



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Distribución de la biodiversidad e intensificación del uso de la tierra: influencia de la forestación comercial sobre las comunidades microbianas del suelo

Tesis para optar por el título de Doctor de la

Universidad de Buenos Aires en Ciencias Biológicas

Tesista: Lic. Martín Nicolás Riberó

Directora: Dra. Julieta Filloy

Codirectora: Dra. María Romina Schiaffino

Consejera de estudios: Dra. Viviana Alder

Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología

30 de julio 2024

RESUMEN

Esta tesis analiza la respuesta de la diversidad de las comunidades del suelo ante el disturbio humano y su intensidad, haciendo enfoque en la variación de la misma en la dimensión espacial y temporal. Como caso de estudio se evaluó el impacto de las plantaciones forestales comerciales sobre el ecosistema edáfico y sus comunidades biológicas, teniendo en cuenta el tiempo de uso como indicador de intensidad. En Sudamérica, se observó por medio de un metaanálisis que las plantaciones forestales tienen un mayor impacto sobre la riqueza vegetal que sobre los artrópodos y microorganismos edáficos. La pérdida de diversidad se asoció a la evapotranspiración regional y al tipo de bioma, observándose mayores pérdidas en los pastizales que en los bosques. Incorporar la cobertura agrícola regional mostró mejorar las predicciones del modelo dado que regiones altamente disturbadas presentaron una respuesta atenuada. Dentro de los pastizales, se estudiaron los cambios en la diversidad de microorganismos del suelo (bacterias y hongos), y de los procesos ecosistémicos asociados, frente al reemplazo de ambientes nativos por plantaciones de *Eucalyptus grandis*, y su explotación mantenida en el tiempo en la región de la Pampa Mesopotámica. La sustitución de pastizales por plantaciones forestales produjo una homogeneización biótica de las comunidades microbianas a escala regional y cambios en los procesos ecosistémicos del suelo. Los cambios en los procesos fueron acompañados de cambios en los grupos funcionales de microorganismos. La intensificación del uso forestal, dada por el tiempo de uso consecutivo, sugirió una sucesión dentro del lote, cambiando la composición taxonómica de las comunidades microbianas, pero no sus rasgos funcionales. En conclusión, el uso de la tierra, en este caso particular las plantaciones forestales, tienen un impacto sobre sobre los ecosistemas edáficos que depende del bioma donde se desarrolle y de las condiciones climáticas y edáficas de la región. Sin embargo, la influencia de los factores naturales sobre la respuesta de la diversidad depende también de variables antropogénicas de escala regional y local.

Palabras clave: BIOGEOGRAFIA - DIVERSIDAD BETA – BACTERIAS – HONGOS – METAGENÓMICA

ABSTRACT

Biodiversity distribution and land use intensification: influence of commercial afforestation on soil microbial communities

This thesis analyzes the response of soil community diversity to human disturbance and its intensity, focusing on its variation in spatial and temporal dimensions. As a case study, the impact of commercial forest plantations on the edaphic ecosystem and its biological communities was evaluated, taking into account the time of use as an indicator of intensity. In South America, a meta-analysis showed that forest plantations have a greater impact on plant richness than on edaphic arthropods and microorganisms. The loss of diversity was associated with regional evapotranspiration and biome type, with greater losses observed in grasslands than in forests. Incorporating regional agricultural cover was shown to improve model predictions since highly disturbed regions showed a reduced response. Within grasslands, changes in the diversity of soil microorganisms (bacteria and fungi) and associated ecosystem processes were studied in the face of the replacement of native environments by Eucalyptus grandis plantations, and their exploitation over time in the Mesopotamian Pampa region. The replacement of grasslands by forest plantations produced a biotic homogenization of microbial communities at a regional scale and changes in soil ecosystem processes. The changes in processes were accompanied by changes in the functional groups of microorganisms. The intensification of forest use, given by the time of consecutive use, suggested a succession within the plot, changing the taxonomic composition of microbial communities, but not their functional traits. In conclusion, land use, in this particular case forest plantations, have an impact on edaphic ecosystems that depends on the biome where it is developed and the climatic and edaphic conditions of the region. However, the influence of natural factors on the response of diversity also depends on anthropogenic variables at regional and local scales.

Keywords: BIOGEOGRAPHY – BETA DIVERSITY– BACTERIA – FUNGI - METAGENOMICS

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directoras que me ayudaron a llevar este trabajo siempre con la mejor de las energías. A Juli, por el tanto tiempo que me acompañó en el crecimiento académico, pero también en el personal. A Romi, por su predisposición y apertura para guiarme en los desafíos que me propuse al encarar un trabajo fuera de mi campo de estudios. Con ambas logramos un trabajo que creo que dio muchos frutos de valor, tanto académicos como personales.

Este trabajo no hubiese sido posible sin el apoyo del día a día de mis compañeros de laboratorio. Agradecer a Caro, Santi y Ani, que desde un principio estuvieron para complementar mis ideas y ayudarme. A Aldi por acompañarme al campo. Y, junto con todos ellos, también agradecer a José, Kevin y Flor, que en el día a día aportaron sus risas y abrazos para sacar a adelante el trabajo.

Debo agradecer a la universidad pública que me formó como profesional y persona, y a la facultad de ciencias exactas y naturales de la Universidad de Buenos Aires. Las personas que trabajan en ella son pilares fundamentales, y su valor se multiplica por su condición de pública. En momentos donde se cuestionan los valores más fundamentales del bien común, la universidad pública y de calidad es un estandarte que debemos defender. Nadie se salva solo.

Agradezco a la gente externa a la facultad y a mis amigos que durante la realización de esta tesis siempre me apoyaron. En particular, esta tesis no hubiese sido posible sin el acompañamiento de Anna, como compañera y amiga. Su presencia fue esencial tanto para la tesis, como para disfrutar la experiencia personal que implica realizar un doctorado.

Agradezco a mi familia que me acompañó desde un inicio. Me dieron el soporte y apoyo en mis decisiones. Sin ellos no podría haber disfrutado plenamente esta experiencia ni haber sorteado las dificultades que la realidad impuso, como una pandemia o diversas crisis.

Agradezco a las personas del departamento de Ecología, Genética y Evolución de la FCEN, en particular a Martín Graziano, Martín Sarraceno, Julián Mensch y

Alexandra Gottlieb, por la capacitación y ayuda en el momento de realizar los análisis moleculares. A Vivi Alder por asesorarme como consejera y prestar siempre todo la buena onda e interés para ayudarme a cumplir con los objetivos.

Agradezco a Aristóbulo, por prestar ayuda logística para el trabajo en la región del Parque Nacional El Palmar. También debo agradecer al personal de los predios forestales que nos recibieron en los múltiples sitios de trabajo. En particular agradezco a Daniel y Ángel, de El Potrero, y a Gustavo y Hugo, de Iberpapel, por su apoyo logístico y predisposición para ayudar en el trabajo de campo.

A mi abuela

A los trabajadores de la ciencia

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	i
ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE GENERAL.....	vi
ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
CAPÍTULO I <i>Introducción</i>	1
Antecedentes	1
Objetivos e hipótesis	10
Organización de la tesis.....	10
CAPÍTULO II <i>Respuesta de la biodiversidad del suelo frente a las forestaciones comerciales en biomas sudamericanos</i>	12
Introducción	12
Metodología.....	16
Resultados	21
Discusión	26
CAPÍTULO III <i>Diversidad taxonómica microbiana del suelo e intensificación forestal en bioma de pastizal</i>	33
Introducción	33
Metodología.....	38
Resultados	42
Discusión	51
CAPÍTULO IV <i>Diversidad funcional y procesos ecosistémicos asociados con la microbiota del suelo en plantaciones forestales en bioma de pastizal</i>	57
Introducción	57
Metodología.....	60
Resultados	66
Discusión	75
CAPÍTULO V <i>Consideraciones finales</i>	80
BIBLIOGRAFÍA	85
APÉNDICE.....	100
Capítulo 2	100
Capítulo 3	113
Capítulo 4	118

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 – Detalle del proceso de selección del modelo para la respuesta de riqueza de especies	23
Tabla 2.2 – Detalle de los valores de los parámetros de los modelos II y V. ...	24
Tabla 3.1 – Disimilitud taxonómica dentro y entre tratamientos.	46
Tabla 4.1 – Parámetros de las pruebas de Mantel simples y parciales.....	70
Tabla 4.2 – Parámetros del SEM de cuadrados mínimos parciales y proceso de ajuste.....	70
Tabla S3.1 – Valores medios y, entre paréntesis, desviación estándar de las variables fisicoquímicas en cada tratamiento.....	113
Tabla S3.2 – Coeficiente de correlación de Pearson (R) entre la disimilitud taxonómica y ambiental.....	113
Tabla S3.3 – Parámetros de envfit para los ordenamientos del 16S e ITS. ...	114
Tabla S3.4 – Riqueza media observada por tratamiento por phyla.....	115
Tabla S4.1 – Características funcionales de las especies procariotas y fúngicas	118
Tabla S4.2 – Detalles de los modelos lineales evaluados.....	119
Tabla S4.3 – Puntuaciones de especies en el RDA.	120

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1 – Distribución de los estudios en América del Sur y sus biomas.....	17
Figura 2.2 – Cociente de respuesta según diferentes factores, diferentes letras significan diferencias significativas.....	22
Figura 2.3 – Regresión parcial que representa la interacción de la Evapotranspiración real y la estructura del bioma según el modelo seleccionado (modelo V).....	25
Figura 2.4 – Predicción del cociente de respuesta en América del Sur según el modelo V para: a) plantaciones de 5 años de edad. b) Plantaciones de 15 años de antigüedad.....	26
Figura 3.1 – Mecanismos de homogeneización. a) diversidad beta esperada dentro y entre tratamientos. b) Pérdida y ganancia de especies endémicas (rojo) y ubicuas (verde) respectivamente a través de la cronosecuencia.	37
Figura 3.2 – Patrones de disimilitud taxonómica de comunidades a) procariotas y b) fúngicas a lo largo de la transecta. c) Disimilitud ambiental basada en la distancia euclídea de las variables estandarizadas.....	44
Figura 3.3 – Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la distancia taxonómica de Jaccard entre sitios para a) comunidades procariotas y b) fúngicas.....	45
Figura 3.4 – Abundancia relativa de los diez phyla más abundantes de las comunidades a) procariotas y b) fúngicas.	48
Figura 3.5 – Cambio en los componentes de la riqueza de ASV según los tratamientos para comunidades a) procariotas y b) fúngicas.....	49
Figura 3.6 – Componentes de extinción (rojo) y colonización (azul) entre transiciones para a) comunidades procariotas y b) fúngicas.....	50
Figura 4.1- Distribución de las FE en el espacio según tratamientos.	67
Figura 4.2 – Análisis SEM de cuadrados mínimos parciales.	69
Figura 4.3 – Ordenamiento de los sitios basado en los dos primeros ejes del análisis de redundancia (Escalaamiento 2). Se traza la superficie de la multifuncionalidad efectiva..	72
Figura 4.4 – Diferencias en los rasgos funcionales observados entre los diferentes tratamientos en función de la abundancia de ASV.	74
Figura 4.5 – Gráfico de correlación entre las FE y los rasgos ecológicos microbianos de a) procariotas y b) fúngicas.....	75
Figura S2.1 – Flujo de trabajo de PRISMA	110
Figura S2.2 – Gráfico de embudo para todo el conjunto de datos.	111
Figura S2.3 – Regresión parcial para la edad de plantación, basada en el modelo V.....	112
Figura S2.4 – Regresión parcial para la cobertura agrícola, basada en el modelo V.....	112
Figura S3.1 – Curvas de acumulación de especies. a) ASV 16S, b) ASV ITS	117
Figura S4.1 – Ordenamiento basado en la RDA de acuerdo con el a) escalamiento 1 y b) escalamiento 2.....	121

CAPÍTULO I

Introducción

"In a biosphere increasingly transformed by human societies, ecology cannot advance as a predictive science without gaining the basic theoretical tools needed to investigate & understand the ultimate causes, not just the consequences, of human transformation of ecological pattern, process, & change." - Ellis 2015

"In this historical context, recent biological changes should be seen as responses to multiple drivers of change, rather than being a problem per se. These changes are the means by which the biosphere is adjusting to and will ultimately survive the Anthropocene." - Thomas 2020

Antecedentes

La curiosidad por la diversidad biológica, y su variación en el espacio, es algo que ha impulsado el desarrollo del conocimiento de la naturaleza desde sus orígenes. La sistematización de las observaciones y las primeras hipótesis de distribución de la diversidad a gran escala vinieron de las expediciones de Humboldt y Bonpland, en el siglo XVIII. Estos dos exploradores, acaso los primeros ecólogos, identificaron los factores ambientales que acompañan los cambios de vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en el volcán Chimborazo, Ecuador (Humboldt & Bonpland 1807). Junto con Willdenow, Humboldt planteó hacer el paralelismo entre la variación climática a lo largo del gradiente altitudinal de las montañas con aquella observada a lo largo de la latitud en los continentes, obteniendo así las primeras aproximaciones hacia la explicación de la distribución de la diversidad a escala global. Posteriormente, con el crecimiento de las colecciones científicas europeas y el auge de la teoría de la evolución, se identificaron las generalidades que llevarían a la delimitación de las biorregiones, es decir, regiones geográficas que agrupaban características evolutivas de las especies y mantenían una coherencia histórica

(Clements 1904). Por último, en la segunda mitad del siglo XX, la ecología cuantitativa llevó a modelar la distribución de las especies en el espacio. Surgieron la teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 2001), la areografía (Rapoport 1975), y la teoría metabólica de la macroecología (Brown 1995). En la actualidad, los ecólogos avanzan apoyados en los logros de aquellos que los precedieron, comprendiendo la historia natural que arroja luz sobre la distribución de las especies a través de los marcos de la biogeografía y la macroecología. Sin embargo, esta comprensión es parcial. Por un lado, gran parte del conocimiento ha sido desarrollado desde la perspectiva de la ciencia del norte global (Nuñez *et al.* 2021). Por otro lado, el planeta se encuentra enfrentando un proceso de cambio global donde los patrones ecológicos están experimentando transformaciones significativas (Ellis 2015). Por ello, urge la necesidad de ahondar en los patrones ecológicos actuales, para incorporar nuevas perspectivas y continuar la búsqueda de posibles predictores generales de la distribución de la biodiversidad.

Patrones biogeográficos, procesos que los sostienen y sus fluctuaciones en el Antropoceno.

Las actividades humanas han modificado la mayor parte de la superficie del planeta (Chapin III *et al.* 2000, Sala *et al.* 2000). En consecuencia, incluso la composición de la atmósfera y los regímenes climáticos se encuentran cambiando (Karl & Trenberth 2003). La magnitud de la influencia humana es tal que se ha definido una era caracterizada por la actividad de la especie humana, conocida como el Antropoceno (Crutzen 2006). A la par del cambio fisicoquímico del globo asociado a la actividad antropogénica, también se observa una respuesta de la biosfera. Los patrones espaciales de diversidad y la distribución de las especies actuales no pueden ser enteramente explicados a través de la historia geológica del ambiente y la evolutiva de las especies (Ellis 2015). La actividad humana no solo ha provocado la extinción local o total de algunas especies a través del cambio estructural de los ecosistemas, sino que también ha facilitado la dispersión de múltiples especies asociadas a los ambientes antropogénicos (McKinney & Lockwood 1999). Así, se plantea el interrogante sobre la medida en que los efectos de la actividad humana en la actualidad

moldean los patrones de diversidad, y cuál es su magnitud de importancia en comparación con las variables naturales que los han explicado hasta ahora.

Las actividades humanas han llevado a la modificación de la distribución de numerosas especies, cambiando los patrones de diversidad que se observan a distintas escalas (Newbold *et al.* 2016). Sin embargo, las biotas de distintos biomas a lo largo de la tierra mostraron no responder de igual manera al disturbio humano. A escala continental, algunos de los factores que pueden modular la respuesta de la diversidad ante un mismo uso de la tierra pueden ser el clima y el grado de disturbio antropogénico regional. El clima, a través de sus características (*i.e.*, temperatura y precipitación, aridez, o su estacionalidad) ejerce un primer filtro ambiental a escala global sobre los nichos ecológicos de las especies (Willig *et al.* 2003). A modo de ejemplo, se ha hipotetizado que las comunidades de ambientes templados son más resistentes al cambio de uso de la tierra que aquellas de ambientes tropicales, dado que tienen nichos ecológicos más amplios (Newbold *et al.* 2020a). Sin embargo, al momento de comparar comunidades de ambientes naturales y antropizados, la biota que se toma como referencia puede haber ya sufrido cierta presión antropogénica a escala regional (*e.g.*, fragmentación del hábitat), generando una respuesta atenuada debido al “filtro de extinción” (Phillips *et al.* 2017, Newbold *et al.* 2020b). El filtro de extinción afecta el impacto del cambio del uso de la tierra por medio de un efecto histórico sobre la comunidad de referencia, modificando el ensamble del ambiente natural al promover el desarrollo de especies asociadas al humano. Por lo tanto, a lo largo del espacio, hay variables naturales y antropogénicas preexistentes al disturbio asociado al cambio del uso de la tierra puntualmente estudiado que pueden determinar la respuesta de la biota evaluada.

A partir de lo previamente explicado, se desprende que las comunidades biológicas varían naturalmente en el espacio en su riqueza y composición, tanto taxonómica como funcionalmente. Sin embargo, las actividades humanas afectan dichos patrones de variación al modificar las variables que se asocian a ellos tanto a escala local, como regional y global. En el inicio de este siglo, el cambio global surgió como una marca de época en los estudios científicos. Los estudios se enfocaron principalmente en la extinción de las especies y la pérdida de biodiversidad y de ecosistemas (Tilman 1999, Chapin III *et al.* 2000, Sala *et*

al. 2000). Sin embargo, ahondando en los efectos del uso de la tierra, se observa que no solo modifica la riqueza específica de las comunidades, sino también su composición. El incremento de especies asociadas al humano en los ecosistemas junto con la extinción de especies endémicas lleva a la perdida de la variabilidad de la composición de las comunidades en el espacio, lo que se conoce como homogeneización biótica (McKinney & Lockwood 1999). La homogeneización biótica surge como un problema característico del Antropoceno, modificando los patrones biológicos previamente descriptos por la biogeografía. En esta tesis se ahondó en la homogeneización biótica como problemática asociada al uso de la tierra, y su implicancia en los patrones biogeográficos de la distribución de la diversidad observados en el espacio.

A escala global, se ha observado que los patrones de homogeneización biótica asociada al uso de la tierra difieren según el tipo de uso y a la región estudiada. Newbold *et al.* (2016) identificaron que la variabilidad natural en la composición de las comunidades a lo largo del espacio es mayor en ambientes tropicales que en templados. Esto se explica tanto por la diferencia en la riqueza de especies que se observa entre los trópicos y los ambientes templados, como por la amplitud de nicho de las especies. La mayor riqueza asociada a los trópicos implicaría que, por una cuestión de azar, aumente la disimilitud en el espacio entre sitios. A la par, la diferencia en la amplitud de nichos implica que las especies de ambientes templados suelen tener nichos ecológicos más amplios, debido a la estacionalidad de las variables ambientales (Rapoport 1975). Esto suele llevar a rangos geográficos mayores para las especies de ambientes templados, lo que implicaría menor recambio en el espacio. Estas diferencias ecológicas entre las especies de comunidades tropicales y templadas pueden ser una explicación de una mayor pérdida de riqueza y mayor diferenciación taxonómica al comparar ambientes naturales y antropogénicos en ambientes tropicales que en templados (Newbold *et al.* 2016, 2020b). Así, explicados por las características ecológicas de las especies, los patrones de diversidad cambian en su riqueza y composición, a lo largo de sus facetas taxonómicas y funcionales, lo que, a su vez, determina la respuesta de las comunidades frente al uso de la tierra. Sin embargo, se ha identificado que los distintos usos de la tierra no influyen de igual manera al proceso de homogeneización (Corbelli *et al.*

2015, Filloy *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019b). Particularmente, Newbold *et al.* (2016) describen que las pasturas impactan en mayor medida a la homogeneización biótica en bosques tropicales, dado que no pueden albergar las especies asociadas a los bosques, probablemente debido a su alto grado de contraste estructural. Por lo tanto, el grado de contraste entre el ambiente natural y el antropizado es un factor determinante que afecta múltiples aspectos de la diversidad. Debido a que los ambientes naturales varían sus características estructurales en el espacio según la historia geológica y el clima, el abordaje del impacto del cambio del uso de la tierra sobre la homogeneización biótica adquiere un componente biogeográfico intrínseco que debe ser tenido en cuenta. No obstante, dado que las biotas de distintos biomas pueden presentar respuestas diferentes según el uso estudiado, en esta tesis se propuso desentrañar la influencia relativa de ambos factores incorporando la interacción entre el uso y el bioma donde se desarrolla.

Mas allá de la identidad del uso de la tierra, un mismo tipo de uso varía su impacto según su grado de intensidad (Phillips *et al.* 2017). La intensidad del uso de la tierra es una definición que se presupone para hablar de gradientes en el tipo de explotación, pero que generalmente es en detrimento de la biodiversidad (Gossner *et al.* 2016, Beckmann *et al.* 2019). Se puede hablar de la intensidad de los usos de la tierra dimensionando sus aspectos tecnológicos (Herzog *et al.* 2006) o su dimensión temporal (tiempo consecutivo de explotación) (Montecchia *et al.* 2015, Osburn *et al.* 2021, Chen *et al.* 2023). En esta tesis se enfocó en la dimensión temporal del uso, particularmente en el tiempo consecutivo de explotación de un mismo sitio. Las actividades agronómicas suelen consistir en la cosecha del producto de interés, lo que implica que cada cierto periodo de tiempo (dependiendo del tiempo necesario para la cosecha) el cultivo es cosechado, dejando el suelo desnudo y comenzando nuevamente con el ciclo productivo. Si bien las características ambientales sobre el nivel del suelo acompañan el desarrollo del cultivo, las variables fisicoquímicas del suelo acumulan un grado de cambio acorde al tiempo consecutivo de explotación del lote independientemente del estado del cultivo (Berthrong *et al.* 2012, MacDonald *et al.* 2012, Borrelli *et al.* 2017). Ante la expansión de la frontera agrícola, el espacio se presenta no solo como un mosaico de usos diversos, sino

también con sitios con distinto tiempo de explotación. Identificar el aporte de la dimensión temporal al momento de evaluar el impacto de las actividades humanas sobre la biodiversidad a distintas escalas es necesario para profundizar el entendimiento sobre los impactos del uso de la tierra.

La relevancia de la ecología del suelo y sus comunidades.

El desarrollo de la ecología del suelo ha replanteado diversas preguntas, dado que se ha visto que las dinámicas ecológicas por debajo de su nivel pueden diferir de aquellos observados sobre el mismo (Birkhofer *et al.* 2017). El creciente interés por las comunidades edáficas, de las cuales su mayor diversidad pertenece a microorganismos, deja en claro que se precisan estudios biogeográficos especialmente orientados hacia ellas (Martiny *et al.* 2006, Martiny & Walters 2018). A modo de ejemplo, se ha observado que al delimitar biomas basados en características y comunidades edáficas, estos no siempre coinciden con aquellos tradicionales determinados por variables climáticas y comunidades vegetales (Vasar *et al.* 2022). Estos biomas edáficos, diferenciados principalmente según su pH y temperatura, lograron resumir en gran proporción las diferencias en la composición de las comunidades microbianas eucariotas y procariotas. Así, los primeros intentos de abordaje determinaron que el ecosistema del suelo, y sus comunidades, representaban una alta complejidad en sus respuestas ecológicas, con alto grado de heterogeneidad entre taxones. La diversidad de formas de vida (de bacterias a artrópodos) y la heterogeneidad a microescala de las variables ambientales en el suelo hacen difícil encontrar patrones generales para las comunidades edáficas (Decaëns 2010). La alta variabilidad en condiciones ambientales a escalas microscópicas en los agregados del suelo proporciona sitios de aireados y de anoxia, o con acceso al agua o completamente secos a solo micrómetros de distancia. Esto induce una alta diversidad de ambientes a una escala muy pequeña, y puede distorsionar patrones a mayores escalas. En un trabajo pionero, Martiny *et al.* (2006) describen que dentro de una misma región biogeográfica microbial, la diversidad de hábitats microbianos puede afectar la relación entre la composición de las comunidades y las distancias geográficas o ambientales. Por lo tanto, en la presente tesis se profundizó en los patrones de diversidad de las comunidades

microbianas del suelo, con el fin de determinar cuáles son los factores tanto sobre el suelo como por debajo del mismo principalmente asociados a las respuestas ecológicas de las comunidades edáficas.

El estudio de las dinámicas ecológicas microbianas ha surgido como una posibilidad a la par de las tecnologías que han permitido estudiarlas. Dada la escasa consistencia entre patrones de diversidad entre macro- y micro-organismos, la macroecología se plantea como un posible puente entre ambos e instala nuevas preguntas necesarias para lograr una generalización (Shade *et al.* 2018). En particular, se identificó que las principales diferencias entre los mecanismos propuestos para explicar los patrones divergentes entre macro- y micro- organismos tienen que ver con la diferencia en la percepción del espacio y del tiempo por parte de los microorganismos (Shade *et al.* 2018). Tres características importantes distinguen a los microorganismos de la mayoría de los organismos multicelulares: grandes tamaños poblacionales, tiempos generacionales cortos, y altas tasas de dispersión. Estas diferencias son fundamentales considerando la escala temporal de la vida de un microorganismo comparada a la de organismos superiores (Dolan 2006). El espacio a escala microbiana presenta una alta heterogeneidad, lo que aplica filtros ambientales de elevada intensidad a escalas imperceptibles por los macroorganismos (Martiny *et al.* 2006, Soininen 2012). De la misma manera, la escala temporal a la que se desarrollan las poblaciones y comunidades microbianas permite una mayor fluctuación de la composición de las comunidades y adaptación a los cambios (Shade *et al.* 2018). Por lo tanto, plantear preguntas ecológicas considerando las dimensiones temporales y espaciales de la respuesta del microbioma del suelo frente al uso de la tierra permite avanzar hacia una generalización de los procesos que regulan la biodiversidad en el Antropoceno.

Los usos de la tierra afectan múltiples facetas del ecosistema del suelo. Las actividades humanas pueden interferir directamente sobre los procesos de evolución del suelo, modificando sus características físicas por medio de la compactación, o los horizontes de formación, al agregar o remover nutrientes y materia orgánica (Smith *et al.* 2016). Estos cambios suelen ser acumulativos en el tiempo y modifican la comunidad microbiana del suelo y las funciones ecológicas del mismo. En respuesta al cambio global propio del Antropoceno, las

comunidades edáficas responden alterando sus composiciones y funcionalidades (Guerra *et al.* 2021). La diversidad de procariotas y hongos del suelo está íntimamente relacionada con los procesos biogeoquímicos que en él se desarrollan (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016). La temperatura y la humedad regulan la actividad metabólica de las células y la accesibilidad a los sustratos por parte de las mismas (Delgado-Baquerizo *et al.* 2020), por lo que cambios en el clima implicarán también cambios en las tasas de ciclado de nutrientes. Por ello, el cambio global no solo impacta sobre las comunidades microbianas del suelo sino también sobre el funcionamiento de los suelos (Smith *et al.* 2016). Así, por un lado, el estudio de las comunidades edáficas a distintas escalas permite actualizar la teoría ecológica que en un principio fue desarrollada en base a los macroorganismos. Por el otro, estudiar su respuesta frente al uso de la tierra brinda información sobre el funcionamiento del ecosistema del suelo y tiene el potencial de proveer reflexiones para abordar nuevas estrategias de conservación en el Antropoceno.

Las forestaciones comerciales en Sudamérica y Argentina como ejemplo de uso antropogénico.

Transcurriendo el Antropoceno, es crucial considerar las actividades agropecuarias como un factor determinante de la distribución espacial de la biodiversidad. El enfoque global sobre el impacto del uso de la tierra propuesto por Newbold *et al.* (2015, 2016, 2020b) ha permitido identificar patrones generales. Sin embargo, los estudios realizados suelen centrarse en el norte global y abarcan principalmente los usos de la tierra predominantes, como la ganadería y el cultivo. En el siglo XXI, las plantaciones forestales comerciales se encuentran en rápida expansión (Bremer & Farley 2010, C Wang *et al.* 2022). En particular, las plantaciones forestales de pino y eucalipto han crecido exponencialmente dado que representan un alto rendimiento y se propone como método para cumplir con los estándares de captura de carbono establecidos por el protocolo de Kyoto (Berthrong *et al.* 2009a). Y si bien hasta ahora se desarrollaban principalmente en biomas de bosque, la frontera productiva se ha desplazado hacia biomas templados de pastizal (Berthrong *et al.* 2012). Mientras que la deforestación de bosques y reemplazo por pasturas fue identificada por

Newbold et al. (2016) como el uso más perjudicial para los patrones espaciales de diversidad, el escenario contrario, es decir la forestación en biomas de pastizal, se encuentra relativamente poco estudiado (Nosesto *et al.* 2005). En este contexto, las plantaciones forestales en el centro y NE de Argentina están en expansión y se desarrollan tanto en biomas de pastizal como de bosque subtropical (Paruelo *et al.* 2006). La mayoría de los estudios científicos (tanto en Argentina como en el mundo) que evalúan los efectos de la actividad forestal en las comunidades del suelo y en las funciones ecosistémicas que ellas cumplen se han desarrollado en regiones cuyo bioma original son bosques (Guo *et al.* 2016, Zhu *et al.* 2019). Son menos los estudios que intentan aportar recomendaciones que contribuyan a un manejo más sustentable de los bosques implantados en biomas de pastizal (Corbelli *et al.* 2015, Pinto *et al.* 2018, Santoandré *et al.* 2019a, Pairo *et al.* 2021). Por ello, en esta tesis se abordó el efecto de las plantaciones forestales desarrolladas en biomas de pastizal y bosque de Sudamérica sobre la biodiversidad del suelo, analizando los cambios espaciales tanto en la riqueza como en la composición de las comunidades.

Las plantaciones forestales comerciales predominantes suelen ser monocultivos con una alta densidad de árboles con un dosel cerrado. Este filtro ambiental genera que las forestaciones desarrolladas en biomas de bosque suelen tener más vegetación que aquellas de biomas abiertos (estepa, pastizal o espinal), donde las especies del conjunto regional no son resistentes a la sombra (Bremer & Farley 2010). Una gran parte de las forestaciones son de especies de eucalipto o pino, debido a su rápido crecimiento en busca de madera o pulpa de papel (Paruelo *et al.* 2006). Los cultivos de estas especies introducen una problemática adicional dado que sus residuos vegetales (hojarasca y resina) son alelopáticos, lo que excluye una alta cantidad de especies vegetales de sotobosque debido a la acidificación de los suelos y la generación de hojarasca de degradación lenta (Souto *et al.* 1994, Navarro-Cano *et al.* 2010). Un sotobosque con baja cobertura vegetal usualmente lleva a poca diversidad de artrópodos y microorganismos edáficos, lo que también afecta los procesos biológicos en el suelo (Cifuentes-Croquevielle *et al.* 2020). El estudio del impacto de las forestaciones sobre la biodiversidad permite determinar cuáles son los factores que determinan las comunidades que las habitan. Por lo tanto, más allá de su valor productivo o

como secuestradoras de carbono, es relevante comprender hasta qué punto las plantaciones forestales pueden preservar la diversidad a lo largo de distintos biomas.

Objetivos e hipótesis

En esta tesis se propuso estudiar los principales mecanismos que podrían explicar la variación de la biodiversidad en el espacio, pero entendiendo que es de vital importancia incorporar al disturbio humano como factor determinante de la biodiversidad en el Antropoceno. Tomando como ejemplo las plantaciones forestales, se estudió la respuesta de las comunidades del suelo frente a la forestación a distintas escalas (continental y regional) y bajo distinto grado de intensidad de uso (temporal) con el fin de desacoplar los posibles múltiples factores asociados a ella. La hipótesis general es que las comunidades biológicas responden de manera diferente ante un mismo disturbio según sus rasgos funcionales. La composición de los rasgos de una comunidad, y su distribución en el espacio, se encuentran determinados a gran escala por el clima, y a una menor escala por condiciones locales como las características fisicoquímicas del suelo. La predicción general resulta en que la actividad antropogénica afectará de diferentes maneras a las comunidades biológicas de distintos biomas, generando diferentes patrones espaciales de diversidad en ambientes antropogénicos en comparación con los observados en ambientes naturales tomados como referencia. En consecuencia, la variación espacial de la respuesta de las comunidades frente al uso de la tierra podrá ser en parte explicada por la interacción entre las características naturales de la región y aquellas del uso antropogénico.

Organización de la tesis

La tesis se encuentra organizada en cinco capítulos. En el primer capítulo de introducción general, se planteó el marco teórico con los conceptos principales abordados en la tesis. En el segundo capítulo, se estudió la influencia de la forestación comercial sobre la riqueza de las comunidades asociadas al suelo

(plantas, invertebrados y microorganismos) a escala continental. En él se realizó un meta-análisis con el objetivo de desacoplar la influencia de las variables climáticas de aquellas estructurales del bioma al momento de explicar la variación espacial en la respuesta de la biodiversidad frente a un mismo uso. Además de las comunidades microbianas, se estudiaron las comunidades de plantas e invertebrados para abordar la respuesta de comunidades relacionadas con el suelo en su conjunto y entre sí. A su vez, se incorporaron variables antropogénicas como el tiempo consecutivo de uso y el nivel de disturbio regional con el fin de evaluar la respuesta de la biota teniendo explícitamente considerado el disturbio relacionado al humano propio del Antropoceno. Luego, en el tercer capítulo, se compararon a escala regional los patrones de diversidad a lo largo de un gradiente climático entre ambientes de pastizal semi natural pampeano y plantaciones forestales con distinto tiempo consecutivo de uso. En este capítulo se hizo énfasis en los cambios en la composición taxonómica y la homogeneización de la biota, proponiendo posibles mecanismos que explican los patrones observados. En el cuarto capítulo se abordó el impacto de la forestación de pastizales sobre la diversidad funcional de las comunidades microbianas y su relación con el funcionamiento de los ecosistemas. En el capítulo final, se integraron los resultados y conclusiones obtenidos con el fin de elaborar una conclusión general y aportar al conocimiento de la respuesta de la biota frente al cambio global con una perspectiva propia de nuestro continente.

CAPÍTULO II

Respuesta de la biodiversidad del suelo frente a las forestaciones comerciales en biomas sudamericanos

Introducción

Los cambios en la biodiversidad debidos a factores antropogénicos han sido el objeto de estudio en ecología durante las últimas décadas. Recientemente, a medida que la escala de estudio se ha expandido de lo local a lo global, se ha encontrado que la relación entre las variables explicativas propuestas y la biodiversidad varía en diferentes regiones del mundo (Chapin III *et al.* 2000, Laurance *et al.* 2014, Newbold *et al.* 2015). Los estudios a escala global han descripto patrones geográficos de pérdida de biodiversidad en los que las características climáticas y las de la biodiversidad son clave para explicar las diferencias en el efecto de las perturbaciones antropogénicas a gran escala. Newbold *et al.* (2020b) mostraron diferentes grados de impacto del cambio de uso de la tierra según el bioma estudiado, destacando altos niveles de pérdida de diversidad en biomas tropicales y mediterráneos. De la misma manera, Murphy y Romanuk (2014) y Newbold *et al.* (2020a) encontraron que el cambio en la riqueza de especies variaba según el grupo taxonómico estudiado. Además, es relevante considerar el grado de disimilitud ambiental entre el hábitat antropogénico estudiado y su contexto natural, ya que es un factor que determina el ensamble de la comunidad biológica en el hábitat antropogénico (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019a). En este capítulo se estudió la variación geográfica en el cambio de la riqueza de especies al evaluar un uso particular de la tierra (plantaciones forestales en este caso) a escala continental, considerando el papel del clima, las características ambientales de diferentes biomas y diferentes grupos taxonómicos.

La variación geográfica del cambio en la riqueza de especies de las comunidades biológicas (definida aquí como el cambio en la riqueza de especies entre el hábitat natural y el antropogénico) puede explicarse por las condiciones ambientales que están asociadas con el flujo de energía en los ecosistemas y el

nicho ecológico de las especies (Evans *et al.* 2005, Newbold *et al.* 2020b). Por un lado, la energía ambiental se relaciona con altas tasas metabólicas y el excedente de recursos, lo que permite mayores poblaciones y una recuperación más rápida de las perturbaciones (Evans *et al.* 2005). De esta manera, la alta evapotranspiración real (AET, por sus siglas en inglés), tomada como un predictor de la energía ambiental (Willmott & Matsuura 2001), permitiría a las comunidades biológicas recuperarse más rápidamente después de las perturbaciones antropogénicas. Por lo tanto, de acuerdo con la hipótesis de la energía ambiental, se espera un menor cambio en la riqueza de especies después de la perturbación antropogénica en ambientes con mayor temperatura y disponibilidad de agua (alta evapotranspiración) que en ambientes con baja evapotranspiración. En paralelo, se propuso que la estacionalidad climática puede asociarse con una reducción del cambio en la riqueza de especies asociado al cambio en el uso de la tierra (Newbold *et al.* 2020b). La estacionalidad de la temperatura está relacionada con la variación estacional de los recursos y las condiciones ambientales, lo que a menudo conduce a hábitats con especies con nichos ecológicos más amplios (Vázquez & Stevens 2004, Saupe *et al.* 2019). En este caso, poseer nichos ecológicos más amplios aumentaría la capacidad de las especies para hacer frente a los cambios ambientales asociados con el uso de la tierra. Bajo esta hipótesis, se espera encontrar menos cambios en la riqueza de especies en los biomas templados que en los tropicales. Al considerar las dos hipótesis se generan predicciones opuestas, ya que la AET y la estacionalidad se distribuyen de manera opuesta en el globo y, por lo tanto, se predicen patrones geográficos opuestos de cambio en la riqueza de especies a lo largo del gradiente latitudinal. En este estudio, se pusieron a prueba ambas hipótesis para arrojar luz sobre las causas predominantes de la pérdida de especies debido al cambio de uso de la tierra a escala continental.

