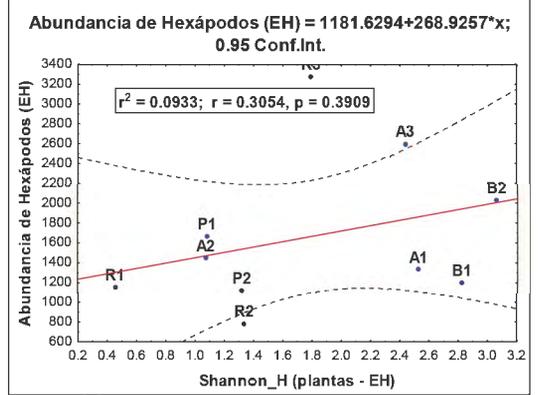
e)



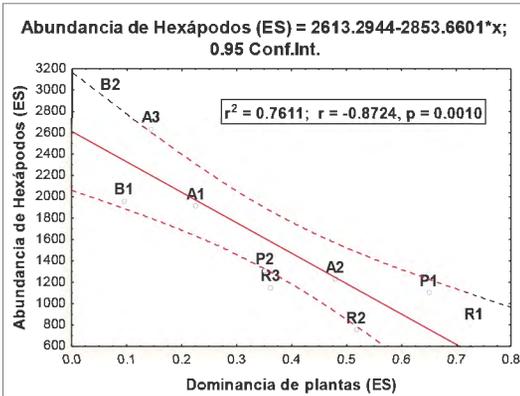
f)



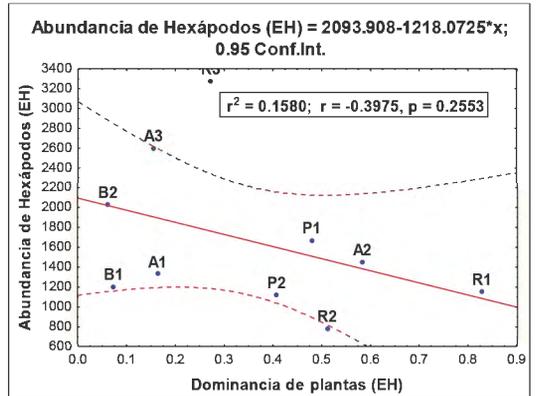
g)



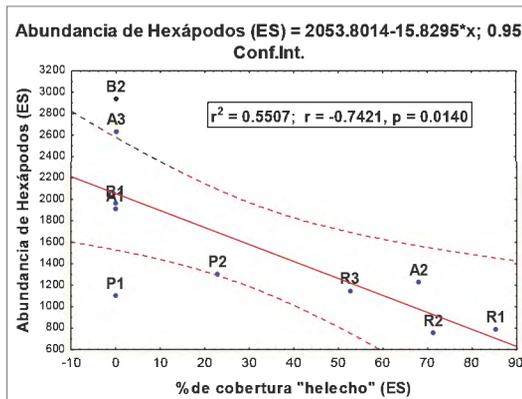
h)



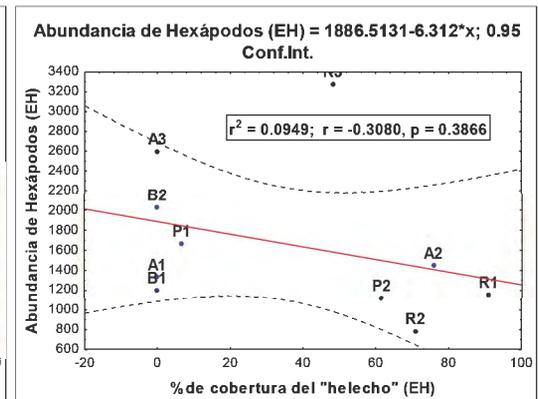
i)



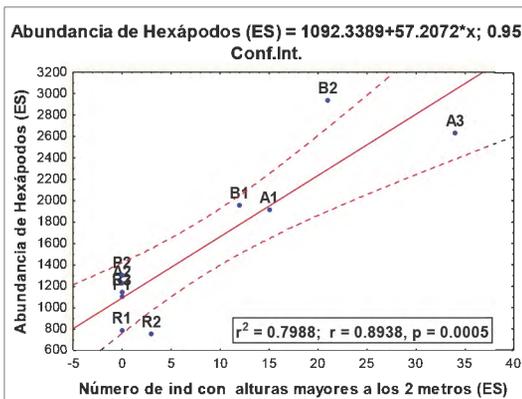
j)



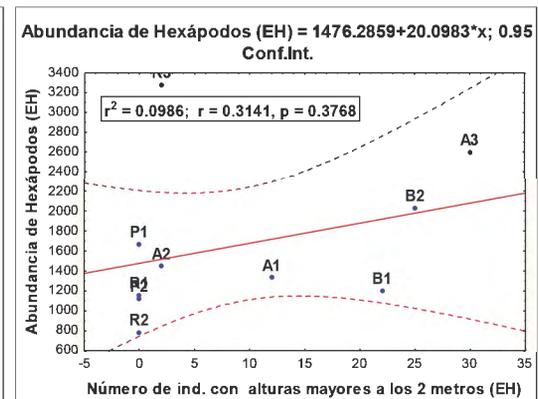
k)



l)



ll)



m)

La Tabla 28 es un resumen que muestra los coeficientes de determinación, de correlación y el nivel de significancia ($p > 0.05$) para estas relaciones. Las correlaciones significativas muestran el valor de "p" en negrita.

En época seca, tanto la riqueza como la abundancia de hexápodos presentaron correlaciones positivas significativas con el LAIDev, la riqueza de especies de plantas, el índice de Shannon y el número de individuos con alturas mayores a los 2 metros. En contraste, presentaron correlaciones negativas significativas con la dominancia de las plantas y el "% de cobertura del helecho". En la época húmeda, únicamente la riqueza presentó correlaciones positivas significativas, aunque sólo con el LAIDev, el índice de diversidad de Shannon y el número de individuos con alturas mayores a los 2 metros, además, sólo se correlacionó significativamente y de forma negativa con el "% de cobertura del helecho". La abundancia no presentó correlaciones significativas con alguna de las variables en época húmeda. Esto puede estar demostrando que los factores perturbadores de la época húmeda afectan primero a la abundancia antes que a

Tabla 28. Relación entre los hexápodos del suelo y las características de las parcelas.

CARACTERÍSTICAS DE LAS PARCELAS		HEXAPODOS			
		Epoca seca		Epoca húmeda	
		Riqueza	Abundancia	Riqueza	Abundancia
LAIDev	r ²	0.4588	0.5566	0.7186	0.1694
	r	0.6774	0.7461	0.8477	0.4116
	p	0.0314	0.0132	0.0019	0.2373
GndCover	r ²	0.0997	0.1777	0.3354	0.1011
	r	0.3157	0.4215	0.5791	0.3180
	p	0.3742	0.2250	0.0794	0.3706
Diversidad de Shannon de las plantas	r ²	0.7534	0.8250	0.3991	0.0933
	r	0.8680	0.9083	0.6317	0.3054
	p	0.0011	0.0003	0.0501	0.3909
Riqueza de especies de plantas	r ²	0.4758	0.5574	0.3466	0.0283
	r	0.6898	0.7466	0.5859	0.1681
	p	0.0273	0.0131	0.0751	0.6424
Nún.Ind.Alt>2m	r ²	0.5546	0.7988	0.6479	0.0986
	r	0.7447	0.8938	0.8049	0.3141
	p	0.0135	0.0005	0.0050	0.3768
Dominancia	r ²	0.6570	0.7611	0.3654	0.1580
	r	-0.8106	-0.8724	-0.6045	-0.3975
	p	0.0045	0.0010	0.0641	0.2553
% de Cobertura del Helecho	r ²	0.6452	0.5507	0.4033	0.0949
	r	-0.8032	-0.7421	-0.6351	-0.3080
	p	0.0052	0.0140	0.0485	0.3866

la riqueza de especies. Similarmente, el GndCover no presentó correlaciones significativas con ninguna de las dos variables en ambas épocas. Esto se debe a que tanto las parcelas del grupo EA1 como las del grupo EA2 tuvieron valores de GndCover similares, imposibilitando así, su separación. Los diagramas de dispersión de las Figuras 42 y 43 muestran también a las parcelas con una tendencia a agruparse en EA1 y EA2, tal como se agruparon en la caracterización de las parcelas.

En resumen, las parcelas del grupo EA1, los bosques B1 y B2 y las de agroforestaría, A1 y A3, de 15 y 30 años de edad, respectivamente, caracterizadas por su

alta riqueza de especies de plantas, altos valores de diversidad de Shannon, baja dominancia de especies de plantas, alto número de individuos con alturas mayores a los 2 metros y con doseles, los cuales exhibieron altos valores de GrdCover y LAIDev, presentaron también las más altas riquezas y abundancias de hexápodos, además de distribuciones de abundancias equitativas en la mayoría de los casos. En cambio, las parcelas del grupo EA2, caracterizadas por tener especies de plantas altamente dominantes y altos porcentajes de cobertura del *Pteridium* sp 1 presentaron las más bajas riquezas y abundancias de hexápodos, además de distribuciones de abundancias marcadas y compartidas, generalmente. El primer grupo, presenta las características de un bosque maduro y el segundo, el de un bosque joven o en estadios sucesionales tempranos (Holling, 2001; Guariguata & Ostertag, 2002; Resilience Alliance, 2009). Sin embargo, como se verá más adelante, es muy probable que ambos grupos no se encuentren en la misma trayectoria sucesional.

Generalmente, el éxito de los proyectos de restauración es evaluado basándose en la recuperación de la cobertura vegetal, porque supuestamente la recuperación de la fauna y los procesos ecológicos vendrán luego de su establecimiento (Ruiz-Jaen & Aide, 2005). Esta asunción se basa en parte en la “hipótesis de la heterogeneidad del hábitat” (Tews *et al.*, 2004), el cual asume que los hábitats estructuralmente complejos pueden proveer más nichos y formas diversas de explotar los recursos ambientales y de esa forma, incrementar la diversidad de especies. Aunque la mayoría de estudios han encontrado correlaciones positivas entre la diversidad de la fauna y la heterogeneidad del hábitat, se ha encontrado también el efecto contrario. Tews *et al.* (2004) revisaron 85 artículos sobre esta relación publicados entre 1960 y el 2003, y encontraron que el 85% de todos estos estudios mostraron una correlación positiva entre la diversidad de especies y la variable estructural medida. Los artrópodos fueron evaluados en el 39 % de las publicaciones y la mayoría presentó correlaciones positivas. Sin embargo, algunos estudios proveyeron evidencias para mostrar que el incremento en la heterogeneidad del hábitat puede también disminuir la diversidad de especies. El análisis de estos estudios los ayudó a concluir que los resultados pueden depender de los taxa estudiado, de la variable estructural medida y de la escala espacial estudiada.

Como en esta investigación, otros estudios en gradientes sucesionales en los bosques han encontrado una correlación positiva entre la diversidad de algunos grupos de hexápodos y la complejidad del hábitat o la heterogeneidad estructural. Por ejemplo, las evaluaciones de la diversidad de hormigas en Australia en cronosecuencias de sitios en restauración (Andersen & Sparling, 1997; Andersen *et al.*, 2003; Andersen & Majer,

2004). Barberena-Arias & Aide (2003) encontraron una correlación positiva significativa entre la edad del bosque y la diversidad de los insectos de hojarasca, pero la complejidad estructural fue medida indirectamente con la cantidad de hojarasca, la cual fue más abundante en los lugares más viejos que en los jóvenes. La cantidad de hojarasca también tuvo una correlación positiva con la edad del bosque y la diversidad de insectos. Sin embargo, algunos estudios no han encontrado relación entre la heterogeneidad del hábitat y la diversidad. Por ejemplo, Estrada & Fernández (1999), evaluaron la diversidad de hormigas en un gradiente sucesional del bosque nublado en Colombia y no encontraron diferencias estadísticas en la riqueza y la diversidad de especies entre los sitios de muestreo, aunque la composición taxonómica fue asociada con el estadio sucesional. De la misma manera, Smith-Pardo & Gonzales (2007), encontraron que a pesar de que el bosque colombiano que estudiaron tenía una alta diversidad y riqueza estructural, no presentó la mayor diversidad y riqueza de abejas, lo que les sugirió que no existe una relación directa entre la riqueza de abejas y la edad de la sucesión, aunque sus resultados tal como lo discuten pueden haber sido un efecto de sesgos en los métodos de captura.

Para lograr con éxito la restauración de los artrópodos, se deben tener en cuenta también otros factores que influyen en la colonización de las parcelas. Por ejemplo, en una sucesión secundaria en un bosque neotropical, el éxito de la colonización de las plantas en las primeras etapas, depende tanto de las semillas que se encuentran enterradas en el suelo ("banco de semillas") como de las dispersadas ("lluvia de semillas") (Guariguata & Kattan, 2002). El banco de semillas puede ser de gran importancia si el sitio fue utilizado con intensidad de baja a moderada, incluso si el sitio fue quemado, pero conforme aumenta la intensidad con que se ha utilizado el sitio, disminuye también las posibilidades de que un bosque se regenere a partir del banco de semillas. Por ejemplo, Aide & Cavalier (1994), señalan que en los pastizales más degradados de la Sierra Nevada de Santa Marta, en Colombia, el potencial de regeneración del bosque a partir del banco de semillas es mínimo debido a las quemaduras repetidas del sitio. Con la lluvia de semillas, la colonización de un sitio será muy difícil si el sitio se encuentra muy distante de una fuente. En Colombia, Aide & Cavalier (1994), detectaron una dispersión de semillas prácticamente nula en pastizales localizados a tan sólo 20 m del bosque más cercano. De forma similar, Holl (1999), concluyó que el factor que más limitaba la colonización en un pastizal abandonado en Costa Rica era el bajo número de semillas que lograba llegar al pastizal y no una germinación baja o un sustrato inadecuado. Es un ejemplo que resalta la enorme importancia de los animales que dispersan las semillas.

Tal como ocurre con las plantas, la distancia entre la parcela y la fuente de diversidad es un factor importante para la colonización de hexápodos. Aun si el hábitat de una parcela restaurada fuera el apropiado, la distancia a la fuente podría limitar la probabilidad de ser colonizada por los hexápodos que dependen del bosque (MacArthur & Wilson, 1963). Efectivamente, estudios que han evaluado el éxito de la restauración con hexápodos han encontrado que los sitios más cercanos recuperan más rápidamente la riqueza, la diversidad y la composición de especies que los sitios más alejados (Andersen, 1993; Andersen et al., 2004; Grimbacher & Catterall, 2007). En este estudio, los análisis de correlación de la época seca de la riqueza, la abundancia y la diversidad de Shannon de hexápodos en las parcelas en la quebrada del río Tabaconas (Figuras 40 a – f) con la distancia del bosque B1 mostraron correlaciones negativas significativas, lo cual significa que los sitios más cercanos al bosque tienen las más altas riquezas y abundancias. Mientras que en la zona del Carmen las variables biológicas no mostraron correlaciones significativas con la distancia en ninguno de los casos (Figuras 41 a – f). En el primer caso, la parcela más cercana al bosque era la parcela de Agroforestaría A1, la cual tenía características muy similares al bosque, las parcelas más lejanas eran las que estaban dominadas por el *Pteridium* sp 1. En el segundo caso, las parcelas R3 y A3 estaban, aproximadamente, a la misma distancia del bosque, sólo que R3 estaba dominada por el *Pteridium* sp 1, mientras que A3 no. Este resultado está indicando que al menos en este caso, las características del hábitat son más importantes que la distancia, conclusión que también fue hallada al analizar la similitud en la composición de morfoespecies entre las parcelas (Capítulo 4.2.6).

Aquí resalta otro factor importante, el rol del *Pteridium* sp 1, una especie de planta altamente oportunista. Pues, al parecer, aunque la parcela con *Pteridium* esté adyacente al bosque, según los resultados y la información encontrada, ésta no permitirá la recuperación del bosque ni la recolonización de las especies de hexápodos dependientes del bosque. Aunque, no se sabe si *Pteridium* sp 1 es la especie *Pteridium aquilinum*, tiene características ecológicas muy similares. Como ya se había visto anteriormente, el *Pteridium aquilinum* es un ejemplo de una especie de planta que puede detener la sucesión del bosque. Debido a su crecimiento clonal, alta tasa de crecimiento, alta longevidad y alta resiliencia, este helecho puede construir una red extensa de rizomas y una densa cobertura de hojas frondosas que pueden dominar la vegetación del suelo por décadas y hasta por siglos. La población de estos helechos puede competir efectivamente por agua y nutrientes y reducir el crecimiento de los árboles que formaran dosel. Asimismo, puede producir una cantidad masiva de hojarasca por año, altamente resistente a la descomposición, por lo que esta se acumula y forma capas gruesas que

crean una barrera física que provoca un efecto negativo marcado sobre otras especies de plantas ya que las condiciones de luz y de espacio para la germinación de sus semillas disminuyen (Ouden, 2000 y referencias dentro). La dominancia de este helecho en grandes escalas es frecuentemente, un resultado de las perturbaciones humanas, tales como la deforestación y la quema continuada (Ouden, 2000; Heike, 2009). Algunos estudios han sugerido que las esporas del *Pteridium* se favorecen del fuego, pero aún no es clara esta relación (Ouden, 2000). Por ejemplo, en Perú, tanto Tabaconas como en la Cuenca del Alto Mayo (San Martín y Rioja), en Oxapampa y en el Huallaga, las zonas que fueron deforestadas y quemadas, y después de su uso abandonadas, se cubrieron rápidamente por una capa densa de *Pteridium* sp (PROAMAZONIA, 2003; Zimmermann & Horna, 2003, Pantoja, 2007)

En este estudio se ha demostrado, que la dominancia del *Pteridium* sp. 1 en las parcelas ha alterado la riqueza, la abundancia, la diversidad de Shannon y la composición de morfoespecies de la comunidad de hexápodos de suelo. Resultados similares han sido encontrados por Gratton & Denno (2005), quienes evaluaron la restauración de los artrópodos después de la remoción de una planta invasora que había alterado la composición y la estructura trófica cambiando la abundancia de los grupos tróficos. Andersen (1993), evaluó el éxito de la restauración en una mina de Uranio en Australia tropical con la diversidad de hormigas y concluyó que los sitios revegetados que estuvieron dominados por Acacias que limitan la tasa de restauración.

El dosel en el bosque parece ser una estructura clave no sólo para la comunidad de insectos sino también para mantener controlado al *Pteridium* sp 1. Heike (2009), sugirió que la forma más exitosa de control cultural contra el *Pteridium aquilinum* es bajo la sombra ya que es difícil desenterrar los rizomas. En esta evaluación no se encontró *Pteridium* sp 1 dentro de los bosques, pero Ouden (2000), que estudió las poblaciones de *P. aquilinum* en Holanda encontró especímenes de forma natural bajo el dosel del bosque. Así, considerando que las condiciones ambientales bajo un dosel son diferentes que en los lugares abiertos (en términos de radiación, disponibilidad del agua, temperatura, etc.), llevó a cabo un experimento para saber cómo la luz bajo el dosel afecta la productividad del *P. aquilinum* y encontró que este helecho está bien adaptado a crecer bajo el dosel del bosque debido a su alta plasticidad en la morfología de sus hojas, pero cuando los niveles de luz disminuyen aun más, este helecho se hace vulnerable a las enfermedades, probablemente, como resultado de la alta humedad en el aire y la baja lignificación en el tejido de sus hojas. De aquí, lo importante que es el dosel del bosque.

4.2.8 Clasificación trófica de los hexápodos del suelo

Todas las parcelas presentaron las seis categorías tróficas, pero en diferentes proporciones. En general, las que mostraron las mayores riquezas de morfoespecies fueron: los saprófagos, los predadores y los parasitoides seguidos de los fitófagos, los omnívoros y por último, los micetófagos (Figura 44 y 45). En abundancia, los saprófagos superaron a todas las demás categorías en todas las parcelas y los micetófagos, a excepción de B1 y B2, no sólo tuvieron las más bajas riquezas sino también las más bajas abundancias (Figura 46 y 47).

Figura 44. Distribución de la riqueza de morfoespecies por categoría trófica en época seca.

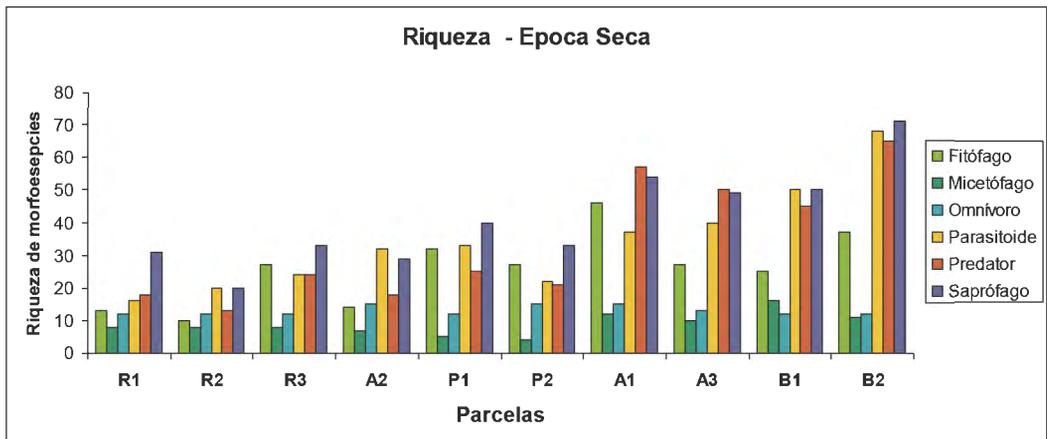
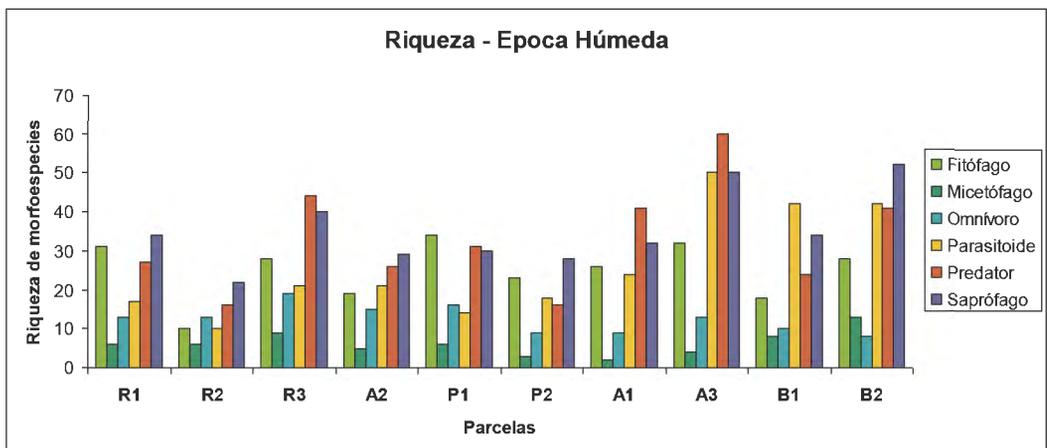


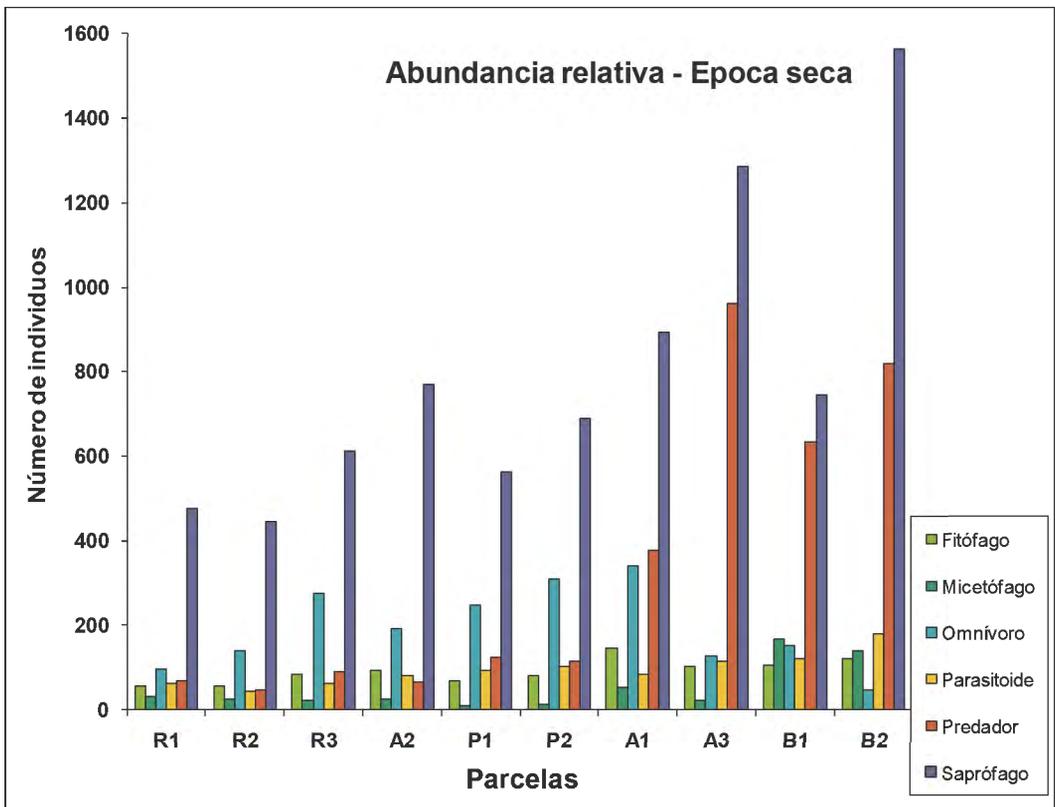
Figura 45. Distribución de la riqueza de morfoespecies por categoría trófica en época húmeda.



Al parecer, la riqueza de morfoespecies y en especial, la abundancia relativa de las categorías tróficas muestran diferencias entre las parcelas del grupo EA1 (B1, B2, A1 y A3) y las del grupo EA2 (R1, R2, R3, A2, P1 y P2). No se observan diferencias muy notorias entre las parcelas del grupo EA2A y EA2B. En época seca, las cuatro parcelas del grupo EA1 mostraron las más altas riquezas de morfoespecies de saprófagos, predadores y parasitoides, mientras que en las parcelas del grupo EA2, casi todas las categorías tróficas presentaron las riquezas más bajas. En la época húmeda, sólo las parcelas B2, A1 y hasta R3 mostraron las más altas riquezas de morfoespecies.

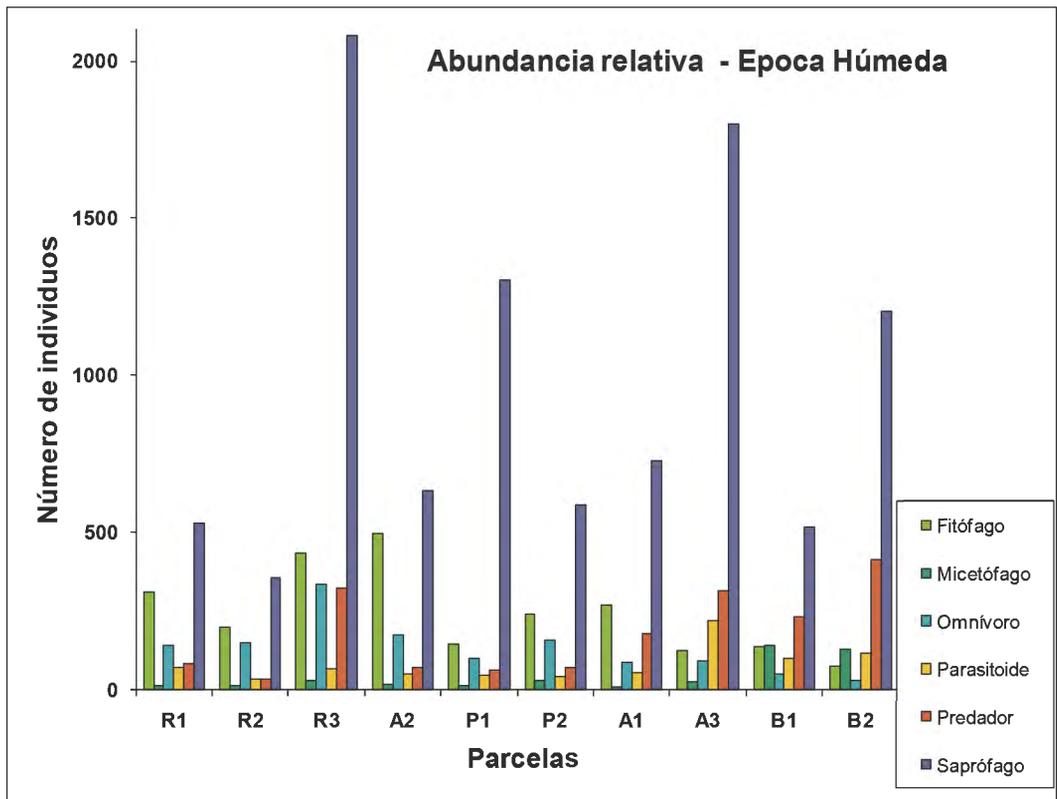
En cuanto a la abundancia relativa de las categorías en cada parcela, se observa que en época seca los saprófagos se muestran más abundantes en todas las parcelas del grupo EA1, pero en la húmeda, se muestran más abundantes en casi todas las parcelas de la zona del Carmen, es decir en R3, P1, A3 y B2.

Figura 46. Distribución del número de individuos o abundancia relativa por categoría trófica en época seca.



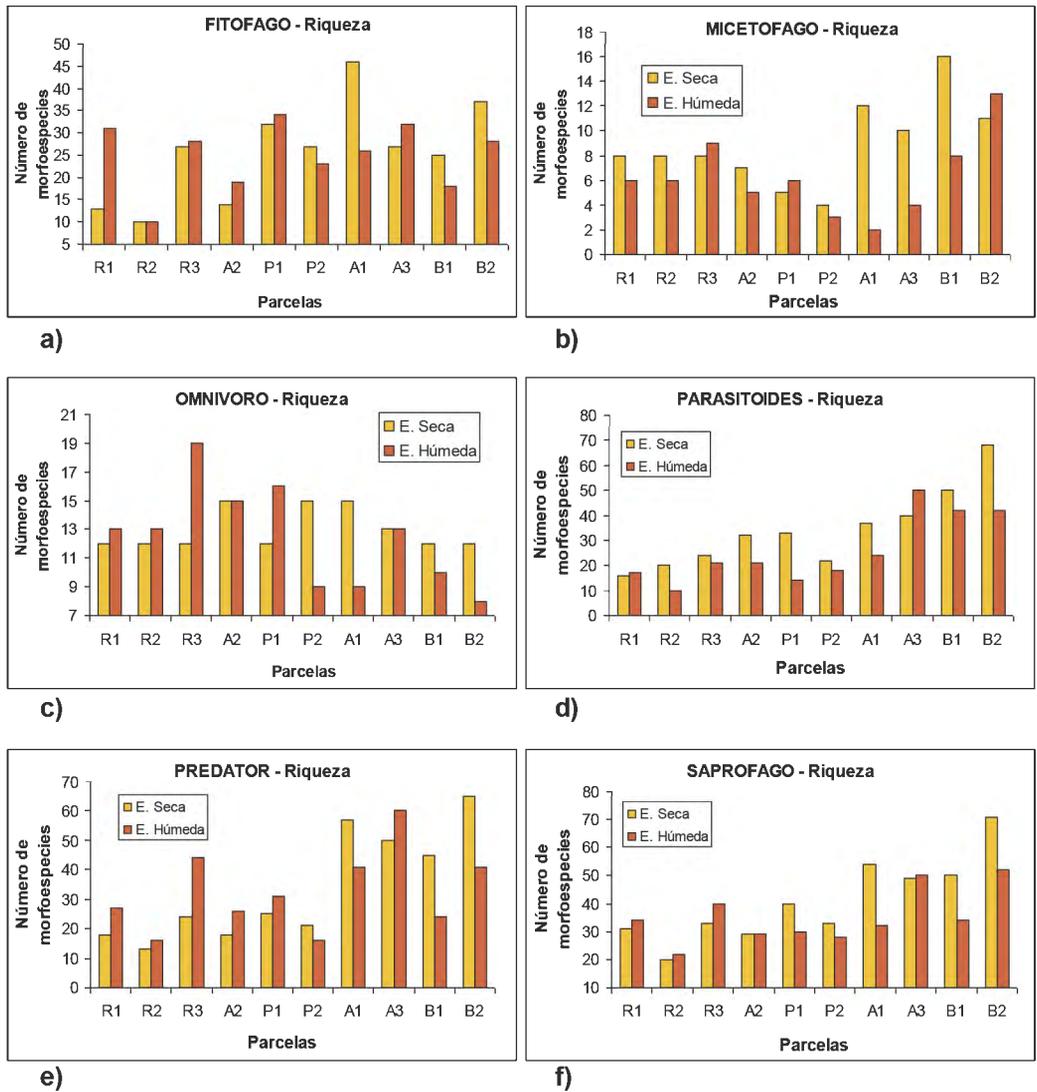
Los predadores, en época seca, se muestran considerablemente más abundantes en las parcelas del grupo EA1 que en las parcelas del grupo EA2. En época húmeda, estos disminuyeron su abundancia en casi un 50% pero se siguen mostrando abundantes en las parcelas de este grupo y en la parcela R3. Los micetófitos se presentan altamente abundantes sólo en las parcelas B1 y B2, tanto en época seca como en la húmeda. Ni los omnívoros ni los fitófagos muestran fuertes diferencias entre los grupos en época seca, pero en la húmeda estos se notan más abundantes en las parcelas de los grupos EA2A y EA2B. En ambas épocas, los parasitoides se muestran más abundantes en las parcelas del grupo EA1.

Figura 47. Distribución del número de individuos o abundancia relativa por categoría trófica en época húmeda.



Patrones más claros se pueden observar analizando a cada categoría por separado. Las Figuras 48 a – f comparan la riqueza de morfoespecies de cada categoría trófica y en cada parcela.