Además de los mecanismos hipotéticos que actúan a grandes escalas, el Antropoceno impone el desafío de considerar un espacio intervenido por la actividad humana (Ellis 2011, Valiente-Banuet *et al.* 2015, Graham *et al.* 2017). En ese sentido, el nivel de perturbación antropogénica a escala regional (en este caso, la cobertura agrícola) es un factor clave a la hora de estudiar los efectos

del cambio del uso de la tierra sobre la riqueza en paisajes antropizados. Se ha descripto que el cambio en la riqueza de especies disminuye en paisajes muy modificados, dado que el conjunto regional de especies ya se ve afectado por el uso de la tierra y presenta una mayor proporción de especies que pueden hacer frente a perturbaciones antropogénicas (filtro de extinción) (Phillips *et al.* 2017, Newbold *et al.* 2020b). A escala local, la magnitud del efecto del cambio de uso de la tierra sobre la riqueza de especies también depende del grado de disimilitud ambiental entre el hábitat antropogénico y el natural (efecto de filtrado ambiental) (Kraft *et al.* 2015). Dado que las características fisionómicas de la vegetación (a partir de aquí, la estructura) suelen variar entre los biomas, se espera una influencia diferente sobre la biodiversidad para un mismo uso de la tierra cuando se evalúan amplias escalas. Considerando los biomas de bosques como cerrados, y los biomas de pastizal, sabana y estepa como abiertos, según la definición de Pausas & Bond (2020), se espera una mayor influencia de las plantaciones forestales en biomas con hábitats abiertos que en los cerrados. Por lo tanto, al considerar el contraste estructural a escala local y la cobertura agrícola a escala regional, se intentó abordar la influencia de las variables antropogénicas en la variación espacial en el cambio de la riqueza de especies en América del Sur.

Las plantaciones forestales comerciales se encuentran en expansión por todo el mundo y se están haciendo esfuerzos para comprender sus impactos en la biodiversidad (Bremer & Farley 2010, C Wang *et al.* 2022). Bremer y Farley (2010) describieron que las plantaciones forestales tienen efectos diferenciales de acuerdo con la estructura del bioma perturbado y que también se explica en parte por la edad de plantación. Mientras que en los pastizales la edad de plantación se asoció con una disminución en la riqueza de especies, ya que crece progresivamente diferente a la natural, en los bosques no mostró una asociación clara. En este contexto, se consideró el contraste estructural dado por la edad de la plantación y la estructura del bioma a escala local como los factores explicativos básicos del impacto de la plantación. Por lo tanto, al incorporar la cobertura agrícola regional y las variables climáticas, se procuró dar cuenta de la variación geográfica que no se asocia con el contraste estructural por sí solo.

Los patrones geográficos de la biodiversidad y su respuesta al uso de la tierra se han descripto previamente para los macroorganismos por sobre el nivel del suelo, como las plantas y los animales (Kier *et al.* 2005, Buckley & Jetz 2007), pero sólo recientemente se ha enfocado el estudio en los invertebrados y microorganismos del suelo (Decaëns 2010, Sylvain & Wall 2011, Goss-Souza *et al.* 2017). Los ecosistemas del suelo y sus biotas son relevantes ya que están involucrados en varios procesos y servicios ecosistémicos (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016). El funcionamiento de los ecosistemas del suelo depende de interacciones complejas entre múltiples taxones, como plantas, invertebrados y microorganismos del suelo (Lavelle *et al.* 2006, Thakur *et al.* 2019). Por lo tanto, para abordar el efecto del cambio de uso de la tierra en el ecosistema del suelo, se deben incluir a las comunidades asociadas al mismo (tanto por encima como por debajo del suelo) a través del estudio de múltiples taxones. A pesar de formar parte de interacciones ecológicas cercanas, estos taxones no suelen responder del mismo modo a las perturbaciones antropogénicas (Wang & Tang 2019, Provost *et al.* 2021). En este capítulo, se compararon las respuestas de las plantas, los invertebrados del suelo y los microorganismos del suelo ante el cambio de uso de la tierra, con el objetivo de determinar si existen patrones generales en sus respuestas o si las de estos organismos deben considerarse desacopladas.

El objetivo general fue evaluar la influencia del clima y la estructura del bioma en la respuesta de las comunidades altamente dependientes de las condiciones del suelo (referidas como comunidades asociadas al suelo de aquí en adelante) frente a las plantaciones forestales en América del Sur. A través de la investigación bibliográfica y el meta-análisis, los objetivos específicos fueron: I) Detectar una respuesta general de las comunidades de plantas, artrópodos y microorganismos asociados al suelo a las plantaciones forestales comerciales a lo largo de América del Sur, y comparar las respuestas entre taxones; II) Explorar la influencia de la estructura del bioma en el cambio en la riqueza de especies debido a las plantaciones forestales, teniendo en cuenta otros factores explicativos potenciales (es decir, el clima, la cobertura agrícola regional, la edad de la plantación); III) Identificar posibles tendencias geográficas de cambio en la riqueza de especies de las comunidades aéreas y subterráneas de las

plantaciones forestales en América del Sur. Las plantaciones comerciales son monocultivos que implican una gran perturbación para su iniciación y con estratos simplificados cuando maduran (Santoandré *et al.* 2019a, Pairo *et al.* 2021). La hipótesis del capítulo fue que el contraste estructural entre la plantación y el bioma de referencia determina la magnitud de cambio de riqueza entre las comunidades antropógenicas y naturales. Sin embargo, variaciones geográficas pueden ser también explicadas según qué factor climático determine la respuesta de la comunidad. Por lo tanto, se predice una influencia negativa general de las plantaciones comerciales sobre la riqueza de especies. Como las plantaciones forestales son bosques, aunque muy simplificados, se espera una menor pérdida de riqueza de especies cuando las plantaciones forestales se desarrollan en biomas de bosque que cuando se desarrollan en biomas con una estructura abierta, como pastizales, estepas y sabanas. No obstante, se esperan variaciones en el cambio de la riqueza de especies a escala continental que podrían explicarse por factores climáticos que interactúan con el contraste estructural entre las plantaciones forestales y el hábitat natural donde se desarrollaron.

Metodología

Adquisición de datos

La adquisición de datos consistió en una búsqueda bibliográfica utilizando las principales bases de datos de artículos revisados por pares y la obtención de datos ambientales de repositorios en línea. Se buscaron artículos en inglés, portugués y español utilizando *Web of Science*, SCOPUS y *Google Scholar*, siguiendo el protocolo PRISMA (*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews & Meta-Analysis*) (Moher *et al.* 2015, Page *et al.* 2021) (Apéndice, Fig. S2.1). La búsqueda arrojó inicialmente 3261 artículos, de los cuales se seleccionaron artículos que cumplían con los siguientes criterios: 1) no se repitieron; 2) el muestreo se realizó entre 1990 y 2023; 3) comparó la riqueza de especies entre una plantación forestal y un área natural cercana; 4) los taxones estudiados fueron plantas, invertebrados del suelo o microorganismos del suelo (véase la cadena de búsqueda en el Apéndice 1); 5) el área de estudio no tuvo

manipulación experimental; 6) el artículo incluyó la riqueza de especies (S) por tratamiento o la lista de especies por sitio, y el número de sitios estudiados (n); 7) estudios con coordenadas geográficas de los puntos de muestreo; 9) Un mínimo de dos repeticiones por tratamiento. Se fijó el rango temporal de los estudios para comparar los valores de clima y cobertura agrícola proporcionados por las bases de datos ambientales. El conjunto final de datos incluyó 81 artículos originales (Apéndice capítulo 2, Base de datos) y 127 puntos de comparación entre plantaciones forestales comerciales y un hábitat natural cercano (Figura 2.1a). Para explorar la distribución de los datos en los biomas de América del Sur, cada estudio se mapeó de acuerdo con la temperatura media anual y la precipitación media anual en un diagrama basado en la clasificación del bioma de Whittaker (Whittaker 1975), utilizando el paquete "plotbiomes" en R (Figura 2.1b).

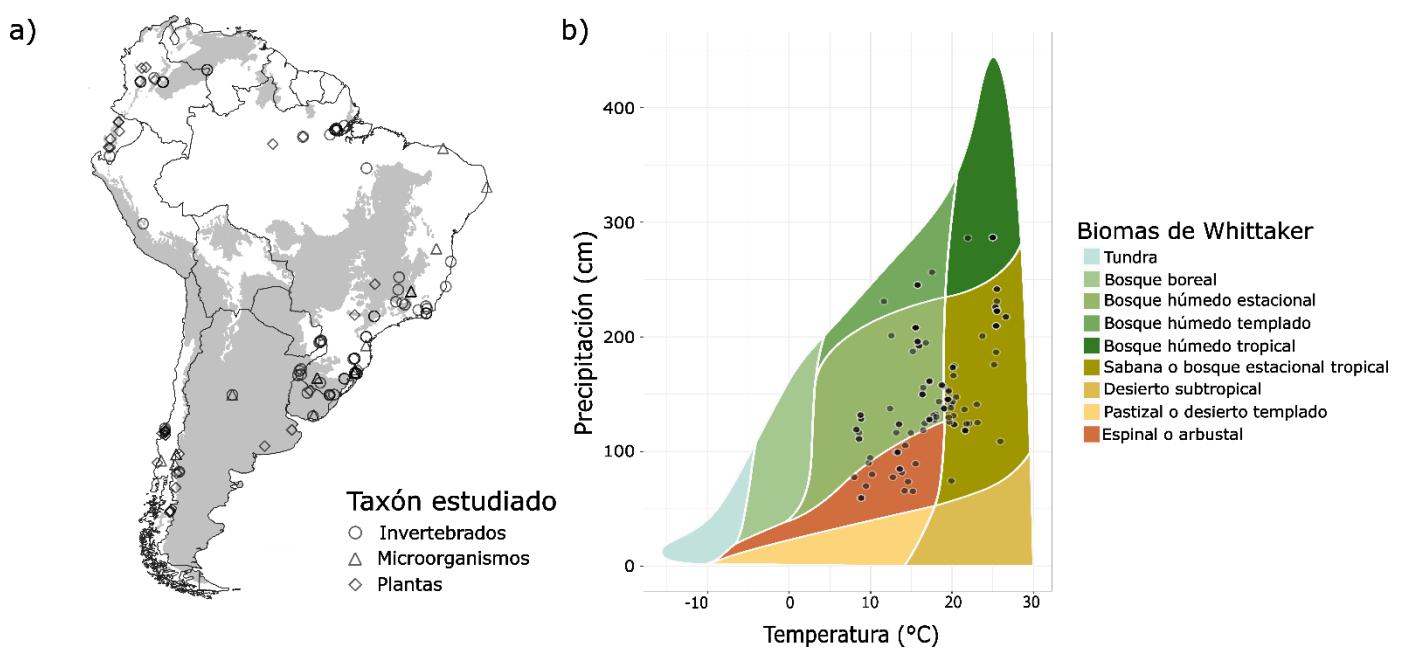


Figura 2.1 – Distribución de los estudios en América del Sur y sus biomas. a) Coordenadas de los estudios recuperados en América del Sur. Los biomas de estructura abierta (pastizales, sabanas y estepas) están pintados de gris. Los símbolos representan los diferentes taxones considerados. b) Distribución de los estudios en función de la precipitación media anual y la temperatura obtenida de BIOCLIM, y luego clasificada según la distribución de los biomas de Whittaker.

De cada artículo, se obtuvieron las coordenadas del punto de muestreo, la estructura del bioma de referencia (es decir, abierto para pastizales, estepas y

sabanas, o cerrado para bosques), los taxones estudiados (es decir, plantas, invertebrados del suelo o microorganismos), la edad de plantación (tiempo desde que el sitio fue forestado), la riqueza de especies y su desviación estándar, y el número de réplicas para cada tratamiento. La riqueza de especies se obtuvo a partir del texto, tablas, listas de especies por sitio, figuras o información de apoyo del artículo. Cuando la riqueza se obtuvo a partir de figuras, su valor y desviación estándar se obtuvieron a través del software ImageJ (Abràmoff *et al.* 2004). Si la riqueza media de especies se reportó junto con un error estándar o el intervalo de confianza, sus valores se convirtieron a desviación estándar (DE). En el caso de que no hubiera información sobre la variabilidad de los datos (4 casos de 103), los datos faltantes se obtuvieron a partir del emparejamiento predictivo de medias (Beckmann *et al.* 2019), usando el paquete "rate" en R (Van Buuren & Groothuis-Oudshoorn 2011).

Para contrastar las hipótesis planteadas, se utilizó el AET como predictor de la energía ambiental (Willmott & Matsuura 2001), ya que la energía puede actuar tanto por la vía metabólica (temperatura) como por el recurso (disponibilidad de agua). Para tener en cuenta la estacionalidad, los datos sobre la desviación anual de la temperatura se obtuvieron de BIOCLIM (Fick & Hijmans 2017). Además, se consideró el nivel de perturbación regional utilizando un ráster mundial de cobertura agrícola de porcentaje de cobertura con resolución de celda de cinco minutos (Ramankutty & Foley 1999). Para recuperar el valor de las variables para cada punto, se estimó la media para un buffer de 0.5 grados alrededor de cada punto de estudio con el software QGIS 3.6 (Qgis 2018, <http://qgis.osgeo.org>), superponiendo las coordenadas de cada estudio y las capas geográficas de variables ambientales. Basado en la capa geográfica de cobertura agrícola, los datos abarcaron desde regiones con <1% hasta 93% de cobertura agrícola.

Análisis de datos

El cambio en la riqueza de especies entre la plantación forestal y el hábitat natural se calculó como el cociente de respuesta (RR por sus siglas en inglés). El cociente de respuesta se calculó considerando la diferencia entre la riqueza

de especies en un hábitat antropogénico (S_{lu}) y un hábitat natural cercano (S_{nat}) (Ecuación 2.1). De acuerdo con esta ecuación, cuanto más negativo es el valor, más especies se pierden en el hábitat antropogénico. Luego, se calculó el error muestral considerando la media de la riqueza de especies (\bar{X}), su desviación estándar (DE) y el número de réplicas (n) (Ecuación 2.2) (Koricheva *et al.* 2013) con la función "esclac" del paquete METAFOR R (Viechtbauer 2010).

$$RR = \ln\left(\frac{S_{lu}}{S_{nat}}\right) \quad \text{Ecuación 2.1}$$

$$se_{RR}^2 = \frac{DENat^2}{n_{nat}\bar{X}_{nat}^2} + \frac{DElu^2}{n_{lu}\bar{X}_{lu}^2} \quad \text{Ecuación 2.2}$$

Para comprobar si los datos presentaban sesgo de publicación, dado que es más frecuente publicar estudios con efectos significativos, se realizó la prueba de Egger utilizando la función "regtest". Para calcular el cociente de respuesta general de la biodiversidad de las plantaciones forestales (considerando todos los taxones), se realizó un modelo multinivel con el RR como variable de respuesta, y se incluyeron como factores aleatorios el ID de estudio y los taxones estudiados (Nakagawa & Santos 2012).

Para identificar las diferencias en el cociente de respuesta de los taxones estudiados, y la influencia del clima y la estructura del bioma sobre el mismo, se realizaron modelos de meta-regresión utilizando la función "rma.mv" del paquete METAFOR. En todos los casos, la variable de respuesta fue RR, el ID del estudio se incluyó como factor aleatorio y la distribución de error seleccionada fue gaussiana (Zuur *et al.* 2009). Para evaluar si el cociente de respuesta variaba entre los taxones estudiados, se realizó un modelo de meta-regresión ingresando los taxones estudiados como factor fijo. Las diferencias en la respuesta entre taxones se probaron mediante la comparación por pares de

Tukey. Luego, para probar si la estructura del bioma se asociaba al RR por sí sola, se realizaron tres modelos univariados para el RR general (taxones estudiados como factor de efecto aleatorio), para plantas e invertebrados del suelo, con el RR como variable de respuesta y la estructura del bioma como factor fijo. No se evaluó el efecto de la estructura del bioma para los microorganismos, dado que sus datos eran escasos y estaban desbalanceados; mientras que se registraron 19 puntos de estudio para biomas cerrados, solo se encontraron 6 para biomas abiertos.

Para probar la influencia del clima junto con la estructura del bioma de referencia, se modeló la interacción de la estructura del bioma con la AET o con la estacionalidad de la temperatura. Para determinar el mejor modelo explicativo de los cambios en la riqueza de especies, se compararon modelos de metaregresión para las hipótesis planteadas y modelos nulos. Con el objetivo de tener en cuenta la influencia de los diferentes grados de perturbación regional y las diferencias en la edad de las plantaciones, se agregaron las variables de control de cobertura agrícola (CA) y edad de plantación (EDAD) en todos los modelos como términos fijos. Dado que la interacción entre la edad de la plantación y la estructura del bioma ya está documentada en la literatura (Santoandré *et al.* 2019a, Pairo *et al.* 2021), se realizó un primer modelo llamado "*Básico*" conteniendo solamente la interacción entre estas variables. A continuación, en base al modelo "*Básico*", se incorporó la cobertura agrícola y la interacción entre las diferentes variables climáticas y la estructura del bioma una a la vez. Además, se evaluó un modelo que solo contenía el intercepto como modelo nulo. Para probar si las respuestas diferían entre los taxones, se compararon modelos que incluían taxones como un factor fijo con y sin un término de interacción que lo explicara. En total, se realizaron 13 modelos (un modelo nulo, 6 modelos con taxones como efecto fijo principal y 6 con el término de interacción adicional). El mejor modelo se seleccionó comparándolos por su criterio de información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés). Se seleccionó el modelo con el AIC más bajo como el mejor, y se consideró más informativo que su modelo siguiente si su Δ AIC era mayor que dos (Burnham & Anderson 2002).

Para explorar la respuesta espacial de la biodiversidad en América del Sur, se mapeó el mejor modelo para el cambio en la riqueza de especies, calculando el

RR estimado a través del espacio. Para predecir el RR a escala continental, se eligió el mejor modelo. Aunque existían dos modelos equivalentes según el AIC, dado que el modelo II estaba anidado en el modelo V, la predicción geográfica se basó en el modelo V (Burnham & Anderson 2002). Para ello, se utilizó la calculadora espacial del software QGIS 3.6, ingresando los parámetros del mejor modelo para cada caso, y mapeando la respuesta con una resolución de 0.5 grados. Para restringir la predicción a las áreas potenciales de plantaciones forestales, el estudio se restringió a las regiones dentro del rango de AET evaluado y con al menos 1% de cobertura agrícola. Para dar cuenta de los diferentes biomas en América del Sur, se tomó la distribución de cada bioma según lo propuesto por Olson y Dinerstein (2002). Se dio un valor categórico para la estructura del bioma de "ABIERTO" a los pastizales, estepas y sabanas, y "CERRADO" a los bosques, basado en el porcentaje de cobertura arbórea en cada bioma (Woodward *et al.* 2004). Para mapear las predicciones de los modelos que contenían la edad de la plantación, se tuvo que fijar su valor. Por lo tanto, se predijo el RR para plantaciones jóvenes y maduras, de 5 y 15 años desde la siembra respectivamente.

Resultados

Meta-análisis

Considerando los 127 puntos de comparación, el meta-análisis detectó un RR general de -0.46 ($p < 0.05$) lo que significa que, según la ecuación 2.1, las plantaciones forestales presentan una reducción de 36.92% en la riqueza de especies en comparación con el hábitat natural (Figura 2.2a). La prueba de Egger para el sesgo de publicación no detectó asimetría de embudo en todo el conjunto de datos (Apéndice, Figura S2.2). En general, el RR de las plantas fue más negativo que el de los invertebrados y microorganismos ($p < 0.05$), pero los invertebrados y microorganismos no difirieron entre ellos ($p > 0.05$, Figura 2.2b). El RR general y el de las plantas no se diferenciaron según la estructura del bioma ($p > 0.05$). Sin embargo, sí se encontraron diferencias en el RR entre biomas de estructura abierta y cerrada para invertebrados del suelo ($p < 0.05$). Los invertebrados del suelo presentaron un RR más negativo en los biomas

cerrados que en los abiertos, RR = -0.41 y RR = -0.21 respectivamente (Figura 2.2c-d).

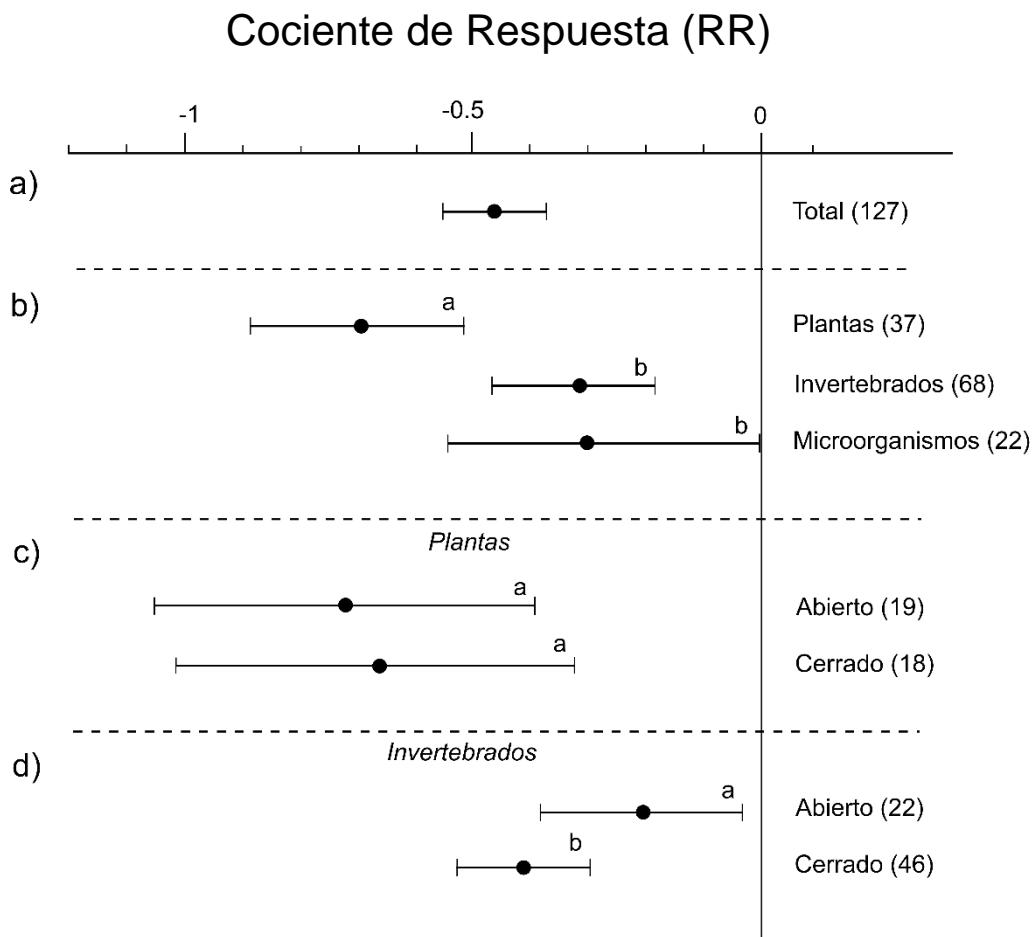


Figura 2.2 – Cociente de respuesta según diferentes factores, diferentes letras significan diferencias significativas. a) Respuesta general; b) Respuesta para cada taxón; c) Respuesta de plantas en hábitats abiertos y cerrados; d) Respuesta de invertebrados en hábitats abiertos y cerrados. Las bandas representan intervalos de confianza del 95%.

Meta-regresión y predicciones geográficas

A partir del proceso de selección de modelos, se obtuvo que los mejores modelos fueron tanto el básico más la cobertura agrícola como uno más complejo que incluía también la interacción entre la AET y la estructura del bioma (Modelos II y V, $\Delta AIC < 2$) (Tabla 2.1). En ambos casos, la edad de plantación y la cobertura agrícola tuvieron un coeficiente positivo tanto para biomas abiertos como cerrados (Tabla 2.2, Figura S2.3 y S2.4). En el modelo V se encontró una

interacción significativa entre la AET y la estructura del bioma. La AET se asoció positivamente con el RR general en biomas abiertos y negativamente en los cerrados (Figura 2.3). El modelo que contenía la interacción con los taxones fue menos informativo que los que lo consideraron como un factor de efecto simple (Tabla 2.1).

*Tabla 2.1 – Detalle del proceso de selección del modelo para la respuesta de riqueza de especies (N=127). Básico = EDAD*Estructura; CA = Cobertura agrícola; EDAD = Edad de plantación; AET= Evapotranspiración real; TSEAS= estacionalidad de la temperatura. En negrita, el valor AIC más bajo y los equivalentes ($\Delta AIC < 2$).*

Modelo	+ TAXA		*TAXA	
	AIC	AIC	AIC	AIC
<i>Nulo: intercepto AIC = 188.05</i>				
<i>I - Básico</i>		175.71		177.97
<i>II - Básico + CA</i>		173.58		178.55
<i>III - Básico + AET*ESTRUCTURA</i>		176.73		182.29
<i>IV - Básico + TSEAS*ESTRUCTURA</i>		177.97		185.31
<i>V - Básico + CA + AET*ESTRUCTURA</i>		174.47		183.13
<i>VI - Básico + CA + TSEAS*ESTRUCTURA</i>		175.74		185.22

Tabla 2.2 – Detalle de los valores de los parámetros de los modelos II y V. CA = Cobertura agrícola; EDAD = Edad de plantación; AET = Evapotranspiración real.

Modelo	Intercepto	+ EDAD	+ CA	+ AET
Invertebrados				
<i>Modelo II</i>				
<i>Abierto</i>	-0.52	0.011	0.005	
<i>Cerrado</i>	-0.60	0.001	0.005	
<i>Modelo V</i>				
<i>Abierto</i>	-0.94	0.014	0.005	0.005
<i>Cerrado</i>	-0.51	0.008	0.005	-0.001
Plantas				
<i>Modelo II</i>				
<i>Abierto</i>	-0.96	0.011	0.005	
<i>Cerrado</i>	-1.04	0.001	0.005	
<i>Modelo V</i>				
<i>Abierto</i>	-1.33	0.014	0.005	0.005
<i>Cerrado</i>	-0.90	0.008	0.005	-0.001
Microorganismos				
<i>Modelo II</i>				
<i>Abierto</i>	-0.53	0.011	0.005	
<i>Cerrado</i>	-0.61	0.001	0.005	
<i>Modelo V</i>				
<i>Abierto</i>	-0.95	0.014	0.005	0.005
<i>Cerrado</i>	-0.51	0.008	0.005	-0.001

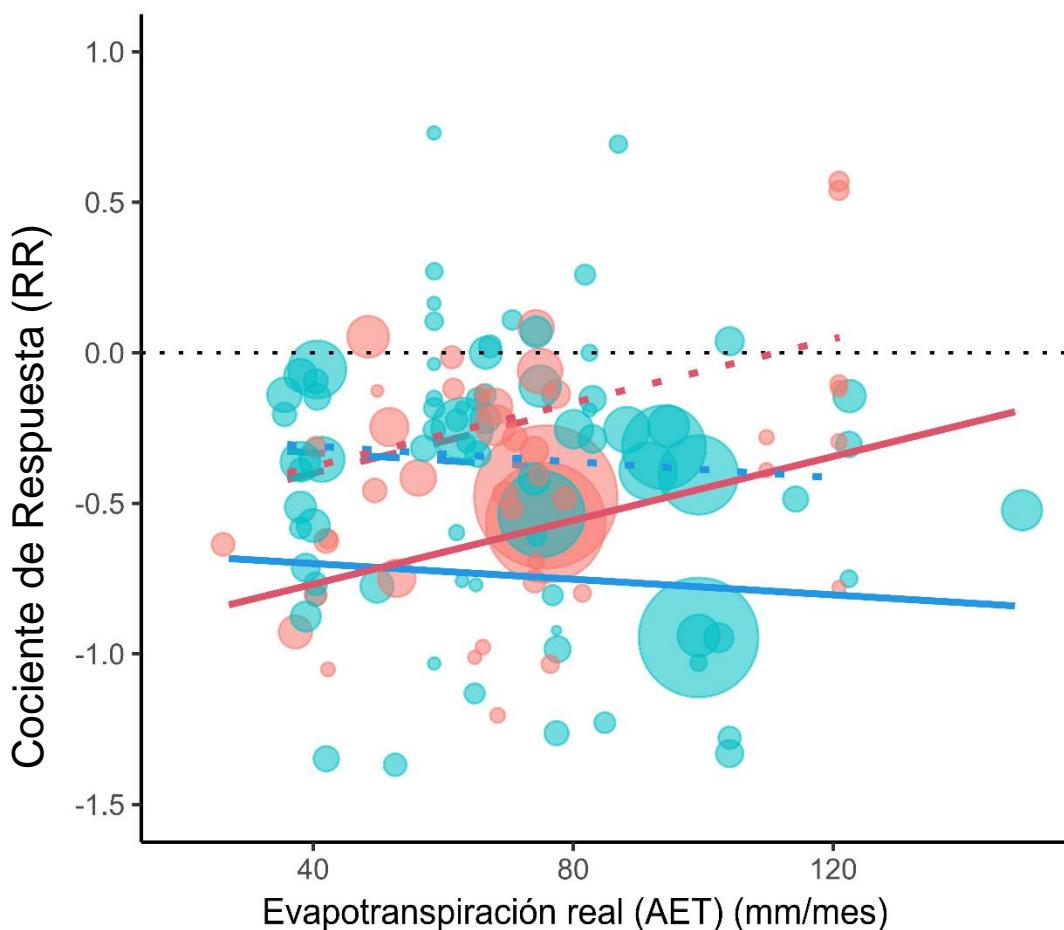


Figura 2.3 – Regresión parcial que representa la interacción de la Evapotranspiración real y la estructura del bioma según el modelo seleccionado (modelo V). Los biomas abiertos se representan en rojo y los biomas cerrados en azul. La respuesta de los invertebrados, microorganismos y plantas se realiza en líneas punteadas, discontinuas y continuas respectivamente. La cobertura agrícola y la edad de la plantación se fijaron en su valor medio. El tamaño de los círculos representa la confianza (1/DE) de los datos meta-analíticos.

Las predicciones geográficas del RR oscilaron entre -0.91 y -0.01 para las plantaciones jóvenes (Figura 2.4a), y entre -0.98 y 0.48 para las plantaciones maduras (Figura 2.4b). Dado que la edad de plantación tuvo un efecto positivo tanto en biomas abiertos como cerrados, la predicción para plantaciones maduras presentó valores de RR más positivos en general. En biomas cerrados, la predicción espacial estimó los valores más bajos de RR en el centro-este y norte de Brasil. En biomas abiertos, los valores más bajos de RR se predijeron a lo largo de la Diagonal Árida Sudamericana Occidental y en el sur de la ecorregión Pampa, regiones con biomas de estructura abierta y bajos niveles de

AET. Los valores máximos según el Modelo V se registraron en la región central de la Pampa y en la región norte de la ecorregión del Cerrado, en el centro de Brasil.

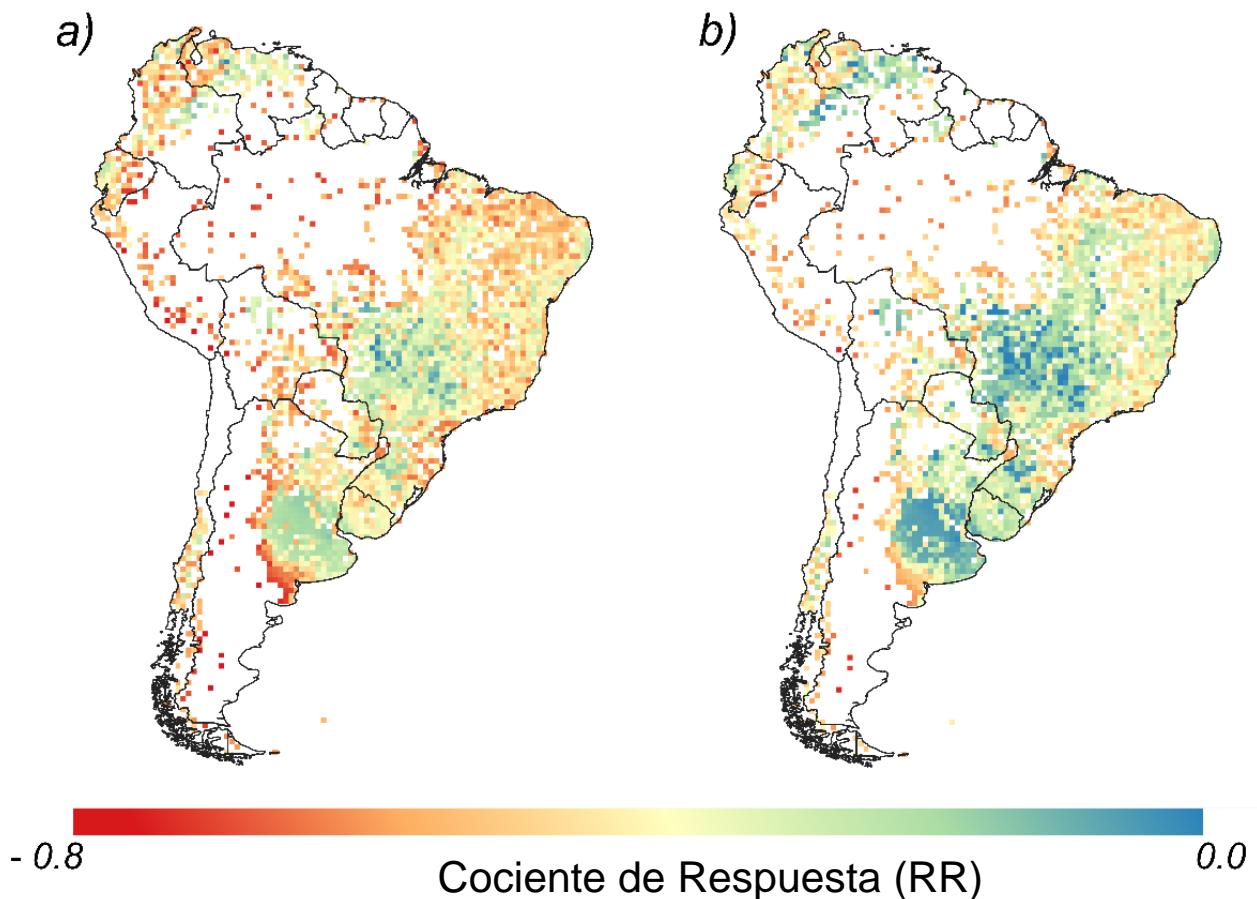


Figura 2.4 – Predicción del cociente de respuesta en América del Sur según el modelo V para:

a) plantaciones de 5 años de edad. b) Plantaciones de 15 años de antigüedad. La gama de colores se ha fijado entre -0.8 y 0 para poder comparar los valores entre los dos modelos. Para representar la respuesta de los taxones estudiados de manera general, se graficó la media del RR predicho para cada uno.

Discusión

En este capítulo se encontró una variación en la influencia de las plantaciones forestales sobre la riqueza de especies de las comunidades de plantas, invertebrados y microorganismos asociadas al suelo en América del Sur. Aunque

se detectó una influencia negativa general sobre la riqueza de especies, su variación se asoció con las condiciones climáticas (*i.e.*, AET, como lo establece la hipótesis de la energía ambiental). Sin embargo, su asociación dependió de la estructura del bioma perturbado. Mientras que las plantaciones forestales conducen a una mayor pérdida de riqueza de especies en los biomas abiertos templados (pastizales, sabanas y estepas) que en los tropicales, los biomas cerrados (bosques) presentaron una respuesta opuesta. Las variables antropogénicas, edad de la plantación y cobertura agrícola, incluidas como control demostraron ser de gran influencia en la respuesta al cambio en la riqueza de especies. Se encontró que, en los dos mejores modelos, las variables antropogénicas presentaron una influencia significativa en el cambio en la riqueza de especies. Su consideración es de gran relevancia cuando se estudian las respuestas ecológicas a gran escala (Gerstner *et al.* 2014, Gámez-Virués *et al.* 2015, Newbold *et al.* 2015).

Aunque se observó una respuesta negativa general de los organismos asociados al suelo a las plantaciones forestales, se exploraron posibles diferencias en la relación de respuesta de riqueza entre los taxones. Se encontró que la relación de respuesta de la riqueza vegetal fue la más negativa considerando la de los otros taxones. Por un lado, estas diferencias pueden deberse a que los recursos de la biota subterránea (invertebrados y microorganismos del suelo) pueden no verse tan directamente afectados por las plantaciones forestales como los de las plantas (afectadas por las restricciones lumínicas y los efectos alelopáticos) (Souto *et al.* 1994, Brockerhoff *et al.* 2003, Navarro-Cano *et al.* 2010). Por otro lado, la menor tasa de recolonización de hábitats antropogénicos por parte de las plantas, en comparación con la biota subterránea, también puede explicar la menor riqueza de las comunidades vegetales en las plantaciones forestales (de Graaff *et al.* 2019, C Wang *et al.* 2022). En el caso de los microorganismos, presentaron una alta variabilidad en su respuesta, lo que llevó a no diferenciarse con los invertebrados del suelo. Como los taxones de bacterias, arqueas y hongos se consideraron como un grupo completo, la alta diversidad de formas de vida incluidas puede haber llevado al patrón observado. Además, la resolución sobre la diversidad microbiana que se evaluó varió entre los estudios analizados, dado que las tecnologías utilizadas para estudiar la diversidad

microbiana han variado mucho en las últimas décadas (Nesme *et al.* 2016). Estos resultados confirmaron que, además de las tendencias en la pérdida de riqueza de especies de múltiples taxones, existen singularidades para diferentes taxones. Por lo tanto, centrarse solo en las tendencias generales podría llevar a generalizaciones que pueden eclipsar una diversidad de respuestas en diferentes taxones.