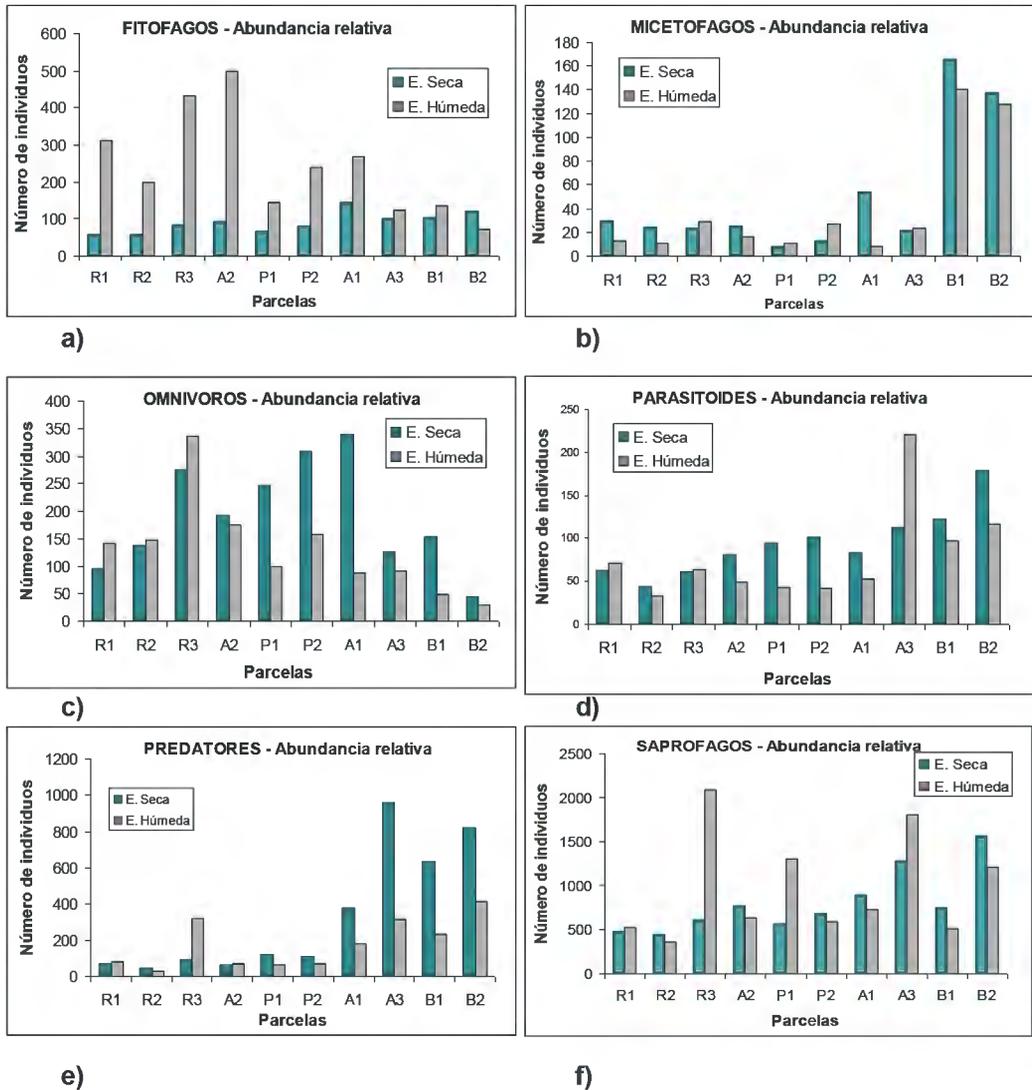
Figura 48. Riqueza de morfoespecies en cada parcela, comparando la época seca con la húmeda en cada categoría trófica: a) Fitófagos; b) Micetófagos; c) Omnívoros; d) Parasitoides; e) Predadores y f) Saprófagos.



En época seca, en general, la riqueza de fitófagos no muestra un patrón muy claro, pero las más altas riquezas se muestran en las parcelas del grupo EA1, en A1 y B2 y las más bajas, en las parcelas del grupo EA2B, en R1 (ES), R2 y A2 de ambas épocas (Figura 48 a). En época seca, las parcelas que presentan las más altas riquezas de morfoespecies de micetófagos son del grupo EA1, les siguen las parcelas del grupo EA2B y por último, las del grupo EA2A. En época húmeda, este patrón desaparece, excepto en las parcelas B1 y B2 (Figura 48 b). Los omnívoros no presentaron patrones muy claros en ambas épocas (Figura 48 c). Los parasitoides, los predadores y los saprófagos, en época seca, se presentaron con las más altas riquezas de morfoespecies

en las parcelas del grupo EA1, lográndose diferenciar notoriamente de los demás grupos, pero en la húmeda, el patrón desaparece, aunque los parasitoides se mantienen con altas riquezas en este grupo de parcelas (Figuras 48 d, e y f).

Figura 49. Abundancia relativa en cada parcela, comparando la época seca con la húmeda y en cada categoría trófica: a) Fitófagos; b) Micetófagos; c) Omnívoros; d) Parasitoides; e) Predadores y f) Saprófagos.



Las abundancias relativas de las diferentes categorías taxonómicas en cada parcela y para ambas épocas se presentan en las Figuras 49 a- f y la distribución de abundancias de las 20 primeras morfoespecies más abundantes por cada categoría

trófica, agrupadas en EA1, EA2A y EA2B, se muestran en el Anexo 4. La abundancia presentó patrones más claros. En época seca, la abundancia de los fitófagos no mostró diferencias entre los grupos, pero en la húmeda se presentan especialmente más abundantes en las parcelas del grupo EA2B, seguida de las parcelas de EA2A (Figura 49 a). El principal responsable de esta diferenciación del grupo EA2B es la morfoespecie *Sminthuridae* sp 2, que de sólo 29 individuos en época seca creció a 1132 en época húmeda (Grupo EA2B – Anexo 4). En EA1 y EA2A, sólo se presentó notoriamente en época húmeda (con 243 y 199 individuos, respectivamente). Esto podría estar indicando que esta morfoespecie puede tener preferencia por estos tipos de hábitats que están dominados por el *Pteridium* sp 1. Wlinterbourn (1987), también encontró a *Smithuridae* como uno de los que dominaron la comunidad de artrópodos de una población de *Pteridium aquilinum*. Los fitófagos requieren estructuras vegetales vivas que generalmente se encuentran en abundancia en los estratos superiores del bosque. El incremento de su abundancia en época húmeda puede deberse al incremento de la biomasa vegetal como resultados de las lluvias y a la baja población de predadores en las parcelas del grupo EA2B (Figura 49 e).

Los micetófagos fueron altamente abundantes en B1 y B2, tanto para época seca como para la húmeda (Figura 49 b). Esta alta abundancia de micetófagos en ambas épocas se debió principalmente a *Leiodidae* sp 1 (Grupo EA1 – Anexo 4), el cual se presentó en las 4 parcelas del grupo pero con altas abundancias en B1 y B2. No se manifestó en los otros grupos de parcelas. La presencia de esta morfoespecie en EA1, y particularmente en B1 y B2, parece indicar cierta dependencia a algún tipo de hongo que únicamente se encuentra en este tipo de hábitat.

Los omnívoros no presentaron patrones muy claros otra vez, pero al parecer, en época húmeda fueron menos abundantes en las parcelas del grupo EA1 (Figura 49 c). En general, las morfoespecies que dominaron esta categoría en todos los grupos de parcelas fueron hormigas, pero en EA2 se presentaron además morfoespecies de la familia *Gryllidae* (Orthoptera).

En época seca, los parasitoides se presentaron muy abundantes en tres de las parcelas del grupo EA1: A3, B1 y B2 pero en la húmeda sólo en la A3 la abundancia aumentó a casi el doble (Figura 49 d). Probablemente, esto se deba al aumento en la riqueza de morfoespecies más que a la abundancia de cada una (Figura 48 d). Casi todos los parasitoides estuvieron conformados por microavispa (Anexo 4).

Los predadores fueron marcadamente abundantes en el grupo EA1 en época seca, pues sólo en estas parcelas se presentaron con altas abundancias. En época húmeda, las abundancias en casi todas las parcelas disminuyeron, pero aun así las parcelas en EA1 permanecieron siendo las más abundantes. Una excepción fue R3, que aumento a más del doble su población (Figura 49 e). La alta abundancia de predadores en las parcelas del grupo EA1 se debió principalmente a las morfoespecies de la familia Staphylinidae (Coleoptera), mientras que en los otros grupos de parcelas, además de Staphylinidae se presentaron también hormigas de los géneros *Pachycondyla* y *Labidus* (Formicidae, Hymenoptera) entre los más abundantes. La alta abundancia de Staphylinidae en este grupo puede estar indicando una condición particular que sólo se da en este tipo de hábitat, como por ejemplo, la alta cantidad de presas o la protección del dosel. Un caso interesante fue el de *Pseudoxyeila immaculata* (Cicindelinae, Carabidae, Coleoptera), uno de los predadores más grandes, que sólo ha sido registrado en Perú y Bolivia (Cassola & Pearson, 2001). Apareció en la época húmeda y en altas abundancias en las parcelas del grupo EA2. Las larvas de este género viven en nidos casi verticales de arcilla a lo largo de las carreteras, de laderas y en zonas abiertas con hierbas, usualmente con poca o nada de vegetación (Pearson & Vogler, 2001). En Tabaconas, los adultos sólo fueron vistos en áreas abiertas, tal como fue registrado para uno sus congéneres *P. tarsalis* (Shepard *et al.*, 2008).

Los saprófagos fueron la categoría trófica más dominante de todas, pues llegaron a superar los 2000 individuos en una de las parcelas. En época seca, se presentaron más abundantes en las parcelas del grupo EA1, en la época húmeda en tres parcelas: R3, P1 y A3 aumentaron su abundancia y en todas las demás, disminuyeron ligeramente (Figura 49 f). Phoridae sp 1 (Diptera) fue una de las morfoespecies que más contribuyó a la abundancia de los saprófagos, especialmente en las parcelas del grupo EA2. Los colémbolos (Collembola) también estuvieron entre los más abundantes. La dominancia de los saprófagos en general, puede estar relacionada a la abundante materia vegetal en descomposición que está presente en el suelo.

La importancia de evaluar las comunidades en términos de grupos funcionales o tróficos, se debe a que en general, provee más estabilidad y predecibilidad que cuando es visto en términos de composición de especies (De Leo & Levin, 1997). La composición de especies es una variable rápida, en cambio, la composición trófica es una variable con una tasa de cambio lenta (Carpenter & Turner, 2001). Esto es debido a la redundancia y compensación funcional, es decir, una especie con la misma función puede reemplazar a otra que se extingue dentro de un grupo funcional. Asimismo, cada especie puede

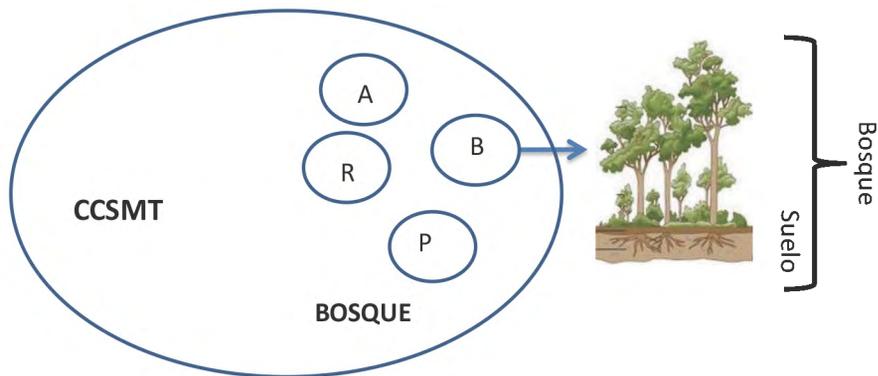
responder de diferente manera a las perturbaciones (“seguro biológico”). Por lo tanto, si la diversidad dentro de cada grupo funcional disminuye, el reemplazo de especies con la misma función será limitado, y esto puede debilitar la habilidad del sistema para recuperarse y adaptarse a cambios catastróficos a largo plazo. Por lo tanto, la resiliencia es generada por la diversidad dentro de cada grupo funcional. Muchos estudios han demostrado que los sistemas más ricos en especies son más estables (en términos de la resiliencia) que los sistemas pobres en especies (De Leo & Levin, 1997). Por ejemplo, Tilman & Downing (1994), mostraron que los pastizales ricos en especies fueron más resistentes a la sequía que los más pobres y Frank & MacNaughton (1991) demostraron que los pastizales más diversos se recuperaron más rápido después de una sequía que los menos diversos. Resultados similares se pueden encontrar en Sánchez (1992); Peterson *et al.* (1998) y referencias dentro. Así, bajo este contexto, los resultados en este estudio indican que los saprófagos, los parasitoides, los predadores y los micetófagos de las parcelas del grupo EA1 son más resilientes que las del grupo EA2, debido a la alta riqueza y abundancia de morfoespecies que cumplen la misma función.

Si un ecosistema restaurado se ha de mantener por sí solo, todos los grupos funcionales de especies deber estar representados. La redundancia de especies, es decir, la presencia de múltiples especies que desempeñan un papel similar en la dinámica del ecosistema en una escala y a través de escalas, provee la seguridad de que se mantendrá su integridad en respuesta al estrés, a las perturbaciones o a otros cambios ambientales (Folke, 2006).

4.3 ANÁLISIS DE LA RESILIENCIA EN LAS PARCELAS

Para analizar la resiliencia, se recurrieron a los dos modelos conceptuales propuestos por Holling (Capítulo 2.2.1). El análisis es cualitativo, sólo se consultaron los resultados de esta investigación y la información bibliográfica recopilada. Primero se definió la escala objetivo, para lo cual se definieron los límites de cada sistema. La comunidad de hexápodos del suelo es un subsistema anidado dentro de otro sistema aún más grande que sería todo el hábitat que los alberga en cada parcela, el cual incluye toda la estructura y diversidad vegetal. Cada parcela es también un subsistema que a la vez está anidado en uno más grande, un SES, la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas (Figura 50). Todo este conjunto de sistemas anidados en diferentes escalas que interactúan entre sí, forman una Panarquía.

Figura 50. Parte de la estructura Panárquica: Las parcelas de agroforestaría (A), de reforestación (R), de pastoreo (P) y parte del bosque, se encuentran dentro de la comunidad campesina san miguel de Tabaconas (CCSMT).

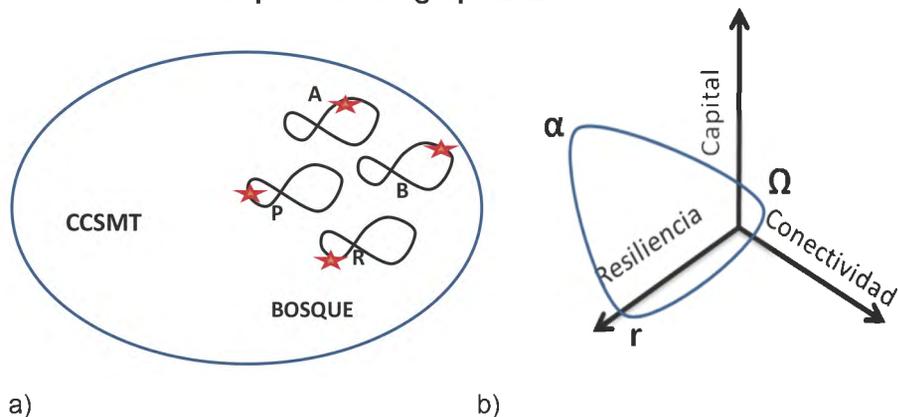


Cada subsistema se permite operar a su propio paso, los que están en escalas espacio temporales más grandes son más lentos y los que están en escalas más pequeñas son más rápidos. Las conexiones a través de estas escalas son muy importantes, ya que determinan la sostenibilidad del sistema en la escala objetivo (Holling, 2001; Holling, 2004; Resilience Alliance, 2009). Como se ha podido demostrar, la comunidad de hexápodos del suelo, depende de las características de su hábitat. Es un subsistema protegido por el sistema más grande. Si este cambia, la comunidad de hexápodos también se alterará.

Entonces, primero se enfocó el análisis de la resiliencia en el sistema “parcela” y se tomó como punto de partida el sistema de referencia que se usó como objetivo en la restauración, los bosques. Estos son sistemas naturales que generan un amplio y rico flujo de bienes y servicios a la comunidad. El bosque, normalmente, como el SCA que es, se desarrolla siguiendo ciclos adaptativos (Figura 51) y tal como se encontró en Tabaconas podría haber estado en una fase “r” – “K” o simplemente “K”. En esta fase el sistema se caracteriza por tener un alto potencial (alta riqueza de especies), alta conectividad (redes ecológicas complejas) y baja resiliencia o alta vulnerabilidad. La baja resiliencia del bosque, hace que el sistema cambie de fase después de una perturbación. Estas pueden ser naturales como las caídas de los árboles, los cuales pueden formar claros o como la deforestación provocada por la comunidad. Estas perturbaciones desencadenan su cambio de “K” a “Ω”. En la fase de colapso “Ω”, llamada también fase de “destrucción creativa”, el potencial es bajo debido a que el capital se destruye, la resiliencia se desestabiliza muy rápidamente, la conectividad disminuye, se rompen redes

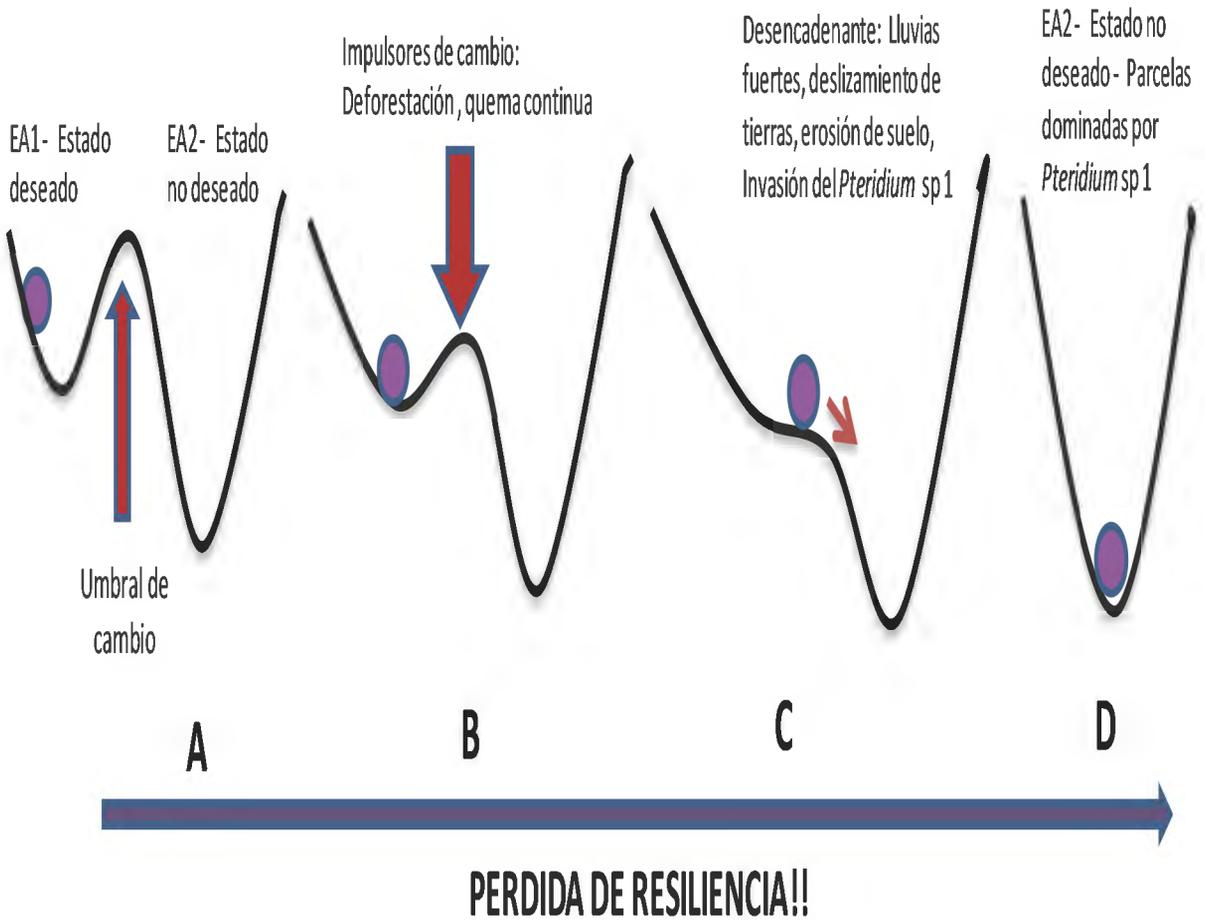
y el sistema puede presentar un comportamiento caótico (ejemplo: cuando es deforestado y luego quemado). De aquí el sistema puede tomar dos caminos, si el sistema es abandonado inmediatamente y la perturbación es de baja intensidad, probablemente, el bosque se recuperará, retomando otra vez un proceso sucesional en un ciclo adaptativo, nunca volverá a ser el mismo, pero probablemente llegue a tener las mismas funciones que presentaba anteriormente. No obstante, si las perturbaciones, son más intensas, es decir, cuando después de la deforestación vienen las continuas quemadas, el sistema tiene la alta probabilidad de perder el “banco de semillas” natural. Así, cuando el sistema es abandonado y pasa a una fase de reorganización “ α ” en donde el sistema se reestructura, este sistema, probablemente, sin un banco de semillas grande, estará predispuesto a las invasiones externas, o a especies oportunistas como el *Pteridium* sp 1. Esta es la fase que determina el futuro del siguiente ciclo y en el cual, dependiendo de la intensidad de la perturbación, el sistema podría cambiar a otra “cuenca de atracción” o a otro “estado alternativo”.

Figura 51. a) Cada parcela se desarrolla siguiendo un ciclo adaptativo. b) Ciclo adaptativo anormal de las parcelas del grupo EA2



La Figura 52, muestra el segundo modelo conceptual de Holling. En la Figura 52A, se tiene al sistema dentro de una “cuenca de atracción” o en un “estado estable alternativo”, que en este caso sería el “Estado alternativo 1” (EA1), el cual genera múltiples servicios para la comunidad. La deforestación y las continuas quemadas degradan la resiliencia del EA1, disminuyendo los “umbrales de cambio” (Figura 52B), lo que hace que el sistema se haga vulnerable a perturbaciones como lluvias fuertes, deslizamientos de tierras y a la invasión de especies tan oportunistas como el *Pteridium* sp 1 (Figura 52C). El sistema, al perder totalmente su resiliencia entra a otra “cuenca de atracción” o estado alternativo, el

Figura 52. Dinámica de cambio de estado



“Estado Alternativo 2”, caracterizado por la alta dominancia del *Pteridium* sp1 (Figura 52D). Las características del *Pteridium* sp 1 hacen al EA2 indeseable (según conversaciones con la gente de la zona) y altamente resiliente (representado en la Figura 52 como una cuenca muy profunda). La dificultad de salir de este estado indeseable hace que este sea un caso en el que no se quiere resiliencia. La alta resiliencia de las poblaciones de *Pteridium* sp 1 se debe a que tienen una alta diversidad de respuestas frente a las perturbaciones (Ouden, 2000). Las parcelas con alta dominancia de este helecho generan un escaso flujo de servicios, a la comunidad se le hace difícil cultivar en estos terrenos y la producción ha disminuido (AMPA-WWF, 2008) y como ya se ha visto, es muy probable que sea una especie de planta que detenga la sucesión del bosque. En contraste, EA1 genera un alto flujo de servicios en muchas escalas. Por ejemplo, la sombra del dosel ayuda al desarrollo del café, principal actividad económica de la comunidad. Al mismo tiempo, la alta abundancia y riqueza de predadores y parasitoides pueden ayudar a controlar plagas potenciales para los cultivos (Tabla 29).

Tabla 29. Características de cada estado alternativo.

Variables	ESTADO ALTERNATIVO 1	ESTADO ALTERNATIVO 2	
	Parcelas: B1, B2, A1 y A3	EA2A P1 y P2	EA2B R1, R2, R3 y A2
<i>Pteridium</i> sp. 1	NO	Hábitats dominados por pasto con poco de <i>Pteridium</i> sp. 1 aun	SI - Alta dominancia de <i>Pteridium</i> sp. 1
Riqueza de especies de plantas	ALTA	BAJA	BAJA
Diversidad de plantas	ALTA	BAJA	BAJA
Cobertura boscosa o Dosel (Núm. Ind. > 2 m.)	SI	NO	NO
Café	SI (A1 y A3) / NO (B1 y B3)	NO	NO
Suelo cubierto	SI	NO (en ES) - SI (en EH), pero no como en el bosque	MAS O MENOS, no como en el bosque
pH del Suelo	Ácidos / A1 y A3 moderadamente ácidos por la influencia del manejo de la comunidad	Moderadamente ácidos pero por la influencia del ganado	Fuertemente ácidos
Riqueza, abundancia y diversidad de Shannon de hexápodos	ALTA	BAJA	BAJA
Grupos tróficos de hexápodos	Todos los grupos presentes Alta abundancia y riqueza de micetófagos, saprófagos, predadores y parasitoides	Todos los grupos presentes Alta abundancia de fitófagos	

El *Pteridium* sp 1, es por lo tanto, una especie que cumple un rol importante en el funcionamiento de estos sistemas. Se comporta como una especie clave (“Keystone

specie”), ya que tiene biomasa dominante y regula la diversidad de especies en los otros niveles tróficos y en diferentes escalas, como la comunidad de hexápodos del suelo. Su monitoreo sería importante. Sin embargo, tanto este sistema como el bosque cuya integridad ecológica es tan compleja que su medida no puede ser expresada a través de un sólo indicador, requieren un conjunto de indicadores en diferentes escalas espaciales, temporales y diferentes niveles jerárquicos de organización (Del Leo & Levin, 1997).

Por último, una pregunta por responder: **¿la restauración ha sido exitosa?** Los resultados indican que la restauración ha sido exitosa para dos de las parcelas A1 y A3, las parcelas de 15 y 30 años de edad (aprox.), respectivamente, cuyas comunidades de hexápodos presentaron características similares a los sitios de referencia, B1 y B2. Estas parcelas también presentaron características similares en su estructura y diversidad vegetal. En todo este estudio, no se evaluó la composición de especies de plantas, sin embargo, es muy probable que esta variable pueda marcar más las diferencias entre este grupo de parcelas. Una excepción fue el café, cuya presencia se destacó del resto y separó a las parcelas de agroforestaría de las del bosque. Las parcelas de agroforestaría, más que sistemas naturales son SES y probablemente, para instalar estas parcelas al comienzo, la gente debió de haber invertido mucha energía (en términos de tiempo y dinero). Los resultados de las parcelas en reforestación R1, R2 y R3 y de agroforestaría, A2, evaluadas a los dos años de su instalación, indicaron que fue muy temprano para observar recuperación. Los árboles reforestados eran muy pequeños y la alta dominancia de helechos los ocultaba. Las características de la comunidad de hexápodos reflejo la influencia de la especie más dominante, el *Pteridium* sp 1. Si estas parcelas se abandonarán para que se desarrollen por sucesión natural, probablemente, no lleguen a la meta, la referencia deseada. Por lo tanto, los trabajos de restauración deben continuar, especialmente, aquellos para eliminar esta especie de planta. Las parcelas P1 y P2, fueron parcelas que reciben constante perturbación (del ganado), probablemente, si estas se abandonaran, se desarrollarían como parcelas dominada por *Pteridium* sp 1. Por lo tanto, todas las parcelas del EA2 estarían en la misma trayectoria sucesional.

El ciclo adaptativo de las parcelas dominadas por *Pteridium* sp 1, debe ser diferente al normal, ya que son parcelas que al parecer no llegan a una fase “K”. La alta resiliencia de estas poblaciones en su estado más maduro indica que están en una fase “r” y la información recopilada, indica que se puede quedar en esta fase por muchos años. Luego, puede pasar a una fase “Ω”, y de una fase “Ω” a una fase “α” y a una fase “r” otra vez (Figura 51b).

V. CONCLUSIONES

- La caracterización de las parcelas y los análisis multivariados agruparon a las parcelas en 2 grandes grupos: “Estado alternativo 1” (EA1) conformado por las parcelas B1, B2, A1 y A3 y el “Estado alternativo 2” conformado al mismo tiempo por dos subgrupos, el “Estado alternativo 2A (EA2A)” constituido por P2 y P1 y el “Estado alternativo 2B (EA2B)” constituido por A2, R1, R2 y R3.
- Las parcelas del grupo EA1 estuvieron definidas por tener las más altas riquezas de especies de plantas, altos valores de diversidad de Shannon, altos números de plantas con alturas mayores a los 2 metros y los más altos valores de GndCover y LAIDev.
- Las parcelas del grupo EA2 estuvieron principalmente definidas por altos porcentajes de cobertura del *Pteridium* sp 1 (“Helecho”) y por altas dominancias.
- La caracterización del suelo permitió comprobar que la zona en general tiene suelos ácidos, pero las parcelas que estuvieron dominadas por *Pteridium* sp 1, fueron más ácidas aún y tuvieron las más altas concentraciones de Aluminio.
- En cuanto a la comunidad de hexápodos del suelo, se registraron 32498 individuos, distribuidos en 3 clases, 16 ordenes, 115 familias determinadas y 1259 morfoespecies. De la suma total, 15831 individuos distribuidos en 884 morfoespecies fueron colectados en época seca y 16667 distribuidos en 711 morfoespecies fueron colectados en época húmeda.
- El análisis del muestreo de hexápodos del suelo con las curvas de acumulación de especies y las funciones de acumulación, reveló que la función “Chapman-Richards” fue la que mejor se ajustó a los datos de cada parcela en ambas épocas. Asimismo, el porcentaje de especies registrado, calculado con este modelo, con 10 trampas pitfall y un esfuerzo temporal de 6 días pudieron considerarse fiables tanto en época seca como en época húmeda.
- La comunidad de hexápodos de las parcelas del grupo EA1 se caracterizaron por presentar, en general, distribuciones equitativas. En cambio, la comunidad de

hexápodos del grupo EA2B, presentaron transiciones desde dominancias compartidas en época seca a dominancias marcadas en época húmeda.

- En época seca, las parcelas del grupo EA1 se caracterizaron por presentar las más altas riquezas y abundancias de hexápodos. Los valores de las riquezas y abundancias en los otros 2 grupos fueron notoriamente menores pero fueron similares entre si, por lo que los grupos no se pudieron separar. En época húmeda, en general, las agrupaciones desaparecieron.
- La falta de un patrón en la agrupación de las parcelas en la época húmeda se debió principalmente a la acción mecánica de la lluvia y al exceso de humedad.
- Cada grupo de parcelas se caracterizó por tener una composición de morfoespecies similar, demostrando que la composición esta más influenciada por las características de las parcelas que por la distancia.
- Los análisis de correlación entre la distancia y la riqueza y abundancia de hexápodos demuestran también que estas variables están influenciadas por las características de las parcelas y no por la distancia entre ellas.
- Asimismo, la abundancia y la riqueza de la comunidad de hexápodos dependen de la diversidad estructural del hábitat y en especial, del dosel, el cual se estaría comportando como una estructura clave. La complejidad estructural de las parcelas del grupo EA1 amortigua los efectos perturbadores del clima, así como también, origina una gran cantidad de nichos ecológicos disponibles, como resultado, estas presentan los valores más altos de diversidad, riqueza y abundancia de hexápodos.
- Todas las parcelas presentaron las seis categorías tróficas, pero en diferentes proporciones. En general, las categorías tróficas que mostraron las mayores riquezas fueron: los saprófagos, los predadores y los parasitoides. En abundancia, los saprófagos superaron a todas las demás categorías.
- En época seca, las parcelas del grupo EA1 fueron las únicas en presentar altas riquezas y abundancias de saprófagos, parasitoides, predadores y micetófagos. Los micetófagos mostraron las más altas abundancias sólo en las parcelas B1 y B2, tanto en época seca como en la húmeda. Asimismo, únicamente en época

húmeda, los fitófagos se presentaron altamente abundantes en las parcelas del grupo EA2B.

- El análisis de los grupos funcionales ayudó a determinar que los saprófagos, parasitoides, predadores y micetófagos de la comunidad de hexápodos de las parcelas del grupo EA1 son más resilientes que los del grupo EA2.
- La influencia del *Pteridium* sp 1 sobre la comunidad de hexápodos y demás componentes del sistema indica que esta especie de planta se comporta como una especie clave (“keystone specie”).
- Los resultados indican que la restauración ha sido exitosa para dos de las parcelas A1 y A3, las parcelas de 15 y 30 años de edad (aprox.), respectivamente, cuyo hábitat y comunidades de hexápodos presentaron características similares a los sitios de referencia, B1 y B2.
- Los resultados de las parcelas en reforestación R1, R2 y R3 y de agroforestaría, A2 (grupo EA2B), evaluadas a los dos años de su instalación, indicaron que fue muy temprano para observar recuperación y probablemente, necesiten tareas de restauración más intensas.
- Ambos grupos, EA1 y EA2 más que estar en la misma trayectoria sucesional se encuentran en diferentes estados estables alternativos. Los grupos EA2A y EA2B si parecen estar en la misma trayectoria sucesional.

VI. RECOMENDACIONES

- Continuar las evaluaciones dentro de un programa de monitoreo en estas parcelas y en otras con características similares para hallar patrones en el tiempo, tanto para la abundancia y riqueza de hexápodos como para las características del hábitat dentro de las parcelas.
- Realizar más evaluaciones al año pero evitar muestrear en plena época de lluvias debido a que sus efectos perturbadores no permiten identificar patrones.
- Realizar estudios sucesionales en los bosques de esta zona para describir el proceso de recuperación natural tanto de plantas como de hexápodos en parcelas sin *Pteridium* sp 1.
- Para evaluar mejor el impacto de las actividades de restauración, evaluar parcelas invadidas con *Pteridium* sp 1 sin restauración para utilizarlas como “parcelas control”, además de evaluar las restauradas y seguir con un programa de monitoreo que incluya el antes y el después de estas actividades.

VI. RESUMEN

Para evaluar el impacto de las actividades de restauración se caracterizaron el hábitat y la comunidad de hexápodos del suelo en 10 parcelas: 3 de reforestación (R1, R2, R3), 3 de agroforestería (A1, A2 y A3), 2 de pastura (P1 y P2) y 2 ubicadas dentro del bosque (B1 y B2), todas situadas a lo largo de la quebrada del Río Tabaconas y en la zona del Carmen, ambos lugares ubicados en la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas (CCSMT). Las tres parcelas de reforestación y la de agroforestería A2 fueron establecidas por la WWF- Perú y tenían 2 años al momento de evaluarlas. Las parcelas P1 y P2 fueron establecidas como parcelas silvopastoriles con el proyecto de la WWF pero no llegaron a establecerse debido a los daños ocasionados por los animales domésticos. Las parcelas A1 y A3 son parcelas de agroforestería que fueron establecidas por los pobladores hace 15 y 30 años atrás, aproximadamente y las parcelas B1 y B2, ubicadas dentro de los bosques, fueron tomadas como sitios de referencia.