Al probar si el contraste estructural entre las plantaciones forestales y el hábitat natural por sí solo logró explicar parte de la variación en el cambio en la riqueza de especies, se encontró que solo los invertebrados del suelo respondieron de manera diferente de acuerdo con esta variable. Es más, contrariamente a nuestra predicción, la pérdida de riqueza de especies de invertebrados fue mayor en los biomas cerrados que en los abiertos. Aunque este resultado no se explica por la hipótesis del filtrado ambiental, efectos más fuertes de las plantaciones forestales en los bosques que en los pastizales ya fueron informados previamente para múltiples taxones (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019a). Estos autores encontraron una mayor pérdida de riqueza taxonómica de distintos taxones (aves e invertebrados) en plantaciones forestales desarrolladas en el contexto de bosques subtropicales que en un contexto de pastizales, argumentando que la simplificación del hábitat en los bosques puede estar afectando el microhábitat y la disponibilidad de recursos para especies altamente especializadas. Por último, aunque todas las plantaciones forestales estudiadas fueron plantaciones monoespecíficas para la producción de madera, las diferencias en la estructura de las plantaciones forestales entre sí también podrían haber distorsionado el grado de contraste con el hábitat natural. Por lo tanto, el contraste estructural entre un hábitat antropogénico y uno nativo puede no ser suficiente para explicar los cambios en la riqueza de especies cuando se evalúan la influencia del uso de la tierra en diferentes biomas.

Aunque la estructura del bioma no se asoció con la magnitud del cambio en la riqueza de especies para todos los taxones, sí afectó la forma en que el cambio en la riqueza de especies se asoció con las variables climáticas. La pérdida de riqueza de especies debido a las plantaciones forestales se relacionó de manera opuesta con la AET en biomas abiertos y cerrados en Sudamérica. Mientras que

la pérdida de riqueza de especies fue mayor en los pastizales templados que en los tropicales, la de los bosques respondió de manera opuesta. En base a esto, la hipótesis de la energía ambiental solo se confirma para biomas abiertos. En biomas como pastizales templados y matorrales, las plantas suelen estar adaptadas para recibir una alta incidencia de luz (Burke *et al.* 1998). Estas características podrían aumentar la pérdida de riqueza de especies vegetales en bosques implantados en biomas abiertos, donde el recurso de luz está muy disminuido (Z Wang *et al.* 2022). Tras la pérdida de especies vegetales, el efecto negativo general también puede reflejar un efecto en cascada de los productores a los descomponedores (Tylianakis *et al.* 2008, Barnes *et al.* 2017). A medida que aumenta la disponibilidad de agua y la temperatura (un aumento de la AET), las plantas pueden ser capaces de recolonizar los sitios de plantación, lo que resulta en una mitigación del cambio en la riqueza de especies en biomas abiertos con alta AET. Una AET más alta también puede permitir que los invertebrados y microorganismos del suelo soporten mejor los cambios en las condiciones ambientales y los recursos, o que tengan tasas de colonización más rápidas, a través de tasas metabólicas más altas (Gibb *et al.* 2015, Zhou *et al.* 2016). Por el contrario, la asociación negativa entre el cambio en la riqueza de especies y la AET en los biomas forestales puede explicarse por una mayor pérdida de riqueza de especies debido a las plantaciones forestales en los bosques tropicales. En este caso, las plantaciones forestales pueden representar hábitats demasiado simplificados donde la heterogeneidad y abundancia de recursos se reducen (Holl *et al.* 2013). Como la energía a menudo se asocia con la riqueza de especies, también puede ser un indicador de una creciente especialización ecológica y rareza en las especies (Evans *et al.* 2005, Mason *et al.* 2008). Por lo tanto, es posible que las plantaciones forestales no puedan soportar la superposición de nichos y la competencia relajada entre especies especializadas de los bosques tropicales (Bremer & Farley 2010). En consecuencia, aunque la AET puede dar cuenta de las tendencias geográficas generales de cambio en la riqueza de especies debido a las plantaciones forestales, los mecanismos que determinan la diversidad de las comunidades en los hábitats antropogénicos pueden estar determinados por el contraste estructural entre ésta y el hábitat natural.

Tomando en consideración variables antropogénicas, como la cobertura agrícola y la edad de plantación, se demostró que éstas explican una parte importante de la variación del cambio en la riqueza de especies a gran escala. Se ha descripto que la alta cobertura agrícola beneficia localmente a especies generalistas (endémicas o exóticas) y conduce a la extinción de especies con un nicho ecológico altamente especializado (Newbold *et al.* 2018, Ramiadantsoa *et al.* 2018). Por lo tanto, al modificar el conjunto regional de especies que podrían recolonizar los hábitats alterados, puede dar lugar a patrones de cambio en la riqueza de especies debidos al uso de la tierra que son diferentes de los esperados basándose únicamente en factores climáticos. Por otro lado, la edad de plantación se asoció positivamente con el cambio en la riqueza de especies, lo que significa que las plantaciones más antiguas presentaron una mayor riqueza de especies en comparación con las jóvenes. Contrariamente a la predicción planteada, las plantaciones de crecimiento antiguo pueden presentar un hábitat para la sucesión ecológica en lugar de aumentar el filtrado ambiental, en acuerdo con estudios previos (Dejene *et al.* 2017, C Wang *et al.* 2022). Este meta-análisis se limita a los cambios en la riqueza de especies; la inclusión de la composición de las especies y sus rasgos funcionales proporcionaría más pruebas de los mecanismos que impulsan el cambio de especies. La intervención humana a gran escala crea nuevos escenarios con sistemas ecológicos novedosos (antromas) (Ellis 2011, Piquer-Rodríguez *et al.* 2021) que pueden presentar patrones biogeográficos diferentes a los observados en hábitats naturales.

Las predicciones espaciales del cambio en la riqueza de especies en las plantaciones forestales mostraron diferencias entre las regiones de América del Sur. Los valores más bajos de pérdida de especies se encontraron en la parte oriental del Cerrado brasileño y en la Pampa central argentina. Los valores más bajos de pérdida de especies en estas regiones pueden explicarse por el alto porcentaje de cobertura de las tierras agrícolas. Se ha descripto que la biodiversidad de estas dos regiones se vio particularmente muy afectada en lo que va del siglo XXI (Newbold *et al.* 2015). Por lo tanto, las especies que responden a las plantaciones forestales pueden haber sido afectadas previamente por el uso de la tierra, al introducir especies generalistas en la región

(Newbold *et al.* 2018). Por otro lado, al evaluar regiones con altos niveles de pérdida de especies, se identificaron la Mata Atlántica, la región de la Caatinga y la Diagonal Árida Sudamericana Occidental (Luebert 2021) como las más afectadas. Estudios previos encontraron que la perturbación antropogénica interactuaba con variables de aridez, causando una mayor pérdida de diversidad en las regiones áridas que en las húmedas (Arnan *et al.* 2018, Peters *et al.* 2019). Hoy en día, la cobertura agrícola es menor en las regiones de bajo AET que en las de alto AET, pero los hábitats áridos se expandirán con el calentamiento climático y, acompañando también la demanda de tierras agrícolas (van Esch *et al.* 2017, Mahmoud & Gan 2018, Zhang *et al.* 2023). Por lo tanto, las variables climáticas y antropogénicas deben considerarse conjuntamente para comprender mejor los cambios en la riqueza de especies en regiones con diferentes condiciones ambientales en un mundo cambiante.

Con este enfoque meta-analítico, se propuso describir las variaciones en la respuesta de la riqueza de especies sobre y debajo del nivel del suelo considerando múltiples taxones. Aunque se logró obtener varios estudios, particularmente en una región del globo submuestreada, los datos estuvieron desequilibrados entre los taxones y los biomas estudiados. Por otro lado, como se sabe que el cambio en el uso de la tierra modifica la composición taxonómica de las comunidades biológicas, el estudio solo del cambio en la riqueza de especies puede no describir completamente la respuesta de las comunidades nativas. Para comprender completamente el efecto de las plantaciones forestales en diferentes biomas, es crucial abordar el cambio en la composición de las comunidades biológicas, particularmente la de las plantas y los microorganismos.

En resumen, se encontró que las predicciones de variación a gran escala en el cambio en la riqueza de especies debido al cambio en el uso de la tierra pueden mejorarse considerando factores ya conocidos, como la AET, que interactúan con la disimilitud estructural entre los hábitats antropogénicos y naturales. En este estudio, las plantaciones forestales variaron su influencia sobre la biodiversidad asociada al suelo asociadas a la AET de manera diferente en biomas cerrados y abiertos. Los biomas abiertos templados parecen presentar una mayor pérdida de riqueza de especies que los biomas tropicales. Por ello,

se profundizó el estudio de la respuesta de la biodiversidad del suelo ante la forestación en biomas abiertos templados, considerando tanto los cambios en riqueza como composición, taxonómica y funcional, en los siguientes capítulos. Sin embargo, los biomas estudiados no presentan sus características originales en toda su extensión, ya que las actividades humanas han modificado en gran medida el paisaje. Aunque la AET puede actuar como un predictor de la pérdida de biodiversidad a escala continental, los factores antropogénicos parecen afectar en gran medida los patrones naturales de cambio en la riqueza de especies a escala local, lo que evidencia las consecuencias del cambio en el uso de la tierra. Dado el Antropoceno, integrar factores naturales y antropogénicos es fundamental para arrojar luz sobre los procesos que dan forma a la distribución a gran escala de las especies.

CAPÍTULO III

Diversidad taxonómica microbiana del suelo e intensificación forestal en bioma de pastizal

Introducción

A medida que los hábitats antropogénicos se introducen y expanden en el paisaje, se espera que cambien los patrones espaciales de diversidad que alguna vez se describieron considerando únicamente hábitats naturales (Magurran *et al.* 2019). Como resultado, algunas especies pueden extinguirse localmente y otras pueden ser introducidas o colonizar estos hábitats modificados por el hombre, lo que probablemente altere la distribución espacial de las especies (H Wang *et al.* 2022). En este sentido, las comunidades que se encuentran en hábitats antropogénicos suelen presentar un subconjunto de especies del conjunto regional y un conjunto adicional de especies asociadas con la actividad humana. Los hábitats antropogénicos son ambientes excesivamente simplificados con baja disimilitud ambiental entre aquellos con el mismo uso en el espacio. Por lo tanto, también se espera que las comunidades que los habitan reduzcan la disimilitud de su composición (Gossner *et al.* 2016), lo que se conoce como homogeneización biótica (Gámez-Virués *et al.* 2015). Como fue planteado en el capítulo anterior, para abordar los cambios en los patrones de diversidad en el Antropoceno, debemos considerar los cambios en la composición de especies entre hábitats naturales y antropogénicos, así como los patrones espaciales de disimilitud entre sitios del mismo hábitat a través del espacio.

Los hábitats antropogénicos varían en su impacto sobre la biodiversidad dependiendo del tiempo que han estado bajo el mismo uso (Montecchia *et al.* 2015, Osburn *et al.* 2021, Chen *et al.* 2023). La persistencia del uso de la tierra a lo largo del tiempo puede influir en la composición de la comunidad a través de diferentes mecanismos. Por un lado, una progresiva diferenciación temporal de las características ambientales entre el hábitat antropogénico y el hábitat natural de referencia conduce a un efecto de filtrado ambiental creciente (Montecchia *et*

al. 2015, Santoandré *et al.* 2019a). Por otro lado, una sucesión estocástica de especies en el tiempo resultaría en una alta disimilitud taxonómica entre las comunidades antropogénicas y naturales (Walker *et al.* 2010). Identificar el conjunto de especies que se extingue localmente y aquel que coloniza el hábitat antropogénico a lo largo de una cronosecuencia dada (como sustituto del tiempo transcurrido desde la conversión) es clave para describir los patrones que emergen (Magurran *et al.* 2019).

Estudios recientes demostraron que la homogeneización biótica en hábitats antropogénicos está relacionada con la colonización de especies ampliamente distribuidas (ubicuas) y la extinción local de especies con rangos geográficos restringidos (endémicas) (H Wang *et al.* 2022). Por lo tanto, la sustitución de especies endémicas por especies ubicuas en hábitats antropogénicos puede influir en los patrones biogeográficos de diversidad alfa y beta a gran escala (Martiny *et al.* 2006). Alternativamente, Tatsumi *et al.* (2020) propusieron un enfoque novedoso que implica el análisis de la diversidad beta entre las comunidades extintas y entre las colonizadoras, considerando un conjunto de sitios antes de la perturbación junto con un grupo posterior a la perturbación. A través de este análisis, se puede contrastar la heterogeneidad de las comunidades colonizadoras con la de las extintas después de un evento de perturbación dado. Según este análisis, una reducción de la diversidad beta entre las comunidades colonizadoras en comparación con la de las extintas significa homogeneización biótica. Por lo tanto, el empleo de estas nuevas metodologías para abordar la homogeneización biótica facilita la identificación de alteraciones en la composición de especies resultantes de actividades antropogénicas a escala local, con posibles repercusiones en los patrones de diversidad beta espacial a escala regional.

Las plantaciones forestales se están expandiendo en todo el mundo y se están haciendo esfuerzos para comprender sus impactos en la biodiversidad (Bremer & Farley 2010, C Wang *et al.* 2022). La forestación de hábitats naturales, en particular la conversión de pastizales en plantaciones forestales, ofrece una gran oportunidad para evaluar cambios importantes en las características originales de los ambientes, dadas por el bioma. En particular, las plantaciones de eucalipto se están expandiendo en el bioma pampeano debido a la creciente demanda de

madera y celulosa en la región (Paruelo *et al.* 2006). Además del impacto per se de la sustitución de un pastizal natural por un bosque monoespecífico, la forestación también afecta a los parámetros del suelo. Se ha descripto que las variables fisicoquímicas del suelo se ven afectadas por la forestación con *Eucalyptus* spp. y el cambio en muchos de los parámetros aumenta con el tiempo desde la forestación del rodal (Berthrong *et al.* 2012). Aunque estudios previos han mostrado cambios en la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades aéreas en las plantaciones (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019a), las comunidades subterráneas han recibido menos atención en la literatura. Sin embargo, se ha documentado que la forestación provoca cambios en la composición de las especies del suelo y la pérdida de biodiversidad (Berthrong *et al.* 2012, Wang *et al.* 2019). Particularmente, en la Pampa argentina se ha descripto que el uso de la tierra puede generar cambios en la composición de las comunidades microbianas del suelo, incluso llevando a una pérdida de heterogeneidad taxonómica (López Zieher *et al.* 2020), pero poco se encuentra documentado sobre los impactos de la forestación en este bioma. Abordar los efectos de la forestación en los pastizales sobre las comunidades subterráneas brinda la oportunidad de describir la dinámica de la diversidad desconocida de la biota del suelo.

La biodiversidad subterránea está compuesta principalmente por microorganismos, sin embargo, su respuesta a las presiones antropogénicas es escasamente conocida (Guerra *et al.* 2021). Las comunidades microbianas del suelo están compuestas principalmente por bacterias, arqueas y hongos, pero no suelen presentar las mismas respuestas ecológicas (Wang *et al.* 2019, Ma *et al.* 2022). Se ha descripto que los cambios ambientales asociados con el uso de la tierra modifican principalmente la composición de las comunidades microbianas en lugar de la riqueza (Gossner *et al.* 2016). Se ha reportado que la forestación de pastizales con pino cambia el *phylum* bacteriano y fúngico dominante (de Proteobacteria a Actinobacteria y de Ascomycota a Basidiomycota, respectivamente), y se explicó principalmente por el cambio en los parámetros del suelo (Wang *et al.* 2019). Sin embargo, aunque estos *phyla* anteriores fueron descriptos como asociados a plantaciones forestales, los procesos estocásticos locales de ensamblaje comunitario se vincularon con el

tiempo desde la forestación en sitios de plantaciones de eucaliptos y pinos (Chen *et al.* 2023). El estudio temporal de las forestaciones a lo largo de un gradiente geográfico a escala regional con alta heterogeneidad ambiental puede ayudar a comprender la diversidad beta microbiana del suelo en los hábitats antropogénicos y cómo se ensamblan estas comunidades.

Este capítulo tuvo como objetivo evaluar los cambios en los patrones espaciales de la diversidad microbiana alfa y beta del suelo asociados con el tiempo transcurrido desde la forestación. A lo largo de una transecta de 200 km se estudiaron una serie de pastizales y plantaciones comerciales de eucaliptos con diferente tiempo desde la forestación. La referencia se estableció en pastizales seminaturales (año cero), y luego, se estudiaron rodales de plantaciones de eucaliptos con tiempo creciente desde la forestación del sitio. Se planteó la siguiente hipótesis: el tiempo transcurrido desde la forestación homogeneiza gradualmente las comunidades microbianas del suelo al presentar condiciones ambientales similares e impulsar cambios progresivos y direccionales en las características fisicoquímicas del suelo. En base a esto, se predicen patrones con menores valores de disimilitud entre sitios con mayor tiempo desde la forestación, asociados a una menor disimilitud ambiental entre ellos. Al examinar la disimilitud en la composición taxonómica entre los tratamientos, se espera encontrar una diferenciación taxonómica progresiva entre los pastizales y las plantaciones con tiempo creciente desde la forestación. Además, se espera encontrar una mayor diversidad beta intra-tratamiento en los pastizales y una disminución de la diversidad beta en las plantaciones más antiguas (Figura 3.1a). Esta pérdida de diversidad beta puede explicarse por la pérdida de especies endémicas y la ganancia de especies ubicuas (Figura 3.1b). En consecuencia, el componente de extinción de la diversidad beta sería mayor que el componente de colonización cuando se compare la transición pastizal-plantación, pero disminuiría su diferencia en plantaciones con tiempo creciente desde la forestación, lo que indicaría recambio de especies.

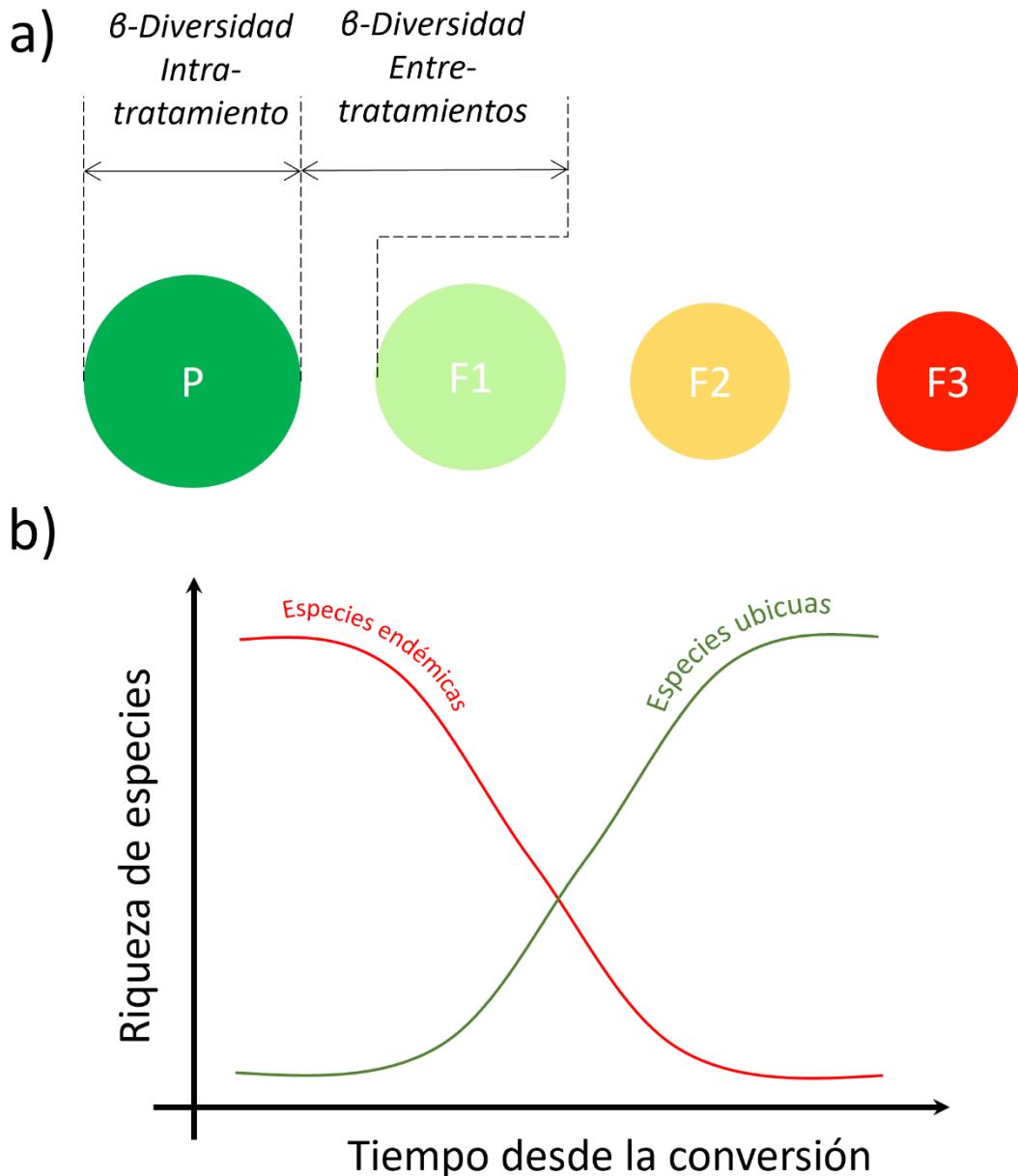


Figura 3.1 – Mecanismos de homogeneización. a) diversidad beta esperada dentro y entre tratamientos, donde mayor área significa mayor diversidad beta dentro del tratamiento, y mayor distancia mayor diversidad beta entre tratamientos. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente había vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas. b) Pérdida y ganancia de especies endémicas (rojo) y ubicuas (verde), respectivamente, a través de la cronosecuencia.

Metodología

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo a lo largo de la región oriental de la provincia de Entre Ríos, Argentina. El área de estudio comprende dos ecorregiones, el Espinal y la Pampa, que presentan un clima templado-húmedo, con una precipitación media anual de 1100 mm y una temperatura media anual de 18°C (Morello *et al.* 2012). La ecorregión del Espinal, particularmente el complejo "Terrazas y Valles de Inundación", se caracteriza por un mosaico de bosques ribereños con alta diversidad de árboles subtropicales sin predominancia particular, como *Prosopis affinis*, *Vachellia caven* o *Nectandra angustifolia*, palmares de *Butia yatay* y *Trithrinax campestris*, y pastizales dominados por especies del género *Paspalum*, *Andropogon* y *Axonopus* (Morello *et al.* 2012). Los principales tipos de suelos del complejo son el Molisol y el Entisol, con un alto porcentaje de arena y arcilla (INTA 1990, Panigatti 2010, Morello *et al.* 2012). El estudio también abarcó el complejo "Pampa Mesopotámica" de la ecorregión pampeana. Esta región se caracteriza por pastizales y praderas dominadas por especies del género *Axonopus*, *Paspalum*, *Digitaria*, *Schizachyrium* y *Bothriochloa*, relictos de bosques de palmeras de *Butia yatay* y sabanas dominadas por *Acacia caven* (Matteucci 2012). Los principales suelos en esta área de estudio fueron suelos Entisol, Vertisol y Molisol con un alto porcentaje de arena y arcilla (INTA 1990).

Diseño experimental y muestreo de campo

Los sitios se seleccionaron a lo largo de una transecta de 200 km, estudiando pastizales seminaturales y rodales de *Eucalyptus grandis*. Los pastizales fueron considerados como sitios con vegetación predominantemente nativa de pastizales y nula o escasa presencia de ganado. El tiempo transcurrido desde la forestación se definió tomando el número de cosechas que tenía un sitio desde que se convirtió de un hábitat no forestal a una plantación de monocultivos de eucalipto. A lo largo de la transecta, se establecieron diez bloques en los que se tomaron como referencia un pastizal, y luego tres rodales maduros de plantaciones de eucalipto (> 8 años) con diferente tiempo desde la forestación. La cronosecuencia se describió mediante el estudio de rodales de plantaciones

forestales que se plantaron donde anteriormente tenían vegetación no forestal (F1), rodales que se plantaron dos veces consecutivas (F2) y rodales que se plantaron 3 o más veces (F3). Por lo tanto, se obtuvieron 40 sitios en total.

En cada sitio se obtuvo una muestra compuesta homogeneizando 25 submuestras de suelo de 2 cm de diámetro colectadas en los primeros 10 cm de suelo separadas al menos 20 metros entre sí, cubriendo 1 hectárea en el centro del sitio. El suelo se tamizó a través de una malla de 2 mm, para separar rocas y restos vegetales (Wang *et al.* 2019). La muestra se dividió en dos fracciones. Una se colectó en criotubos estériles y se colocó en nitrógeno líquido en campo, para posteriormente almacenarlo en el ultrafreezer a -80 °C. La segunda fracción se secó al aire y se almacenó en bolsas de papel para su posterior análisis fisicoquímico.

Análisis fisicoquímicos ambientales y edafológicos

En cada sitio se registraron variables ambientales sobre y debajo del nivel del suelo. Sobre el nivel del suelo se midió la cobertura y profundidad de la hojarasca, y la cobertura del estrato herbáceo dentro de cinco cuadrantes de dos por dos metros, en base a una modificación del método Braun-Blanquet (Kent 2011). Por otro lado, se analizó el suelo para determinar el pH, la capacidad de intercambio catiónico (CIC), la materia orgánica del suelo (MOS), el nitrógeno total (NT), el fósforo extraíble (P) y la textura del suelo (porcentaje de arcilla, limo y arena), según protocolos estándar en el Instituto del Suelo del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA-CIRN). Las diferencias en las condiciones ambientales entre tratamientos se probaron por medio de ANOVA y posterior comparación de Tukey.

Extracción de ADN y secuenciación de amplicones

El ADN genómico del suelo se extrajo de 0.5 g de suelo utilizando el *kit* de extracción MOBIO DNAeasy PowerSoil (MoBio Laboratories, Carlsbad, CA, EE. UU.). Luego, las muestras genómicas se dividieron en dos, para análisis de diversidad procariota y fúngica respectivamente. Para la diversidad procariota, la

región V3-V4 se amplificó mediante PCR con los cebadores 341F (CCTAYGGGRBGCASCAG) y 806R (GGACTACNNGGTATCTAAT) (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016). En el caso de la diversidad fúngica, la región ITS2 se amplificó utilizando los cebadores ITS3-2024F (GCATCGATGAAGAACGCAGC) e ITS4-2409R (TCCTCCGCTTATTGATATGC) (Zhu *et al.* 2019). A continuación, los productos de PCR fueron secuenciados por el secuenciador Illumina NovaSeq PE250, en Novogene, EEUU., obteniendo fragmentos directos e inversos de ~250pb. Los datos de secuenciación se depositaron en el “bioproject” PRJNA1037547 en el Archivo de Secuencias del Centro Nacional de Biotecnología estadounidense (NCBI).

Procesamiento de secuencias

La empresa de secuenciación demultiplexó las lecturas en bruto y retiró los adaptadores. Se obtuvieron un total de 12,298,742 lecturas (tanto directas como reversas). Las lecturas se procesaron con el programa QIIME2, a través del protocolo DADA2 (Hall & Beiko 2018). Las secuencias directas y reversas se limpiaron y emparejaron con el comando "denoise-paired" en QIIME2. Esta canalización también filtró quimeras y lecturas con baja calidad, lo que generó secuencias de alta calidad que se pueden utilizar como variantes de secuencia de amplicón (ASV por sus siglas en inglés). Después de la fusión y eliminación de ruido, se obtuvieron 3,468,384 lecturas de alta calidad de 63,638 ASV para el amplicón 16S y 4,475,039 observaciones de 19,632 ASV para el amplicón ITS2.

Finalmente, se obtuvo identificación taxonómica para cada ASV utilizando la base de datos de genes SILVA rRNA (versión 138) (Quast *et al.* 2012) y UNITE (versión 9) (Abarenkov *et al.* 2024), para bacterias y hongos respectivamente, a través del protocolo DADA2 en R. Usando el paquete "microeco" en R (Liu *et al.* 2021), se filtraron los ASV asignados a las secuencias mitocondriales y cloroplastos, y luego se rarefaccionaron las muestras al número mínimo de lecturas encontradas en las muestras para cada amplicón (70,213 y 59,579 para 16S e ITS, respectivamente).

Análisis estadístico

Para visualizar la disimilitud taxonómica en el espacio, la diversidad beta de cada sitio se estimó como la disimilitud media del sitio dado con los dos contiguos del mismo tratamiento en la transecta, en los sitios de los extremos se tomó únicamente su disimilitud con el sitio más cercano (Melo *et al.* 2009). La disimilitud taxonómica se estimó como la distancia de Jaccard basada en la presencia/ausencia de ASV en las muestras rarefaccionadas utilizando "vegdist" en el paquete "vegan" (Oksanen *et al.* 2007). Junto con la disimilitud taxonómica, también se estudió la distancia ambiental. La distancia ambiental se estimó a partir de la distancia euclídea entre sitios según las variables ambientales estandarizadas (Astorga *et al.* 2012). Las variables ambientales consideradas fueron el pH del suelo, el CIC, el porcentaje de arcilla en el suelo y la cobertura vegetal aérea. Estas variables se eligieron de un conjunto más grande de variables basadas en un parámetro de correlación alta (> 0.7) con otras variables, pero inferior a 0.7 entre ellas.

Para estudiar los cambios en la composición asociados con la intensificación del uso de la tierra, primero se visualizó el ordenamiento de los sitios basado en la disimilitud de Jaccard mediante un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Para explorar la asociación de los cambios en la composición con las variables ambientales, se agregaron vectores ambientales al ordenamiento a través de un análisis de envfit (Oksanen *et al.* 2007). Para abordar la pérdida de diversidad beta taxonómica a lo largo de la cronosecuencia, estimamos la disimilitud taxonómica de Jaccard entre pares entre todos los sitios. Una vez obtenida la matriz de distancias, se abordó la diversidad beta propia de cada tratamiento (intra-tratamiento) estimando la disimilitud entre sitios con el mismo tiempo desde la forestación. De la misma manera, la disimilitud entre tratamientos (inter-tratamiento) se obtuvo como la distancia media entre todos los sitios de dos tratamientos dados. Las diferencias entre los tratamientos se probaron mediante la prueba de suma de rangos de Wilcoxon.

Para estudiar la pérdida y ganancia de especies endémicas y ubicas, se estimó la riqueza de cada una para cada tratamiento. A partir de la tabla de ASV de

cada tratamiento, los ASV que ocurrieron en menos 30% de las muestras se clasificaron como endémicos, y los ASV que ocurrieron en más 75% se clasificaron como ubicuos (H Wang *et al.* 2022). A continuación, se probaron las diferencias entre los tratamientos en cuanto a la riqueza observada del conjunto total de especies, las endémicas y las ubicuas, con un análisis de la varianza (ANOVA) y posteriores comparaciones múltiples de Tukey.

Para la partición de la diversidad beta en los componentes de colonización y extinción (Tatsumi *et al.* 2020), se construyó una tabla de ASV de las especies perdidas y colonizadoras entre cada paso de la cronosecuencia (esto es de pastizales a F1, de F1 a F2 y de F2 a F3). A partir de la matriz de presencia/ausencia de ASV de cada tratamiento, se construyó la matriz de extinción entre cada etapa con las especies que se extinguieron localmente de un tratamiento a otro en el mismo bloque. De la misma manera, la matriz de colonización se construyó con las especies ganadas. Luego, se estimaron los componentes de diversidad beta para cada paso con el índice de disimilitud de Jaccard. Las diferencias entre los componentes y los tratamientos se probaron mediante comparaciones múltiples de Tukey. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el entorno R (R versión 4.2.1) (R CoreTeam 2018).

Resultados

La forestación de pastizales dio lugar a diferencias ambientales locales entre los sitios. Las principales diferencias se encontraron en porcentaje de cobertura vegetal media (Pastizal = 78.3 ± 21.9 ; F1 = 11 ± 8.8 ; F2 = 10.8 ± 6.8 ; F3 = 13.1 ± 9.7) y el porcentaje de cobertura media de hojarasca (Pastizal = 16.2 ± 16.8 ; F1 = 96.2 ± 6.15 ; F2 = 93.3 ± 9.9 ; F3 = 91.4 ± 8.2). Las variables fisicoquímicas (pH, MOS, CIC, P y NT) no difirieron entre tratamientos ($p > 0.05$) (Tabla S3.1). Aunque las diferencias entre tratamientos no fueron significativas ($p = 0.08$), se encontró una tendencia en el pH del suelo a ser mayor en el pastizal que en las forestaciones. En cuanto a la completitud del muestreo, todas las muestras alcanzaron una meseta en la curva de acumulación de especies, asegurando una cobertura de secuenciación y profundidad de muestreo satisfactorias (Figura S3.1).

Las comunidades procariotas y fúngicas presentaron diferentes patrones espaciales de disimilitud taxonómica según el tratamiento (Figura 3.2). Los patrones de disimilitud taxonómica procariota mostraron variaciones más fuertes entre sus valores que los fúngicos. Al evaluar los patrones espaciales de la disimilitud taxonómica con la disimilitud ambiental en el espacio, se encontró una correlación entre la disimilitud taxonómica ambiental y la procariota de plantaciones forestales, pero no con la disimilitud fúngica en ningún tratamiento (Tabla S3.2). Los diferentes tratamientos también presentaron diferentes patrones espaciales de disimilitud taxonómica entre sí. Los patrones para procariotas en las diferentes plantaciones variaron entre sí, presentando un pico de disimilitud en la mitad de la transecta mientras que en los pastizales presentó valores similares a lo largo del espacio. En cuanto a los patrones espaciales de la disimilitud taxonómica entre las comunidades fúngicas, se encontraron dos patrones. Los patrones de pastizales y F3 fueron similares, mostrando valores más altos de disimilitud en el norte, luego disminuyendo hacia el sur. Por el contrario, los patrones para F1 y F2 presentaron valores más bajos en el norte, aumentando hacia el sur.

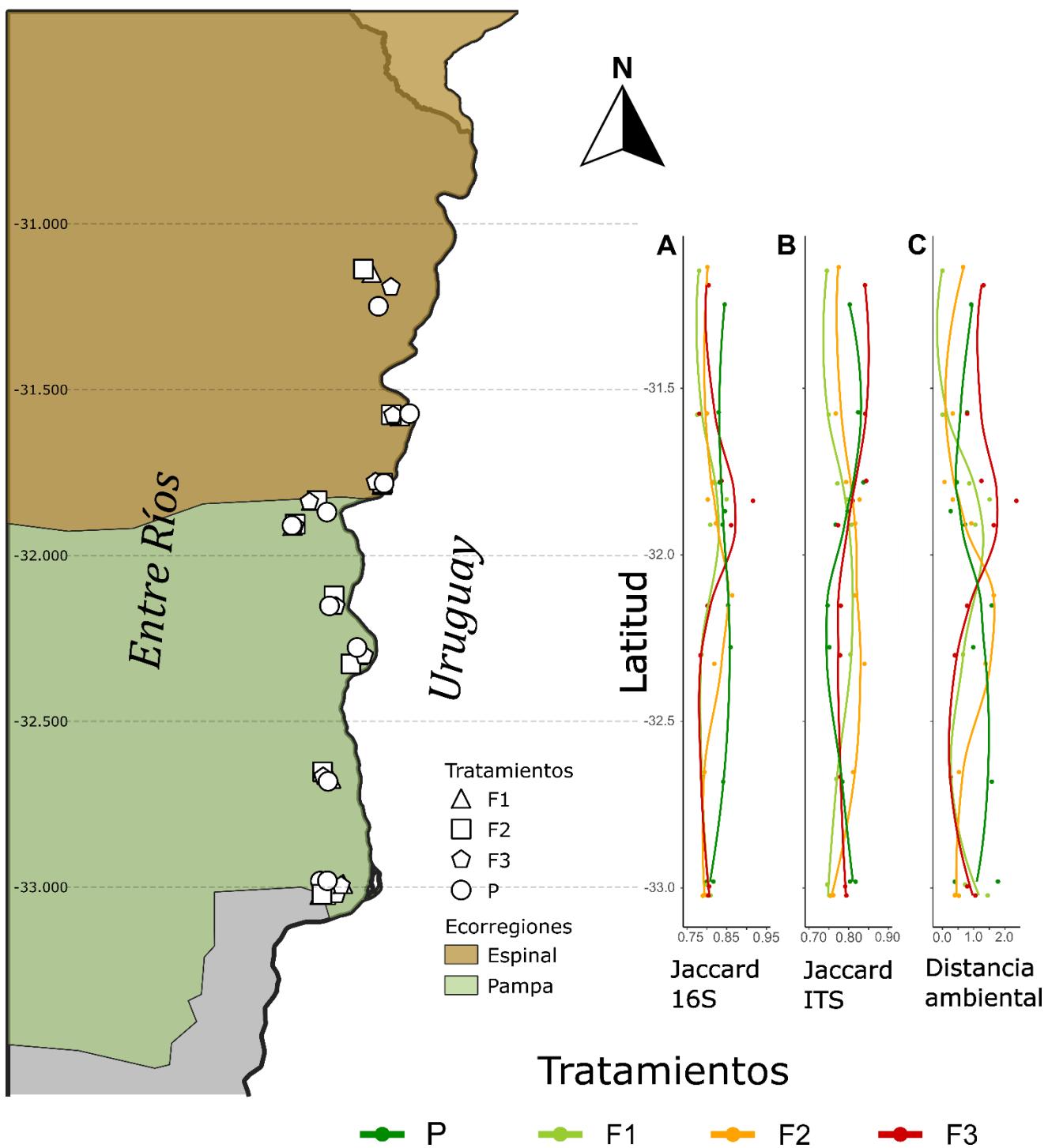


Figura 3.2 – Patrones de disimilitud taxonómica de comunidades a) procariotas y b) fúngicas a lo largo de la transecta. c) Disimilitud ambiental basada en la distancia euclídea de las variables estandarizadas. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente había vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

El NMDS mostró que los sitios se ordenaron juntos de acuerdo con el uso de la tierra (pastizales y plantaciones forestales), tanto para la composición procariota como fúngica de las comunidades (Figura 3.3). De acuerdo con el análisis de envfit, todas las variables ambientales consideradas, excepto la concentración de P, se relacionaron con el ordenamiento de las comunidades procariotas (Tabla S3.3). Por el contrario, el ordenamiento de las comunidades fúngicas solo se relacionó con las variables aéreas contabilizadas, como la cobertura vegetal y la profundidad de la hojarasca.