Para evaluar los hexápodos del suelo, en cada parcela se establecieron 2 transectos de 50 metros de largo, paralelos a la pendiente y separados entre si 20 metros. En cada transecto se colocaron 5 trampas pitfall separadas entre si 10 metros, por lo que en cada parcela hubo 10 trampas. El esfuerzo temporal fue de 6 días. Se hicieron 2 muestreos en el tiempo, uno en época seca y el otro en época húmeda. Para caracterizar cada parcela se midieron la distancia entre las parcelas y los bosques de referencia; se evaluaron la diversidad, la cobertura vegetal y el número de árboles con alturas mayores a los dos metros; la proporción del porcentaje del dosel que esta cubierto por la vegetación (GndCover) y su distribución en el espacio (LaiDev) y se muestreo el suelo para un análisis de fertilidad.

Se utilizaron dos técnicas multivariadas, el análisis Cluster y el ACP, para agrupar a las parcelas de acuerdo a las variables obtenidas. De esta forma, según las características del hábitat, las parcelas fueron agrupadas en 2 grandes grupos: "Estado alternativo 1" (EA1) conformado por las parcelas B1, B2, A1 y A3 y el "Estado alternativo 2" conformado al mismo tiempo por dos subgrupos, el "Estado alternativo 2A (EA2A)" constituido por P2 y P1 y el "Estado alternativo 2B (EA2B)" constituido por A2, R1, R2 y R3. Las parcelas del grupo EA1 estuvieron definidas por tener las más altas riquezas de especies de plantas, altos valores de diversidad de Shannon, altos números de plantas con alturas mayores a los 2 metros y los más altos valores de GndCover y LAIDev. Las parcelas del grupo EA2 estuvieron principalmente definidas por altos porcentajes de cobertura del *Pteridium* sp 1 ("Helecho") y por altas dominancias.

Para analizar la comunidad de hexápodos del suelo, en cada parcela se estimaron la abundancia relativa, la riqueza, la diversidad y la dominancia. Los resultados se mostraron más claros en época seca, abundancias y riquezas más altas de hexápodos se presentaron en las parcelas del grupo EA1. La abundancia y la riqueza de los grupos EA2A y EA2B fueron muy similares entre si, por lo que no se pudieron separar en dos grupos. En la época húmeda, los resultados no presentaron las mismas agrupaciones, debido a los efectos perturbadores de la lluvia sobre la comunidad de hexápodos. Asimismo, se analizó la distribución de abundancias que se tipificaron siguiendo el enfoque de Giraldo (2002). Los resultados mostraron que todas las parcelas del grupo EA2B presentaron una transición de una dominancia compartida en época seca a una dominancia marcada en época húmeda, mientras que las parcelas B1 y B2 presentaron distribuciones equitativas en ambas épocas, sugiriendo que el dosel puede estar ayudando a mantener esta distribución.

Se empleo el análisis cluster y el índice de similitud de jaccard para analizar las asociaciones espaciales y temporales entre las parcelas de acuerdo a la composición de morfoespecies de hexápodos. En época seca, las parcelas se agruparon de la misma forma en la que fueron agrupadas con la caracterización del hábitat, lo cual significa que la composición de morfoespecies esta más influenciada por las características de las parcelas que por las distancias ente ellas. También se encontraron especies de hexápodos propios del bosque y especies comunes entre las parcelas donde domina el *Pteridium* sp 1, indicando así que esta planta es uno de los principales factores que no sólo determina la riqueza y la abundancia de hexápodos sino también la composición. Un patrón similar se observa en la época húmeda. En cuanto a la asociación temporal se pudieron observar a los tres grupos también.

Para hallar relaciones significativas entre las variables obtenidas de la comunidad de hexápodos y las variables obtenidas de la caracterización de las parcelas se utilizaron análisis de correlación y diagramas de dispersión. En época seca, tanto la riqueza como la abundancia de hexápodos de las parcelas de la quebrada del río Tabaconas mostraron una correlación significativa con la distancia, mientras que en la época húmeda desapareció. En la zona del Carmen, tanto la abundancia como la riqueza no mostraron correlaciones con la distancia en ninguno de los casos. Al analizar la relación entre los hexápodos y las variables biológicas tomadas en la caracterización se pudo observar que en época seca la riqueza y la abundancia de hexápodos presentaron correlaciones positivas significativas con el LAIDev, la riqueza de especies de plantas, el Índice de Shannon y el número de plantas con alturas mayores a los dos metros. En contraste,

presentaron correlaciones negativas significativas con la dominancia de las plantas y la cobertura del helecho. En época húmeda sólo la riqueza presentó correlaciones significativas positivas con el LAIDev, el índice de Shannon y el número de individuos con alturas mayores a los dos metros y sólo una correlación significativa negativa con el % de cobertura del helecho. La abundancia no presentó correlaciones significativas con alguna de las variables en época húmeda, lo que puede estar demostrando que los factores perturbadores de la época húmeda afectan primero a la abundancia antes que a la riqueza de especies. El GndCover, no presentó correlaciones significativas con ninguna de las dos variables en ambas épocas debido a que las parcelas del grupo EA1 y las del grupo EA2 tuvieron valores de GndCover similares.

Para analizar la composición trófica de hexápodos del suelo, estos se clasificaron en 6 categorías tróficas: saprófagos, omnívoros, micetófagos, depredadores, parasitoides y fitófagos. Todas las parcelas presentaron todas las categorías tróficas pero en diferentes proporciones. En época seca, las parcelas del grupo EA1 presentaron las más altas riquezas de saprófagos, predadores y parasitoides, mientras que en el grupo EA2 casi todas las categorías tróficas presentaron las riquezas más bajas. En época húmeda una vez más no se observó la misma separación. En época seca, los saprófagos fueron los más abundantes de todas las categorías, y estos y los predadores fueron mucho más abundantes en las parcelas del grupo EA1 que en los otros grupos. Al analizar la riqueza por cada categoría trófica, se observa que la riqueza de los micetófagos, parasitoides, predadores y saprófagos fueron más altas en las parcelas del grupo EA1 que en las parcelas de los otros grupos. En cuanto a la abundancia de cada categoría trófica se observó que en época húmeda las mayores abundancias de fitófagos se presentaron en las parcelas del grupo EA2B. Los micetófagos fueron más abundantes en los bosques que en las demás parcelas y los parasitoides y los predadores fueron más abundantes en las parcelas del grupo EA1.

Los resultados indican que la restauración ha sido exitosa para dos de las parcelas A1 y A3, las parcelas de 15 y 30 años de edad, respectivamente, cuyo hábitat y comunidades de hexápodos presentaron características similares a los sitios de referencia, B1 y B2. Asimismo, los resultados obtenidos de las parcelas en reforestación R1, R2 y R3 y de agroforestaría, A2 (grupo EA2B), evaluadas a los dos años de su instalación, indicaron que fue muy temprano para observar recuperación. En general ambos grupos, EA1 y EA2 más que estar en la misma trayectoria sucesional se encuentran en diferentes estados estables alternativos mientras que los grupos EA2A y EA2B si parecen estar en la misma trayectoria sucesional.

VIII. BIBLIOGRAFIA

- Acosta, R. 2001. Patrones de diversidad espacio temporal de insectos acuáticos y caracterización limnológica de la quebrada Cantón tributaria al río Rímac (Huarochirí – Lima). Tesis para optar el título de biólogo. Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Agosti, D. & Alonso, L. E. 2003. El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo. En: Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Fernández F. (ed.) Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXVI + 398 p.
- Aide, T. M. & Cavalier, J. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*. 2: 219 - 229.
- Alonso, L. E. & Agosti, D. 2000. Biodiversity studies, monitoring of ants: an overview. En: *Ants: Standard methods for measuring and monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution, Washington.
- Amanzo, J., Acosta, R., Aguilar, C., Eckhardt, K., Baldeón, S. & Pequeño, T. 2003. Evaluación Biológica Rápida del Santuario Nacional Tabaconas Namballe y Zonas Aledañas. WWF-OPP & INRENA. Lima – Perú.
- AMPA - WWF. 2007. Zonificación Ecológica Económica de la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas.
- AMPA - WWF. 2008. Plan de Ordenamiento Territorial de la Comunidad Campesina San Miguel de Tabaconas. Distrito de Tabaconas. Provincia de San Ignacio. Cajamarca. Amazonía Peruana.
- Anderies, J. M., Walker, B. H. & Kinzig, A. P. 2006. Fifteen weddings and a funeral: case studies and resilience-based management. *Ecology and Society* 11(1): 21. (En línea: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art21/>)
- Andersen, A. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: A review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*. 16: 347 – 357.
- Andersen, A. 1993. Ants as Indicators of Restoration Success at a Uranium Mine in Tropical Australia. *Restoration Ecology*. September 1993: 156 – 167.
- Andersen, A. N. & Majer, J. D. 2004. Ant show the way Down Under: Invertebrates as bioindicators in land management. *Front. Ecol. Environ.* 2(6): 291 – 298.
- Andersen, A. N. & Majer, J. D. 2004. Ant show the way Down Under: Invertebrates as bioindicators in land management. *Front. Ecol. Environ.* 2(6): 291 – 298.
- Andersen, A. N. & Sparling, G. P. 1997. Ants as Indicators of Restoration Success: Relationship with Soil Microbial Biomass in the Australian Seasonal Tropics. *Restoration Ecology*. 5(2): 109 – 114.
- Andersen, A. N., Fisher, A., Hoffmann, B. D., Read, J. L. & Richards, R. 2004. Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. *Austral Ecology*. 29: 87 – 92.

- Andersen, A. N., Hoffmann, B. D. & Somes, J. 2003. Ants as indicators of minesite restoration: community recovery at one of eight rehabilitation sites in central Queensland. *Ecological Management & Restoration*. 4: S12 - S19.
- Andersen, A. N., Hoffmann, B. D., Muller, W. J. & Griffiths, A. D. 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology*. (39): 8 – 17.
- Arellano, G. 2001. Evaluación de plagas en Café, Papayo, Piña, Palto, Plátano y cítricos en Chanchamayo y Satipo. Tesis para optar el grado de Magister Scientiae - Especialidad Entomología. Escuela de Post-grado, Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Ausden, M. & Kemps, M. 2005. Creating acid grassland by adding sulphur, bracken *Pteridium* litter and heather *Calluna* cuttings at Minsmere RSPB Reserve, Suffolk, England. *Conservation Evidence*. 2: 21 - 23.
- Avila, N. J. L., Otero, D. L., Naya, M. & Calcagno-Pisarelli, M. P. 2008. Herbivory on Bracken (*Pteridium* spp.) by *Bolax palliata* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae), a Poliphagous Beetle of the Venezuelan Andes. *SCIENTIFIC NOTE. Neotropical Entomology* 37(6): 741 - 743.
- Barberena-Arias, M. F. & Aide, T. M. 2003. Species diversity and trophic composition of litter insects during plant secondary succession. *Caribbean Journal of Science*. 39(2): 161-169
- Beisner, B. E., Haydon, D. T. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 1: 376 - 382.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nystrom, M. 2005. Confronting the coral reef crisis. *Nature*. 429: 827 - 833.
- Bess E., Parmenter R., McCoy S & Molles, M. C. Jr. 2002. Responses of a riparian forest-floor arthropod community to wildfire in the Middle Rio Grande Valley, New Mexico. *Environmental Entomology* 31: 774 – 784
- Bolton, B. 1994. *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 222 pp.
- Borror, D. J., Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 1992. *Study of Insects*. 6ta Edición, Saunders College Publishing Harcourt Brace College Publishers. 875 pp.
- Brise, D. T. 1982. The effect of ants on the soil of a semi-arid saltbush habitat. *Insects Sociaux*. 29: 375 – 382.
- Brown, K. Jr. 1991. The conservation of Neotropical environments. Insects as indicators. 349-404. In: N.M Collins and J.A. Thomas, Editors. *The conservation of insects and their environments*. Academic Press. London.
- Brownlee, J. 2007. *Complex Adaptive Systems*. CIS Technical Report 070302A, 1 - 6.
- Brack E. A. & Mendiola, C. 2004. *Ecología del Perú*. Editorial Bruno, 495 pag.
- Brühl, C. A., Gunsalam, G. & Linsenmair, K. E. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14:285-297

- Carpenter S. R. & Turner, M. G. Hares and tortoises: Interactions of fast and slow variables in ecosystems. *Ecosystems*. 3: 495 - 497.
- Carpenter S. R., Walker B. H., Anderies J. M. & Abel, N. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4: 765–781.
- Cassola, F. & Pearson, D. L. 2001. Neotropical Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Checklist and biogeography. *Biota Colombiana*. 2(1): 3 - 24.
- Castañeda, L., Arellano, G. & Sanchez, E. 2007. Efecto de una quema controlada en los artrópodos epigeos en la SAIS Tupac Amaru, Junín - Perú. *Ecología Aplicada*. 6(1,2): 47 - 58.
- Castañeda, L.. 2007. Caracterización y evaluación de la diversidad de la artropodofauna en pastizales bajo el efecto de una quema controlada, en la SAIS TUPAC AMARU. Tesis para optar el título de biólogo. Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Chung, A. Y. C. 2004. Vertical stratification of beetles (Coleoptera) using flight intercept traps in a lowland rainforest of Sabah, Malaysia. *Sepilok Bull.* 1: 29 - 41.
- Clark, D. A. & Clark D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecol. Monogr.* 62: 315 - 344.
- Clewell, A. & Aronson, J. 2006. Motivations for the restoration of ecosystems. *Conservation Biology*, 20 (2): 420 - 428.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345: 101 - 118.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS, Version 8.0: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide).
- Cumming, G. S. & Collier, J. 2005. Change and Identity in Complex Systems. *Ecology and Society*. 10(1): 29. (en línea: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art29/>)
- Daily, G. C., Alexander, S., Ehrlich, P. R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P., Mooney, H. A., Postel, S., Schneider, S. H., Tilman, D. & Woodwell, G. M. 1990. Ecosystems services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*. 2: 18 - 24.
- Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. *Conservation Ecology* 7(1): r11. (en línea) URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11/>
- De Leo, G. A. & Levin. S. 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology* [online]1(1): 3. Available from the Internet. URL: <http://www.consecol.org/vol1/iss1/art3/>
- Decaëns, T., Jiménez J.J., Gioia, C., Measey, J. & Lavelle, P. 2006. The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42(Supplement 1): S23-S38.
- Delta - T, Devices Ltd. 2001. Hemiview canopy analysis program. 2.1. Cambridge, UK.

Derraik JGB, Dickinson KJM, Closs G, Sirvid P, Barratt BIP & Patrick B. 2002. Arthropod morphospecies vs. taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera and Lepidoptera. *Conservation Biology* 16: 1015-1023

Donnelly, 2003. Uses for Bracken Fronds within Organic Agriculture. http://www.abdn.ac.uk/organic/organic_24.php (visitado el 3 de setiembre del 2009)

Dourojeanni, M. J. 1987. Entomología y recursos naturales. *Revista Peruana de Entomología*. 29: 1 – 6.

Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ*. 1(9): 488 – 494.

Espinoza, S. W. 1973. Los grupos étnicos en la cuenca del Chuquimayo, siglos XV y XVI. *Bulletin de Inst. Fr. At. And.* 2(3):19 - 73.

Fagan, W. F. & Kareiva, P. M. 1997. Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among Regions: a test case using Oregon butterflies. *Biological Conservation*. 80: 249 - 259.

Fernández, F. 2003. Introducción a las Hormigas de la región Neotropical: Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogota, Colombia. XXVI + 398 p

Fisher B., Malsch A., Gadagkar R., Delabie, J., Vasconcelos H. & Majer, J. 2000. Applying the ALL Protocol: Selected Case Studies. En: *Ants: Standard methods for measuring and monitoring Biodiversity*, Smithsonian Institution, Washington.

Flather, C. H. 1996. Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *Journal of Biogeography* 23: 155 - 168.

Flury, B. & Riedwyl, H. 1988. *Multivariate Statistics, A practical Approach*, Cambridge University Press. + 296 pag.

Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*. 7: 1221-1244.

Folke, C. 2006. Resilience: The emergence of a perspective for social-ecological systems analysis. *Global Environmental Change*. 16: 253 - 267.

Folke, C., Carpenter, S., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C. S. & Walker, B. 2002. Resilience and Sustainable Development: Building Adaptive Capacity in World of Transformations. *Ambio*. 31: 437 - 440.

Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C. S. 2004. Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:557-581.

Forsyth, A. & Spector, S. 1997. The Coprophagous Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) community of the Cordillera del Cóndor. En *Conservation-Cóndor region of Ecuador and Perú: a biological assessment*. Rapid Assessment Program, Quito. International. (ed.).

Foth, H.D. 1985. Fundamentos de la Ciencia del Suelo. Compañía editorial continental. 527 pág.

Franco, J. 1985. Manual de Ecología. Editorial Trillas. 1 era Edición. Mexico

Frank, D. A. & McNaughton, S. J. 1991. Stability increases with diversity in plant communities: empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos*. 62: 360 - 362.

Garibaldi, A & Turner N. 2004. Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. *Ecology and Society* 9(3): 1. (en línea) URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss3/art1/>

Giraldo A. 2002. Análisis de los patrones de variación espacio-temporal de las poblaciones de coleópteros en la Reserva Nacional de Lachay durante el periodo 1998 - 2001. Tesis para optar el Título de Biólogo – UNALM.