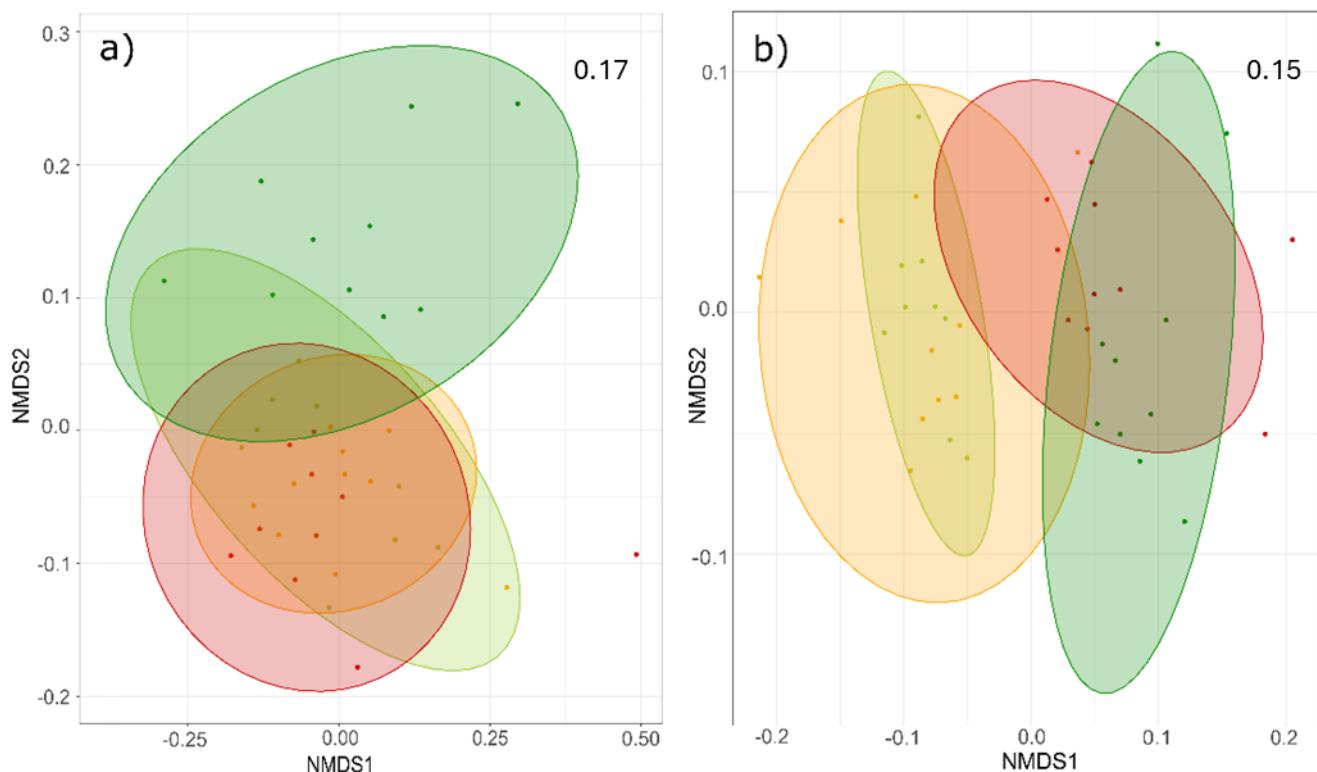


Figura 3.3 – Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la distancia taxonómica de Jaccard entre sitios para a) comunidades procariotas y b) fúngicas. El número indica el stress del ordenamiento. Verde oscuro: pastizal; Verde claro: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; Naranja: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; Rojo: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Se encontraron diferencias en la disimilitud intra-tratamiento de cada tratamiento mediante la prueba de Wilcoxon. Los pastizales presentaron una mayor disimilitud intra-tratamiento que las plantaciones forestales para taxones procariotas. En el caso de la disimilitud taxonómica fúngica, los sitios F1

presentaron menor disimilitud intra-tratamiento que los pastizales, F2 y F3, pero estos tratamientos no difirieron entre ellos (Tabla 3.1a). Al estudiar la diferenciación taxonómica entre tratamientos, la disimilitud entre tratamientos varió de acuerdo con los tratamientos y taxones comparados (Tabla 3.1b). Contrariamente a las predicciones planteadas, las comunidades procariotas y fúngicas de los pastizales y F1 fueron las que más se diferenciaron, y las plantaciones más antiguas siguieron tendencias diferentes. Mientras que las comunidades procariotas de las plantaciones no variaron su disimilitud entre tratamientos con respecto a los pastizales, la disimilitud entre tratamientos fúngicos de F3 disminuyó en comparación con los pastizales. A la vez, se encontraron menores diferencias entre tratamientos entre plantaciones de tratamientos contiguos, es decir, F1-F2 y F2-F3.

Tabla 3.1 – Disimilitud taxonómica dentro y entre tratamientos. Distancia media por pares entre los sitios a) dentro de los mismos tratamientos, b) entre tratamientos. En b) el triángulo inferior presenta la distancia en la composición 16S y el superior en la composición ITS. Se realizaron contrastes entre los tratamientos para cada ASV por separado, las diferentes letras significan diferencias significativas ($p < 0.05$). P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

a) Disimilitud intra-tratamientos (Jaccard)				
	16S		ITS	
	media	DE	media	DE
P	0.843a	0.027	0.796a	0.035
F1	0.816b	0.028	0.778b	0.021
F2	0.812b	0.035	0.805a	0.037
F3	0.817b	0.049	0.809a	0.032
b) Distancia entre tratamientos (Jaccard)				
	P	F1	F2	F3
P	-	0.86a	0.86a	0.81b
F1	0.85a	-	0.79c	0.84d
F2	0.85a	0.81b	-	0.85d
F3	0.86a	0.83c	0.82b	-

Se encontraron cambios en la abundancia relativa de los *phyla* procariotas y fúngicos entre los tratamientos (Figura 3.4). En las comunidades procariotas, los ASV de Actinobacteriota aumentaron en su abundancia relativa en las plantaciones forestales F1 y F2 en comparación con los pastizales, pero los Firmicutes disminuyeron (Figura 3.4a). En las comunidades fúngicas, mientras que los ASV de Basidiomycota aumentaron su abundancia relativa en todas las plantaciones forestales en comparación con los pastizales, Ascomycota disminuyó de los pastizales a las plantaciones forestales (Figura 3.4b). La riqueza media observada de cada *phylum* procariota no varió entre tratamientos. Por el contrario, la riqueza media observada de todos los *phyla* fúngicos disminuyó en todos los casos al comparar los pastizales con las plantaciones (Tabla S3.4).

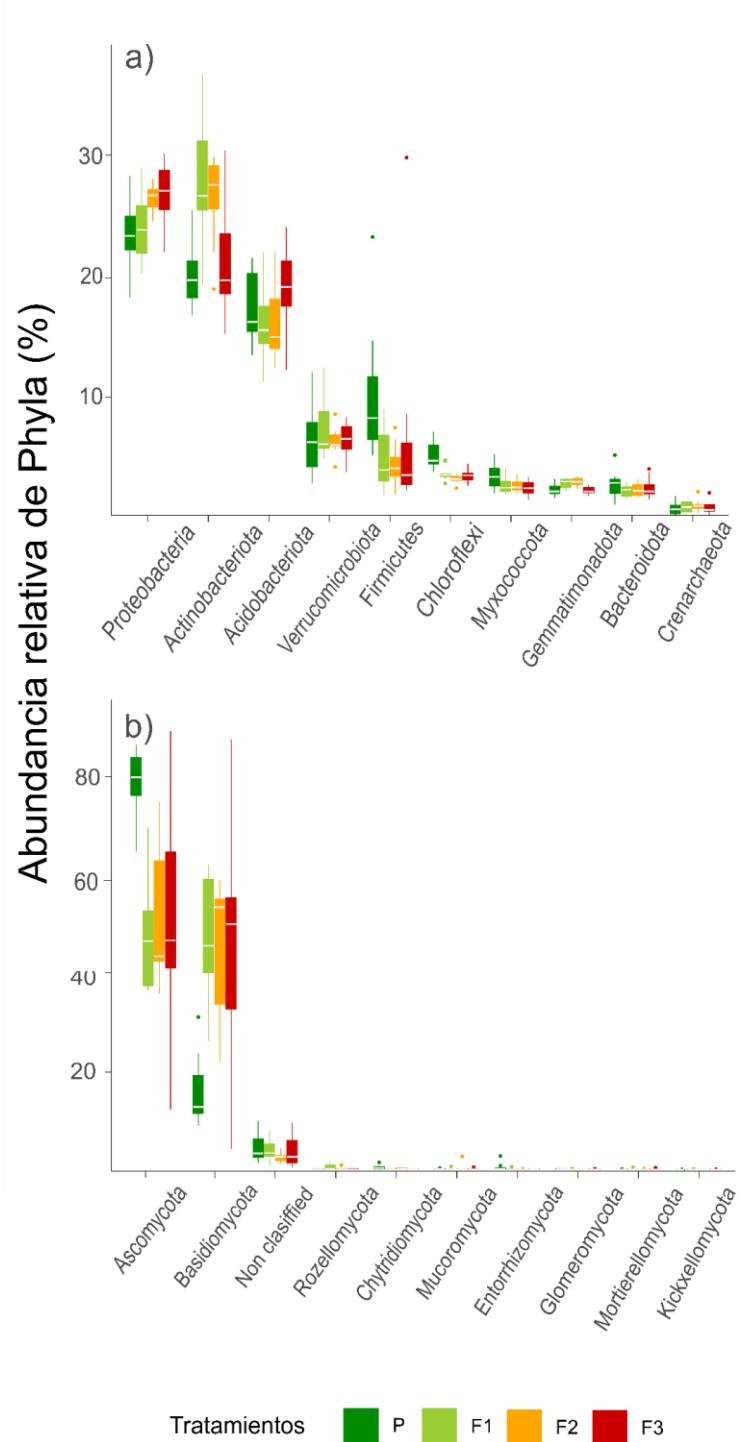


Figura 3.4 – Abundancia relativa de los diez phyla más abundantes de las comunidades a) procariotas y b) fúngicas. La caja central representa el rango intercuartil que contiene el 50% de los datos, delimitado por el primer cuartil y el tercer cuartil. La línea dentro de la caja indica la mediana. Los bigotes se extienden hasta 1.5 veces el rango intercuartil. Los puntos más allá de los bigotes se consideran valores atípicos. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Al evaluar los cambios a lo largo de la cronosecuencia de la riqueza del total de especies, de las endémicas y de las ubicuas, se encontraron diferencias entre los tratamientos para la diversidad procariota y fúngica (Figura 3.5, Tabla S3.5). Las comunidades procariotas no mostraron una riqueza significativamente diferente al evaluar el conjunto completo, pero las plantaciones F2 y F3 presentaron una mayor riqueza de especies ubicuas que los pastizales y F1 (Figura 3.5a). Por otra parte, las comunidades fúngicas tampoco mostraron una riqueza significativamente diferente al evaluar el conjunto completo, pero los pastizales presentaron mayor riqueza que las plantaciones forestales al considerar las especies ubicuas (Figura 3.5b).

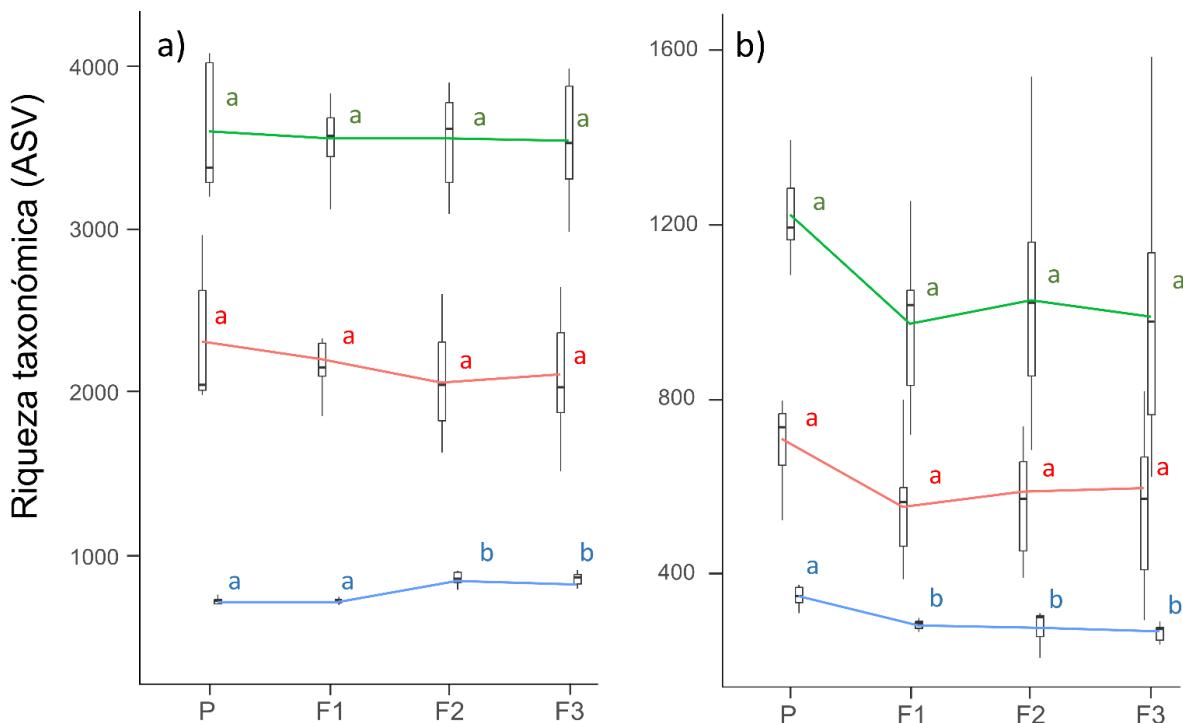


Figura 3.5 – Cambio en los componentes de la riqueza de ASV según los tratamientos para comunidades a) procariotas y b) fúngicas. Verde: Riqueza total; Rojo: Riqueza de especies endémicas; Azul: Riqueza de especies ubicuas. La caja central representa el rango intercuartil que contiene el 50% de los datos, delimitado por el primer cuartil y el tercer cuartil. La línea dentro de la caja indica la mediana. Los bigotes se extienden hasta 1.5 veces el rango intercuartil. Las líneas conectan las medias de cada tratamiento. Letras diferentes significan diferencias significativas entre medias de cada componente de riqueza ($p < 0.05$). P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

En cuanto a las diferencias en los componentes beta de extinción y colonización entre tratamientos, se encontraron diferentes tendencias para las comunidades procariotas y fúngicas (Figura 3.6). Las comunidades procariotas presentaron un mayor componente de extinción que de colonización de la diversidad beta cuando se transicionó de pastizales a plantaciones forestales recién plantados, pero las transiciones entre plantaciones forestales no presentaron diferencias entre los componentes (Figura 3.6a). Las comunidades fúngicas presentaron mayor colonización que los componentes de extinción para la transición F2-F3 (Figura 3.6b).

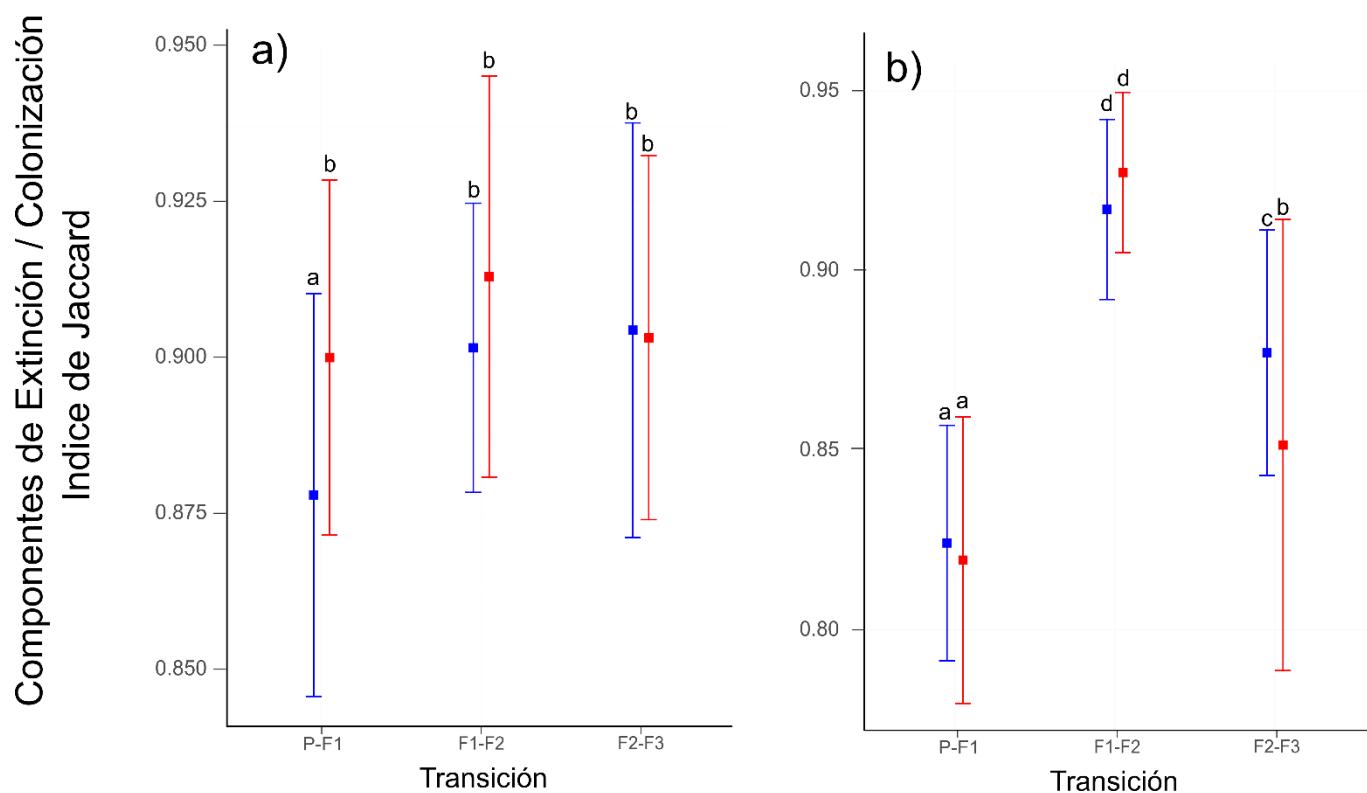


Figura 3.6 – Componentes de extinción (rojo) y colonización (azul) entre transiciones para a) comunidades procariotas y b) fúngicas. Los cuadrados indican las medias de cada componente y las barras indican el desvío estándar. Diferentes letras significan diferencias significativas ($p < 0,05$) entre componentes y tratamientos. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Discusión

La forestación de los pastizales pampeanos mesopotámicos llevó a la pérdida de la diversidad beta microbiana del suelo a escala regional. La homogeneización biótica se asoció con la conversión de pastizales seminaturales a plantaciones forestales; luego, el tiempo continuo de explotación generó diferentes respuestas en las comunidades procariotas y fúngicas. Este cambio en la diversidad beta también implicó cambios significativos en la composición de las especies. Las diferencias entre los pastizales y las plantaciones en sus *phyla* procariotas y fúngicos dominantes fueron consistentes con lo reportado por estudios previos (Jangid *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2016, Dang *et al.* 2017, Wang *et al.* 2019). Las proteobacterias y actinobacterias parecieron aumentar su abundancia relativa en las plantaciones, pero luego las actinobacterias disminuyeron en los rodales más antiguos. Las especies de Actinobacteria son conocidas por ser dominantes en condiciones de estrés y por ser capaces de degradar los componentes recalcitrantes (Dang *et al.* 2017, Wang *et al.* 2019). Por otro lado, las proteobacterias son un grupo más generalista (Jangid *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2016). Esta dinámica entre sus abundancias puede apoyar la sucesión observada por Zhang *et al.* (2016) de los *phyla* dominantes según el tiempo transcurrido desde la forestación, partiendo de grupos oligotróficos de crecimiento lento (Actinobacteria) hasta grupos generalistas de crecimiento rápido (Proteobacteria). La sustitución de Ascomycota por hongos Basidiomycota en la forestación de pastizales también fue reportada por otros autores (Dang *et al.* 2017, Wang *et al.* 2019). Sin embargo, en este estudio, este cambio en la abundancia relativa se asoció con una reducción en la riqueza de ambos *phyla*. En esta tesis, la forestación de pastizales demostró homogeneizar espacialmente las comunidades microbianas del suelo en poco tiempo, pero luego, el tiempo continuo de uso evidenció diferencias en las dinámicas de su composición entre biotas procariotas y fúngicas.

Las comunidades procariotas y fúngicas difirieron en sus patrones de diversidad beta espacial. Si bien las diferencias en la composición de las comunidades procariotas parecen estar asociadas con la variación ambiental en el espacio, el patrón de diversidad beta de las comunidades fúngicas no lo estuvo. Sin

embargo, la asociación entre la disimilitud ambiental y procariota solo se encontró en las plantaciones forestales. En las plantaciones forestales se observó un pico de diversidad beta procariota coincidente con la zona de transición entre dos ecorregiones, pero parece estar asociado con una singularidad ambiental local. De acuerdo con los hallazgos, el pico de disimilitud ambiental está dado por un aumento en el pH del suelo y una disminución en el porcentaje de arena en la textura del suelo en la región, pero los sitios fuera de la zona de transición presentan valores similares de las variables ambientales. Los picos de disimilitud taxonómica en las zonas de transición se han registrado previamente para aves y mamíferos (Van Rensburg *et al.* 2004, Melo *et al.* 2009). En el área de estudio, esta zona presenta además una alta heterogeneidad espacial del suelo debido a las entradas de arena del Pleistoceno (Matteucci 2012). Van Rensburg *et al.* (2004) describen que los bordes de los biomas suelen presentar una alta heterogeneidad espacial, explicada en parte por el alto recambio de especies vegetales a lo largo de un ecotono climático. Sin embargo, en este trabajo, la heterogeneidad de las características fisicoquímicas del suelo está relacionada principalmente con la historia geológica y no asociada a un gradiente climático (Matteucci 2012). Por lo tanto, es más probable que el pico de disimilitud procariota en las plantaciones forestales esté asociado con el filtrado ambiental local impuesto por los parámetros del suelo que con cambios en la flora típica de esas dos ecorregiones. Un predominio del filtrado ambiental local impulsado por el suelo en las plantaciones forestales sugiere que, si bien varios factores pueden influir en la diversidad beta espacial en los pastizales, las comunidades procariotas reaccionan principalmente a factores abióticos en hábitats antropogénicos que carecen de vegetación nativa. La falta de asociación entre los patrones de diversidad beta de las comunidades fúngicas con la heterogeneidad ambiental sugiere que la composición de las comunidades fúngicas puede no estar sometida a un fuerte filtrado ambiental, pero se necesitan más análisis para confirmar esta presunción.

El tiempo transcurrido desde la conversión de las plantaciones no impulsó una diferenciación taxonómica progresiva que condujera a la homogeneización biótica. Por un lado, los pastizales presentaron una mayor diversidad beta intra-tratamiento. Sin embargo, se redujo al mínimo en las plantaciones recién

instaladas, y luego, pero solo en el caso de los hongos, aumentó en las plantaciones más antiguas. Por otro lado, aunque la disimilitud entre las plantaciones forestales con distinto tiempo desde su conversión incrementó según sus diferencias en el tiempo que lleva cultivado el sitio, la disimilitud entre los pastizales y todas las plantaciones forestales fue mayormente constante. El proceso de eliminación de vegetación nativa y reemplazo por monocultivos puede homogeneizar las comunidades microbianas del suelo al perder la heterogeneidad espacial de los recursos (Rodrigues *et al.* 2013, Figuerola *et al.* 2015). Sin embargo, se ha descripto que el tiempo continuo de forestación aumenta los procesos estocásticos de ensamblaje en las comunidades bacterianas del suelo (Chen *et al.* 2023). Aunque no se vio esta dinámica en las comunidades procariotas, una sucesión estocástica similar en rodales distantes puede estar explicando el aumento de la diversidad beta de las comunidades fúngicas asociado con el tiempo transcurrido desde la forestación. La sustitución de pastizales nativos por monocultivos de eucalipto parece inducir un cambio direccional en la composición hacia ciertas comunidades microbianas del suelo que se desarrollan en plantaciones forestales recientemente convertidas (homogeneización biótica).

Luego de la homogeneización asociada a la forestación de pastizales, los resultados sugieren un proceso de sucesión ecológica dentro de plantaciones desde que fueron recientemente instaladas hasta aquellas que han sido cosechadas repetidamente. Aunque las comunidades procariotas del suelo de las plantaciones no parecen recuperar las especies asociadas a los pastizales con el tiempo, se observó una menor disimilitud en las comunidades fúngicas entre las plantaciones más antiguas y los pastizales. Se demostró que las comunidades fúngicas son más resistentes que las procariotas (Tardy *et al.* 2015), pero no se encontraron diferencias en los rodales recién plantados. Sin embargo, el aumento de la diversidad beta durante el tiempo de forestación y la creciente semejanza entre las plantaciones más antiguas y los pastizales a lo largo del tiempo pueden implicar que las comunidades fúngicas tienen un mayor potencial para recuperarse de la forestación de los pastizales en comparación con las comunidades procariotas. El tiempo transcurrido desde la conversión de pastizales a plantaciones forestales parece explicar las diferentes dinámicas de

sucesión entre las comunidades procariotas y fúngicas. Sin embargo, ambas biotas muestran la mayor homogeneización biótica y divergencia taxonómica con el hábitat natural justo después de la propia conversión.

La forestación condujo a cambios en especies ubicuas de taxones procariotas y fúngicos, pero la riqueza de especies endémicas se mantuvo constante. Además, el aumento de especies ubicuas no estuvo particularmente asociado con la pérdida de diversidad beta observada durante la forestación. Por un lado, la riqueza de especies procariotas ubicuas aumentó en los rodales más antiguos (F2 y F3). Por otro lado, la riqueza de especies fúngicas ubicuas disminuyó de pastizales a rodales recién plantados y luego se mantuvo constante a lo largo de la cronosecuencia. La sustitución de especies endémicas por especies ubicuas es una preocupación en el Antropoceno, dado que puede afectar a las funciones ecológicas (Newbold *et al.* 2018, Magurran *et al.* 2019, Zhang *et al.* 2022). Las especies ubicuas a menudo presentan rasgos generalistas (Goss-Souza *et al.* 2022), y el predominio de las mismas puede representar potencialmente una pérdida de interacciones ecológicas (Valiente-Banuet *et al.* 2015). Por lo tanto, dado que el tiempo transcurrido desde la forestación parece estar asociado con un aumento de especies procariotas ubicuas, su influencia sobre los cambios en la diversidad funcional debe estudiarse más a fondo.

La transición de los pastizales a las plantaciones dio lugar a una disminución de la diversidad beta procariota, principalmente debido a un mayor componente de diversidad beta de extinción que el de colonización. Esto sugiere que la homogeneización biótica procariota asociada con la forestación es causada por una baja heterogeneidad de las comunidades colonizadoras en sitios recién forestados. Cuando se forestan sitios, los conjuntos de especies procariotas colonizadoras parecen ser más homogéneos que aquellos de las extintas. Esto sugiere que las plantaciones forestales pueden actuar como un filtro ambiental, permitiendo que solo ciertas especies del conjunto regional se desarrolle en el nuevo hábitat, como fue observado para invertebrados del suelo (Santoandré *et al.* 2019a, Jorge *et al.* 2023). Sin embargo, la disminución de la diversidad beta de las comunidades fúngicas no puede explicarse por un alto componente de diversidad beta de extinción. La forestación de pastizales dio lugar a un recambio de especies fúngicas, con diferencias en la riqueza entre los conjuntos extintos

y colonizadores, pero no en la disimilitud. Es posible que un grupo similar de especies de hongos sobreviviera al proceso de forestación en cada lote, lo que llevó a la homogeneización de las comunidades en el espacio. Sin embargo, el aumento observado en la diversidad beta fúngica en las plantaciones antiguas puede deberse a una mayor diversidad beta de las comunidades colonizadoras. Después de la homogeneización inicial, a medida que un rodal envejece, la comunidad fúngica puede ser recolonizada por especies de un grupo regional que varía localmente (Liu *et al.* 2023). Y luego, en algún momento, se recupera la diversidad beta intra-tratamiento. Las comunidades fúngicas pueden haber presentado la posibilidad de incorporar diversas especies dado que, a diferencia de la comunidad procariota, la forestación de pastizales también condujo a una pérdida de riqueza de especies. Se necesita más investigación de las interacciones entre especies fúngicas para comprender hasta qué punto la pérdida de riqueza de especies de las comunidades fúngicas permite esta dinámica de recolonización.

En este capítulo se utilizaron múltiples enfoques para abordar el cambio en la diversidad beta a lo largo del tiempo y el espacio. Se analizó el cambio en la riqueza de especies endémicas y ubicuas y la diversidad beta descompuesta a lo largo del tiempo en sus componentes de colonización y extinción. Al aplicar este enfoque al cambio de uso de la tierra, se reveló la homogeneización biótica espacial de las comunidades microbianas del suelo asociadas con la forestación de pastizales. Asimismo, se encontró que la pérdida de las diversidades alfa y beta de los microorganismos se asoció con la conversión de pastizales nativos en plantaciones forestales, en lugar de la cantidad de tiempo que se utilizó la tierra. Para comprender en profundidad las implicancias de estos cambios en la diversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas es clave incorporar el estudio de la faceta funcional de la diversidad y los procesos ecosistémicos principalmente asociados a estos organismos. Por ello, en el siguiente capítulo se abordaron los cambios de los perfiles funcionales de las comunidades procariotas y fúngicas a través de la misma cronosecuencia de pastizales y plantaciones forestales. Las comunidades microbianas del suelo mostraron diferentes dinámicas de sucesión dependiendo de los taxones estudiados. Las comunidades fúngicas tendieron a recuperar parcialmente la similitud con el

hábitat de referencia, mientras que las comunidades procariotas no lo hicieron. Dado que las actividades humanas alteran los patrones biogeográficos originales de la biota del suelo, es importante abordar los patrones de diversidad emergentes en el Antropoceno para mitigar la pérdida de diversidad microbiana.

CAPÍTULO IV

Diversidad funcional y procesos ecosistémicos asociados con la microbiota del suelo en plantaciones forestales en bioma de pastizal

Introducción

La variación espacial de los procesos ecosistémicos del suelo se ha relacionado con las características climáticas y edáficas (Crowther *et al.* 2019, Y Wang *et al.* 2022). A grandes escalas, la teoría metabólica (Brown *et al.* 2004) afirma que el clima, considerando la temperatura y la disponibilidad de agua como un indicador de la energía ambiental, influye en los procesos metabólicos de los organismos vivos (es decir, la respiración, la productividad primaria, el ciclado de nutrientes). Bajo este marco podemos escalar los procesos biológicos al funcionamiento del ecosistema (Delgado-Baquerizo *et al.* 2013, Taylor *et al.* 2017, Thakur *et al.* 2019). Sin embargo, en paralelo y desvinculada del clima, la geología también explica la heterogeneidad espacial de las características fisicoquímicas del suelo, como la textura o la composición mineral, que a menudo también influyen en diferentes aspectos de los procesos de los ecosistemas del suelo (Hu *et al.* 2020). La interacción entre el clima y las características fisicoquímicas del suelo a su vez da forma a las comunidades microbianas que lo habitan, las cuales están asociadas con los procesos ecosistémicos que en él ocurren (Y Wang *et al.* 2022). Por lo tanto, es evidente que para entender las dinámicas del ecosistema del suelo deben considerarse las relaciones entre diversos aspectos del mismo. Para comprender los factores que se asocian a la heterogeneidad espacial del ecosistema del suelo, el objetivo de este capítulo fue estudiar la interacción entre los factores abióticos y bióticos en el espacio, y cómo se relacionan ellos con el funcionamiento del ecosistema del suelo.

Como se mencionó previamente (capítulos II y III), las actividades humanas tienen un impacto significativo en los ecosistemas del suelo, afectando tanto a sus propiedades fisicoquímicas como a la diversidad y composición de sus

comunidades microbianas (Berthrong *et al.* 2009b, 2012). Los hábitats antropogénicos a menudo conducen a una simplificación de la comunidad vegetal, lo que puede afectar directamente a la biodiversidad del suelo (Gossner *et al.* 2016, H Wang *et al.* 2022). Un ejemplo de esto es la forestación de pastizales, que, como se vió en el capítulo II y III, causa cambios drásticos en las comunidades asociadas al suelo. A su vez, la forestación de eucalipto desarrollada en pastizales puede alterar la dinámica del ecosistema, cambiando las reservas de carbono y de nitrógeno (Berthrong, *et al.* 2009a, Gyenge *et al.* 2024). Berthrong *et al.* (2012) demostraron que las reservas de nutrientes parecen aumentar con el tiempo de uso en las plantaciones forestales debido a la deposición de hojarasca. Sin embargo, estos autores encontraron que los efectos observados de la forestación de pastizales sobre las propiedades del suelo estaban limitados por la precipitación regional, dado que los sitios más húmedos tenían tasas de descomposición más altas. Estos parámetros del suelo desempeñan un papel fundamental en la determinación de la estructura y las funciones de la comunidad microbiana (Wang *et al.* 2019). Por lo tanto, comprender qué características del uso de la tierra afectan el funcionamiento de los ecosistemas y cómo y bajo qué circunstancias los factores abióticos limitan estos efectos se convierte en una cuestión central. En este capítulo se abordó el efecto directo e indirecto de las plantaciones forestales comerciales sobre los procesos ecosistémicos del suelo, considerando la posible influencia de distintas variables abióticas y bióticas. Se buscó desacoplar la influencia del clima y la forestación de pastizales sobre el ecosistema del suelo comparando pastizales y plantaciones forestales con diferentes tiempos desde la conversión a lo largo de un gradiente climático.

La relación positiva entre la biodiversidad del suelo y el funcionamiento de los ecosistemas ha sido ampliamente explorada en la literatura (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016, 2020). La multifuncionalidad de los ecosistemas del suelo (MES) es un término que se ha implementado para estudiar la variación espacial y temporal en la diversidad de las funciones ecosistémicas (FE) (Byrnes *et al.* 2014). La riqueza de especies es un buen indicador para la MES, dado que, por lo general, más especies pueden soportar una mayor diversidad de funciones (Yue *et al.* 2022). Sin embargo, la riqueza de especies raras puede explicar más

FE que la de las especies comunes, dado que suelen ser taxones muy especializados con rasgos funcionales únicos (Zhang *et al.* 2022). Un aumento en la abundancia relativa de especies raras puede ser detectado por un aumento en la equitatividad de la comunidad, lo que podría explicar un equilibrio entre los perfiles funcionales, aumentando así la MES. Además, el cambio en la composición microbiana puede afectar el funcionamiento de los ecosistemas si implica cambios en los rasgos funcionales. En consecuencia, la distribución espacial de las especies microbianas podría vincularse a la variación de las FE según sus rasgos funcionales (Nelson *et al.* 2016, Karimi *et al.* 2018, Dai *et al.* 2024). Se ha visto que el uso de la tierra afecta principalmente a la composición de las comunidades microbianas más que a su riqueza taxonómica (Gossner *et al.* 2016). Sin embargo, aún no está claro hasta qué punto una composición funcional similar de las comunidades refleja un funcionamiento similar de los ecosistemas.

El propósito de este capítulo fue comprender los principales mecanismos a través de los cuales el uso de la tierra afecta la MES, al cambiar tanto las características fisicoquímicas del suelo como su biota, y en qué medida los factores abióticos naturales modulan sus impactos. En particular, el objetivo fue determinar cómo la conversión de pastizales en plantaciones forestales y el tiempo desde la conversión influyen en la MES más allá de la variabilidad asociada con los factores naturales abióticos y bióticos. Se realizó un estudio regional para evaluar la variación espacial de las FE y la MES a lo largo de una transecta de 200 km en suelos bajo diferentes escenarios de forestación de pastizales. Para profundizar el análisis, se estudió la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas incorporando la composición taxonómica y funcional. Para ello, se estudió cómo la forestación influye en la abundancia de los principales *phyla*, así como también cómo afecta las funciones ecológicas de las especies que contribuyen al funcionamiento del ecosistema. La hipótesis postulada fue que mayores valores de temperatura y precipitación impulsan valores más altos de MES a escala regional explicado por la teoría metabólica (Brown *et al.* 2004). Además, los parámetros fisicoquímicos del suelo afectan a la MES a escala local e influencian, a través del filtrado ambiental, la composición de la microbiota del suelo, que es otro componente

determinante del funcionamiento del ecosistema. Dadas las conocidas correlaciones positivas entre la riqueza y la equitatividad de la comunidad microbiana con la MES (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016, 2020), esperamos que las plantaciones forestales tengan un impacto negativo en la MES, acorde al tiempo transcurrido desde la forestación, asociado a una reducción en la riqueza de especies y la equitatividad de la comunidad. Además, como se esperan observar una relación positiva entre las diferencias en la composición de especies microbianas y las diferencias en las FE en diferentes escenarios de forestación de pastizales, los cambios entre pastizales y plantaciones en la MES se explicarían en parte por las diferencias en la composición microbiana del suelo.

Metodología

Sitio de estudio y diseño experimental

Para este capítulo, se trabajó nuevamente con pastizales y plantaciones forestales con distinto tiempo desde la conversión. Por ello, el muestreo se compartió con aquel del capítulo III. Nuevamente se definirá la cronosecuencia como pastizales seminaturales (P), rodales forestales que se plantaron una vez (F1), rodales con dos plantaciones consecutivas (F2) y rodales que se plantaron tres o más veces (F3). Esto dio como resultado un total de 40 sitios.

Muestreo de suelos y medición de variables

La descripción del muestreo y del tratamiento de cada muestra para los posteriores análisis de laboratorio coincide con el capítulo III.

A las variables ambientales consideradas previamente (pH, CIC, MOS, NT, P y textura) se le agregó el grado de compactación del suelo. En cada cuadrante, la compactación del suelo se registró utilizando un penetrómetro y registrando la cantidad de golpes que se necesitan para enterrarlo 20 cm en el suelo. Para

cada sitio, el grado de compactación se estimó como la media de las cinco mediciones.

Extracción de ADN y secuenciación de amplicones

El análisis molecular se compartió con el del capítulo III, dado que se trabajaron con las mismas comunidades microbianas. Ver detalles de la extracción y secuenciación en dicho capítulo.

Procesamiento de secuencias

Como se explicó en el capítulo III, las lecturas obtenidas de la secuenciación fueron acondicionadas para su correcto uso. Luego, las comunidades procariotas y fúngicas fueron rarefaccionadas al número de lecturas presente en la muestra con mínima cantidad de cada amplicón (16S e ITS).

En este capítulo, se adicionaron los rasgos funcionales para cada especie (ASV). Para evaluar las funciones proporcionadas por las especies, en primer lugar, se asignaron funciones según la identidad del ASV utilizando las bases de datos FAPROTAX y FUNGUILD para comunidades procariotas y fúngicas, respectivamente (Louca *et al.* 2018, Nguyen *et al.* 2016). La lista de caracteres FAPROTAX se redujo a las principales vías biogeoquímicas de nutrientes para una mejor interpretación (véase la lista de caracteres evaluados en el apéndice – Tabla S4.1). La asignación de rasgos se realizó por medio del paquete “microeco” en R (Liu *et al.* 2021).

Tasa de descomposición y estimación de la multifuncionalidad del ecosistema del suelo (MES)

La MES se estimó a partir de múltiples variables fisicoquímicas del suelo y la tasa de descomposición de la materia orgánica. En cuanto a las variables fisicoquímicas del suelo, utilizamos la concentración de MOS como proxy de la capacidad del suelo para actuar como reserva de carbono, NT y P como indicadores de la disponibilidad de nutrientes para la actividad microbiana y la

acumulación de reservas de nutrientes, y la concentración de ADN como *proxy* de la biomasa del suelo (Delgado-Baquerizo *et al.* 2016). La tasa de descomposición se estimó a través de un experimento con bolsas de descomposición en el campo. En cada sitio se colocaron 9 bolsas de descomposición de 5 x 5 cm de malla de poliéster de 20 µm de poro para evitar la descomposición por parte de los invertebrados detritívoros (Wagg *et al.* 2014). Dentro de cada bolsa se colocó un papel de celulosa pura previamente pesado. Luego, cada mes durante tres meses, se recuperaron tres bolsas en cada sitio, y la celulosa se secó en un horno a 60 °C e inmediatamente se pesó en una balanza de precisión. Para cada mes, el porcentaje de la materia restante se calculó en función del peso inicial y final. Para obtener la tasa de descomposición (R) para cada sitio, se ajustó una función sigmoidea (Ecuación 4.1) sobre el porcentaje de materia remanente como variable de respuesta y los días en campo como variable explicativa a través del comando “nls” del paquete “stats” en el programa R, utilizando 2 y 0.05 como valores iniciales para la asíntota superior “a” y el parámetro “R”, respectivamente, los cuales luego el programa ajustó por iteración.

$$\text{Materia remanente} = \frac{a}{1+e^{R*dias}} \quad \text{Ecuación 4.1}$$

El índice de multifuncionalidad se estimó a partir de las cinco variables anteriormente explicadas. Se utilizó el índice de multifuncionalidad efectiva (MFef) dado que supera varios problemas que tienen otros índices (e.g., Multifuncionalidad promedio o el enfoque de umbral). Este índice alcanza sus máximos cuando más funciones están presentes en el sitio, y más uniformes son sus valores escalados, por lo que supera el problema de tendencias dadas por valores altos de funciones específicas o la definición de umbrales (Byrnes *et al.* 2023). Usando la función "getMF_eff" del paquete "multinfunc" (Byrnes 2022), el índice se estimó incorporando las variables transformadas a través del Zscore. Finalmente, para visualizar cada FE y el MFef en el espacio, se aplicó una función de *loess* a los valores de cada tratamiento a lo largo de la latitud.

Modelado de ecuaciones estructurales

Para estudiar la relación entre los posibles predictores propuestos, se realizó un modelo de ecuaciones estructurales de cuadrados mínimos parciales (plsSEM). Este tipo de modelo de ecuación estructural permite establecer relaciones hipotéticas entre variables teóricas (latentes) que están representadas en el campo por diferentes variables medibles. En primer lugar, para asegurar la independencia de los datos, se descartó la autocorrelación espacial de la MES a través de una prueba de Mantel considerando la disimilitud de los valores de la MES y la distancia geográfica entre sitios (Legendre 1993), utilizando la función "mantel" del paquete "vegan" (Oksanen et al. 2007). A continuación, se construyó un plsSEM vinculando las variables teóricas con las medidas. La variable latente "CLIMA" se construyó a partir de la temperatura media y la precipitación media del trimestre más caluroso utilizando la base de datos CHELSA (Karger et al. 2016). La variable latente denominada "SUELO" se construyó en base al porcentaje de arcilla, arena, pH del suelo y compactación del suelo. La variable latente "USO DE LA TIERRA" se construyó considerando la condición de forestación (pastizal = 0, forestación = 1) y el tiempo desde la forestación de cada sitio (de cero a tres, según el número de veces que se ha plantado). La variable latente "DIVERSIDAD ALFA MICROBIANA" se construyó en base a la riqueza taxonómica y la diversidad filogenética de las comunidades procariotas y fúngicas. La diversidad filogenética fue estimada en base al índice de Faith, el cual pondera el largo de las ramas de los árboles filogenéticos, armados según las secuencias genéticas en DADA", que componen las especies de un mismo sitio (Faith 1992). Finalmente, la variable latente para "MES" se basó solo en el índice MFef. Después de determinar el modelo inicial, se realizó un proceso de limpieza de acuerdo con la relevancia de las variables medidas (Hair et al. 2019). Para ello, hubo que descartar las variables medidas con cargas inferiores a 0.6, o que estuvieran altamente correlacionadas. Se comprobó la validez de la variable latente si la varianza promedio explicada (AVE) era mayor de 0.5 y el rho de Dillon-Goldstein (RhoC) mayor de 0.7. El plsSEM final se obtuvo después de que todas las variables latentes fueran informativas. La significancia de los valores de las relaciones del SEM se estimó mediante

iteración del modelo 1000 veces y la estimación de un intervalo de confianza básico de bootstrap del 95%. Si el intervalo de confianza incluyó el cero, se consideró una relación no significativa. El análisis plsSEM se realizó utilizando el paquete "semPLS" en R (Monecke y Leisch 2012). Para evaluar la relación directa entre el uso de la tierra y la MES, se realizó un modelo lineal con la MES de cada sitio como variable de respuesta y el uso de la tierra y el tiempo transcurrido desde su forestación como variables explicativas.

Biodiversidad y multifuncionalidad del ecosistema del suelo (MES)

La relación entre la riqueza de especies, la equitatividad y la composición de la comunidad y la MES también se analizó por separado de los factores abióticos. En primer lugar, se evaluó la influencia de la riqueza de especies y la equitatividad sobre la MES utilizando dos modelos lineales para cada variable explicativa y el MFef como variable de respuesta. Para evaluar la influencia de la riqueza de especies en MFef, se construyó un modelo lineal con dos variables explicativas, la riqueza taxonómica procariota y la fúngica. Para la equitatividad, se ajustó otro modelo lineal con MFef como variable de respuesta y los índices de equitatividad de Pielou de las comunidades procariotas y fúngicas como dos variables explicativas. La equitatividad de Pielou se estimó utilizando la matriz de abundancia ASV previamente transformada por Hellinger (Ramatte 2007). Los modelos lineales se realizaron utilizando la función "lm" del paquete "stats" en R, considerando que MFef presentaba una distribución normal (Zuur *et al.* 2007). Los supuestos del modelo se verificaron usando el paquete "DHARMA" en R (Hartig y Hartig 2017).

Para investigar la relación entre la composición de la comunidad y la MES, se adoptaron dos enfoques. En primer lugar, después de excluir la autocorrelación espacial, se estudió la covariación entre la disimilitud en la composición de la comunidad y la disimilitud de MFef a través de dos pruebas de Mantel: una para comunidades procariotas y otra para comunidades fúngicas. Se utilizó la distancia euclídea para estimar la disimilitud en los valores de MFef, mientras que el índice de Bray-Curtis se utilizó para estimar la disimilitud taxonómica. La matriz de abundancia de ASV de cada taxón se transformó utilizando el método

de Hellinger. Para controlar la influencia del clima y el suelo sobre la MES a través de un efecto indirecto en la composición de la comunidad, se realizaron pruebas parciales Mantel (Borcard *et al.* 1992). Se realizaron pruebas parciales de Mantel para cada combinación de taxones y conjunto de variables abióticas (clima y suelo) utilizando la función "mantel.partial" del paquete "vegan". Basado en los parámetros climáticos y edafológicos identificados en el plsSEM como relevantes, las pruebas parciales de Mantel incorporaron las distancias ambientales de condiciones climáticas y edáficas basadas en la distancia euclídea de las variables normalizadas. Se utilizaron las mismas matrices de MFef y distancia taxonómica que en las pruebas anteriores de Mantel. Para analizar la relación entre las FE y los valores de MFef y la abundancia de *phyla* específicos, se realizó un análisis de redundancia (RDA) utilizando la función "rda" del paquete "vegan". Se utilizó una matriz de las FE estudiados más la MES para ordenar los sitios de acuerdo con la abundancia transformada de Hellinger de sus *phyla* procariotas y fúngicos juntos, por lo que no fue necesario evaluar la linealidad de la matriz respuesta (Legendre y Gallagher 2001). En base al ordenamiento, se identificaron los *phyla* que se asociaron positivamente con el MFef. Para visualizar el ordenamiento, se graficó únicamente la superficie del MFef de acuerdo con el escalamiento 2, utilizando el comando "gg_ordsurf" del paquete "ggordiplots". Se utilizó el escalamiento 2 para visualizar relaciones entre las composiciones de las comunidades y las variables predictoras de manera correcta (Borcard *et al.* 2011).

Para detectar diferencias en la abundancia relativa de funciones ecológicas entre pastizales y plantaciones con diferente tiempo desde la forestación, se realizó una prueba de ANOVA para cada función entre los tratamientos, considerando la abundancia transformada de Hellinger de cada ASV. Finalmente, para estudiar la relación entre las FE y la MFef, y las funciones ecológicas microbianas, se realizó un gráfico de correlación de Spearman entre todas ellas. Todos los análisis funcionales se realizaron utilizando el paquete "microeco" en R (Liu *et al.* 2021b).

Resultados

Las FE mostraron diferentes distribuciones en el espacio (Figura 4.1). Los valores de MOS y NT covariaron espacialmente (r de Pearson = 0.97), pero el resto de las FE presentaron patrones individuales (Figura 4.1 a-e). Se encontró una diferencia significativa en la tasa media de descomposición entre tratamientos ($p < 0.0001$); los pastizales mostraron una mayor tasa de descomposición que las plantaciones forestales, pero las plantaciones no diferenciaron entre ellas. Los valores de MFef (Figura 4.1f) no se asociaron con la latitud, ni se detectó autocorrelación espacial (Tabla 4.1a). Los valores más altos de MFef se encontraron en pastizales ubicados en el norte, pero los sitios del sur no mostraron un patrón claro de descomposición siguiendo una tendencia similar a los patrones de MOS y TN.

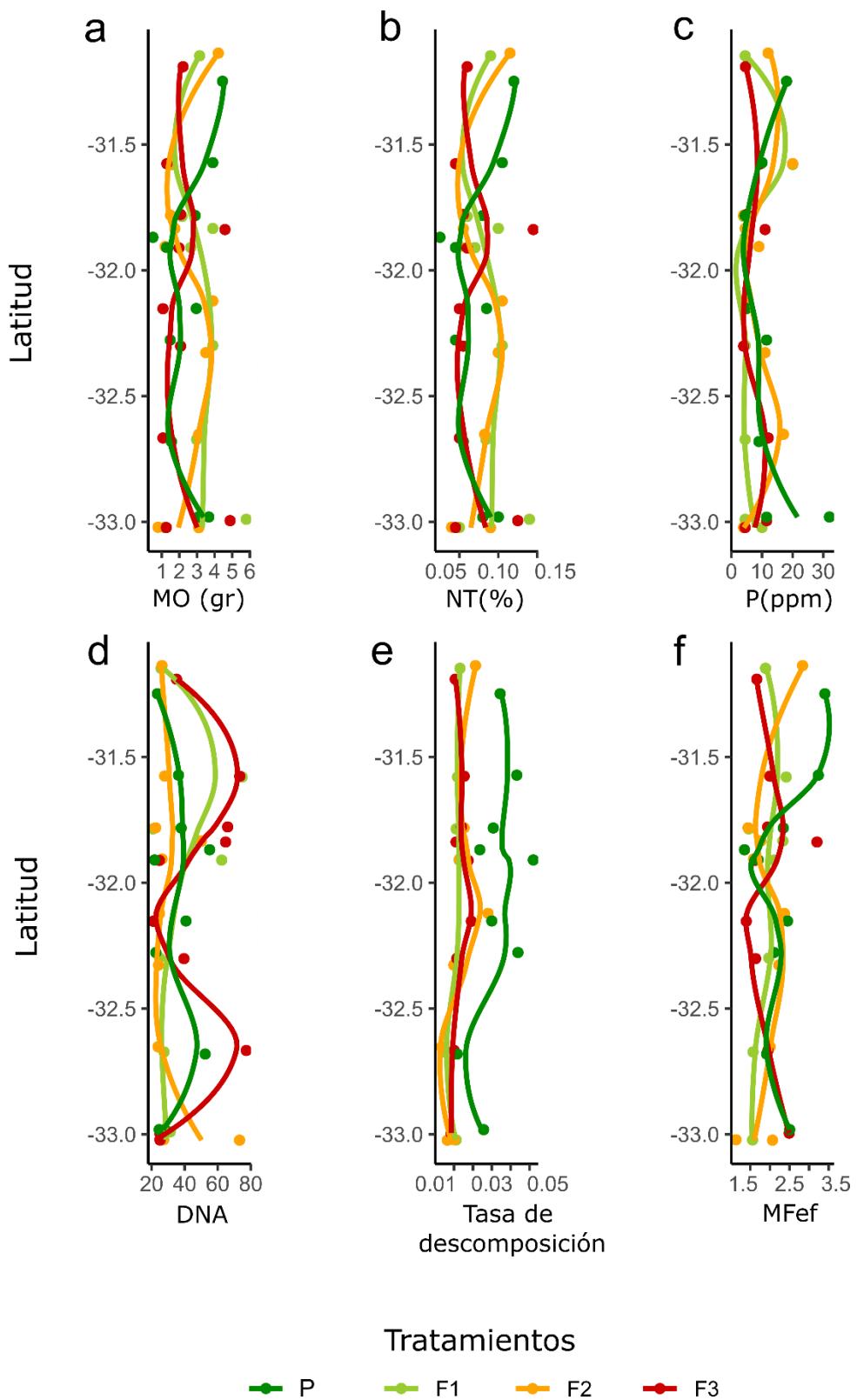


Figura 4.1- Distribución de las FE en el espacio según tratamientos P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas. MO: Materia Orgánica, NT: Nitrógeno total, P: Fósforo, MFef: Multifuncionalidad efectiva.

El análisis plsSEM identificó influencias significativas y positivas del clima sobre la MES (Figura 4.2). A través del proceso de ajuste del SEM, se tuvieron que descartar las variables de pH y porcentaje de arcilla, y de diversidad procariota. Además, la diversidad filogenética fúngica tuvo que ser descartada debido a su alta correlación con la riqueza taxonómica fúngica. Después de estos ajustes, las métricas de validez del SEM fueron aceptables (Tabla 4.2). La variable latente del suelo, construida sobre el porcentaje de arena y la compactación del suelo, no mostró influencia significativa sobre el resto de las variables (valor máximo de 0.03 y mínimo de -1.33 para la relación del suelo con la MES, y valor máximo de 0.33 y mínimo de -0.28 para su relación con la variable de diversidad). La variable latente de diversidad alfa microbiana se conformó solo por la riqueza taxonómica fúngica, pero, aunque estuvo influenciado por el clima y el uso de la tierra, no mostró influencia sobre la MES (valor máximo de 0.54 y mínimo de -0.01). El clima se relacionó significativa y positivamente con la MES y la diversidad (valor máximo de 0.64 y mínimo de 0.01 para su relación con la MES, y valor máximo de 0.68 y mínimo de 0.11 para su relación con la variable de diversidad). La variable latente relacionada con el uso de la tierra se asoció negativamente con la de diversidad alfa microbiana (valor máximo de -0.05 y mínimo de -0.67).

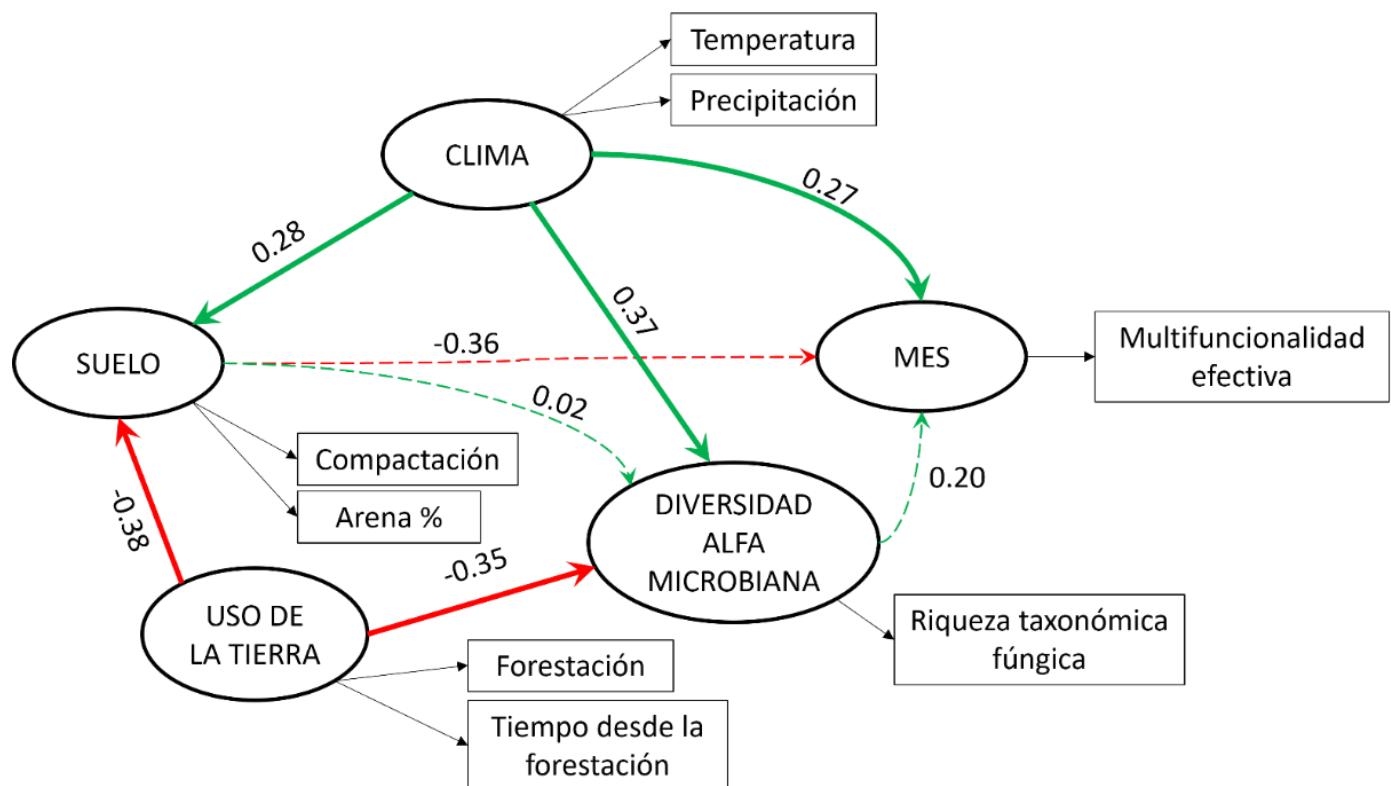


Figura 4.2 – Análisis SEM de cuadrados mínimos parciales. Las líneas continuas significan efectos significativos. Las flechas de color verde significan factores positivos, y las de color rojo, factores negativos. Los óvalos representan las variables latentes y los rectángulos las medidas. Los valores sobre las flechas indican el estimador de efecto.

Tabla 4.1 – Parámetros de las pruebas de Mantel simples y parciales. a) Prueba de Mantel para probar la autocorrelación espacial de MFef; b) Pruebas de Mantel entre MFef y variables abióticas y bióticas; c) pruebas parciales de Mantel entre la MFef y la composición microbiana, controlando por variables abióticas de clima y suelo.

a)	Mantel R	p Valor
Distancia geográfica (autocorrelación espacial)	0.07	0.16
b)		
Distancia ambiental edáfica	0.31	0.003
Distancia climática ambiental	-0.06	0.85
Distancia taxonómica 16S	0.24	0.02
Distancia taxonómica de ITS	-0.01	0.51
c)		
Clima + 16S	0.24	0.03
Clima + ITS	-0.01	0.53
Suelo + 16S	0.16	0.07
Suelo + ITS	-0.05	0.76

Tabla 4.2 – Parámetros del SEM de cuadrados mínimos parciales y proceso de ajuste. AVE: varianza promedio explicada.

Variable	AVE	RhoC	R ²	Cargas
Suelo	0.55	0.71	0.24	
Compactación				0.83
% de arena				0.65
pH				Eliminada
Arcilla%				Eliminada
Uso de la tierra	0.89	0.94	-	
Forestación				0.92
Tiempo desde la forestación				0.97
Biodiversidad Alfa	1	1	0.3	
Riqueza taxonómica 16S				Eliminada
Diversidad filogenética 16S				Eliminada
Riqueza taxonómica de ITS				1
Diversidad filogenética de ITS				Eliminada
Clima	0.92	0.96	-	
Temperatura media				0.97
Precipitación media				0.95
MES	1	1	0.19	
MFef				1

Se probó la influencia indirecta del uso de la tierra sobre la MES con un modelo lineal. El modelo no detectó diferencias significativas ($p = 0.14$) entre pastizales ($MFef = 2.39$, $SE = 0.26$) y plantaciones ($MFef = 1.93$, $SE = 0.12$). El tiempo transcurrido desde la forestación tampoco presentó una asociación significativa con la $MFef$ ($p > 0.05$) (Tabla S4.2).

En cuanto a la relación entre las estimaciones de la diversidad alfa y la MES, la riqueza de especies y la equitatividad de la comunidad, no se encontró una asociación significativa entre ninguna de las variables con la $MFef$ (Tabla suplementaria S4.2). Por el contrario, se encontró una relación significativa entre la composición taxonómica microbiana y la MES ($p < 0.05$) (Tabla 4.1b). Las pruebas de Mantel detectaron una asociación significativa entre los valores de $MFef$ y las composiciones taxonómicas procariotas, pero no con la fúngica. Por otro lado, la prueba de Mantel detectó asociación significativa entre las similitudes de los valores de $MFef$ y las características del suelo, pero no con las del clima. Se probó si el clima o el suelo podrían estar explicando la misma variación de MES que explica la composición microbiana a través de pruebas de Mantel parciales. Así, las pruebas de Mantel parciales detectaron que la variación de las características fisicoquímicas del suelo explica la misma variación de $MFef$ que la variación de la composición de especies procariotas ($p > 0.05$ para la asociación entre la variación en la composición procariota y la variación residual de la $MFef$ luego de ser controlada por las características edáficas) (Tabla 4.1c). La composición fúngica no se asoció con los valores de $MFef$ en ningún caso ($p > 0.05$).

El análisis de redundancia explicó el 31.2 % de la variación total en la relación entre la composición de la comunidad y las FE. Los sitios se ordenaron de acuerdo con la asociación entre las diferentes FE y el $MFef$ y la abundancia de los *phyla* microbianos en los dos primeros ejes del RDA, lo que explicó el 28,6% de la variación (Figura 4.3). Los tratamientos se ordenaron de manera diferente en el RDA a lo largo del gradiente de $MFef$. Las comunidades microbianas de los pastizales se asociaron principalmente con altos valores de $MFef$ y tasa de descomposición (ver cargas de cada especie en la Tabla S4.3). Los *phyla* que más se asociaron con $MFef$ fueron los hongos Ascomycota, Entorrhizomycota y Glomeromycota, y las bacterias Myxococcota y Desulfobacteriota. La

abundancia de Actinobacteria se relacionó positivamente con el contenido de MOS y NT. Por el contrario, los hongos Basidiomycota se asociaron negativamente con MFef, y las bacterias Acidobacteria y Firmicutes se asociaron negativamente con MOS y NT (ver las relaciones entre variables de FE y *phyla* en el apéndice figura S4.1).

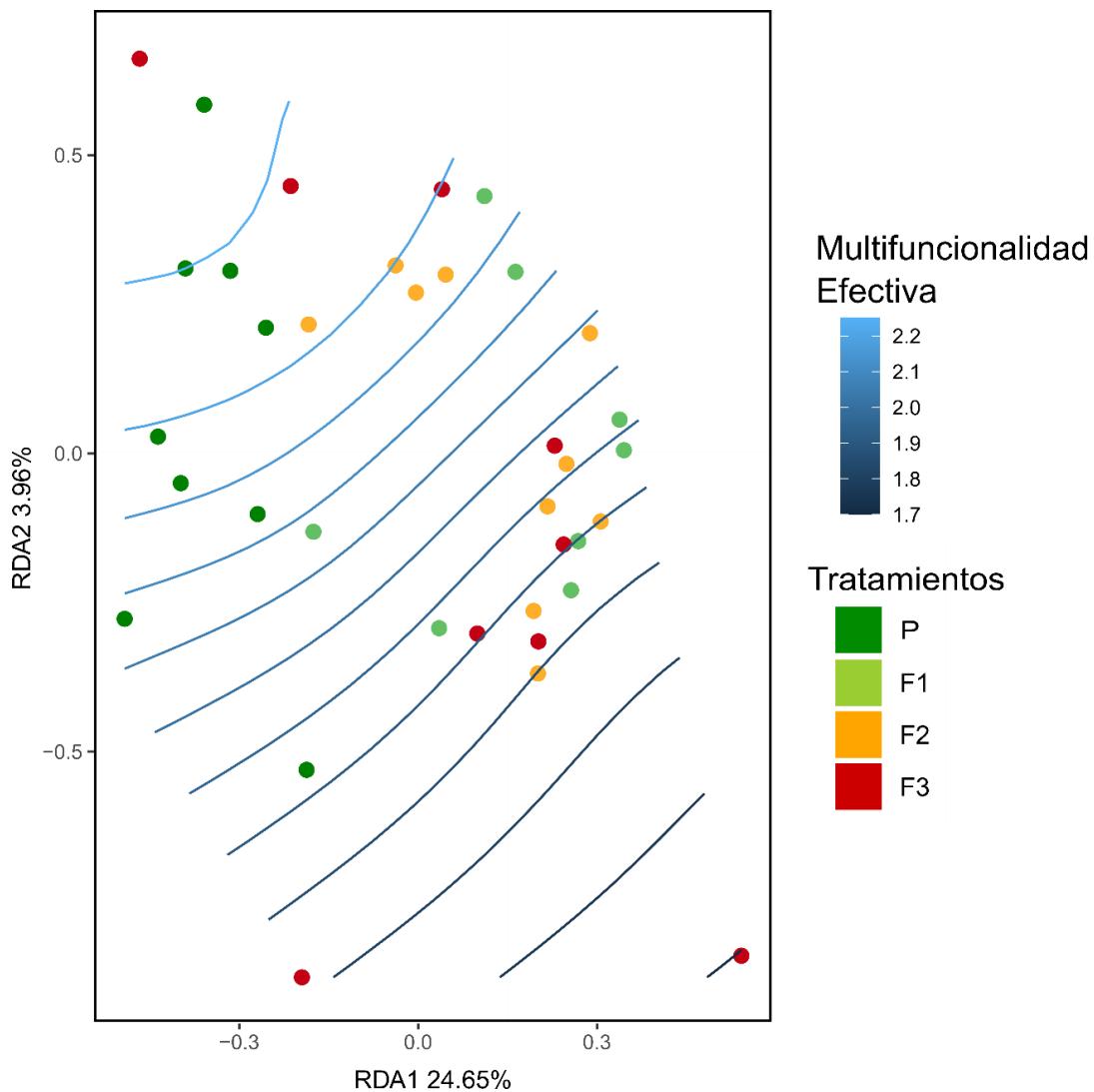


Figura 4.3 – Ordenamiento de los sitios basado en los dos primeros ejes del análisis de redundancia (Escalaramiento 2). Se traza la superficie de la multifuncionalidad efectiva. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Las comparaciones múltiples mostraron que los pastizales y las plantaciones forestales presentaron diferentes funciones microbianas predominantes ($p <$

0.05). Los pastizales se caracterizaron por una mayor abundancia de grupos procariotas asociados con la fotosíntesis, el ciclo del metano, la desnitrificación del nitrógeno y la degradación del xilano y la quitina que las plantaciones (Figura 4.4a). Por otro lado, las funciones fúngicas también difirieron entre los tratamientos (Figura 4.4b). Al agrupar los rasgos funcionales fúngicos, los pastizales presentaron una menor abundancia de grupos asociados a la simbiotrofía que las plantaciones forestales. Particularmente, se encontró mayor abundancia de especies saprotróficas en F2 que en el resto de los tratamientos. Al analizar cada función por separado, las plantaciones presentaron mayor abundancia de hongos ectomicorrícicos que los pastizales. Además, los saprótrofos del suelo y de la madera también se encontraron en mayor abundancia en las plantaciones que en los pastizales. En cuanto a los pastizales, se caracterizaron por presentar una mayor abundancia de hongos micorrícicos arbusculares que las plantaciones forestales.

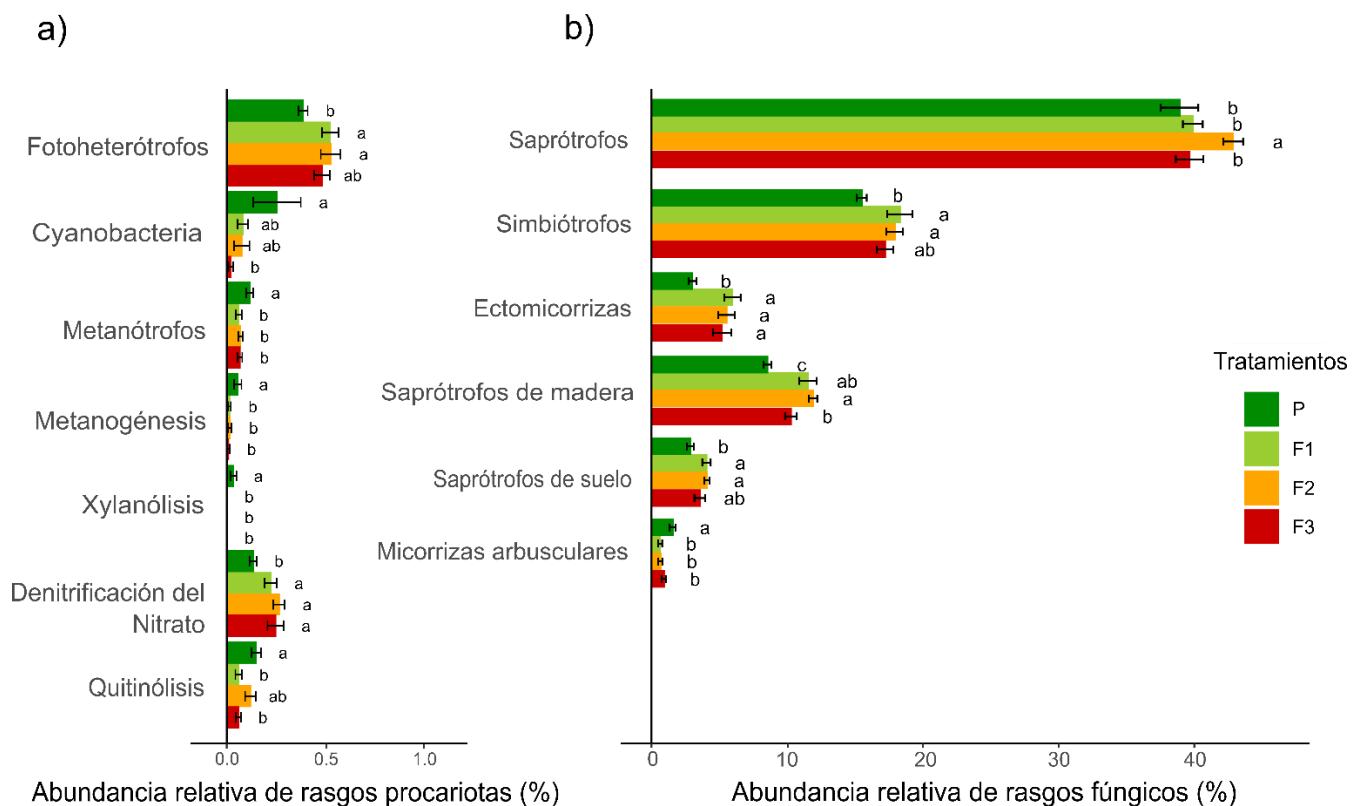


Figura 4.4 – Diferencias en los rasgos funcionales observados entre los diferentes tratamientos en función de la abundancia de ASVs (solo se muestran las comparaciones con diferencias significativas). Diferentes letras significan diferencias significativas. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Finalmente, los análisis de correlación mostraron diferentes asociaciones entre las FE y la MFef y las funciones ecológicas microbianas evaluadas (Figura 4.5). La desnitrificación del nitrato y la metanogénesis de procariotas fueron los únicos rasgos microbianos que se asociaron con alguna FE ($r > 0.5$). La desnitrificación del nitrato se asoció negativamente con NT y la metanogénesis se asoció negativamente con P. La tasa de descomposición, la concentración de P y la MFef formaron un conjunto que se asoció positivamente con las funciones bacterianas de fijación de nitrógeno, ciclo del metano y degradación del xilano y la quitina (Figura 4.5a), y rasgos fúngicos relacionados con la saprotrofía y la patotrofia (Figura 4.5b). La mayor correlación que se encontró para MFef fue con la degradación procariota del xilano (Figura 4.5a).