Giraldo, A. M. & Arellano, G. C. 2003. Resiliencia De La Comunidad Epígea De Coleoptera En Las Lomas De Lachay Después Del Evento El Niño 1997-98. *Ecología Aplicada*, 2(1): 59 – 68.

Gratton, C. & Denno, R. F. 2005. Restoration of Arthropod Assemblages in a *Spartina* Salt Marsh following Removal of the Invasive Plant *Phragmites australis*. *Restoration Ecology*. 13(2): 358 - 372.

Grimbacher, P. S. & Catterall, C. P. 2007. How much do site age, habitat structure and spatial isolation influence the restoration of rainforest beetle species assemblages?. *Biological conservation*. 135(1): 107 - 118.

Guariguata, M. R. & Ostertag, R. 2002. Sucesión secundaria. En: Guariguata, M. R. & Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. pag. 23 - 41.

Gullan, P. & Cranston P. 2005. *The Insects: An Outline of Entomology*. Blackwell Publishing, USA, 505 pp., Third Edition

Gunadi, B. & Verhoef, H. A. 1993. The flow of nutrients in a *Pinus merkusii* forest plantation in Central Java: the contribution of soil animals. *European Journal of Soil Biology*. 29: 133 – 139.

Gunderson L. H. 2000. Ecological Resilience - In Theory and Application. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 425 - 439.

Gunderson, L. H., Carpenter, S. R., Folke, C., Olsson, P. & Peterson, G. D. 2006. Water RATs (resilience, adaptability, and transformability) in lake and wetland social-ecological systems. *Ecology and Society* 11(1): 16. (En línea: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art16/>)

Haines, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*. 10 (4): 270 – 277

Hartshorn, G. S. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. En: Guariguata, M. R. & Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro

Universitario Regional, Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. pag. 23 - 41.

Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V. & Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*. 36: 191 - 218.

Hedde, M., Lavelle, P., Joffre, R., Jiménez, J. J. & Decaëns, T. 2005. Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Functional Ecology*. 19: 785 - 793."

Heike, V. (ed.). 2009. Malezas de México. Fecha de acceso: 20 Julio 2009. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/dennstaedtiaceae/pteridium-aquilinum/fichas/ficha.htm>

Hodkinson, I. & Jackson, J. K.. 2005. Terrestrial and Aquatic Invertebrates as Bioindicators for Environmental Monitoring, with Particular Reference to Mountain Ecosystems. *Environmental Management*. 35 (5): 649 – 666.

Hoffmann, B. D. Griffiths, A. D. & Andersen, A. N. 2000. Responses of ant communities to dry sulfur deposition from mining emissions in semi - arid tropical Australia, with implications for use of functional groups. *Austral Ecology*. 25: 653 – 663.

Hogan, K. P & Machado, J. L. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y su medición. En: "Ecología y conservación de Bosques Neotropicales". Editores: Guariguata, M. R. & Kattan, G. H. 1 era Edición. Editorial Tecnológica. 692 pág.

Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*. 29: 459 - 468.

Holldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 732 pp.

Holling C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1 - 23.

Holling, C. S. 2000. Theories for sustainable futures. *Conservation Ecology* 4(2): 7. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss2/art7/>

"Holling, C. S. 2004. From Complex regions to complex worlds. *Ecology and Society* 9(1): 11. (En línea: URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss1/art11>) "

Holling, C.S. 2001. Understanding the complexity of economic, social and ecological systems. *Ecosystems* 4: 390-405.

INIA (Instituto Nacional de Investigación y Extensión Agraria - Peru). 2009. Programa nacional de investigación de cultivos: Café. <http://www.inia.gob.pe/café>

INRENA 2009 <http://www.inrena.gob.pe/>

INRENA. 1994. Mapa Ecológico del Perú. En: Guía Explicativa: 85-87; Lima: Instituto Nacional de Recursos Naturales. Ministerio de Agricultura. Gobierno de la Republica. Lima - Perú.

Jacobs, C. A. & Peck, J. H. 1993. Pteridium. En Flora of North America Editorial Committee (eds.). Flora of North America. Vol. 2. Oxford University Press, Oxford, Gran Bretaña.

Janzen, D. H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how?. *Biological Journal of the Linnean Society*. 30: 343 - 356.

Janzen, D. H. 1987. Insect diversity of a Costa Rican dry forest: why keep it, and how?. *Biological Journal of the Linnean Society*. 30: 343 - 356.

Jiménez-Valverde A., Jiménez M. S., Cano J. M. & Munguira M. L. 2006. Comparing Relative Model Fit of Several Species-Accumulation Functions to Local Papilionoidea and Hesperioidea Butterfly Inventories of Mediterranean Habitats. *Biodiversity and Conservation*. 15: 177 – 190.

Jiménez-Valverde A. & Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. 8: 151-161.

Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlof, J., Lavelle, P. & Lepage, M. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*. 32: 153 - 164.

Kinzig, A. P., Ryan, P., Etienne, M., Allison, H., Elmqvist, T. & Walker, B. H. 2006. Resilience and regime shifts: assessing cascading effects. *Ecology and Society* 11(1):20. (En línea: <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss1/art20/>.)

Kremen, C., Colwell, R. K., Erwin, T. L., Murphy, D. D., Noss, R. F. & Sanjayan, M. A. 1993. Terrestrial Arthropod Assemblages: Their Use in Conservation Planning. *Conservation Biology*. 7(4): 796 – 808.

Kremen, C., Colwell, R. K., Erwin, T. L., Murphy, D. D., Noss, R. F. & Sanjayan, M. A. 1993. Terrestrial Arthropod Assemblages: Their Use in Conservation Planning. *Conservation Biology*. 7(4): 796 – 808.

Lamas, G. 1997. Lepidópteros de la Cordillera del Cóndor. En: Biodiversidad de la Cordillera del Cóndor: Referencias Técnicas para su Conservación. Conservación Internacional Perú.

Lavelle, P. & Spain, S. 2001. *Soil. Ecology*. Kluwer Academic Publishers. Hardbound, 654 pag.

Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P. & Rossi, J.P. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42, S3-S15.

Levin, S. A. 1998. Ecosystems and the Biosphere as Complex Adaptative Systems. *Ecosystems*. 1: 431 - 436.

Lewis, S. L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical transactions of Royal Society B*. 361: 195 - 210.

Lombardo, F. & Ayala, M. 1982. The Genus *Calopteromantis* Terra (Insecta: Mantodea) and description of a new species. *Boll. Acc. Gioenia. Sci. Nat.* 31 (354): 107-117.

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 17: 373 – 387.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford:Blackwell Science
- Majer J. D. 1983. Ants. *Bio - Indicators of Minesite Rehabilitation, Land-Use, and Land Conservation. Environmental Management*. 7(4): 375 – 383.
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A. & Flores-Palacios, A. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 2069 - 2086.
- Meneses, E., Ubillus, O. & Castagne, C. 1987. Proyecto Santuario Nacional “Oso de Anteojos” Tabaconas-Namballe. Proyecto Especial Jaén-San Ignacio-Bagua. Dirección General Forestal y de Fauna. INRENA.
- Montoya, J. M. & Sole, R. 2002. Small World Patterns in Food Webs. *J. theor. Biol.* 214: 405 - 412.
- Montoya, J.M., Solé, R.V. & Rodríguez, M.A. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 2/2001. (en línea: <http://www.aeet.org/ecosistemas/Revisiones.htm>)
- Moreno, C. & Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*. 37: 149 - 158.
- Moreno, C. & Halffter, G. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*. 38: 487 - 490.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1, Edición CYTED, ORCYT/ UNESCO & SEA. Zaragoza. 84 pag.
- Motlsky, H. & Christopoulos, A. 2003. Fitting models to biological Data using linear and nonlinear regression. A practical guide to curve fitting. GraphPad Software Inc., San Diego CA, www.graphpad.com
- Museo History Natural. 2009. Leaf and stem mines of British flies and other insects. Host plants: Pteridium. Bracken [Dennstaedtiaceae]. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/british-insect-mines/database/Key.do?plantGenus=Pteridium> (Revisado por última vez el 3 de setiembre 2009)
- Myers N., Mittermeier, R. C., Mittermeier, G., da Fonseca A., B. ; Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853 - 858.
- Naeslund, B. 2006 *Systems Complexity in a nutshell*
- Odum, E. P. & Sarmiento, F. O. 1998. *Ecología: El puente entre ciencia y sociedad*. McGraw-Hill Interamericana (USA). 343 pag.
- Ouden, J. den. 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. PhD tesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands; 218 pag.
- Owen, K. M. & Marrs, R. H. 2001. The use of mixtures of sulfur and bracken litter to reduce pH of former Arable soils and control ruderal species. *Restoration ecology*. 9 (4): 397 - 409.

- Palmer, M. 1990. The Estimation of Species Richness by Extrapolation. *Ecology*. 71(3): 1195 -1198
- Pantoja, C. 2007. Vegetación y suelo en sitios muestreados para mejorar el conocimiento del uso del fuego en las chacras de la zona de influencia del Parque Nacional YanachagaChemillén, Oxapampa, Perú. Póster Sesión Temática 8 —Muestreo de Vegetación y Suelo PNYCh, Perú.
- Pearson, D. L. & Cassola, F. 1992. World - Wide Species Richness patterns of tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator Taxon for Biodiversity and Conservation Studies. *Conservation Biology*. 6(3): 376 – 391.
- Pearson, D. L. & Vogler, A. L. 2001. Tiger beetles: the evolution, ecology, and diversity of the cicindelids. Cornell University Press (USA). 330 pag.
- Peterson A. T. & Slade N. A. 1998. Extrapolating inventory results into biodiversity estimates and the importance of stopping rules. *Diversity and Distributions* 4: 95 – 105
- Peterson, G., Allen, C. R. & Holling, C. S. 1998. Ecological Resilience Biodiversity and Scale. *Ecosystems*. 1: 6 - 18.
- Pickett, S. T. & White, P. S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida.
- Plaster, E. J. 2000. La ciencia del suelo y su manejo. Paraninfo Madrid - España. 419 pag.
- PROAMAZONIA. 2003. Formulación de una metodología para la recuperación de suelos degradados en zonas de cultivo de coca, Informe Final. Ministerio de Agricultura, Programa de Desarrollo de la Amazonia. 93 pág.
- Ramírez D., Pérez D., Sánchez E. & Arellano G. 2002 Esfuerzo de muestreo para la evaluación de la diversidad colectada en pit-fall en la Reserva Nacional de Lachay -Perú. *Ecología Aplicada*. 1(1): 37 - 42.
- Ramírez-Moreno, L. A., García-Barríos, L. E., Rodríguez Hernández, C., Morales, H. & Castro, R. A. 2001. Evaluación del efecto insecticida de extractos de plantas sobre *Leptophobia aripaelodia*. *Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica)*. 60: 5 0 - 5 6.
- Resilience Alliance. 2009. (en línea: <http://www.resalliance.org/>)
- Resources Inventory Committee. 1998f. Inventory methods for terrestrial arthropods. Version 2. Standards for Components of British Columbia's Biodiversity, No. 40. Ministry of Environment, Lands, and Parks, Victoria, B.C. 42 pág.
- Rey, B. J. M. 2005. Restoration after land abandonment. *En*: Mansourian, S., Vallauri, D. & Dudley, N. (eds.), in cooperation with WWF International. *Forests Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees*. Pp. 356-360, Springer, New York.
- Rosenberg, D. M., Danks, H. V. & Lehmkuhl, D. M. 1986. Importance of Insects in Enviromental Impact Assessment. *Environmental Management*. 10(6): 773 – 783.

- Ruiz-Jaen, M. C. & Aide, M. T. 2002. Restoration success: how is it being measured?. *Restoration Ecology*. 13(3): 569 - 577.
- Ruppert E. E. & Barnes R. D. 1996. *Zoología De Los Invertebrados*. 6ta Edición, McGraw - Hill Interamericana. 1114 pag.
- Salazar, J. & Carrejo, N. 2002. Nueva especie de *Pseudopogonogaster* Beier 1942 para la Cordillera Oriental de Colombia (Insecta: Mantodea). *Boletín Científico (centro de Museos)*. Museo de Historia Natural 6: 103-110.
- Salazar, J. 2002. Novedades en Mantidae y su reconocimiento en la colección entomológica de la Universidad de Tolima Ibagué. *Boletín Científico (Centro de Vol 6: 73-82. Museos)*. Museo de Historia Natural 6: 73-82.
- Sánchez, E. 1992. Diversidad y estabilidad de comunidades de aves en la Reserva Nacional de Lachay. Tesis para optar el grado de Magister Scientiae - Especialidad Conservación de recursos Forestales. Escuela de Post-grado, Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Scatena, F. N. 2002. El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica. En: Guariguata, M. R. & Kattan, G. H. (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. pag. 23 - 41.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 18 (12): 648 - 656.
- Scheffer, M. 1990. Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia*. 200/201: 475 - 486
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, J & Walker. B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413: 591 - 596.
- SER. 2004. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Shepard, B. M., Farnworth, E. G. & Gibson, F. 2008. Diurnal activity and territorial behavior of *Pseudoxycheila tarsalis* Bates (Carabidae: Cicindelinae). *The Southwestern entomologist* . 33(3):
- Smith-Pardo, A. & Gonzales, V. H. 2007. Diversidad de abejas (Hymenoptera: Apoidea) en estados sucesionales del bosque húmedo tropical. *Acta bil. Colomb.* 12: 43 - 56.
- Soberón J. & Llorente J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*. 7: 480 - 488.
- Sole, R. Montoya, J. M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 268: 2939 - 2045.
- Stewart, R. *The Anthropocene*. Oceanography in the 21st Century - An Online textbook. (En línea: <http://oceanworld.tamu.edu/resources/oceanography-book/anthropocene.htm>)
- Stiles A. & Scheiner S. M. 2007 Evaluation of species-area functions using Sonoran Desert plant data: not all species-area curves are power functions. *Oikos*. 116: 1930 - 1940.

- Stork, N. E. & Grimbacher, P. S. 2006. Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proc R Soc B*. 273: 1969 – 1975.
- Stork, N. E. 1993. How many species are there?. *Biodiversity and Conservation*. 2: 233 - 241.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. 31: 79 - 92.
- Thompson G. C. & Withers P. C. 2003 Effect of species richness and relative abundance on the shape of the species accumulation curve. *Austral Ecology* 28: 355 – 360.
- Thompson G. G. & Thompson S. A. 2007 Using species accumulation curves to estimate trapping effort in fauna surveys and species richness. *Austral Ecology*. 32: 564 – 569.
- Thompson G. G., Thompson S. A., Withers P. C. & Fraser J. 2007. Determining adequate trapping effort and species richness using species accumulation curves for environmental impact assessments. *Austral Ecology*. 32: 570 – 580.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*. 367: 363 - 365.
- Tjørve, E. 2003. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*. 30: 827 - 835. "
- Triplehorn, C. A. & Johnson, N., F. 2005. Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. Seventh Edition. Thomson Brooks/Cole.
- Tryon, R. 1964. The ferns of Peru. Polypodiaceae (Dennstaedtieae to Oleandreae). *Contr. Gray Herb* 194:1 – 253.
- Vandermeer, J. H., Granzow de la Cerda, I., Perfecto, Y., Boucher, D. H., Ruiz, J. & Kaufmann, A. 2004. Multiple basins of attraction in a tropical rain forest: evidence for non-equilibrium community structure. *Ecology* 85:575-579.
- Villalobos, J. 1985. Carcinogenicidad del *Pteridium aquilinum* y alta incidencia de cáncer gástrico en costa rica. *Rev Cost Cienc Med*. 6(3):131-139
- Walker B., Holling C. S., Carpenter S. R. & Kinzig A. 2004. Resilience, adaptability and transformability in social–ecological systems. *Ecology and Society* 9(2): 5. (en línea: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>)
- Walker, B. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol*. 6: 18 - 23.
- Wermelinger, B., Fluckiger, P. F., Obrist, M. K. & Duelli, P. 2007. Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. *J. Appl. Entomol*. 131(2), 104–114.
- Winterbourn, M. J. 1987. The arthropod fauna of bracken (*Pteridium aquilinum*) on the Port Hills, South Island, New Zealand. *New Zealand Entomologist*. 10: 99 - 104.

Young, T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73 – 83

Zimmermann, R. & Horna, V. 2003. Estudio multitemporal para calcular la tasa de deforestacion en la cuenca del Alto Mayo, Peru. Reporte al GTZ-DIAM. Submitido por CONAMBI_Consultores Ambientales. 1 - 19 pag.