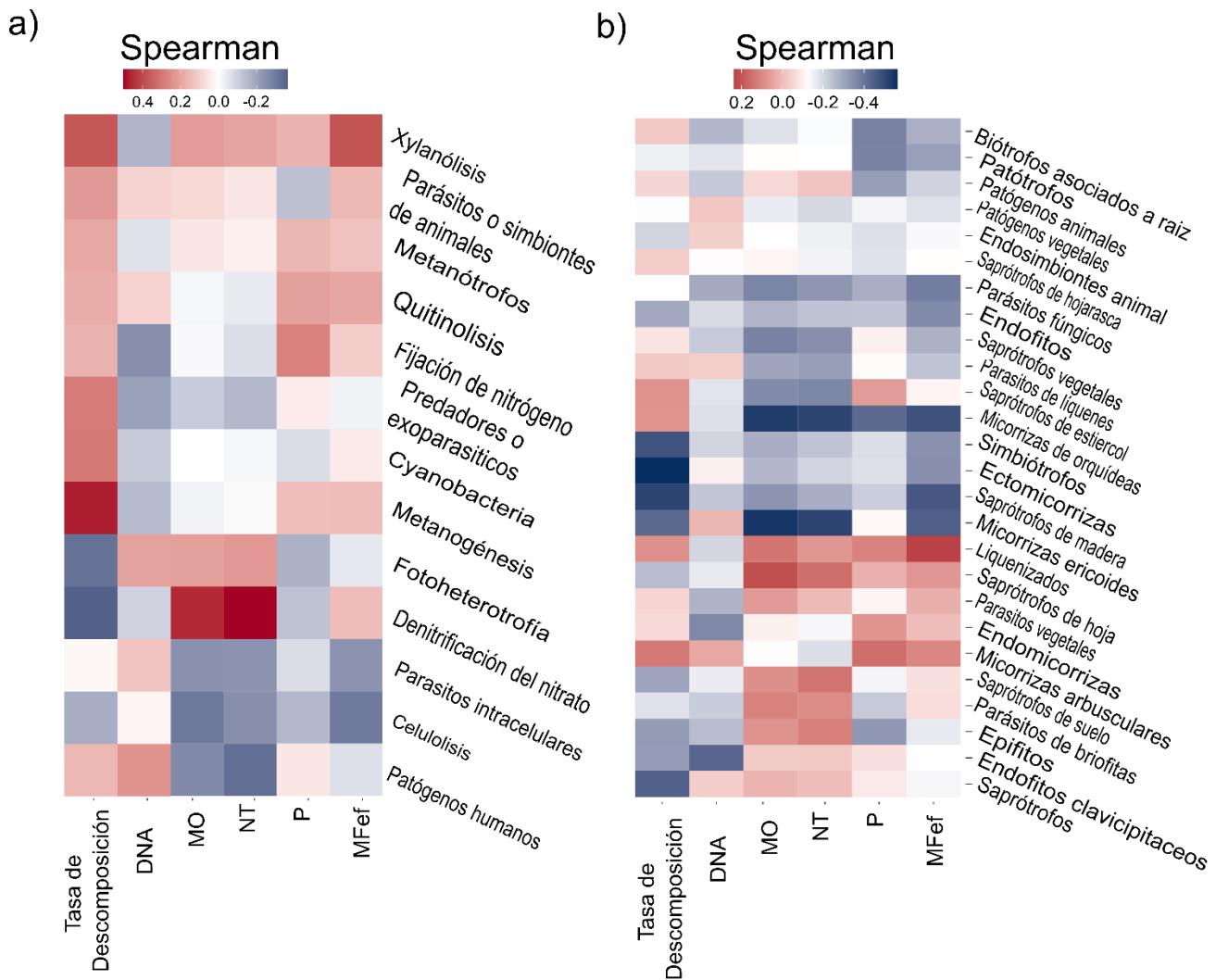


Figura 4.5 – Gráfico de correlación entre las FE y los rasgos ecológicos microbianos de a) procariotas y b) fúngicas. Los asteriscos significan asociación significativa ($p < 0.05$). MO: Materia Orgánica, NT: Nitrógeno total, P: Fósforo, MFef: Multifuncionalidad efectiva.

Discusión

La multifuncionalidad de los ecosistemas del suelo se vio afectada indirectamente por la forestación de pastizales, principalmente a través de cambios en la composición taxonómica y funcional de las comunidades microbianas asociadas a ella. Por el contrario, el tiempo desde la forestación del rodal no estuvo claramente relacionado con los cambios en la MES. A lo largo del sistema estudiado, la MES fue influenciada directamente por factores climáticos y bióticos, e, indirectamente, por factores edáficos y antropogénicos. Cada FE varió espacialmente, pero no necesariamente en un gradiente

latitudinal ni asociada con el uso de la tierra. La tasa de descomposición fue la única FE que presentó una diferencia significativa entre pastizales y plantaciones forestales. Estudios anteriores informaron que los pastizales mostraron tasas de descomposición más altas que los bosques debido a la mayor temperatura del suelo y la concentración de nitrógeno (Solly *et al.* 2014). Los valores del índice MFef no se autocorrelacionaron en el espacio, ni se asociaron con el uso de la tierra o el tiempo transcurrido desde la forestación. Por lo tanto, aunque la forestación de pastizales puede influir en la MES mediada por un efecto sobre la diversidad microbiana del suelo, fue la variabilidad en los factores climáticos entre sitios del mismo tratamiento lo que se asoció principalmente con la variación de la MES. Aunque no hubo una relación clara entre la MES y la diversidad alfa microbiana, los sitios con una composición similar de la comunidad procariota del suelo también fueron similares en su MES. Sin embargo, la composición procariota fue parcialmente explicada por las características fisicoquímicas del suelo. Estas diferencias en la composición de la comunidad fueron acompañadas de cambios en los rasgos funcionales de la comunidad. En este estudio se encontró que regiones con mayor precipitación y temperatura se asocian a mayores valores de MES, y es la conversión de pastizales a plantaciones forestales, en lugar de su mantenimiento en el tiempo, lo que influye indirectamente en el funcionamiento del ecosistema del suelo al cambiar las características de las comunidades microbianas.

Al evaluar la interacción entre los posibles factores explicativos, edáficos, bióticos y antropogénicos, se observó que el clima fue el principal factor relacionado a la variación de MES en el sistema estudiado. A escala global, Y Wang *et al.* (2022) encontraron que el clima supera los parámetros del suelo al momento de explicar la variación de la MES en regiones donde el agua es limitada. En nuestro caso, como el agua no está limitada en ninguna estación, la actividad biológica y los procesos de ciclo de nutrientes en el suelo pueden no presentar períodos de latencia. Por lo tanto, las variables climáticas estudiadas podrían estar relacionándose con la MES observada, asociándose positivamente con una comunidad microbiana diversa con altas tasas metabólicas. Los parámetros del suelo relativos al porcentaje de arena y a la compactación del suelo no afectaron a la MES ni a la riqueza de especies. Aunque en estudios

previos esas variables resultaron de gran importancia (Delgado-Baquerizo *et al.* 2020, Y Wang *et al.* 2022), en esta tesis la heterogeneidad encontrada en toda la región y los diferentes tratamientos evaluados pueden haber distorsionado el impacto directo de los mismos sobre la MES. En cuanto a la diversidad alfa microbiana, aunque no significativa, presentó una tendencia a afectar positivamente a la MES, particularmente a la diversidad fúngica. Teniendo en cuenta las FE consideradas, las especies fúngicas pueden estar más relacionadas con la biomasa microbiana y las tasas de descomposición que las procariotas. Como ya se analizó en el capítulo III, la riqueza procariota no varió entre pastizales y sitios forestados, pero las especies de hongos presentaron una disminución significativa en su abundancia relativa y riqueza en plantaciones forestales. Por lo tanto, dado que se encontró una influencia significativa del uso de la tierra sobre la diversidad alfa microbiana, esta última podría estar afectando indirecta y negativamente a la MES. Al estudiar todos los factores explicativos abióticos y bióticos juntos, se observó que, aunque el uso de la tierra puede influir en la MES al cambiar las características fisicoquímicas del suelo y la riqueza de sus comunidades, la energía ambiental podría estar impulsando directamente el funcionamiento del ecosistema al estimular la actividad biológica.

Los atributos de las comunidades microbianas mostraron una influencia sobre la MES, particularmente la composición de la comunidad procariota. En cuanto a la equitatividad de la comunidad, aunque se describió que podría aumentar la MES y proporcionar resiliencia a los cambios ambientales (Chen *et al.* 2020, Yue *et al.* 2022, Zhang *et al.* 2022), no se pudo encontrar una asociación entre ésta y la MES. Por lo tanto, la presencia o ausencia de ciertas especies parece ser más importante para definir las funciones de un ecosistema que su abundancia relativa. Adicionalmente, se encontró que la composición procariota y los parámetros del suelo estaban asociados en el espacio. Dado que las características del suelo suelen determinar la composición procariota a escala local a través del filtrado ambiental (Martiny *et al.* 2006), pueden asociarse, al menos indirectamente, con la MES. Aunque no se pueden diferenciar los efectos de la composición procariota y las variables del suelo en este caso particular, se ha reportado previamente que la composición microbiana puede alterar la MES (Wagg *et al.* 2014, Delgado-Baquerizo *et al.* 2017). Por el contrario, llama la

atención que la riqueza de la comunidad fúngica se asoció con la MES, pero no su composición. En el capítulo anterior (III), se encontró que las comunidades fúngicas posiblemente disminuyeron su diversidad en las plantaciones forestales recientes a través de un fuerte filtrado ambiental, pero luego su composición varió estocásticamente en el tiempo. Dado que la composición de las comunidades fúngicas parece estar sometida a un filtrado ambiental relacionado con la forestación de pastizales más que con las características del suelo, sus rasgos funcionales podrían variar desacoplados de la variación de la MES. En consecuencia, el uso de la tierra podría determinar las relaciones observadas entre la MES y los distintos atributos de las comunidades microbianas.

El uso de la tierra pareció ser determinante de la relación entre la composición microbiana y la MES. Específicamente, se observó que los *phyla* que se encuentran predominantemente en los pastizales exhibieron las asociaciones más fuertes con la MFef. Los pastizales se caracterizaron por los *phyla* fúngicos Ascomycota y Glomeromycota, y los *phyla* bacterianos Myxococcota y Desulfobacteria. Las especies de Glomeromycota son conocidas por estar asociadas con diferentes FE del suelo, pero según bibliografía no siempre muestran una relación positiva con todos las FE evaluadas, su relación con la MES puede no estar clara (Jing *et al.* 2015, Powell & Rillig 2018). Además, estos hallazgos pueden ser distorsionados dado que la región estudiada del ITS2 no es la más apropiada para las especies de Glomeromycota (Stockinger *et al.* 2010, Kumar 2018). Por otro lado, la asociación positiva entre las especies de Ascomycota y la MES puede ser el resultado del cambio en la abundancia de este *phylum* entre pastizales y plantaciones. Las especies de Ascomycota son oligotróficas y altamente competitivas, lo que podría aumentar la actividad metabólica en los suelos, pero su asociación con la MES es bastante escasa en la literatura (Chen *et al.* 2020, Li *et al.* 2022). Con respecto a los taxones procariotas, los *phyla* Myxoccocota y Desulfobacteria son especies importantes del suelo altamente asociadas con la depredación y el ciclado de nutrientes (Louca *et al.* 2018, Dai *et al.* 2024). Con base en estos hallazgos, parece que la relación entre la MES y la abundancia, al menos para algunos *phyla*, está determinada principalmente por el uso de la tierra.

Las funciones ecológicas microbianas difirieron entre los pastizales y las plantaciones y se asociaron de manera diferente con las FE. Además de las FE medidas, las especies microbianas pueden proporcionar funcionalidad a los ecosistemas a través de sus rasgos y comportamientos ecológicos (Nelson *et al.* 2016). En este estudio, los pastizales se caracterizaron por la presencia de las funciones microbianas que más se relacionaron con la MES. Por el contrario, las plantaciones forestales presentaron más hongos simbióticos, lo que podría significar que dependen de los árboles del rodal. En el sistema estudiado, la forestación de pastizales cambió la composición microbiana, alterando también los rasgos funcionales que parecen asociados con la MES, aunque ni la MES ni las funciones microbianas se modificaron con el tiempo transcurrido desde la conversión. Si bien el tiempo puede explicar algunos cambios en la composición de las comunidades microbianas, no cambia los atributos funcionales de las mismas. Por lo tanto, más que el tiempo transcurrido desde que se forestó, es el hecho de que se trate de un pastizal o una plantación forestal lo que parece determinar los cambios en la composición funcional microbiana. En resumen, este capítulo proporciona nueva evidencia de que las comunidades microbianas pueden estar vinculadas a la MES, pero fue su composición, en lugar de la diversidad alfa, el posible factor explicativo del funcionamiento del ecosistema. En general, mientras que a escala regional el clima puede explicar la variación en la multifuncionalidad de los ecosistemas del suelo, a escala local podría ser el uso de la tierra y las condiciones edáficas las que pueden terminar explicando el funcionamiento del suelo al determinar la composición microbiana.

CAPÍTULO V

Consideraciones finales

Entender la respuesta de la biodiversidad frente al cambio antropogénico a distintas escalas es una meta crucial, dado que la humanidad se encuentra modificando el planeta a un ritmo y escala sin precedentes (Ellis 2015). En la presente tesis se abordaron los patrones espaciales en las respuestas de las comunidades biológicas (microorganismos, artrópodos, vegetación) con el fin de identificar a través de ellos diferencias entre distintas regiones geográficas. Así, se indagó en la dinámica temporal de las comunidades para comprender su estado actual en el Antropoceno, lo que resulta esencial para su conservación futura. En este trabajo se ponderaron los factores antrópicos que hoy en día explican, al menos en forma comparable, patrones de biodiversidad que en un principio buscaron ser explicados principalmente a través de factores naturales. Por ello, se abordó el estudio desde una perspectiva biogeográfica pero, dado que cursamos una era definida por la actividad humana, se incorporó el disturbio antrópico como una fuerza adicional a la hora de intentar explicar la actual distribución de la biodiversidad. Para ello, se hizo foco principalmente en el ecosistema del suelo y su microbioma debido a que presentan una elevada importancia para la ecología teórica dado por los grandes vacíos de conocimiento que su estudio tiene la potencialidad de completar.

En este trabajo se planteó estudiar el tiempo de uso forestal consecutivo como medida de intensificación de uso antrópico. Partiendo desde el punto donde se reemplaza un pastizal por una plantación forestal, se predijo que se vería un cambio creciente cuanto más tiempo llevaba convertido el sitio de estudio. Las plantaciones forestales presentaron comunidades diferenciadas con respecto al pastizal, asociando la actividad a una homogeneización biótica en la región. La diferenciación en la composición taxonómica asociada a la conversión de pastizal a forestación implicó también una diferenciación funcional. Sin embargo, aunque observamos cambios en la composición taxonómica a medida que las plantaciones estudiadas llevaban un mayor tiempo instaladas, sus rasgos

funcionales se mantuvieron similares en el tiempo. Esto se condice con la diferenciación en el funcionamiento de los ecosistemas según pastizales y forestaciones, pero sin variar los mismos entre forestaciones recientes y antiguas. Por lo tanto, el reemplazo de pastizales por forestaciones puede modificar la distribución de los ambientes y de las dinámicas y funciones ecosistémicas a escala regional. Aunque hay indicios de que con el tiempo las comunidades dentro de los hábitats antropizados puedan recuperar cierta heterogeneidad taxonómica espacial, no sucede lo mismo con sus funciones y las del ecosistema. En este trabajo de tesis, el tiempo desde la conversión como variable de intensidad en el uso forestal no pareció ser un factor que esté negativamente asociado con la biodiversidad del suelo. El reemplazo de ambientes naturales por aquellos antropizados altamente contrastantes genera respuestas de las comunidades del suelo más marcadas que aquellas asociadas al proceso de intensificación temporal del uso de la tierra. Sin embargo, adoptar una dimensión temporal en el estudio de los cambios de las comunidades en ambientes antrópicos permitió proponer posibles mecanismos que dan forma a los patrones de diversidad observados en ellos.

Se tomaron las plantaciones forestales comerciales como estudio de caso para evaluar un mismo uso a través del espacio. Las plantaciones forestales presentan la ventaja de que las prácticas de manejo se encuentran estandarizadas y las especies plantadas suelen venir de semilleros industriales (Dykstra & Heinrich 1996, Diaz & Friedl 2018). El aumento en la proporción de cobertura regional de esta actividad se encuentra favorecido tanto por los organismos internacionales como alternativa para suprir la tasa de captura de carbono (Berthrong *et al.* 2009a), como por los nacionales (Argentina), dentro del plan ForestAR 2030 (Peirano *et al.* 2021). Esta actividad se encuentra en perspectiva de crecimiento, lo que implica que probablemente también aumente la cobertura espacial en los próximos años. Se observó que el reemplazo de ambientes nativos por plantaciones forestales implica un cambio en las comunidades que habitan el suelo, llevando a una pérdida de riqueza biológica y hacia la homogeneización biótica. No obstante, el uso mantenido en el tiempo de los rodales forestales parece ser un factor que permite la recolonización de especies en el sitio, aunque con rasgos funcionales similares. Sin embargo,

aunque presenten una dinámica propia, las plantaciones forestales ejercen un filtrado ambiental desde su primera instalación sobre el conjunto de rasgos funcionales de especies microbianas del suelo de ambientes de pastizal, que no permite su recuperación en el tiempo. Por lo tanto, si bien la forestación no recupera la composición original, al menos podría presentar valores de heterogeneidad y de riqueza mayores a los rodales que fueron convertidos recientemente. Ante la creciente demanda forestal tanto para producción maderera como para captura de carbono, debemos continuar investigando para proponer manejos que consideren el valor de conservar la diversidad en el Antropoceno.

El estudio de la ecología de los microorganismos del suelo es un campo que se encuentra creciendo (Chu *et al.* 2020). Su enorme diversidad, taxonómica y funcional, inducen al planteo de preguntas sobre los mecanismos que sostienen sus patrones, los cuales suelen diferir de los de los macroorganismos. Más aún, su estrecha relación con los ciclos biogeoquímicos permite relacionar su actividad metabólica a escala celular con el funcionamiento de los ecosistemas. En esta tesis se identificó que las comunidades de microorganismos del suelo se encuentran altamente determinadas por el uso antrópico de la tierra y de las características ambientales del mismo. A escala regional, se halló una asociación entre la composición de las comunidades y las variables ambientales, pero no las espaciales, lo que indicaría que la región estudiada presenta una comunidad propia, es decir, pertenece a una misma provincia biogeográfica microbiana (Martiny *et al.* 2006). Al momento de evaluar su respuesta frente a las actividades antrópicas, la elevada diversidad microbiana también puede ser la causa por la que se observan cambios significativos en la composición, pero no en la riqueza a ninguna escala. Los cambios ambientales parecen ejercer un fuerte filtro ambiental sobre la comunidad original, pero luego otras especies del ensamble regional colonizan el sitio modificado. Similares respuestas fueron también descriptas para ensambles de invertebrados en la región (Corbelli *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019b). De igual manera, se observó que, a escala continental, los invertebrados y microorganismos del suelo presentaron respuestas similares. Esto lleva a considerar que podría existir una respuesta transversal, tanto en microorganismos como en algunos macroorganismos, ante

los cambios asociados al disturbio antrópico en una misma región. El estudio de la ecología microbiana frente a disturbios antrópicos se encuentra relegado en el continente sudamericano al comparar aquella de los macroorganismos. Incluso, más allá de las generalidades encontradas en este trabajo de tesis, se identificó que existen particularidades al momento de estudiar las respuestas de hongos y bacterias.

El estudio del suelo y sus comunidades, relegado en el pasado fundamentalmente debido a limitaciones tecnológicas, actualmente nos permite encontrar nuevas respuestas que evidencian particularidades, pero a la vez, también generalidades ecológicas. Las preguntas inmediatas relacionadas con el uso de la tierra surgen desde los cambios evidentes en las condiciones ambientales y estructurales por sobre el nivel del suelo, pero por debajo, el cambio percibido por la matriz edáfica es distinto. Cambios en la composición de la materia orgánica modifican el conjunto de nutrientes que ingresa a la superficie del suelo. Asimismo, cambios en la estructura de la vegetación modifican la rizosfera y la exposición del suelo a la luz y la precipitación. Las comunidades edáficas evolucionaron en simbiosis con la vegetación del ambiente natural, exhibiendo un metabolismo acorde a los recursos presentes, los cuales definen en parte los procesos biogeoquímicos del ecosistema. Por lo tanto, el estudio de las comunidades del suelo nos brinda la oportunidad de estudiarlas como respuesta a cambios en los ecosistemas, pero también como determinantes del funcionamiento de los mismos. Observamos que la diversidad de las comunidades edáficas se encuentra tan expuesta a la influencia antrópica como la diversidad de las comunidades por sobre el nivel del suelo. Sin embargo, el suelo presenta una particular complejidad en su estudio que dificulta el conocimiento y la conservación de su biodiversidad. Estudiar la biodiversidad del suelo obliga, desde su complejidad, a tomar un enfoque ecosistémico. Esto permitirá desarrollar conocimientos transversales entre distintos taxones con distintas ecologías con el fin de preservar los ecosistemas, con sus biotas y funciones, en su totalidad.

Los patrones de diversidad como los conocíamos se encuentran cambiando. A escala continental, el reemplazo de ambientes naturales por ambientes antrópicos modifica las comunidades biológicas y sus respuestas ante los

disturbios. La pérdida de riqueza de especies es un factor central al momento de estudiar el Antropoceno. Sin embargo, lo que nos desafía a pensar en las preguntas del futuro es la homogeneización biótica que lleva aparejado el disturbio humano. Sin la notoria diferencia entre las comunidades de distintos ambientes y lugares, los primeros investigadores científicos, como Humboldt y Darwin entre otros, no se habrían planteado las preguntas que sentaron las bases de la ecología. A través del estudio de los patrones espaciales de riqueza y composición de las comunidades biológicas es que podemos entender los mecanismos que moldean la vida en la tierra y la identidad de las regiones. Lo que resulta de vital importancia para profundizar el conocimiento en la teoría ecológica, pero también de nosotros mismos. Esta tesis aporta evidencias sobre cómo el uso de la tierra puede alterar patrones de diversidad a escala regional y continental. A gran escala, la biogeografía brinda un marco para entender por qué los biomas naturales se diferencian entre si al momento de responder ante un mismo uso de la tierra. A escala local, el reemplazo de un ambiente natural por uno antropizado genera profundos cambios en la composición de las comunidades biológicas del suelo, llegando a modificar el funcionamiento de los ecosistemas. Desarrollar un conocimiento científico propio para cada región es también una forma de preservar la diversidad. El Antropoceno nos plantea un cambio de paradigma con múltiples desafíos por delante para la teoría ecológica. Desarrollar una nueva perspectiva ecológica de la región sudamericana, incorporando múltiples factores, naturales y antrópicos, nos ayudará a contar con herramientas para conservar la biodiversidad, la que finalmente nos da nuestra identidad.

BIBLIOGRAFÍA

Abarenkov, K., Nilsson, R.H., Larsson, K.-H., Taylor, A.F.S., May, T.W., Frøslev, T.G., Pawłowska, J., Lindahl, B., Põldmaa, K., Truong, C., Vu, D., Hosoya, T., Niskanen, T., Piirmann, T., Ivanov, F., Zirk, A., Peterson, M., Cheeke, T.E., Ishigami, Y., Jansson, A.T., Jeppesen, T.S., Kristiansson, E., Mikryukov, V., Miller, J.T., Oono, R., Ossandon, F.J., Paupério, J., Saar, I., Schigel, D., Suija, A., Tedersoo, L., and Köljalg, U., 2024. The UNITE database for molecular identification and taxonomic communication of fungi and other eukaryotes: sequences, taxa and classifications reconsidered. *Nucleic Acids Research*, 52 (D1), D791–D797.

Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J., and Ram, S.J., 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, 11 (7), 36–42.

Arnan, X., Arcoverde, G.B., Pie, M.R., Ribeiro-Neto, J.D., and Leal, I.R., 2018. Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of the Total Environment*, 631, 429–438.

Astorga, A., Oksanen, J., Luoto, M., Soininen, J., Virtanen, R., and Muotka, T., 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: Do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography*, 21 (3), 365–375.

Barnes, A.D., Allen, K., Kreft, H., Corre, M.D., Jochum, M., Veldkamp, E., Clough, Y., Daniel, R., Darras, K., Denmead, L.H., Farikhah Haneda, N., Hertel, D., Knohl, A., Kotowska, M.M., Kurniawan, S., Meijide, A., Rembold, K., Edho Prabowo, W., Schneider, D., Tscharntke, T., and Brose, U., 2017. Direct and cascading impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. *Nature Ecology and Evolution*, 1 (10), 1511–1519.

Beckmann, M., Gerstner, K., Akin-Fajije, M., Ceaușu, S., Kambach, S., Kinlock, N.L., Phillips, H.R.P., Verhagen, W., Gurevitch, J., Klotz, S., Newbold, T., Verburg, P.H., Winter, M., and Seppelt, R., 2019. Conventional land-use intensification reduces species richness and increases production: A global meta-analysis. *Global Change Biology*, 25 (6), 1941–1956.

Berthrong, S.T., Jobbagy, E.G., and Jackson, R.B., 2009. A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecological Applications*, 19 (8), 2228–2241.

Berthrong, S.T., Piñeiro, G., Jobbágy, E.G., and Jackson, R.B., 2012. Soil C and N changes with afforestation of grasslands across gradients of precipitation and plantation age. *Ecological Applications*, 22 (1), 76–86.

Berthrong, S.T., Schadt, C.W., Piñeiro, G., and Jackson, R.B., 2009. Afforestation alters the composition of functional genes in soil and biogeochemical processes in South American grasslands. *Applied and Environmental Microbiology*, 75 (19), 6240–6248.

Birkhofer, K., Gossner, M.M., Diekötter, T., Drees, C., Ferlian, O., Maraun, M., Scheu, S., Weisser, W.W., Wolters, V., Wurst, S., Zaitsev, A.S., and Smith, H.G., 2017. Land-use type and intensity differentially filter traits in above- and below-ground arthropod communities. *Journal of Animal Ecology*, 86 (3), 511–520.

Bibliografía

- Borcard, D., Gillet, F., and Legendre, P., 2011. *Numerical Ecology with R 2011*. New York: Springer: New York.
- Borcard D., Legendre P., and Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73 (7), 1045–1055.
- Borrelli, P., Robinson, D.A., Fleischer, L.R., Lugato, E., Ballabio, C., Alewell, C., Meusburger, K., Modugno, S., Schütt, B., Ferro, V., Bagarello, V., Oost, K.V., Montanarella, L., and Panagos, P., 2017. An assessment of the global impact of 21st century land use change on soil erosion. *Nature Communications*, 8 (1), 2013.
- Bremer, L.L. and Farley, K.A., 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, 19 (14), 3893–3915.
- Brokerhoff, E.G., Ecroyd, C.E., Leckie, A.C., and Kimberley, M.O., 2003. Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 185 (3), 307–326.
- Brown, J.H., 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B., 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecology*, 85 (7), 1771–1789.
- Buckley, L.B. and Jetz, W., 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274 (1614), 1167–1173.
- Burke, I. C., Lauenroth, W. K., Vinton, M. A., Hook, P. B., Kelly, R. H., Epstein, H. E., ... & Gill, R. A. (1998). Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks*, 121-143.
- Anderson, D., & Burnham, K. (2002). Model selection and multi-model inference. Second. NY: Springer-Verlag, 63 (2020), 10.
- Byrnes, J., 2022. R Package ‘multifunc’.
- Byrnes, J.E.K., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J.S., Griffin, J.N., Hector, A., Cardinale, B.J., Hooper, D.U., Dee, L.E., and Emmett Duffy, J., 2014. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5 (2), 111–124.
- Byrnes, J.E.K., Roger, F., and Bagchi, R., 2023. Understandable multifunctionality measures using Hill numbers. *Oikos*, 2023 (2), 1–26.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., and Hobbie, S.E., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405 (6783), 234.
- Chen, Q.L., Ding, J., Zhu, D., Hu, H.W., Delgado-Baquerizo, M., Ma, Y.B., He, J.Z., and Zhu, Y.G., 2020. Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 141 (2019), 107686.

Bibliografía

- Chen, X., Li, H., Condron, L.M., Dunfield, K.E., Wakelin, S.A., Mitter, E.K., and Jiang, N., 2023. Long-term afforestation enhances stochastic processes of bacterial community assembly in a temperate grassland. *Geoderma*, 430 (2022), 116317.
- Chu, H., Gao, G. F., Ma, Y., Fan, K., & Delgado-Baquerizo, M. (2020). Soil microbial biogeography in a changing world: recent advances and future perspectives. *MSystems*, 5(2), 10-1128.
- Cifuentes-Croquevielle, C., Stanton, D.E., and Armesto, J.J., 2020. Soil invertebrate diversity loss and functional changes in temperate forest soils replaced by exotic pine plantations. *Scientific Reports*, 10 (1), 1–11.
- Clements, F.E., 1904. The development and structure of vegetation. University of Nebraska-Botanical Seminar.
- Corbelli, J.M., Zurita, G.A., Filloy, J., Galvis, J.P., Vespa, N.I., and Bellocq, I., 2015. Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: Interactive effects with the biome and land use across taxa. *PLoS ONE*, 10 (5), 1–17.
- Crowther, T.W., van den Hoogen, J., Wan, J., Mayes, M.A., Keiser, A.D., Mo, L., Averill, C., and Maynard, D.S., 2019. The global soil community and its influence on biogeochemistry. *Science*, 365 (6455) eaav0550.
- Crutzen, P.J. (2006). The “Anthropocene”. In: Ehlers, E., Krafft, T. (eds) Earth System Science in the Anthropocene. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/3-540-26590-2_3
- Dai, W., Liu, Y., Yao, D., Wang, N., Shao, J., Ye, X., Cui, Z., Zong, H., Tian, L., Chen, X.Z., and Wang, H., 2024. Biogeographic distribution, assembly processes and potential nutrient cycling functions of myxobacteria communities in typical agricultural soils in China. *Science of the Total Environment*, 906 (2023), 167255.
- Dang, P., Yu, X., Le, H., Liu, J., Shen, Z., and Zhao, Z., 2017. Effects of stand age and soil properties on soil bacterial and fungal community composition in Chinese pine plantations on the Loess Plateau. *PLoS ONE*, 12 (10).
- Decaëns, T., 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (3), 287–302.
- Dejene, T., Oria-de-Rueda, J.A., and Martín-Pinto, P., 2017. Fungal diversity and succession under *Eucalyptus grandis* plantations in Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 405, 179–187.
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Gallardo, A., Bowker, M.A., Wallenstein, M.D., Quero, J.L., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Gómez, M., Soliveres, S., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Escolar, C., Arredondo, T., Barraza-Zepeda, C., Bran, D., Carreira, J.A., Chaieb, M., Conceicao, A.A., Derak, M., Eldridge, D.J., Escudero, A., Espinosa, C.I., Gaitán, J., Gatica, M.G., Gómez-González, S., Guzman, E., Gutiérrez, J.R., Florentino, A., Hepper, E., Hernández, R.M., Huber-Sannwald, E., Jankju, M., Liu, J., Mau, R.L., Miriti, M., Monerris, J., Naseri, K., Noumi, Z., Polo, V., Prina, A., Pucheta, E., Ramírez, E., Ramírez-Collantes, D.A., Romao, R., Tighe, M., Torres, D., Torres-Díaz, C., D. Ungar, E., Val, J., Wamiti, W., Wang, D., and Zaady, E., 2013. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502 (7473), 672–676.

Bibliografía

- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F.T., Reich, P.B., Jeffries, T.C., Gaitan, J.J., Encinar, D., Berdugo, M., Campbell, C.D., and Singh, B.K., 2016. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 1–8.
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P.B., Trivedi, C., Eldridge, D.J., Abades, S., Alfaro, F.D., Bastida, F., Berhe, A.A., Cutler, N.A., Gallardo, A., García-velázquez, L., Hart, S.C., Hayes, P.E., He, J., Hseu, Z., Hu, H., Kirchmair, M., and Neuhauser, S., 2020. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 4 *Nat Ecol Evol* 4, 210–220 (2020).
- Delgado-Baquerizo, M., Trivedi, P., Trivedi, C., Eldridge, D.J., Reich, P.B., Jeffries, T.C., and Singh, B.K., 2017. Microbial richness and composition independently drive soil multifunctionality. *Functional Ecology*, 31 (12), 2330–2343.
- Díaz, D.E. and Friedl, A., 2018. *Manual de buenas prácticas para el manejo sustentable de plantaciones forestales en la provincia de Entre Ríos*. 1a ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Secretaría de Gobierno de Agroindustria.
- Dolan, J.R., 2006. Microbial biogeography? *Journal of Biogeography*, 33 (2), 199–200.
- Dykstra, D.P. and Heinrich, R., 1996. *FAO model code of forest harvesting practice*.
- Ellis, E.C., 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369 (1938), 1010–1035.
- Ellis, E.C., 2015. Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecological Monographs*, 85 (3), 287–331.
- Evans, K.L., Warren, P.H., and Gaston, K.J., 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: A review of the mechanisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80 (1), 1–25.
- Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61 (1), 1–10.
- Fick, S.E. and Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12), 4302–4315.
- Figuerola, E.L.M., Guerrero, L.D., Türkowsky, D., Wall, L.G., and Erijman, L., 2015. Crop monoculture rather than agriculture reduces the spatial turnover of soil bacterial communities at a regional scale. *Environmental Microbiology*, 17 (3), 678–688.
- Filloy, J., Grosso, S., and Bellocq, M.I., 2015. Urbanization altered latitudinal patterns of bird diversity-environment relationships in the southern Neotropics. *Urban Ecosystems*, 18 (3), 777–791.
- Filloy, J., Zurita, G.A., Corbelli, J.M., and Bellocq, M.I., 2010. On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica*, 36 (3), 333–338.
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., De Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwörer, C.,

Bibliografía

- Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tscharntke, T., and Westphal, C., 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications*, 6, 8568.
- Gerstner, K., Dormann, C.F., Stein, A., Manceur, A.M., and Seppelt, R., 2014. Effects of land use on plant diversity - A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51 (6), 1690–1700.
- Gibb, H., Sanders, N.J., Dunn, R.R., Watson, S., Photakis, M., Abril, S., Andersen, A.N., Angulo, E., Armbrecht, I., Arnan, X., Baccaro, F.B., Bishop, T.R., Boulay, R., Castracani, C., Del Toro, I., Delsinne, T., Diaz, M., Donoso, D.A., Enríquez, M.L., Fayle, T.M., Feener, D.H., Fitzpatrick, M.C., Gómez, C., Grasso, D.A., Groc, S., Heterick, B., Hoffmann, B.D., Lach, L., Lattke, J., Leponce, M., Lessard, J.P., Longino, J., Lucky, A., Majer, J., Menke, S.B., Mezger, D., Mori, A., Munyai, T.C., Paknia, O., Pearce-Duvet, J., Pfeiffer, M., Philpott, S.M., De Souza, J.L.P., Tista, M., Vasconcelos, H.L., Vonshak, M., and Parr, C.L., 2015. Climate mediates the effects of disturbance on ant assemblage structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282 (1808), 20150418.
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Dlekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašali, E., Penone, C., Perovic, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tscharntke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., and Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540 (7632), 266–269.
- Goss-Souza, D., Mendes, L.W., Borges, C.D., Baretta, D., Tsai, S.M., and Rodrigues, J.L.M., 2017. Soil microbial community dynamics and assembly under long-term land use change. *FEMS Microbiology Ecology*, 93 (10), p 109.
- Goss-Souza, D., Tsai, S.M., Rodrigues, J.L.M., Klauberg-Filho, O., Sousa, J.P., Baretta, D., and Mendes, L.W., 2022. Biogeographic responses and niche occupancy of microbial communities following long-term land-use change. *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology*, 115 (9), 1129–1150.
- de Graaff, M.A., Hornstein, N., Throop, H.L., Kardol, P., and van Diepen, L.T.A., 2019. *Effects of agricultural intensification on soil biodiversity and implications for ecosystem functioning: A meta-analysis*. Advances in Agronomy. Elsevier Inc.
- Graham, N.R., Gruner, D.S., Lim, J.Y., and Gillespie, R.G., 2017. Island ecology and evolution: Challenges in the Anthropocene. *Environmental Conservation*, 44 (4), 323–335.
- Guerra, C.A., Delgado-, M., Duarte, B.E., Marigliano, O., Görgen, C., Maestre, F.T., Eisenhauer, N., Rey, U., and Carlos, J., 2021. Global projections of the soil microbiome in the Anthropocene, (2020), 1–13.
- Guo, J., Peng, Y., Fan, L., Zhang, L., Ni, B., Kartal, B., Feng, X., Jetten, M.S.M., and Yuan, Z., 2016. Metagenomic analysis of anammox communities in three different microbial aggregates. *Environmental Microbiology*, 18 (9), 2979–2993.
- Gyenge, J., Gatica, G., Sandoval, M., Lupi, A.M., Gaute, M., Fernández, M.E., and Peri, P.L., 2024. Change of soil carbon storage in monoculture tree plantations across wide

Bibliografía

- environmental gradients: Argentina as a case study. *Forest Ecology and Management*, 552, 121565.
- Hair, J.F., Risher, J.J., Sarstedt, M., and Ringle, C.M., 2019. When to use and how to report the results of PLS-SEM. *European Business Review*, 31 (1), 2–24.
- Hall, M. and Beiko, R.G., 2018. 16S rRNA gene analysis with QIIME2. *Microbiome analysis: methods and protocols*, vol 1849, p113–129.
- Hartig, F. and Hartig, M.F., 2017. Package ‘dharma’. *R package*.
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bukácek, R., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Dormann, C.F., De Filippi, R., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stöckli, R., Thenail, C., van Wingerden, W., and Bugter, R., 2006. Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy*, 24 (2), 165–181.
- Holl, K.D., Stout, V.M., Reid, J.L., and Zahawi, R.A., 2013. Testing heterogeneity-diversity relationships in tropical forest restoration. *Oecologia*, 173 (2), 569–578.
- Hu, A., Wang, J., Sun, H., Niu, B., Si, G., Wang, J., Yeh, C.F., Zhu, X., Lu, X., Zhou, J., Yang, Y., Ren, M., Hu, Y., Dong, H., and Zhang, G., 2020. Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments. *ISME Journal*, 14 (4), 931–944.
- INTA, 1990. Atlas de suelos de la República Argentina.
- Jangid, K., Whitman, W.B., Condron, L.M., Turner, B.L., and Williams, M.A., 2013. Soil bacterial community succession during long-term ecosystem development. *Molecular Ecology*, 22 (12), 3415–3424.
- Jing, X., Sanders, N.J., Shi, Y., Chu, H., Classen, A.T., Zhao, K., Chen, L., Shi, Y., Jiang, Y., and He, J.S., 2015. The links between ecosystem multifunctionality and above-and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, p 8159.
- Jorge, B.C.S., Winck, B.R., da Silva Menezes, L., Bellini, B.C., Pillar, V.D., and Podgaiski, L.R., 2023. Grassland afforestation with Eucalyptus affect Collembola communities and soil functions in southern Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 32 (1), 275–295.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., and Kessler, M., 2016. CHELSA climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas (version 1.0).
- Karimi, B., Terrat, S., Dequiedt, S., Saby, N.P.A., Horrigue, W., Lelièvre, M., Nowak, V., Jolivet, C., Arrouays, D., Wincker, P., Cruaud, C., Bispo, A., Maron, P.A., Prévost-Bouré, N.C., and Ranjard, L., 2018. Biogeography of soil bacteria and archaea across France. *Science Advances*, 4 (7), eaat 1808.
- Karl, T.R. and Trenberth, K.E., 2003. Modern Global Climate Change. *Science*, 302 (5651), 1719–1723.
- Kent, M., 2011. *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. John Wiley & Sons.