ANEXO 1



Figura 1. Parcela B1 - Época Seca



Figura 2. Parcela B2 - Época seca



Figura 3. Parcela B2 - Época seca



Figura 4. Parcela A1 - Época seca



Figura 5. Parcela A1 - Época seca



Figura 6. Parcela A2 - Época seca



Figura 7. Parcela A2 - Época húmeda



Figura 8. Parcela A3 - Época seca



Figura 9. Parcela A3 - Época húmeda



Figura 10. Parcela A3 - Época húmeda



Figura 11. Parcela A3 - Época húmeda



Figura 12. Parcela R1 - Época seca



Figura 13. Parcela R1 - Época seca



Figura 14. Parcela R2 - Época seca



Figura 15. Parcela R2 - Época seca



Figura 16. Parcela R3 - Época seca



Figura 17. Parcela R3 - Época seca



Figura 18. Parcela P1 - Época seca



Figura 19. Parcela P1 - Época seca



Figura 19. Parcela P1 - Época húmeda



Figura 20. Parcela P1 - Época húmeda



Figura 21. Parcela P1 - Época húmeda



Figura 22. Parcela P2 - Época seca



Figura 23. Parcela P2 - Época húmeda



Figura 24. Parcela P2 - Época seca

ANEXO 2



a)



b)



b)



d)



e)



f)



f)



h)



i)



j)



k)

Figura 1. Fotos del dosel tomadas en época húmeda: a)B1; b)B2; c)A3; d)R2; e)R1; f)A1; g)A2; h)R3; i)P2; j)P1 (Época húmeda) y k)P1 (Época seca).

Anexo 3

Epoca Seca

a) R1.es

S = 98

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9971	NO	15,55	14,41	*****
Exponencial Negativa	0,9930	111	37,51	23,22	88,65
Clench	0,9971	158	15,62	14,46	61,94
Logaritmica	0,9993	NO	3,65	-0,08	*****
Weibull	0,3989	73	3200,60	73,69	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9999	247	0,45	-15,10	39,68
Chapman-Richards	0,9999	146	0,48	-14,40	67,12

b) R2.es

S = 84

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9979	NO	8,12	7,92	*****
Exponencial Negativa	0,9906	94	36,11	22,84	89,15
Clench	0,9957	134	16,47	14,99	62,58
Logaritmica	0,9988	NO	4,72	2,50	*****
Weibull	0,3993	62	2310,32	70,4	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9998	243	0,66	-11,25	34,57
Chapman-Richards	0,9998	135	0,89	-8,21	62,22

c) R3.es

S = 130

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9977	NO	22,88	18,28	*****
Exponencial Negativa	0,9946	153	53,25	26,73	85,24
Clench	0,9976	224	23,27	18,45	58,11
Logaritmica	0,9994	NO	5,87	4,67	*****
Weibull	0,3902	94	5987,78	79,9	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9599	4	393,85	52,73	**
Chapman-Richards	0,9998	207	1,62	-2,21	62,80

d) P1.es

S = 149

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9973	NO	32,86	21,90	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9906	166	112,42	34,20	89,82
Clench	0,9958	236	50,32	26,16	63,17
Logaritmica	0,9988	NO	14,56	13,76	,,,,,
Weibull	0,4095	110	7086,91	75,6	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9973	1144802000	32,86	27,90	0,00001
Chapman-Richards	0,9994	232	7,72	13,41	64,22

e) P2.es

S = 125

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9967	NO	26,50	19,74	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9887	134	89,85	31,96	93,10
Clench	0,9957	186	34,03	22,25	67,20
Logaritmica	0,9993	NO	5,47	3,96	,,,,,
Weibull	0,4182	95	4631,86	77,4	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9967	543298527	26,50	25,74	0,00002
Chapman-Richards	0,9990	157	7,57	13,21	79,62

f) A1.es

S = 234

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9986	NO	45,80	25,22	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9952	289	158,10	37,61	80,99
Clench	0,9976	434	81,42	30,97	53,93
Logaritmica	0,9991	NO	30,76	21,24	,,,,,
Weibull	0,3722	168	20875,61	92,4	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9986	34559646095	45,80	31,22	0,000001
Chapman-Richards	1,0000	426	1,49	-3,04	54,93

g) A2.es

S = 117

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9991	NO	6,55	5,77	,,,,
Exponencial Negativa	0,9842	128	110,36	34,01	91,66
Clench	0,9920	179	56,06	27,24	65,36
Logaritmica	0,9971	NO	20,41	17,13	,,,,
Weibull	0,3968	87	4222,53	76,5	**
Morgan-Mercer- Flondin	0,9991	2148106000	6,55	11,77	0,00001
Chapman-Richards	0,9997	225	1,98	-0,19	52,00

h) A3.es

S = 201

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9977	NO	47,77	25,64	,,,,
Exponencial Negativa	0,9882	220	247,31	42,08	91,56
Clench	0,9946	309	113,84	34,32	65,01
Logaritmica	0,9983	NO	35,04	22,54	,,,,
Weibull	0,9994	385	11,73	17,6	52,21
Morgan-Mercer- Flondin	0,9977	579146923	47,77	31,64	0,00003
Chapman-Richards	0,9993	323	13,75	19,18	62,23

i) B1.es

S = 208

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9984	NO	36,31	22,89	,,,,
Exponencial Negativa	0,9870	227	290,21	43,68	91,58
Clench	0,9939	318	135,61	36,07	65,41
Logaritmica	0,9982	NO	41,10	24,14	,,,,
Weibull	0,3962	155	13510,99	88,1	**
Morgan-Mercer- Flondin	0,9984	2294056000	36,31	28,89	0,00001
Chapman-Richards	0,9999	341	3,04	4,08	61,00

j) B2.es

S = 292

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9986	NO	62,88	28,39	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9885	324	520,68	49,53	90,26
Clench	0,9945	458	250,24	42,20	63,76
Logaritmica	0,9982	NO	80,28	30,83	,,,,,
Weibull	0,3923	216	27444,39	95,2	**
Morgan-Mercer- Flondin	0,9680	2	1443,66	65,72	**
Chapman-Richards	0,9999	497	4,04	6,94	58,75

Epoca húmeda

k) R1.eh

S = 135

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9989	NO	11,05	10,99	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9919	159	84,71	31,37	85,15
Clench	0,9957	232	45,20	25,09	58,19
Logaritmica	0,9982	NO	18,42	16,11	,,,,,
Weibull	0,3771	98	6487,83	80,75	**
Morgan-Mercer- Flondin	0,9989	73520959	11,05	16,99	0,00018
Chapman-Richards	0,9999	257	1,27	-4,61	52,53

l) R2.eh

S = 83

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9983	NO	6,28	5,34	,,,,,
Exponencial Negativa	0,9905	94	35,85	22,77	88,50
Clench	0,9953	134	17,61	15,66	61,94
Logaritmica	0,9984	NO	6,09	5,05	,,,,,
Weibull	0,3899	61	2294,64	70,36	**
Morgan-Mercer- Flondin	0,9721	101	104,94	39,51	82,18
Chapman-Richards	0,9998	140	0,72	-10,38	59,28

II) R3.eh

S = 169

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9966	NO	53,49	26,77	,,,,
Exponencial Negativa	0,9932	190	107,09	33,71	89,05
Clench	0,9973	271	42,86	24,55	62,36
Logaritmica	0,9994	NO	9,73	9,73	,,,,
Weibull	0,3984	126	9495,37	84,56	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9966	572583227	53,49	32,77	0,00003
Chapman-Richards	1,0000	244	0,57	-12,71	69,26

m) P1.eh

S = 136

Función	R2	Asíntota	Cuadrados	AIC	muestreada
Power	0,9994	NO	6,04	4,96	,,,,
Exponencial Negativa	0,9909	168	98,70	32,89	80,99
Clench	0,9941	252	64,61	28,66	53,99
Logaritmica	0,9965	NO	37,82	23,30	,,,,
Weibull	0,3563	98	7015,17	77,53	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9712	1	313,43	46,45	**
Chapman-Richards	0,9996	394	4,10	7,08	34,52

n) P2.eh

S = 101

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9975	NO	12,28	12,06	,,,,
Exponencial Negativa	0,9841	107	78,39	30,59	94,65
Clench	0,9931	146	34,28	22,32	69,18
Logaritmica	0,9981	NO	9,40	9,38	,,,,
Weibull	0,4025	77	2951,79	72,88	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9997	273	1,45	-3,30	37,00
Chapman-Richards	0,9997	150	1,28	-4,55	67,33

o) A1.eh

S = 142

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9985	NO	16,90	15,25	,,,,
Exponencial Negativa	0,9904	162	107,20	33,72	87,65
Clench	0,9950	235	55,97	27,22	60,43
Logaritmica	0,9980	NO	22,61	18,16	,,,,
Weibull	0,3856	103	6848,26	81,29	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9995	521	5,20	9,46	27,26
Chapman-Richards	0,9994	263	6,19	11,20	53,99

p) A2.eh

S = 120

Función	R2	Asíntota	Cuadrados	AIC	muestreada
Power	0,9990	NO	8,42	8,28	,,,,
Exponencial Negativa	0,9936	145	54,35	26,93	82,51
Clench	0,9965	216	29,63	20,86	55,56
Logaritmica	0,9985	NO	12,65	12,35	,,,,
Weibull	0,9999	285	0,46	-14,76	42,11
Morgan-Mercer-Flondin	0,9990	18246800000	8,42	14,28	0,000001
Chapman-Richards	0,9999	234	0,55	-12,97	51,28

q) A3.eh

S = 222

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9991	NO	22,43	18,08	,,,,
Exponencial Negativa	0,9811	237	456,62	48,21	93,80
Clench	0,9908	326	221,67	40,99	68,10
Logaritmica	0,9970	NO	72,60	29,82	,,,,
Weibull	0,4002	167	14461,32	88,77	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9991	1168809000000	22,42	24,07	0,00000002
Chapman-Richards	0,9998	405	4,05	6,97	54,81

r) B1.eh

S = 149

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9955	NO	54,69	26,99	,,,,
Exponencial Negativa	0,9923	164	93,29	32,33	90,60
Clench	0,9972	232	33,79	22,18	64,22
Logaritmica	0,9995	NO	6,33	5,43	,,,,
Weibull	0,4191	112	6994,30	81,50	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9995	328	6,02	10,92	45,43
Chapman-Richards	0,9993	208	8,91	14,85	71,63

s) B2.eh

S = 204

Función	R2	Asíntota	Suma de Cuadrados	AIC	Proporción muestreada
Power	0,9988	No	24,04	18,77	,,,,
Exponencial Negativa	0,9822	218	365,80	46,00	93,46
Clench	0,9914	301	176,27	38,69	67,77
Logaritmica	0,9972	No	57,02	27,41	,,,,
Weibull	0,4048	153	12234,24	87,1	**
Morgan-Mercer-Flondin	0,9988	13030660000	24,04	24,77	0,000002
Chapman-Richards	0,9997	365	6,42	11,57	55,89

ANEXO 4

GRUPO EA1

FITOFAGOS - ES		MICETOFAGOS - ES		OMNIVOROS - ES		PARASITOIDES - ES		PREDADORES - ES		SAPROFAGOS - ES	
Psychodidae sp 2	55	Leioididae sp 1	142	Brachymyrmex sp 1	140	Ceraphronidae sp 1	47	Labidus sp 2	580	Entomobryidae sp 3	487
Sminthuridae sp 5	52	Mycetophiliidae sp 4	41	Solenopsis sp 2	114	Platygastridae sp 7	40	Staphylinidae sp 11	472	Arisopocidae sp 2	398
Chilocropidae sp 3	47	Leioididae sp 2	34	Pheidole sp 3	81	Scelionidae sp 1	34	Staphylinidae sp 12	369	Entomobryidae sp 1	380
Tipulidae sp 8	24	Sciaridae sp 10	31	Diplura sp 1	65	Scelionidae sp 2	32	Staphylinidae sp 7	184	Nitidulidae sp 1	340
Aphididae sp 2	24	Sciaridae sp 9	27	Linepithema sp 2	52	Scelionidae sp 4	30	Staphylinidae sp 3	147	Phoridae sp 9	275
Tipulidae sp 1	20	Sciaridae sp 4	21	Paratrechina sp 1	45	Platygastridae sp 1	23	Staphylinidae sp 36	133	Cecidomyiidae sp 8	247
Curculionidae sp 6	16	Sciaridae sp 8	14	Linepithema sp 1	39	Platygastridae sp 9	15	Staphylinidae sp 40	115	Phoridae sp 1	238
Cicadellidae sp 1	14	Sciaridae sp 11	14	Solenopsis sp 1	15	Platygastridae sp 2	14	Staphylinidae sp 29	80	Phoridae sp 2	228
Curculionidae sp 7	12	Mycetophiliidae sp 1	13	Pheidole sp 10	14	Proctotrupidae sp 1	10	Staphylinidae sp 27	63	Sphaeroceridae sp 3	215
Delphacidae sp 2	12	Sciaridae sp 25	11	Pheidole sp 12	14	Scelionidae sp 3	10	Staphylinidae sp 26	61	Entomobryidae sp 7	214
Sminthuridae sp 3	10	Sciaridae sp 13	9	Pheidole sp 7	12	Platygastridae sp 6	9	Staphylinidae sp 20	41	Phoridae sp 4	104
Chrysomelidae sp 3	9	Sciaridae sp 6	4	Ceratopogonidae sp 6	11	Ceraphronidae sp 5	7	Staphylinidae sp 6	37	Drosophilidae sp 2	89
Ptilodactylidae sp 1	9	Sciaridae sp 5	2	Pheidole sp 4	10	Diagriidae sp 37	7	Staphylinidae sp 8	35	Ptilidae sp 3	85
Tipulidae sp 7	9	Sciaridae sp 12	2	Pheidole sp 6	9	Diagriidae sp 3	6	Staphylinidae sp 24	27	Cecidomyiidae sp 3	70
Curculionidae sp 13	7	Sciaridae sp 22	2	Ceratopogonidae sp 15	9	Diagriidae sp 36	6	Empididae sp 5	27	Sphaeroceridae sp 1	68
Curculionidae sp 16	7	Sciaridae sp 26	2	Pheidole sp 13	6	Diagriidae sp 41	6	Empididae sp 11	27	Hypogastridae sp 1	64
Sminthuridae sp 4	6	Mycetophiliidae sp 5	1	Ceratopogonidae sp 10	5	Ceraphronidae sp 22	5	Empididae sp 1	22	Phoridae sp 30	64
Curculionidae sp 3	6	Mycetophiliidae sp 8	1	Blattellidae sp 6	2	Scelionidae sp 9	5	Staphylinidae sp 44	18	Entomobryidae sp 13	62
Cydnidae sp 3	6	Mycetophiliidae sp 7	1	Anthricidae sp 1	2	Braconidae sp 16	4	Pselaphidae sp 4	17	Entomobryidae sp 15	57
Lygaeidae sp 7	6	Sciaridae sp 2	1	Pheidole sp 9	2	Ceraphronidae sp 15	4	Pachycondyla sp 1	16	Collembola sp 26	52

FITOFAGOS - EH		MICETOFAGOS - EH		OMNIVOROS - EH		PARASITOIDES - EH		PREDADORES - EH		SAPROFAGOS - EH	
Sminthuridae sp 2	243	Leioididae sp 1	229	Solenopsis sp 2	47	Scelionidae sp 1	47	Staphylinidae sp 11	226	Entomobryidae sp 1	734
Sminthuridae sp 5	110	Sciaridae sp 9	19	Brachymyrmex sp 1	38	Scelionidae sp 2	45	Staphylinidae sp 12	157	Entomobryidae sp 3	706
Curculionidae sp 43	22	Leioididae sp 2	14	Pheidole sp 3	36	Scelionidae sp 3	33	Labidus sp 2	153	Sphaeroceridae sp 3	331
Tipulidae sp 8	20	Mycetophiliidae sp 4	8	Gryllidae sp 9	34	Scelionidae sp 4	28	Staphylinidae sp 40	52	Phoridae sp 9	253
Curculionidae sp 16	16	Mycetophiliidae sp 9	4	Diplura sp 1	23	Diagriidae sp 69	27	Staphylinidae sp 36	46	Phoridae sp 2	216
Tipulidae sp 1	13	Mycetophiliidae sp 10	4	Pheidole sp 14	15	Ceraphronidae sp 1	26	Staphylinidae sp 20	42	Hypogastridae sp 1	188
Curculionidae sp 6	12	Sciaridae sp 25	4	Pheidole sp 12	11	Diagriidae sp 47	17	Staphylinidae sp 68	38	Nitidulidae sp 1	144
Sminthuridae sp 4	10	Sciaridae sp 8	2	Linepithema sp 2	9	Platygastridae sp 2	17	Staphylinidae sp 3	36	Phoridae sp 1	139
Curculionidae sp 13	9	Sciaridae sp 22	2	Paratrechina sp 1	7	Platygastridae sp 1	14	Empididae sp 11	33	Entomobryidae sp 15	127
Cicadellidae sp 33	9	Sciaridae sp 32	2	Pheidole sp 7	7	Braconidae sp 31	11	Staphylinidae sp 24	29	Sphaeroceridae sp 1	124
Cydnidae sp 2	9	Sciaridae sp 33	2	Pheidole sp 10	6	Platygastridae sp 6	10	Staphylinidae sp 7	27	Entomobryidae sp 7	118
Curculionidae sp 7	8	Mycetophiliidae sp 11	1	Pheidole sp 4	5	Proctotrupidae sp 2	10	Staphylinidae sp 6	18	Phoridae sp 4	96
Ptilodactylidae sp 10	7	Sciaridae sp 1	1	Gryllidae sp 10	5	Ichneumonidae sp 19	8	Staphylinidae sp 21	17	Phoridae sp 30	92
Cydnidae sp 3	6	Sciaridae sp 4	1	Anthricidae sp 1	3	Scelionidae sp 5	8	Staphylinidae sp 16	15	Sphaeroceridae sp 2	74
Curculionidae sp 5	4	Sciaridae sp 5	1	Blattellidae sp 7	2	Bethylidae sp 11	7	Staphylinidae sp 13	13	Entomobryidae sp 13	69
Tipulidae sp 9	4	Sciaridae sp 10	1	Pheidole sp 6	2	Braconidae sp 3	7	Pachycondyla sp 1	12	Chironomidae sp 21	65
Cicadellidae sp 1	4	Sciaridae sp 16	1	Solenopsis sp 1	2	Myrmicae sp 19	7	Carabidae sp 11	11	Cecidomyiidae sp 3	52
Cicadellidae sp 32	4	Aradidae sp 1	1	Solenopsis sp 3	2	Platygastridae sp 7	7	Pselaphidae sp 4	11	Sphaeroceridae sp 10	52
Delphacidae sp 1	4	Acromyrmex sp 3	1	Blattellidae sp 6	1	Scelionidae sp 46	7	Soydmaniidae sp 3	10	Collembola sp 26	48
Delphacidae sp 2	4	Trachymyrmex sp 1	1	Solenopsis sp 4	1	Ceraphronidae sp 15	6	Staphylinidae sp 44	10	Phoridae sp 14	48