Bibliografía

- Kier, G., Mutke, J., Dinerstein, E., Ricketts, T.H., Küper, W., Kreft, H., and Barthlott, W., 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography*, 32 (7), 1107–1116.
- Koricheva, J., Gurevitch, J., and Mengerson, K., 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., and Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29 (5), 592–599.
- Kumar, S., 2018. Molecular phylogeny and systematics of glomeromycota: Methods and limitations. *Plant Archives*, 18 (1), 1091–1101.
- Laurance, W.F., Sayer, J., and Cassman, K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 29 (2), 107–116.
- Lavelle, P., Decaëns, T., Aubert, M., Barot, S., Blouin, M., Bureau, F., Margerie, P., Mora, P., and Rossi, J.-P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, S3–S15.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*, 74 (6), 1659–1673.
- Legendre, P. and Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129 (2), 271–280.
- Li, J., Cui, L., Delgado-Baquerizo, M., Wang, J., Zhu, Y., Wang, R., Li, W., Lei, Y., Zhai, X., Zhao, X., and Singh, B.K., 2022. Fungi drive soil multifunctionality in the coastal salt marsh ecosystem. *Science of the Total Environment*, 818, 151673.
- Liu, C., Cui, Y., Li, X., and Yao, M., 2021. microeco: an R package for data mining in microbial community ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 97 (2), fiaa255.
- Liu, H., Han, H., Zhang, R., Xu, W., Wang, Y., Zhang, B., Yin, Y., and Cao, H., 2023. Biogeographic patterns of fungal sub-communities under different land-use types in subtropical China. *Journal of Fungi*, 9 (6), 646.
- López Zieher, X.M., Vivanco, L., and Yahdjian, L., 2020. Soil bacterial communities remain altered after 30 years of agriculture abandonment in Pampa grasslands. *Oecologia*, 193 (4), 959–968.
- Louca, S., Polz, M.F., Mazel, F., Albright, M.B.N., Huber, J.A., O'Connor, M.I., Ackermann, M., Hahn, A.S., Srivastava, D.S., Crowe, S.A., Doebeli, M., and Parfrey, L.W., 2018. Function and functional redundancy in microbial systems. *Nature Ecology and Evolution*, 2 (6), 936–943.
- Luebert, F., 2021. The two South American dry diagonals. *Frontiers of Biogeography*, 13 (4), 1–14.
- Ma, T., Zhang, X., Wang, R., Liu, R., Shao, X., Li, J., and Wei, Y., 2022. Linkages and key factors between soil bacterial and fungal communities along an altitudinal gradient of different slopes on mount Segriila, Tibet, China. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1024198.

Bibliografía

- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O., 2001. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- MacDonald, G.K., Bennett, E.M., and Taranu, Z.E., 2012. The influence of time, soil characteristics, and land-use history on soil phosphorus legacies: a global meta-analysis. *Global Change Biology*, 18 (6), 1904–1917.
- Magurran, A.E., Dornelas, M., Moyes, F., and Henderson, P.A., 2019. Temporal β diversity—A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 28 (12), 1949–1960.
- Mahmoud, S.H. and Gan, T.Y., 2018. Impact of anthropogenic climate change and human activities on environment and ecosystem services in arid regions. *Science of the Total Environment*, 633, 1329–1344.
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H., and Staley, J.T., 2006. Microbial biogeography: Putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4 (2), 102–112.
- Martiny, J.B.H. and Walters, K.E., 2018. Towards a Natural History of Soil Bacterial Communities. *Trends in Microbiology*, 26 (4), 250–252.
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., and Argillier, C., 2008. Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77 (2), 285–296.
- Matteucci, S., 2012. Ecorregión Pampa. In: S. Matteucci, A. Rodriguez, & M. Silva, eds. *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos Argentinos*. Orientación Gráfica Editora, 391–447.
- McKinney, M.L. and Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 (11), 450–453.
- Melo, A.S., Rangel, T.F.L.V.B., and Diniz-Filho, J.A.F., 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32 (2), 226–236.
- Moher, D., Shamseer, L., Clarke, M., Ghersi, D., Liberati, A., Petticrew, M., Shekelle, P., and Stewart, L.A., 2015. Preferred reporting items for systematic review and meta-analysis protocols (PRISMA-P) 2015 statement. *Systematic reviews*, 4 (1), 1.
- Monecke, A. and Leisch, F., 2012. SemPLS: Structural equation modeling using partial least squares. *Journal of Statistical Software*, 48 (1989), p 1- 32.
- Montecchia, M.S., Tosi, M., Soria, M.A., Vogrig, J.A., Sydorenko, O., and Correa, O.S., 2015. Pyrosequencing reveals changes in soil bacterial communities after conversion of Yungas forests to agriculture. *PLoS ONE*, 10 (3), 1–18.
- Morello, J., Matteucci, S.D., and Rodríguez, A.F., 2012. *Ecorregiones y complejos ecosistémicos de Argentina*. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.
- Murphy, G.E.P. and Romanuk, T.N., 2014. A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances. *Ecology and Evolution*, 4 (1), 91–103.

Bibliografía

- Nakagawa, S. and Santos, E.S.A., 2012. Methodological issues and advances in biological meta-analysis. *Evolutionary Ecology*, 26 (5), 1253–1274.
- Navarro-Cano, J.A., Barberá, G.G., and Castillo, V.M., 2010. Pine litter from afforestations hinders the establishment of endemic plants in semiarid scrubby habitats of Natura 2000 network. *Restoration Ecology*, 18 (2), 165–169.
- Nelson, M.B., Martiny, A.C., and Martiny, J.B.H., 2016. Global biogeography of microbial nitrogen-cycling traits in soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (29), 8033–8040.
- Nesme, J., Achouak, W., Agathos, S.N., Bailey, M., Baldrian, P., Brunel, D., Frostegård, Å., Heulin, T., Jansson, J.K., Jurkovich, E., Kruus, K.L., Kowalchuk, G.A., Lagares, A., Lappin-Scott, H.M., Lemanceau, P., Le Paslier, D., Mandic-Mulec, I., Murrell, J.C., Myrold, D.D., Nalin, R., Nannipieri, P., Neufeld, J.D., O’Gara, F., Parnell, J.J., Pühler, A., Pylro, V., Ramos, J.L., Roesch, L.F.W., Schloter, M., Schleper, C., Sczypka, A., Sessitsch, A., Sjöling, S., Sørensen, J., Sørensen, S.J., Tebbe, C.C., Topp, E., Tsiamis, G., Van Elsas, J.D., Van Keulen, G., Widmer, F., Wagner, M., Zhang, T., Zhang, X., Zhao, L., Zhu, Y.G., Vogel, T.M., and Simonet, P., 2016. Back to the future of soil metagenomics. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1–5.
- Newbold, T., Bentley, L.F., Hill, S.L.L., Edgar, M.J., Horton, M., Su, G., Şekercioğlu, Ç.H., Collen, B., Purvis, A. (2020). Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Functional Ecology*, 34(3), 684–693.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Contu, S., Hill, S.L.L., Beck, J., Liu, Y., Meyer, C., Phillips, H.R.P., Scharlemann, J.P.W., and Purvis, A., 2018. Widespread winners and narrow-ranged losers: Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide. *PLoS biology*, 16 (12), 1–24.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Gray, C.L., Scharlemann, J.P.W., Börger, L., Phillips, H.R.P., Sheil, D., Lysenko, I., and Purvis, A., 2016. Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography*, 39 (12), 1151–1163.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., MacE, G.M., Scharlemann, J.P.W., and Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520 (7545), 45–50.
- Newbold, T., Oppenheimer, P., Etard, A., and Williams, J.J., 2020. Tropical and Mediterranean biodiversity is disproportionately sensitive to land-use and climate change. *Nature Ecology and Evolution*, 4 (12), 1630–1638.
- Nguyen, N.H., Song, Z., Bates, S.T., Branco, S., Tedersoo, L., Menke, J., Schilling, J.S., and Kennedy, P.G., 2016. FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecology*, 20, 241–248.
- Nosetto, M.D., Jobbág, E.G., and Paruelo, J.M., 2005. Land-use change and water losses: the case of grassland afforestation across a soil textural gradient in central Argentina. *Global Change Biology*, 11 (7), 1101–1117.

Bibliografía

- Nuñez, M.A., Chiuffo, M.C., Pauchard, A., and Zenni, R.D., 2021. Making ecology really global. *Trends in Ecology & Evolution*, 36 (9), 766–769.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M.H.H., Oksanen, M.J., and Suggs, M., 2007. The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631–637.
- Olson, D.M. and Dinerstein, E., 2002. The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol 89 (2002), 199–224.
- Osburn, E.D., Aylward, F.O., and Barrett, J.E., 2021. Historical land use has long-term effects on microbial community assembly processes in forest soils. *ISME Communications*, 1 (1), 1–4.
- Page, M.J., McKenzie, J.E., Bossuyt, P., Boutron, I., Hoffmann, T.C., Mulrow, C.D., Shamseer, L., Tetzlaff, J.M., Akl, E., Brennan, S.E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J.M., Hróbjartsson, A., Lalu, M.M., Li, T., Loder, E.W., Mayo-Wilson, E., McDonald, S., McGuinness, L., Stewart, L.A., Thomas, J., Tricco, A.C., Welch, V.A., Whiting, P., and Moher, D., 2021. The prisma 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. *Medicina Fluminensis*, 57 (4), 444–465.
- Pairo, P.E., Rodriguez, E.E., Bellocq, M.I., and Aceñolaza, P.G., 2021. Changes in taxonomic and functional diversity of plants in a chronosequence of *Eucalyptus grandis* plantations. *Scientific Reports*, 11 (1), 1–12.
- Panigatti, J.L., 2010. *Argentina 200 años, 200 suelos*. Buenos Aires.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P., Piñeiro, G., Jobbágy, E.G., Verón, S.R., Baldi, G., and Baeza, S., 2006. Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, 10 (2), 47–61.
- Pausas, J.G. and Bond, W.J., 2020. Alternative biome states in terrestrial ecosystems. *Trends in Plant Science*, 25 (3), 250–263.
- Peirano, C., Bussio, D., and Beccar Varela, A., 2021. *Plan Estratégico Foresto Industrial 2030*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina: Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.
- Peters, M.K., Hemp, A., Appelhans, T., Becker, J.N., Behler, C., Classen, A., Detsch, F., Frederiksen, S.B., Gebert, F., Gerschlauer, F., Gütlein, A., Ensslin, A., Stefan, W., Ngereza, C., Njovu, H.K., Otte, I., Pabst, H., Renner, M., Röder, J., Rutten, G., Böhning-gaese, K., Brandl, R., Hertel, D., Huwe, B., Kiese, R., Kleyer, M., and Kuzyakov, Y., 2019. Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, 568, 88–92.
- Phillips, H.R.P., Newbold, T., and Purvis, A., 2017. Land-use effects on local biodiversity in tropical forests vary between continents. *Biodiversity and Conservation*, 26 (9), 2251–2270.
- Pinto, C.M., Santoandré, S., Zurita, G., Bellocq, M.I., and Filloy, J., 2018. Conifer plantations in grassland and subtropical forest: Does spider diversity respond different to edge effect? *Journal of Forest Research*, 23 (5), 253–259.

Bibliografía

- Piquer-Rodríguez, M., Gasparri, N.I., Zarbá, L., Aráoz, E., and Grau, H.R., 2021. Land systems' asymmetries across transnational ecoregions in South America. *Sustainability Science*, 16 (5), 1519–1538.
- Powell, J.R. and Rillig, M.C., 2018. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytologist*, 220 (4), 1059–1075.
- Provost, G.L., Thiele, J., Westphal, C., Penone, C., Allan, E., Neyret, M., Plas, F.V.D., Ayasse, M., Bardgett, R.D., Birkhofer, K., Blüthgen, N., Bolliger, R., Börschig, C., Busch, V., Chisté, M., Jung, K., Lange, M., Marzini, C., Overmann, J., and Pa, E., 2021. Contrasting responses of above-and belowground diversity to multiple components of land-use intensity. *Nature Communications*, 12(1), 3918.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., and Glöckner, F.O., 2012. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41 (D1), D590–D596.
- R CoreTeam, 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Ramankutty, N. and Foley, J.A., 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13 (4), 997–1027.
- Ramette, A., 2007. Multivariate analyses in microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 62 (2), 142–160.
- Ramiadantsoa, T., Hanski, I., and Ovaskainen, O., 2018. Responses of generalist and specialist species to fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 124, 31–40.
- Rapoport, E.H., 1975. Areografía, estrategias geográficas de las especies. *Fondo de Cultura Económica, Mexico*.
- Rodrigues, J.L.M., Pellizari, V.H., Mueller, R., Baek, K., Jesus, E.D.C., Paula, F.S., Mirza, B., Hamaou, G.S., Tsai, S.M., Feigl, B., Tiedje, J.M., Bohannan, B.J.M., and Nußlein, K., 2013. Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110 (3), 988–993.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., and Kinzig, A., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287 (5459), 1770–1774.
- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G., and Bellocq, M.I., 2019a. Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *Forest Ecology and Management*, 437 (2018), 304–313.
- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G.A., and Bellocq, M.I., 2019b. Taxonomic and functional β-diversity of ants along tree plantation chronosequences differ between contrasting biomes. *Basic and Applied Ecology*, 41, 1–12.
- Saupe, E.E., Myers, C.E., Peterson, A.T., Soberón, J., Singarayer, J., Valdes, P., and Qiao, H., 2019. Non-random latitudinal gradients in range size and niche breadth predicted by spatial patterns of climate. *Global Ecology and Biogeography*, 28 (7), 928–942.

Bibliografía

- Shade, A., Dunn, R.R., Blowes, S.A., Keil, P., Bohannan, B.J.M., Herrmann, M., Küsel, K., Lennon, J.T., Sanders, N.J., Storch, D., and Chase, J., 2018. Macroecology to unite all life, large and small. *Trends in Ecology and Evolution*, 33 (10), 731–744.
- Smith, P., House, J.I., Bustamante, M., Sobocká, J., Harper, R., Pan, G., West, P.C., Clark, J.M., Adhya, T., Rumpel, C., Paustian, K., Kuikman, P., Cotrufo, M.F., Elliott, J.A., McDowell, R., Griffiths, R.I., Asakawa, S., Bondeau, A., Jain, A.K., Meersmans, J., and Pugh, T.A.M., 2016. Global change pressures on soils from land use and management. *Global Change Biology*, 22 (3), 1008–1028.
- Soininen, J., 2012. Macroecology of unicellular organisms - patterns and processes. *Environmental Microbiology Reports*, 4 (1), 10–22.
- Solly, E.F., Schöning, I., Boch, S., Kandeler, E., Marhan, S., Michalzik, B., Müller, J., Zscheischler, J., Trumbore, S.E., and Schrumpf, M., 2014. Factors controlling decomposition rates of fine root litter in temperate forests and grasslands. *Plant and Soil*, 382 (1–2), 203–218.
- Souto, X. C., Gonzales, L., & Reigosa, M. J. (1994). Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20, 3005-3015.
- Stockinger, H., Krüger, M., and Schüßler, A., 2010. DNA barcoding of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 187 (2), 461–474.
- Sylvain, Z.A. and Wall, D.H., 2011. Linking soil biodiversity and vegetation: Implications for a changing planet. *American Journal of Botany*, 98 (3), 517–527.
- Tardy, V., Chabbi, A., Charrier, X., De Berranger, C., Reignier, T., Dequiedt, S., Faivre-Primot, C., Terrat, S., Ranjard, L., and Maron, P.A., 2015. Land use history shifts in situ fungal and bacterial successions following wheat straw input into the soil. *PLoS ONE*, 10 (6), 1–17.
- Tatsumi, S., Strengbom, J., Čugunovs, M., and Kouki, J., 2020. Partitioning the colonization and extinction components of beta diversity across disturbance gradients. *Ecology*, 101 (12), 1–10.
- Taylor, P.G., Cleveland, C.C., Wieder, W.R., Sullivan, B.W., Doughty, C.E., Dobrowski, S.Z., and Townsend, A.R., 2017. Temperature and rainfall interact to control carbon cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, 20 (6), 779–788.
- Thakur, M.P., Phillips, H.R.P., Brose, U., De Vries, F.T., Lavelle, P., Loreau, M., Mathieu, J., Mulder, C., Van der Putten, W.H., Rillig, M.C., Wardle, D.A., Bach, E.M., Bartz, M.L.C., Bennett, J.M., Briones, M.J.I., Brown, G., Decaëns, T., Eisenhauer, N., Ferlian, O., Guerra, C.A., König-Ries, B., Orgiazzi, A., Ramirez, K.S., Russell, D.J., Rutgers, M., Wall, D.H., and Cameron, E.K., 2019. Towards an integrative understanding of soil biodiversity. *Biological Reviews*, 31, brv.12567.
- Thomas, C.D., 2020. The development of Anthropocene biotas. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375 (1794), 20190113.
- Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80 (5), 1455–1474.

Bibliografía

- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., and Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11 (12), 1351–1363.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A., Alcántara, J.M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M.B., García, D., Gómez, J.M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J.R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P.J., Traveset, A., Verdú, M., and Zamora, R., 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, 29 (3), 299–307.
- Van Buuren, S. and Groothuis-Oudshoorn, K., 2011. mice: Multivariate imputation by chained equations in R. *Journal of Statistical Software*, 45, 1–67.
- van der Esch, S., ten Brink, B., Stehfest, E., Bakkenes, M., Sewell, A., Bouwman, A., ... & Mantel, S. (2017). *Exploring future changes in land use and land condition and the impacts on food, water, climate change and biodiversity: scenarios for the UNCCD Global Land Outlook*. PBL Netherlands Environmental Assessment Agency.
- Van Rensburg, B.J., Koleff, P., Gaston, K.J., and Chown, S.L., 2004. Spatial congruence of ecological transition at the regional scale in South Africa. *Journal of Biogeography*, 31 (5), 843–854.
- Vasar, M., Davison, J., Sepp, S.K., Mucina, L., Oja, J., Al-Quraishi, S., Anslan, S., Bahram, M., Bueno, C.G., Cantero, J.J., Decocq, G., Fraser, L., Hiiesalu, I., Hozzein, W.N., Koorem, K., Meng, Y., Moora, M., Onipchenko, V., Öpik, M., Pärtel, M., Vahter, T., Tedersoo, L., and Zobel, M., 2022. Global soil microbiomes: A new frontline of biome-ecology research. *Global Ecology and Biogeography*, 31 (6), 1120–1132.
- Vázquez, D.P. and Stevens, R.D., 2004. The Latitudinal Gradient in Niche Breadth: Concepts and Evidence. *The American Naturalist*, 164, p 1-19.
- Viechtbauer, W., 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36 (3), 1–48.
- Von Humboldt, Alexander and Bonpland, Aimé, 1807. *Essay on the geography of plants*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wagg, C., Bender, S.F., Widmer, F., and van der Heijden, M.G.A., 2014. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (14), 5266–5270.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., and Clarkson, B.D., 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98 (4), 725–736.
- Wang, C. and Tang, Y., 2019. A global meta-analyses of the response of multi-taxa diversity to grazing intensity in grasslands. *Environmental Research Letters*, 14 (11), 114003.
- Wang, C., Zhang, W., Li, X., and Wu, J., 2022. A global meta-analysis of the impacts of tree plantations on biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 31 (3), 576–587.
- Wang, H., Liu, S., Li, H., Tao, X., Wang, H., Qi, J., and Zhang, Z., 2022. Large-scale homogenization of soil bacterial communities in response to agricultural practices in paddy fields, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 164 (2021), 108490.

Bibliografía

- Wang, K., Zhang, Y., Tang, Z., Shangguan, Z., Chang, F., Jia, F., Chen, Y., He, X., Shi, W., and Deng, L., 2019. Effects of grassland afforestation on structure and function of soil bacterial and fungal communities. *Science of the Total Environment*, 676 (26), 396–406.
- Wang, Y., Liu, B., Zhao, J., Ye, C., Wei, L., Sun, J., Chu, C., and Lee, T.M., 2022. Global patterns and abiotic drivers of ecosystem multifunctionality in dominant natural ecosystems. *Environment International*, 168, 107480.
- Wang, Z., Jiang, L., Gao, J., Qing, S., Pan, C., Wu, Y., Yang, H., and Wang, D., 2022. The influence of microhabitat factors on the regeneration and species composition of understory woody plants in *Pinus tabuliformis* plantations on the Loess Plateau. *Forest Ecology and Management*, 509 (2021), 120080.
- Whittaker, R.H., 1975. Communities and ecosystems. MacMillan, Londres, UK.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., and Stevens, R.D., 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34 (2001), 273–309.
- Willmott, C.J. and Matsuura, K., 2001. Terrestrial air temperature and precipitation: Monthly and annual time series (1950–1999) Version 1.02. Center for Climatic Research, University of Delaware, Newark, 1155.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., and Kelly, C.K., 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359 (1450), 1465–1476.
- Yue, Q., Hao, M., Geng, Y., Wang, X., von Gadow, K., Zhang, C., Zhao, X., and Gao, L., 2022. Evaluating alternative hypotheses behind biodiversity and multifunctionality relationships in the forests of Northeastern China. *Forest Ecosystems*, 9, 100027.
- Zhang, C., Liu, G., Xue, S., and Wang, G., 2016. Soil bacterial community dynamics reflect changes in plant community and soil properties during the secondary succession of abandoned farmland in the Loess Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 97, 40–49.
- Zhang, Y., Tariq, A., Hughes, A.C., Hong, D., Wei, F., Sun, H., Sardans, J., Peñuelas, J., Perry, G., Qiao, J., Kurban, A., Jia, X., Raimondo, D., Pan, B., Yang, W., Zhang, D., Li, W., Ahmed, Z., Beierkuhnlein, C., Lazkov, G., Toderich, K., Karryeva, S., Dehkhan, D., Hisoriev, H., Dimeyeva, L., Milko, D., Soule, A., Suska-Malawska, M., Saparmuradov, J., Bekzod, A., Allin, P., Dieye, S., Cissse, B., Whibesilassie, W., and Ma, K., 2023. Challenges and solutions to biodiversity conservation in arid lands. *The Science of the Total Environment*, 857 (2022), 159695.
- Zhang, Z., Lu, Y., Wei, G., and Jiao, S., 2022. Rare species-driven diversity–ecosystem multifunctionality relationships are promoted by stochastic community assembly. *mBio*, 13 (3), e00449-22.
- Zhou, J., Deng, Y., Shen, L., Wen, C., Yan, Q., Ning, D., Qin, Y., Xue, K., Wu, L., He, Z., Voordeckers, J.W., Van Nostrand, J.D., Buzzard, V., Michaletz, S.T., Enquist, B.J., Weiser, M.D., Kaspari, M., Waide, R., Yang, Y., and Brown, J.H., 2016. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nature Communications*, 7, 12083.

Bibliografía

Zhu, L., Wang, X., Chen, F., Li, C., and Wu, L., 2019. Effects of the successive planting of *Eucalyptus urophylla* on soil bacterial and fungal community structure, diversity, microbial biomass, and enzyme activity. *Land Degradation and Development*, 30 (6), 636–646.

Zuur, A., Ieno, E.N., and Smith, G.M., 2007. *Analyzing ecological data*. Springer Science & Business Media.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., and Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York, NY: Springer Science and Business Media.

APÉNDICE

Capítulo 2

Proceso de búsqueda y selección

Para encontrar artículos adecuados para nuestra pregunta, establecimos el objetivo de buscar artículos de acuerdo con las preguntas PICO (por sus siglas en inglés) establecidas de antemano:

Población: El estudio debe incluir un muestreo de campo realizado en América del Sur de organismos terrestres relacionados con el suelo (invertebrados / plantas / microorganismos).

Intervención: Monocultivos comerciales forestales y un hábitat natural cercano. Al menos 2 réplicas por tratamiento.

Comparación: Se debe medir la riqueza taxonómica en cada sitio.

Resultado: El estudio debe reportar resultados en términos de medias y desviaciones estándar sobre la riqueza taxonómica de las comunidades para el grupo de tratamiento (plantación forestal) y control (hábitat natural).

En función de estos elementos, los parámetros de búsqueda fueron:

(yungas OR patagonia OR amazon OR peru OR ecuador OR chaco OR cerrado
OR caatinga OR bolivia OR chile OR argentina OR brazil OR uruguay OR paraguay
OR colombia OR (south & america) OR neotropical OR amazona* OR amazonian
OR andes OR Andean)

AND

(pinus OR eucalyptus OR (tree & plantation*) OR afforestation)

AND

(diversity OR richness OR composition OR response OR species)

AND

Apéndice

(invertebrate* OR insect* OR earthworm* OR nematod* OR microorganism* OR fungi OR bacteria OR spider* OR beetle* OR ant* OR protozoa* OR protista OR springtail* OR collembol* OR mite* OR acari OR enchytraeid* OR Enchytraeidae OR (soil & (organism* OR microorganism* OR microbe* OR biota OR biodiversity OR fauna OR flora)) OR arthropod OR microarthropod OR dipluran OR proturan OR symphylan OR archaea OR Pauropoda OR (understorey & plant*) OR herb* OR grass OR plant OR fern*)

Base de datos para el Meta-análisis

Moço, M. K. D. S., Da Gama-Rodrigues, E. F., Da Gama-Rodrigues, A. C., & Correia, M. E. F. (2005). Caracterização da fauna edáfica em diferentes coberturas vegetais na região norte fluminense. *Revista Brasileira de Ciencia Do Solo*, 29(4), 555–564. <https://doi.org/10.1590/s0100-06832005000400008>

Käffer, M. I., Ganade, G., & Marcelli, M. P. (2009). Lichen diversity & composition in Araucaria forests & tree monocultures in southern Brazil. *Biodiversity & Conservation*, 18(13), 3543–3561. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9659-6>

Braga, D. L., Louzada, J. N. C., Zanetti, R., & Delabie, J. (2010). Avaliação Rápida da Diversidade de Formigas em Sistemas de Uso do Solo no Sul da Bahia. *Neotropical Entomology*, 39(4), 464–469. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2010000400002>

Nuñez, M. A., & Raffaele, E. (2007). Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 18(6), 827–834. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02599.x>

Six, L. J., Bakker, J. D., & Bilby, R. E. (2014). Vegetation dynamics in a novel ecosystem: Agroforestry effects of grassland vegetation in Uruguay. *Ecosphere*, 5(6), 1–15. <https://doi.org/10.1890/ES13-00347.1>

da Rosa, M. G., Brescovit, A. D., Baretta, C. R. D. M., Santos, J. C. P., Filho, L. C. I. de O., & Baretta, D. (2019). Diversity of soil spiders in land use & management systems in santa catarina, Brazil. *Biota Neotropica*, 19(2). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0619>

Gardner, T. A., Hernández, M. I. M., Barlow, J., & Peres, C. A. (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: The value of secondary & plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 883–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>

Lo-Man-Hung, N. F., Gardner, T. A., Ribeiro-Júnior, M. A., Barlow, J., & Bonaldo, A. B. (2008). The value of primary, secondary, & plantation forests for neotropical epigeic arachnids. *Journal of Arachnology*, 36(2), 394–401. <https://doi.org/10.1636/CT07-136.1>

Abreu, R. C. R. de, de Assis, G. B., Frison, S., Aguirre, A., & Durigan, G. (2011). Can native vegetation recover after slash pine cultivation in the Brazilian Savanna? *Forest Ecology & Management*, 262(8), 1452–1459. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.046>

Gainsbury, A. M., & Colli, G. R. (2019). Phylogenetic community structure as an ecological indicator of anthropogenic disturbance for endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Ecological Indicators*, 103(September 2018), 766–773. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.03.008>

Lupatini, M., Suleiman, A. K. A., Jacques, R. J. S., Antoniolli, Z. I., Kuramae, E. E., de Oliveira Camargo, F. A., & Roesch, L. F. W. (2013). Soil-Borne Bacterial Structure & Diversity Does Not Reflect Community Activity in Pampa Biome. *PLoS ONE*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076465>

Apéndice

- González-Vainer, P., Morelli, E., & Defeo, O. (2012). Differences in Coprophilous Beetle Communities Structure in Sierra de Minas (Uruguay): A Mosaic Landscape. *Neotropical Entomology*, 41(5), 366–374. <https://doi.org/10.1007/s13744-012-0062-8>
- Riffo-Donoso, V., Osorio, F., & Fontúrbel, F. E. (2021). Habitat disturbance alters species richness, composition, & turnover of the bryophyte community in a temperate rainforest. *Forest Ecology & Management*, 496(March), 119467. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119467>
- Beltrán-Díaz, M. A., & Pinzón-Florián, O. P. (2018). Termites (Isoptera: Termitidae, rhinotermitidae) in pinus caribaea plantations in the Colombian orinoco basin. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(1), 61–71. <https://doi.org/10.25100/socolen.v44i1.6544>
- Jorge, B. C. S., Winck, B. R., da Silva Menezes, L., Bellini, B. C., Pillar, V. D., & Podgaiski, L. R. (2023). Grassland afforestation with Eucalyptus affect Collembola communities & soil functions in southern Brazil. *Biodiversity & Conservation*, 32(1), 275–295. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02501-x>
- Osburn, E. D., Aylward, F. O., & Barrett, J. E. (2021). Historical land use has long-term effects on microbial community assembly processes in forest soils. *ISME Communications*, 1(1), 1–4. <https://doi.org/10.1038/s43705-021-00051-x>
- de Souza Vieira, M., & Overbeck, G. E. (2020). Small seed bank in grasslands & tree plantations in former grassland sites in the South Brazilian highlands. *Biotropica*, October 2019, 1–8. <https://doi.org/10.1111/btp.12785>
- De Valença, A. W., Vanek, S. J., Meza, K., Ccanto, R., Olivera, E., Scurrah, M., Lantinga, E. A., & Fonte, S. J. (2017). Land use as a driver of soil fertility & biodiversity across an agricultural landscape in the Central Peruvian Andes. *Ecological Applications*, 27(4), 1138–1154. <https://doi.org/10.1002/eap.1508>
- Cuevas, Y. A., & Zalba, S. M. (2010). Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology*, 18(5), 711–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00506.x>
- Van Wesenbeeck, B. K., Van Mourik, T., Duivenvoorden, J. F., & Cleef, A. M. (2003). Strong effects of a plantation with Pinus patula on Andean subpáramo vegetation: A case study from Colombia. *Biological Conservation*, 114(2), 207–218. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00025-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00025-9)
- Paz, C. P., Gallon, M., Putzke, J., & Ganade, G. (2015). Changes in Macrofungal Communities Following Forest Conversion into Tree Plantations in Southern Brazil. *Biotropica*, 47(5), 616–625. <https://doi.org/10.1111/btp.12240>
- Rago, M. M., Urretavizcaya, M. F., Orellana, I. A., & Defossé, G. E. (2020). Strategies to persist in the community: Soil seed bank & above-ground vegetation in Patagonian pine plantations. *Applied Vegetation Science*, 23(2), 254–265. <https://doi.org/10.1111/avsc.12482>
- de Queiroz, A. C. M., Rabello, A. M., Braga, D. L., Santiago, G. S., Zurlo, L. F., Philpott, S. M., & Ribas, C. R. (2020). Cerrado vegetation types determine how land use impacts ant

Apéndice

biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, 29(6), 2017–2034. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1379-8>

Bugs, P. da S., Araujo, P. B., Júnior, M. de S. M., & Ott, R. (2014). Diversidade de isópodos terrestres (Crustacea, Oniscidea) em três ambientes florestais no sul do Brasil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 104(3), 334–340. <https://doi.org/10.1590/1678-476620141043334340>

Zinck, J. A., Metternicht, G., Bocco, G., & Del Valle, H. F. (2015). Geopedology: An integration of geomorphology & pedology for soil & landscape Studies. *Geopedology: An Integration of Geomorphology & Pedology for Soil & Landscape Studies*, 1–556. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19159-1>

Márquez, J. A., Cibils, L., Principe, R. E., & Albariño, R. J. (2015). Stream macroinvertebrate communities change with grassland afforestation in central Argentina. *Limnologica*, 53, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2015.05.002>

Rodrigues, P. E. S., Costa-Schmidt, L. E., Ott, R., & Rodrigues, E. N. L. (2017). Influence of forest structure upon the diversity & composition of edaphic diplopods. *Journal of Insect Conservation*, 21(2), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9976-0>

Winck, B. R., Saccò de Sá, E. L., Rigotti, V. M., & Chauvat, M. (2017). Relationship between land-use types & functional diversity of epigaeic Collembola in Southern Brazil. *Applied Soil Ecology*, 109, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.09.021>

Karstedt, F., & Stürmer, S. L. (2008). Agaricales em áreas de Floresta Ombrófila Densa e plantações de Pinus no Estado de Santa Catarina, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22(4), 1036–1043. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062008000400014>

Lima, T. A., & Vieira, G. (2013). High plant species richness in monospecific tree plantations in the Central Amazon. *Forest Ecology & Management*, 295, 77–86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.006>

Kattan, G. H., Correa, D., Escobar, F., & Medina, C. (2006). Leaf-litter arthropods in restored forests in the Colombian Andes: A comparison between secondary forest & tree plantations. *Restoration Ecology*, 14(1), 95–102. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00109.x>

Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G., & Bellocq, M. I. (2019). Ant taxonomic & functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *Forest Ecology & Management*, 437(November 2018), 304–313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.021>

Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles & birds in Nothofagus dombeyi forests. *Forest Ecology & Management*, 255(5–6), 1575–1583. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.015>

Fajardo, A., & Gundale, M. J. (2018). Canopy cover type, & not fine-scale resource availability, explains native & exotic species richness in a landscape affected by anthropogenic fires & posterior land-use change. *Biological Invasions*, 20(2), 385–398. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1539-5>

Apéndice

Bartz, M. L. C., Brown, G. G., da Rosa, M. G., Filho, O. K., James, S. W., Decaëns, T., & Baretta, D. (2014). Earthworm richness in land-use systems in Santa Catarina, Brazil. *Applied Soil Ecology*, 83, 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.03.003>

Milheiras, S. G., Guedes, M., Silva, F. A. B., Aparício, P., & Mace, G. M. (2020). Patterns of biodiversity response along a gradient of forest use in Eastern Amazonia, Brazil. *PeerJ*, 2020(2), 1–23. <https://doi.org/10.7717/peerj.8486>

Teixeira, A. F. dos S., Kemmelmeier, K., Marascalchi, M. N., Stürmer, S. L., Carneiro, M. A. C., & Moreira, F. M. de S. (2017). Comunidades de fungos micorrízicos arbusculares em área de mineração e seu entorno: Potencial de inóculo, densidade e diversidade de esporos relacionados a atributos do solo. *Ciencia e Agrotecnologia*, 41(5), 511–525. <https://doi.org/10.1590/1413-70542017415014617>

García-Suabita, W., Pinzón, J., Spence, J. R., & Florián, O. P. P. (2019). Epiedaphic Ground Beetle (Carabidae) Diversity in Ecosystems Transformed by Plantations of *Eucalyptus pellita* in the Orinoco Region of Colombia. *Neotropical Entomology*, 48(6), 1014–1029. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00700-w>

Costa-Milanez, C., Lourenço-Silva, G., Castro, P., Majer, J., & Ribeiro, S. (2014). Are ant assemblages of Brazilian veredas characterised by location or habitat type? *Brazilian Journal of Biology*, 74(1), 89–99. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.17612>

Manhães, C. M. C., Gama-Rodrigues, E. F., Silva Moço, M. K., & Gama-Rodrigues, A. C. (2013). Meso- & macrofauna in the soil & litter of leguminous trees in a degraded pasture in Brazil. *Agroforestry Systems*, 87(5), 993–1004. <https://doi.org/10.1007/s10457-013-9614-0>

Moreira, G. A. M., & Vale, H. M. M. do. (2018). Occurrence of Yeast Species in Soils under Native & Modified Vegetation in an Iron Mining Area. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 42(0), 1–15. <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20170375>

Pompeo, P. N., Oliveira Filho, L. C. I. de, Santos, M. A. B. dos, Mafra, Á. L., Klauberg Filho, O., & Baretta, D. (2017). Morphological diversity of coleoptera (Arthropoda: Insecta) in agriculture & forest systems. *Revista Brasileira de Ciencia Do Solo*, 41, 1–15. <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20160433>

Grosso, E., Jorge, G., & Brown, G. G. (2006). Exotic & native earthworms in various land use systems of Central, Southern & Eastern Uruguay. *Caribbean Journal of Science*, 42(3), 294–300.