GRUPO EAZA

FITOFAGOS - ES		MICETOFAGOS - ES		OMNIVOROS - ES		PARASITOIDES - ES		PREDADORES - ES		SAPROFAGOS - ES	
Chrysomelidae sp 4	21	Sciaridae sp 18	8	Linepithema sp 2	134	Mymaridae sp 7	36	Empididae sp 4	37	Phoridae sp 1	165
Chloropidae sp 6	11	Sciaridae sp 9	6	Pheidole sp 2	124	Scellionidae sp 1	23	Staphylinidae sp 9	33	Entomobryidae sp 7	162
Lygaeidae sp 2	10	Sciaridae sp 13	3	Brachymyrmex sp 1	77	Scellionidae sp 12	20	Staphylinidae sp 26	24	Nitidulidae sp 2	134
Cicadellidae sp 1	8	Sciaridae sp 11	2	Pheidole sp 1	77	Diapriidae sp 14	18	Gnaptogenys sp 1	23	Entomobryidae sp 1	116
Cicadellidae sp 7	8	Sciaridae sp 19	1	Linepithema sp 1	62	Diapriidae sp 3	6	Pachycondyla sp 1	20	Nitidulidae sp 1	101
Cicadellidae sp 15	6	Trachymyrmex sp 2	1	Solenopsis sp 2	31	Scellionidae sp 3	6	Staphylinidae sp 12	18	Sphaeroceridae sp 11	83
Cicadellidae sp 17	6	Leiodidae sp 1	0	Ceratopogonidae sp 4	15	Diapriidae sp 1	5	Dolichopodidae sp 12	15	Entomobryidae sp 12	62
Acrididae sp 2	5	Leiodidae sp 2	0	Gryllidae sp 2	8	Diapriidae sp 24	5	Pselaphidae sp 1	7	Cecidomyiidae sp 12	52
Cicadellidae sp 11	4	Mycetophilidae sp 1	0	Gryllidae sp 4	6	Eucilidae sp 1	5	Staphylinidae sp 11	7	Entomobryidae sp 3	51
Sminturidae sp 2	3	Mycetophilidae sp 2	0	Pheidole sp 9	3	Scellionidae sp 4	5	Staphylinidae sp 7	6	Phoridae sp 3	50
Curculionidae sp 13	3	Mycetophilidae sp 3	0	Pheidole sp 11	3	Trichogrammatidae sp 1	5	Staphylinidae sp 24	6	Phoridae sp 4	50
Chloropidae sp 2	3	Mycetophilidae sp 4	0	Elattellidae sp 4	2	Diapriidae sp 23	4	Scydmaenidae sp 7	5	Entomobryidae sp 8	30
Chloropidae sp 3	3	Mycetophilidae sp 5	0	Gryllidae sp 3	2	Diapriidae sp 27	4	Staphylinidae sp 2	4	Phoridae sp 9	20
Chloropidae sp 7	3	Mycetophilidae sp 6	0	Ceratopogonidae sp 1	2	Scellionidae sp 2	4	Staphylinidae sp 34	4	Entomobryidae sp 2	19
Tipulidae sp 3	3	Mycetophilidae sp 7	0	Ceratopogonidae sp 6	2	Scellionidae sp 14	4	Staphylinidae sp 20	3	Phoridae sp 2	19
Cicadellidae sp 2	3	Mycetophilidae sp 8	0	Ceratopogonidae sp 8	2	Scellionidae sp 20	4	Staphylinidae sp 13	2	Phoridae sp 2	13
Delphacidae sp 1	3	Mycetophilidae sp 9	0	Elattellidae sp 3	1	Diapriidae sp 25	3	Staphylinidae sp 16	2	Phoridae sp 18	13
Miridae sp 3	3	Mycetophilidae sp 10	0	Gryllidae sp 5	1	Platygasteridae sp 2	3	Staphylinidae sp 33	2	Scatopsidae sp 2	13
Acrididae sp 3	3	Mycetophilidae sp 11	0	Gryllidae sp 6	1	Scellionidae sp 16	3	Staphylinidae sp 35	2	Carthos sp 1	12
Acrididae sp 5	3	Sciaridae sp 1	0	Ceratopogonidae sp 5	1	Scellionidae sp 18	3	Dolichopodidae sp 13	2	Phoridae sp 17	10

FITOFAGOS - EH		MICETOFAGOS - EH		OMNIVOROS - EH		PARASITOIDES - EH		PREDADORES - EH		SAPROFAGOS - EH	
Sminturidae sp 2	199	Sciaridae sp 9	29	Pheidole sp 2	63	Scellionidae sp 13	13	Pachycondyla sp 1	25	Phoridae sp 1	405
Acrididae sp 2	22	Mycetophilidae sp 2	2	Pheidole sp 1	50	Scellionidae sp 2	10	Gnaptogenys sp 1	15	Entomobryidae sp 3	353
Lygaeidae sp 7	17	Sciaridae sp 8	2	Linepithema sp 2	43	Scellionidae sp 4	9	Pseudoxychella imma	8	Hypogastridae sp 1	115
Lygaeidae sp 4	15	Mycetophilidae sp 8	1	Brachymyrmex sp 1	30	Braconidae sp 1	5	Staphylinidae sp 12	8	Entomobryidae sp 8	78
Lygaeidae sp 2	12	Sciaridae sp 18	1	Gryllidae sp 6	18	Ceraphronidae sp 1	5	Staphylinidae sp 35	8	Nitidulidae sp 2	60
Lygaeidae sp 10	10	Sciaridae sp 31	1	Solenopsis sp 2	14	Scellionidae sp 3	5	Staphylinidae sp 24	7	Scarabaeidae sp 13	51
Acrididae sp 3	10	Acromyrmex sp 1	1	Gryllidae sp 3	6	Scellionidae sp 21	5	Staphylinidae sp 7	6	Entomobryidae sp 7	46
Chrysomelidae sp 4	9	Acromyrmex sp 2	1	Gryllidae sp 4	6	Diapriidae sp 3	4	Carabidae sp 5	4	Entomobryidae sp 2	30
Cicadellidae sp 1	8	Leiodidae sp 1	0	Pheidole sp 4	5	Scellionidae sp 1	4	Scydmaenidae sp 7	4	Nitidulidae sp 1	20
Acrididae sp 4	8	Leiodidae sp 2	0	Gryllidae sp 2	3	Scellionidae sp 33	4	Dolichopodidae sp 12	4	Phoridae sp 2	15
Cicadellidae sp 2	7	Mycetophilidae sp 1	0	Anthracidae sp 1	2	Scellionidae sp 12	3	Pselaphidae sp 4	3	Phoridae sp 37	15
Cicadellidae sp 4	7	Mycetophilidae sp 3	0	Camponotus sp 2	2	Diapriidae sp 2	2	Pachycondyla sp 2	3	Carthos sp 1	13
Lygaeidae sp 3	7	Mycetophilidae sp 4	0	Pheidole sp 7	2	Diapriidae sp 12	2	Carabidae sp 2	2	Phoridae sp 18	11
Curculionidae sp 13	4	Mycetophilidae sp 5	0	Pheidole sp 6	2	Scellionidae sp 16	2	Staphylinidae sp 30	2	Cecidomyiidae sp 12	10
Cicadellidae sp 27	4	Mycetophilidae sp 6	0	Pheidole sp 14	2	Tachinidae sp 4	1	Dolichopodidae sp 23	2	Phoridae sp 4	10
Miridae sp 6	4	Mycetophilidae sp 7	0	Solenopsis sp 1	2	Tachinidae sp 5	1	Ragionidae sp 1	2	Onthophagus sp 1	10
Chloropidae sp 3	3	Mycetophilidae sp 9	0	Linepithema sp 1	2	Tachinidae sp 6	1	Pseudomyrmex sp 2	2	Sphaeroceridae sp 2	9
Ptilodactylidae sp 6	2	Mycetophilidae sp 10	0	Diplura sp 1	1	Bethylidae sp 9	1	Carabidae sp 3	1	Entomobryidae sp 12	6
Ephydriidae sp 1	2	Mycetophilidae sp 11	0	Elattellidae sp 1	1	Ceraphronidae sp 11	1	Carabidae sp 6	1	Cecidomyiidae sp 3	5
Cicadellidae sp 7	2	Sciaridae sp 1	0	Elattellidae sp 2	1	Diapriidae sp 27	1	Carabidae sp 14	1	Nitidulidae sp 4	4

GRUPO EA2B

FITOFAGO - ES		MICETOFAGO - ES		OMNIVORO - ES		PARASITOIDE - ES		PREDATOR - ES		SAPROFAGO - ES	
Sminthuridae sp 1	100	Sciaridae sp 8	48	Pheidole sp 1	164	Diapriidae sp 3	47	Pselaphidae sp 1	50	Entomobryidae sp 3	534
Sminthuridae sp 2	29	Sciaridae sp 1	17	Solenopsis sp 2	159	Scellionidae sp 1	32	Staphylinidae sp 2	45	Phoridae sp 1	395
Aphididae sp 2	29	Sciaridae sp 4	4	Linepithema sp 1	118	Scellionidae sp 2	31	Pachycondyla sp 1	28	Entomobryidae sp 1	363
Cicadellidae sp 1	19	Sciaridae sp 6	4	Brachymyrmex sp 1	37	Ceraphronidae sp 1	27	Staphylinidae sp 12	23	Nitidulidae sp 1	132
Psychodidae sp 2	16	Sciaridae sp 13	4	Pheidole sp 3	32	Scellionidae sp 3	17	Pachycondyla sp 2	18	Entomobryidae sp 7	125
Lygaeidae sp 7	11	Sciaridae sp 5	3	Pheidole sp 4	31	Diapriidae sp 1	14	Staphylinidae sp 3	17	Entomobryidae sp 5	116
Delphacidae sp 1	8	Sciaridae sp 9	3	Pheidole sp 2	21	Ceraphronidae sp 8	5	Staphylinidae sp 11	13	Entomobryidae sp 2	97
Chloropidae sp 3	7	Sciaridae sp 10	3	Diplura sp 1	19	Scellionidae sp 4	5	Labidus sp 1	7	Scatopsidae sp 2	78
Cicadellidae sp 7	7	Sciaridae sp 11	3	Brachymyrmex sp 3	19	Braconidae sp 1	2	Pselaphidae sp 4	6	Phoridae sp 2	42
Cicadellidae sp 2	5	Sciaridae sp 14	3	Linepithema sp 2	18	Ceraphronidae sp 12	2	Staphylinidae sp 7	5	Phoridae sp 18	38
Cydnidae sp 2	4	Sciaridae sp 7	2	Brachymyrmex sp 4	15	Diapriidae sp 5	2	Pselaphidae sp 5	4	Entomobryidae sp 10	36
Delphacidae sp 2	4	Mycetophilidae sp 2	1	Solenopsis sp 1	11	Diapriidae sp 30	2	Scydmaenidae sp 7	4	Entomobryidae sp 11	35
Cicadellidae sp 3	3	Mycetophilidae sp 3	1	Pheidole sp 8	10	Diapriidae sp 31	2	Staphylinidae sp 4	4	Hypogastridae sp 1	29
Acropyga sp 1	2	Sciaridae sp 2	1	Ceratopogonidae sp 6	10	Diapriidae sp 32	2	Gnamptogenys sp 1	4	Phoridae sp 3	27
Chysomelidae sp 4	2	Sciaridae sp 3	1	Parabachina sp 1	8	Diapriidae sp 33	2	Staphylinidae sp 24	3	Entomobryidae sp 9	24
Curculionidae sp 2	2	Sciaridae sp 16	1	Pheidole sp 9	8	Mymaridae sp 2	2	Staphylinidae sp 29	3	Microcoryphia sp 1	23
Curculionidae sp 6	2	Sciaridae sp 17	1	Pheidole sp 6	5	Mymaridae sp 6	2	Dolichopodidae sp 10	3	Entomobryidae sp 8	22
Curculionidae sp 14	2	Sciaridae sp 20	1	Camponotus sp 1	3	Pteromalidae sp 1	2	Scydmaenidae sp 2	2	Sphaeroceridae sp 3	21
Chloropidae sp 4	2	Aradidae sp 2	1	Pheidole sp 10	3	Tachinidae sp 1	1	Scydmaenidae sp 8	2	Entomobryidae sp 4	18
Cicadellidae sp 8	2	Leiodidae sp 1	0	Arthricidae sp 1	2	Tachinidae sp 3	1	Dolichopodidae sp 1	2	Phoridae sp 4	18

FITOFAGOS - EH		MICETOFAGOS		OMNIVOROS - EH		PARASITOIDES - EH		PREDADORES - EH		SAPROFAGO - EH	
Sminthuridae sp 2	1132	Sciaridae sp 9	18	Solenopsis sp 2	145	Scellionidae sp 2	73	Labidus sp 3	167	Phoridae sp 1	1089
Curculionidae sp 1	81	Sciaridae sp 27	11	Pheidole sp 4	142	Scellionidae sp 4	26	Staphylinidae sp 24	33	Entomobryidae sp 3	788
Aphididae sp 2	25	Sciaridae sp 13	10	Pheidole sp 1	130	Scellionidae sp 3	22	Pachycondyla sp 1	32	Entomobryidae sp 1	564
Delphacidae sp 5	21	Trachymyrmex sp 1	5	Linepithema sp 2	105	Scellionidae sp 1	20	Pachycondyla sp 2	32	Entomobryidae sp 2	176
Delphacidae sp 1	19	Sciaridae sp 2	3	Pheidole sp 3	70	Diapriidae sp 3	14	Staphylinidae sp 12	28	Scarabaeidae sp 13	139
Sminthuridae sp 6	13	Sciaridae sp 8	3	Pheidole sp 14	48	Ceraphronidae sp 17	4	<i>Pseudoscytheila immec</i>	18	Phoridae sp 2	128
Cicadellidae sp 8	11	Sciaridae sp 11	3	Linepithema sp 1	37	Scellionidae sp 33	4	Staphylinidae sp 11	18	Entomobryidae sp 7	100
Acropyga sp 2	10	Leiodidae sp 1	2	Diplura sp 1	19	Braconidae sp 1	3	Pselaphidae sp 1	17	Nitidulidae sp 1	85
Delphacidae sp 2	10	Mycetophilidae sp 9	2	Solenopsis sp 1	16	Ceraphronidae sp 1	3	Staphylinidae sp 3	14	Microcoryphia sp 1	72
Elateridae sp 1	9	Sciaridae sp 29	2	Pheidole sp 6	10	Diapriidae sp 1	3	Staphylinidae sp 20	14	Entomobryidae sp 11	59
Sminthuridae sp 7	7	Aradidae sp 2	2	Pheidole sp 7	9	Scellionidae sp 35	3	Carabidae sp 5	10	Phoridae sp 4	51
Curculionidae sp 16	7	Sciaridae sp 1	1	Pheidole sp 8	8	Scellionidae sp 41	3	Staphylinidae sp 2	7	Cecidomyiidae sp 3	50
Chysomelidae sp 4	6	Sciaridae sp 4	1	Pheidole sp 10	8	Bethylidae sp 8	2	Staphylinidae sp 7	7	Entomobryidae sp 8	44
Curculionidae sp 29	6	Sciaridae sp 10	1	Gryllidae sp 8	7	Ceraphronidae sp 23	2	Scydmaenidae sp 3	6	Chironomidae sp 23	25
Curculionidae sp 2	5	Sciaridae sp 12	1	Blattellidae sp 2	6	Diapriidae sp 30	2	Gnamptogenys sp 1	6	Sphaeroceridae sp 3	24
Lygaeidae sp 10	5	Sciaridae sp 28	1	Brachymyrmex sp 3	6	Platygasteridae sp 2	2	Scydmaenidae sp 7	5	Hypogastridae sp 1	23
Curculionidae sp 6	4	Sciaridae sp 30	1	Blattellidae sp 6	5	Scellionidae sp 26	2	Staphylinidae sp 6	5	Chironomidae sp 24	22
Curculionidae sp 27	4	Aradidae sp 3	1	Brachymyrmex sp 1	5	Bethylidae sp 1	1	Empididae sp 1	5	Chironomidae sp 21	21
Curculionidae sp 28	4	Acromyrmex sp 1	1	Gryllidae sp 7	5	Braconidae sp 27	1	Carabidae sp 2	4	Entomobryidae sp 10	18
Chloropidae sp 3	3	Leiodidae sp 2	0	Gryllidae sp 9	5	Braconidae sp 28	1	Scydmaenidae sp 14	4	Phoridae sp 9	18