Becerra, P. I., & Simonetti, J. A. (2020). Native & exotic plant species diversity in forest fragments & forestry plantations of a coastal landscape of central Chile. *Bosque*, 41(2), 125–136. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002020000200125>

Cifuentes-croquevielle, C., Stanton, D. E., & Armesto, J. J. (2020). Soil invertebrate diversity loss & functional changes in temperate forest soils replaced by exotic pine plantations. *Scientific Reports*, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64453-y>

Junqueira, L. K., Diehl, E., & Filho, E. B. (2009). Termite (isoptera) diversity in eucalyptus-growth areas & in forest fragments. *Sociobiology*, 53(3), 805–828.

Apéndice

Berthrong, S. T., Schadt, C. W., Piñeiro, G., & Jackson, R. B. (2009). Afforestation alters the composition of functional genes in soil & biogeochemical processes in South American grasslands. *Applied & Environmental Microbiology*, 75(19), 6240–6248. <https://doi.org/10.1128/AEM.01126-09>

Camara, R., Correia, M. E. F., & Villela, D. M. (2012). Effects of eucalyptus plantations on soil arthropod communities in a Brazilian Atlantic Forest conservation unit. *Bioscience Journal*, 28(3), 445–455.

Clavijo, M. D. P., Nordenstahl, M., Gundel, P. E., & Jobbágy, E. G. (2005). Poplar afforestation effects on grassland structure & composition in the Flooding Pampas. *Rangeland Ecology & Management*, 58(5), 474–479. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58\[474:PAEOGS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58[474:PAEOGS]2.0.CO;2)

Saccol, S. da S. A., Bolzan, A. M. R., & Santos, T. G. dos. (2017). In the Shadow of Trees: Does Eucalyptus Afforestation Reduce Herpetofaunal Diversity in Southern Brazil? *South American Journal of Herpetology*, 12(1), 42. <https://doi.org/10.2994/sajh-d-16-00028.1>

Valenzuela, E., Moreno, G., Garnica, S., & Ramirez, C. (1998). Mycosociology in native forests of Nothofagus & plantings of Pinus radiata of the X Region of Chile: diversity & ecological role. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71(2), 133–146.

Dezzotti, A., Mortoro, A., Medina, A., Sbrancia, R., & Beltrán, H. A. (2019). Plant richness & life form diversity along vegetation & forest use gradients in Northwestern Patagonia of Argentina. *Cerne*, 25(3), 301–313. <https://doi.org/10.1590/01047760201925032645>

Pellens, R., & Garay, I. (1999). Edaphic macroarthropod communities in fast-growing plantations of Eucalyptus grandis Hill ex Maid (Myrtaceae) & Acacia mangium Wild (Leguminosae) in Brazil. *European Journal of Soil Biology*, 35(2), 77–89. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(99\)00209-5](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(99)00209-5)

Corrales, A., Duque, A., Uribe, J., & Londoño, V. (2010). Abundance & diversity patterns of terrestrial bryophyte species in secondary & planted montane forests in the northern portion of the Central Cordillera of Colombia. *The Bryologist*, 113(1), 8–21. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-113.1.8>

Gazol, A., Zobel, M., Cantero, J. J., Davison, J., Esler, K. J., Jairus, T., Öpik, M., Vasar, M., & Moora, M. (2016). Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities-evidence from two continents. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(6), 1–14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw073>

Gangenova, E., Zurita, G. A., & Marangoni, F. (2018). Changes to anuran diversity following forest replacement by tree plantations in the southern Atlantic forest of Argentina. *Forest Ecology & Management*, 424(March), 529–535. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.038>

Heinrichs, S., & Schall, P. (2018). Native Plant Diversity & Composition Across a *Pinus radiata* D. Don Plantation Landscape in South-Central Chile — The Impact of Plantation Age, Logging Roads & Alien Species. <https://doi.org/10.3390/f9090567>

Apéndice

Apolinário, L. da C. M. H., de Almeida, Â. A., Queiroz, J. M., Vargas, A. B., & Almeida, F. S. (2019). Diversity & guilds of ants in different land-use systems in Rio de Janeiro State, Brazil. *Floresta e Ambiente*, 26(4). <https://doi.org/10.1590/2179-8087.115217>

Sardo, P. M. Lo, & Lima, J. S. (2019). Edaphic macrofauna as a recovery indicator of abandoned areas of corymbia citriodora in the Southeastern Brazil. *Floresta e Ambiente*, 26(4). <https://doi.org/10.1590/2179-8087.003119>

Beiroz, W., Sayer, E., Slade, E. M., Audino, L., Braga, R. F., Louzada, J., & Barlow, J. (2018). Spatial & temporal shifts in functional & taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. *Ecological Indicators*, 95(August), 518–526. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.062>

Uribe, S. V., García, N., & Estades, C. F. (2021). Effect of Land Use History on Biodiversity of Pine Plantations. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 9(June), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.609627>

Weber, O. B., da Silva, M. C. B., da Silva, C. F., Correia, D., dos Santos Garruti, D., & Pagano, M. C. (2021). Diversity of mycorrhizal fungi & soil indicative species in coastal plantations of northeast Brazil. *Journal of Forestry Research*, 32(3), 1203–1211. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01190-y>

Peláez-Silva, J. A., León-Peláez, J. D., & Lema-Tapias, A. (2019). Conifer tree plantations for land rehabilitation: an ecological-functional evaluation. *Restoration Ecology*, 27(3), 607–615. <https://doi.org/10.1111/rec.12910>

de Pinho Júnior, G. V., Nascimento, A. R. T., Valverde, B. T., & Clemente, L. H. (2015). Brazilian savanna re-establishment in a monoculture forest: diversity & environmental relations of native regenerating understory in *Pinus caribaea* Morelet. stands. *Journal of Forestry Research*, 26(3), 571–579. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0050-z>

de Vasconcelos, W. L. F., Rodrigues, D. de M., Silva, R. O. C., & Alfaia, S. S. (2020). Diversity & abundance of soil macrofauna in three land use systems in Eastern Amazonia. *Revista Brasileira de Ciencia Do Solo*, 44, 1–16. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20190136>

Nei, E., Rodrigues, L., & Loeck, A. E. (2010). *V36N2a18*. 36(May 1986), 277–284.

Fernández, N. V., Marchelli, P., Tenreiro, R., Chaves, S., & Fontenla, S. B. (2020). Are the rhizosphere fungal communities of *Nothofagus alpina* established in two different environments influenced by plant genetic diversity? *Forest Ecology & Management*, 473(March), 118269. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118269>

Marinho, C. G. S., Zanetti, R., Delabie, J. H. C., Schlindwein, M. N., & Ramos, L. D. S. (2002). Diversidade de formigas (hymenoptera: formicidae) da serapilheira em eucaliptais (myrtaceae) e área de cerrado de Minas Gerais. *Neotropical Entomology*, 31(2), 187–195. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2002000200004>

Soares, S. D. A., Antoniali-junior, W. F., & Lima-junior, S. E. (2000). *Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera, Formicidae) em dois ambientes no Centro-Oeste do Brasil*. 76–81.

Apéndice

- Rodrigues, J. L. M., Pellizari, V. H., Mueller, R., Baek, K., Jesus, E. D. C., Paula, F. S., Mirza, B., Hamaou, G. S., Tsai, S. M., Feigl, B., Tiedje, J. M., Bohannan, B. J. M., & Nußlein, K. (2013). Conversion of the Amazon rainforest to agriculture results in biotic homogenization of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(3), 988–993. <https://doi.org/10.1073/pnas.1220608110>
- Medina-Torres, B., Jonard, M., Rendón, M., & Jacquemart, A. L. (2022). Effects of Pine Plantation on Native Ecuadorian Páramo Vegetation. *Forests*, 13(9), 1–18. <https://doi.org/10.3390/f13091499>
- León-Gamboa, A. L., Ramos, C., & García, M. R. (2010). Effect of pine plantations on soil arthropods in a high Andean forest. *Revista de Biología Tropical*, 58(3), 1031–1048.
- Ribeiro-Troian, V. R., Baldissera, R., & Hartz, S. M. (2009). Effects of understory structure on the abundance, richness & diversity of Collembola (Arthropoda) in southern Brazil. *Neotropical Entomology*, 38(3), 340–345. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2009000300007>
- Majer, J. D. (1996). Ant recolonization of rehabilitated bauxite mines at Trombetas, Para, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 12(2), 257–273.
- Heinrichs, S., Stiehl, C., & Müller-Using, B. (2016). Can native plant species be preserved in an anthropogenic forest landscape dominated by aliens? A case study from mediterranean Chile. *Annals of Forest Research*, 59(1), 75–90. <https://doi.org/10.15287/afr.2016.498>
- dos Santos, R. S., Scorzini, R. N., & Ferreira, J. S. (2013). Fungos micorrízicos arbusculares em diferentes coberturas florestais em vitória da conquista, Bahia. *Floresta e Ambiente*, 20(3), 344–350. <https://doi.org/10.4322/floram.2013.020>
- Marian, F., Ramírez Castillo, P., Iñiguez Armijos, C., Günter, S., Maraun, M., & Scheu, S. (2020). Conversion of Andean montane forests into plantations: Effects on soil characteristics, microorganisms, & microarthropods. *Biotropica*, 52(6), 1142–1154. <https://doi.org/10.1111/btp.12813>
- Dahik, C. Q., Marín, F., Arias, R., Crespo, P., Weber, M., & Palomeque, X. (2019). Comparison of natural regeneration in natural grassland & pine plantations across an elevational gradient in the páramo ecosystem of southern Ecuador. *Forests*, 10(9), 1–30. <https://doi.org/10.3390/f10090745>
- Marsh, C. J., Feitosa, R. M., Louzada, J., & Ewers, R. M. (2018). Is β-diversity of Amazonian ant & dung beetles communities elevated at rainforest edges? *Journal of Biogeography*, 45(8), 1966–1979. <https://doi.org/10.1111/jbi.13357>
- Pereira, C. M. R., Silva, D. K. A. da, Ferreira, A. C. de A., Goto, B. T., & Maia, L. C. (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 185, 245–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.005>
- Machado, J. da S., Filho, L. C. I. O., Santos, J. C. P., Paulino, A. T., & Baretta, D. (2019). Morphological diversity of springtails (Hexapoda: Collembola) as soil quality bioindicators

Apéndice

in land use systems. *Biota Neotropica*, 19(1), 1–11. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2018-0618>

da Silva, E., de Lima, O. G., de Andrade, D. P., & Brown, G. G. (2019). Earthworm populations in forestry plantations (*Araucaria angustifolia*, *Pinus elliottii*) & Native Atlantic forest in Southern Brazil compared using two sampling methods. *Pedobiologia*, 72(October 2018), 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2018.10.002>

Correa-Gómez, D. F., & Vargas-Ríos, O. (2009). Regeneración de palmas en bosques nativos y plantaciones del Santuario de Fauna y Flora Otún - Quimbaya (Risaralda, Colombia). *Caldasia*, 31(2), 195–212.

Milani, T., Hoeksema, J. D., Jobbág, E. G., Rojas, J. A., Vilgalys, R., & Teste, F. P. (2022). Co-invading ectomycorrhizal fungal succession in pine-invaded mountain grasslands. *Fungal Ecology*, 60(November 2021). <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2022.101176>

Braun, A. C., Troeger, D., Garcia, R., Aguayo, M., Barra, R., & Vogt, J. (2017). Assessing the impact of plantation forestry on plant biodiversity: A comparison of sites in Central Chile & Chilean Patagonia. *Global Ecology & Conservation*, 10, 159–172. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.006>

Figuras

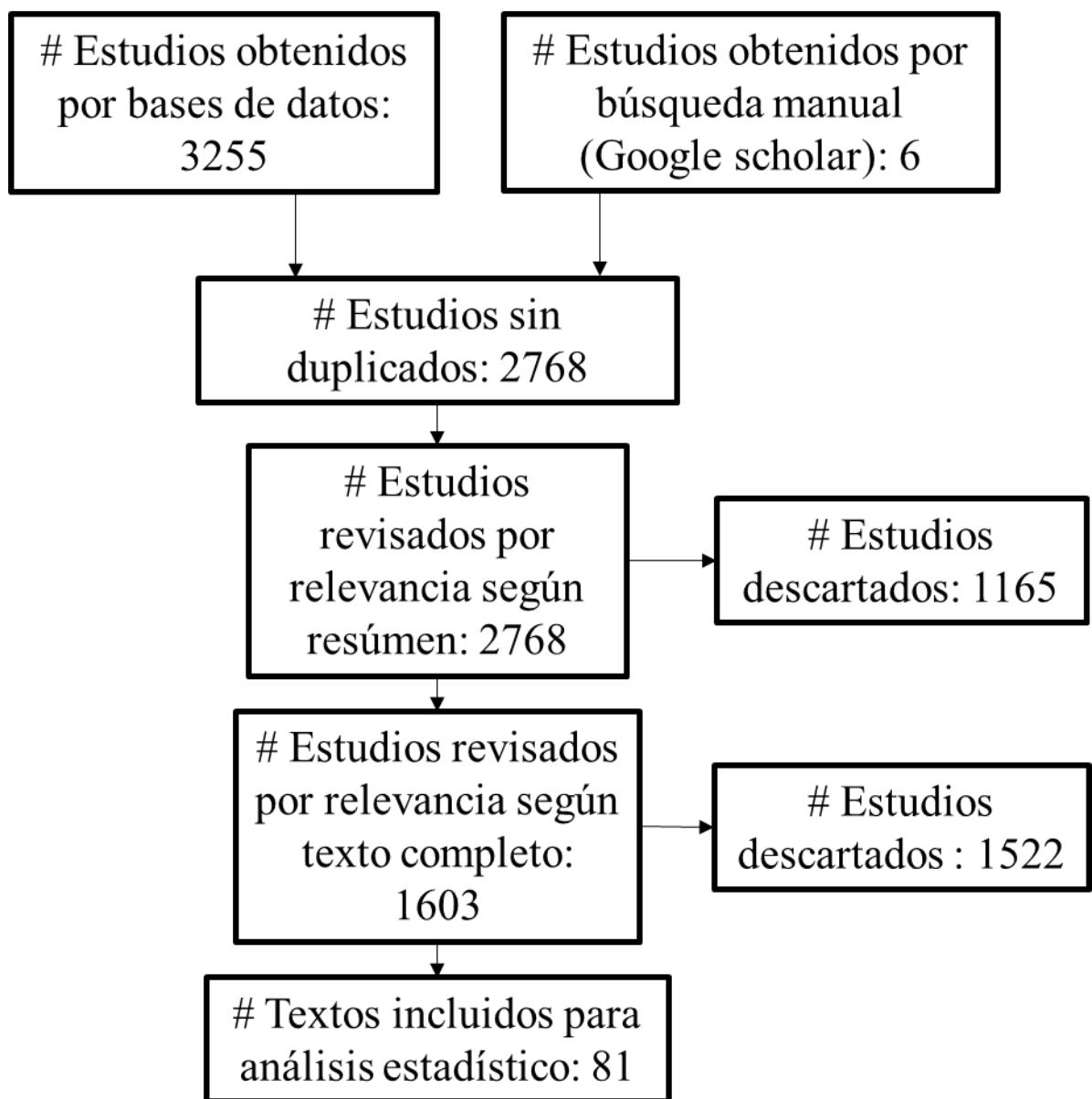


Figura S2.1 – Flujo de trabajo de PRISMA

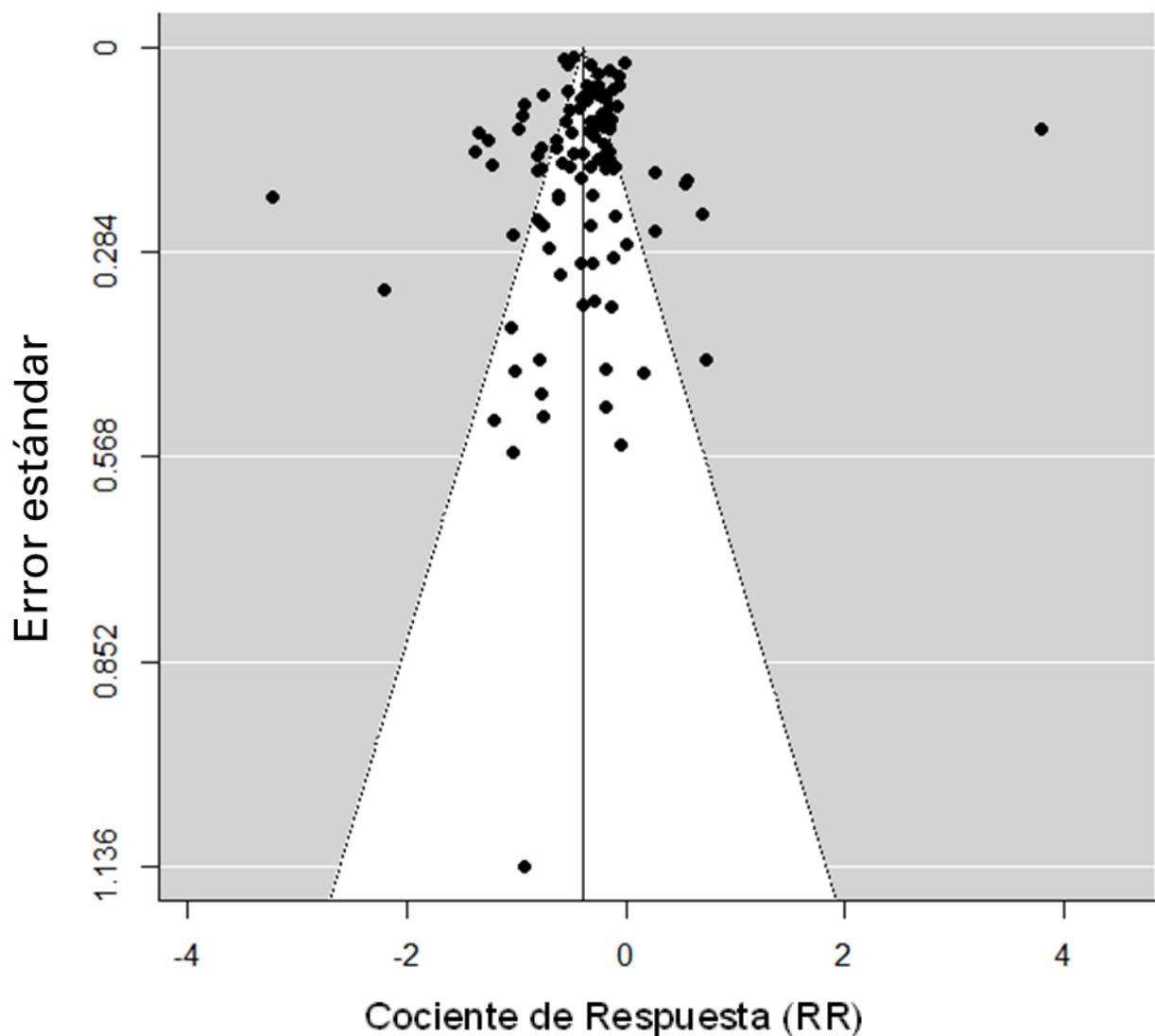


Figura S2.2 – Gráfico de embudo para todo el conjunto de datos, $N = 127$.

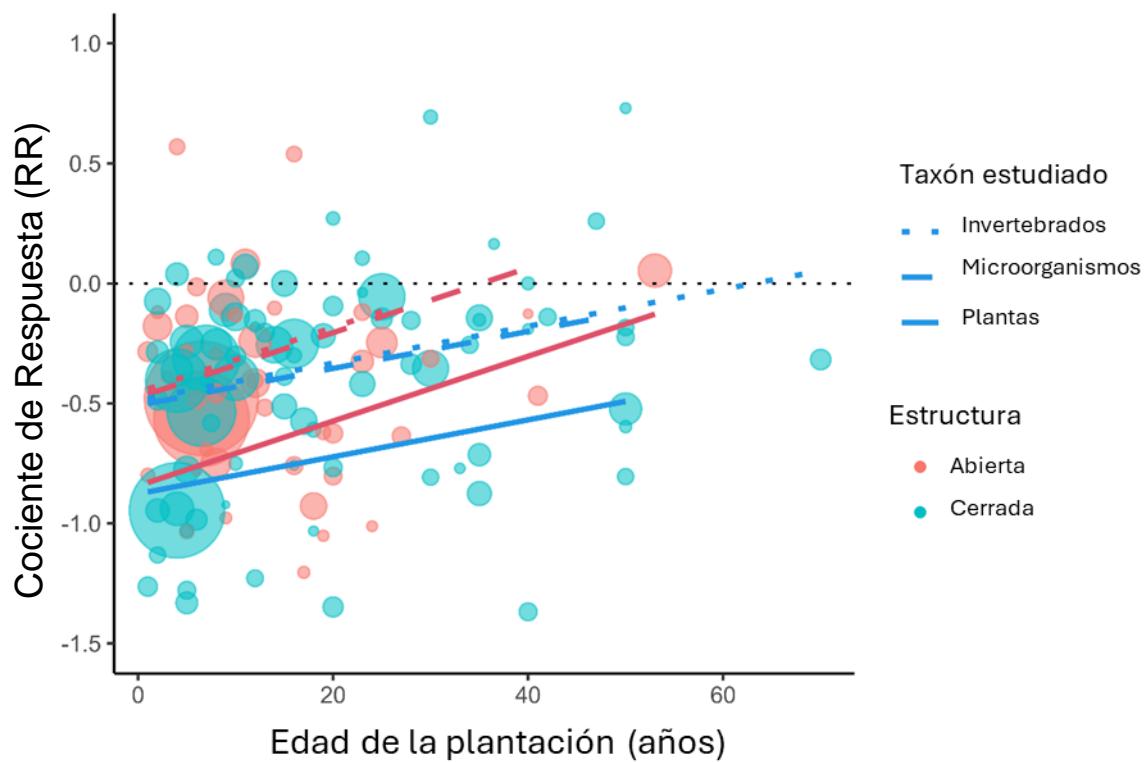


Figura S2.3 – Regresión parcial para la edad de plantación, basada en el modelo V. El tamaño de los círculos representa la confianza ($1/DE$) de los datos meta-analíticos.

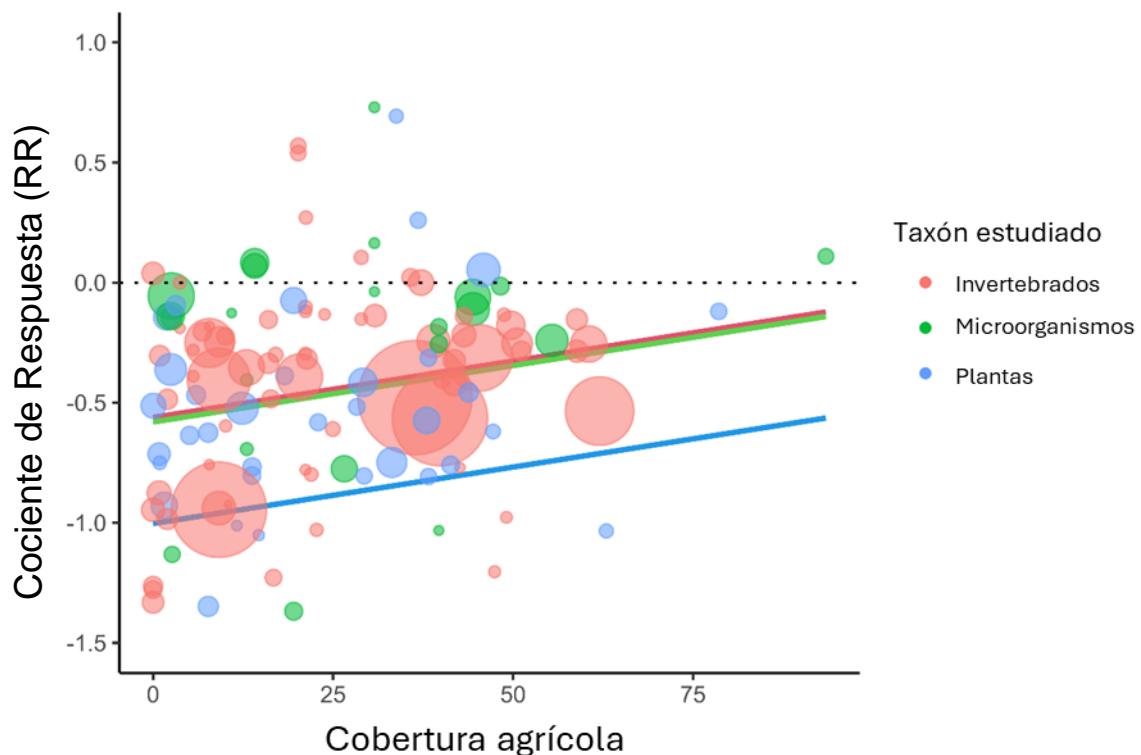


Figura S2.4 – Regresión parcial para la cobertura agrícola, basada en el modelo V. El tamaño de los círculos representa la confianza ($1/DE$) de los datos meta-analíticos.

Capítulo 3

Tablas

Tabla S3.1 – Valores medios y, entre paréntesis, desviación estándar de las variables fisicoquímicas en cada tratamiento. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

	P	F1		F2		F3		
pH	6.23	(1.05)	5.42	(0.56)	5.46	(0.41)	5.67	(0.66)
MOS	2.57	(1.30)	3.03	(1.40)	2.45	(1.24)	2.25	(1.38)
CIC	14.90	(3.94)	20.20	(5.27)	16.40	(6.57)	15.80	(4.25)
NT	0.15	(0.06)	0.16	(0.06)	0.15	(0.05)	0.14	(0.07)
P	11.10	(8.54)	6.83	(5.27)	9.01	(5.89)	7.06	(3.46)

Tabla S3.2 – Coeficiente de correlación de Pearson (r) entre la disimilitud taxonómica y ambiental. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

Amplicón	Tratamiento			
	P	F1	F2	F3
16S	0.29	0.87	0.70	0.94
ITS	-0.74	0.44	0.21	-0.25

Apéndice

Tabla S3.3 – Parámetros de envfit para los ordenamientos del 16S e ITS.

Ordenamiento 16S				
	NMDS1	NMDS2	R2	Pr(>r)
Vgt.cob	0.14	0.98	0.68	0.001
Hoj.cob	-0.10	-0.99	0.75	0.001
Hoj.prof	-0.026	-0.99	0.65	0.001
pH	0.78	0.62	0.52	0.001
MOS	0.90	-0.42	0.22	0.012
NT	0.89	-0.44	0.27	0.006
P	0.36	0.93	0.10	0.139
CIC	0.75	-0.65	0.35	0.001
Arena	-0.89	0.43	0.40	0.001
Arcilla	0.94	-0.32	0.49	0.001
Limo	0.84	-0.52	0.26	0.005

Permutación: libre

Número de permutaciones: 999

Ordenamiento de ITS				
	NMDS1	NMDS2	R2	Pr(>r)
Vgt.cob	0.66	-0.75	0.31	0.002
Hoj.cob	-0.64	0.76	0.41	0.001
Hoj.prof	-0.54	0.83	0.45	0.001
pH	0.80	-0.58	0.12	0.083
MOS	-0.97	0.23	0.02	0.602
NT	-0.98	0.14	0.03	0.504
P	-0.01	-0.99	0.01	0.729
CIC	-0.99	0.07	0.12	0.098
Arena	0.83	-0.54	0.17	0.037
Arcilla	-0.60	0.79	0.17	0.037
Limo	-0.97	0.23	0.13	0.075

Permutación: libre

Número de permutaciones: 999

Apéndice

Tabla S3.4 – Riqueza media observada por tratamiento por phyla. P: pastizal; F1: rodales forestales plantados donde anteriormente tenían vegetación no forestal; F2: rodales forestales plantados dos veces consecutivas; F3: rodales forestales plantados tres o más veces consecutivas.

<i>Phyla</i>	<i>Tratamiento</i>				
	16S	P	F1	F2	F3
Proteobacteria	687.5	696.2	684.2	683.0	
Actinobacteriota	518.5	516.6	518.1	525.6	
Acidobacteriota	612.5	595.2	601.4	588.1	
Verrugomicrobiota	307.6	327.6	316.8	311.2	
Firmicutes	103.1	109.8	104.4	102.2	
Cloroflexi	302.5	288.5	290.6	290.5	
Myxococcota	244.5	232.6	233.6	240.4	
Gemmatimonadota	167.9	169.0	172.0	168.8	
Bacteroidota	292.7	282.2	281.7	282.5	
Crenarchaeota (Archaea)	13.0	12.6	10.3	11.8	
ITS					
Ascomycota	788.6	623.6	652.3	639.0	
Basidiomycota	203.1	164.1	174.3	172.2	
Rosellomycota	9.2	6.4	7.5	7.4	
Chytridiomycota	32.8	21.6	22.5	26.7	
Mucoromycota	7.2	4.8	6.5	6.2	
Entorrhizomycota	2.2	1.5	0.6	1.4	
Glomeromycota	15.0	12.5	14.7	11.1	
Mortierellomycota	5.3	3.4	4.6	4.6	
Kickxellomycota	0.8	0.1	0.4	0.8	

Apéndice

Tabla S3.5 – Parámetros modelos de ANOVA sobre las diferencias en la riqueza de las comunidades procariotas y fúngicas. GL: Grados de libertad.

	F	GL	p
Comunidades procariotas			
<i>Riqueza total</i>	0.05	35	0.98
<i>Riqueza endémicas</i>	1.12	35	0.35
<i>Riqueza ubicuas</i>	28.07	34	<0.001
Comunidades fúngicas			
<i>Riqueza total</i>	2.67	35	0.06
<i>Riqueza endémicas</i>	1.37	35	0.26
<i>Riqueza ubicuas</i>	19.8	34	<0.001

Figuras

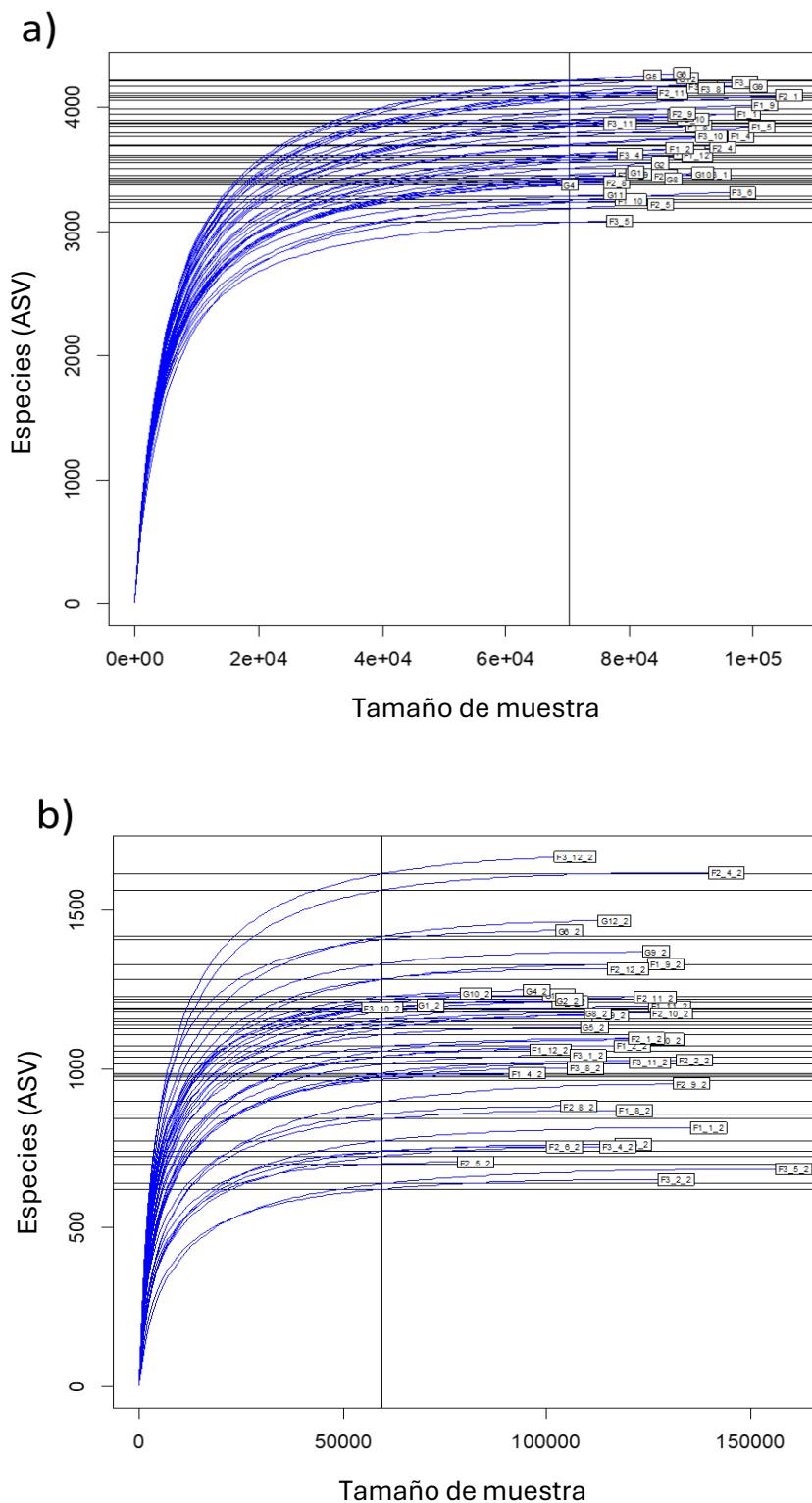


Figura S3.1 – Curvas de acumulación de especies. a) ASV 16S, b) ASV ITS

Capítulo 4

Tablas

Tabla S4.1 – Características funcionales de las especies procariotas y fúngicas.

Rasgos funcionales procariotas	Rasgos funcionales fúngicos
Fotoheterrotrofía	Patótrofo
Cianobacterias fotosintéticas	Patógeno animal
Fijación de nitrógeno	Parásito briófito
Metanotrofía	Endófito clavicipitáceo
Metanogénesis	Parásitos de racimos
Xilanólisis	Parásito de líquenes
Desnitrificación de nitratos	Patógeno de plantas
Quitinólisis	Saprótrofo
Celulólisis	Saprótrofo de estiércol
Patógenos humanos	Saprótrofo de hojas
Parásitos animales o simbiontes	Saprótrofo de plantas
Parásitos intracelulares	Saprótrofo de suelo
Depredador o exoparásito	Saprótrofo indefinido
	Saprótrofo de madera
	Simbiótrofa
	Ectomicorras
	Micorrizas Ericoides
	Endofitos
	Epífitos
	Liquenizados

Tabla S4.2 – Detalles de los modelos lineales evaluados.

Modelo	Estimador	ES	p Valor	R2adj	Df
MFef~Uso del suelo + Intensidad				0.04	33
<i>Intercepto</i>	1.86	0.27	1.21E-07		
<i>Uso del suelo (P)</i>	0.46	0.32	0.18		
<i>Intensidad</i>	0.04	0.12	0.76		
MFef~S.16s + S.ITS				0.01	33
<i>Intercepto</i>	1.37	1.04	0.2		
S.16s	6.01E-05	2.91E-04	0.84		
S.ITS	4.40E-04	3.79E-04	0.25		
MFef~Eve.16s+Eve.ITS				0.01	33
<i>Intercepto</i>	-23.09	56.08	0.68		
Eve.16s	9.67	6.71	0.16		
Eve.ITS	16.42	58.02	0.78		

Apéndice

Tabla S4.3 – Puntuaciones de especies en el RDA.

	RDA1	RDA2		RDA1	RDA2
Especies bacterianas			Especies fúngicas		
<i>Abditibacteriota</i>	4.58E-03	3.31E-03	<i>Aphelidiomycota</i>	1.50E-03	2.93E-03
<i>Acidobacteriota</i>	-6.74E-02	-4.95E-02	<i>Ascomycota</i>	-2.66E-01	5.03E-02
<i>Actinobacteriota</i>	1.33E-01	8.81E-02	<i>Basidiomycota</i>	3.80E-01	-5.79E-02
<i>Armatimonadota</i>	-3.16E-03	-8.87E-04	<i>Blastocladiomycota</i>	-5.65E-03	2.43E-03
<i>Bacteroidota</i>	-1.63E-02	-3.98E-03	<i>Chytridiomycota</i>	-4.02E-02	-5.53E-03
<i>Bdellovibrionota</i>	-3.96E-03	-1.03E-02	<i>Entorrhizomycota</i>	-7.52E-02	1.19E-02
<i>Campylobacterota</i>	1.13E-03	-2.93E-03	<i>Glomeromycota</i>	-2.55E-02	8.42E-03
<i>Chloroflexi</i>	-6.99E-02	-4.21E-03	<i>Kickxellomycota</i>	5.87E-03	6.44E-03
<i>Crenarchaeota</i>	3.65E-02	-2.28E-02	<i>Monoblepharomycota</i>	2.17E-03	-3.29E-03
<i>Cyanobacteria</i>	-2.28E-02	-1.38E-02	<i>Mortierellomycota</i>	2.77E-03	1.89E-02
<i>Dadabacteria</i>	-1.05E-03	-9.08E-04	<i>Mucoromycota</i>	6.06E-03	-1.83E-02
<i>Deferrisomatota</i>	-1.80E-03	-2.12E-03	<i>Rozellomycota</i>	1.76E-02	-6.82E-03
<i>Deinococcota</i>	-9.53E-04	6.17E-04	<i>Zoopagomycota</i>	3.45E-04	1.82E-05
<i>Dependentiae</i>	2.90E-03	-2.82E-03			
<i>Desulfobacterota</i>	-2.20E-02	2.99E-03			
<i>Elusimicrobiota</i>	-1.99E-03	-3.70E-03			
<i>Entotheonellaeota</i>	3.83E-02	3.51E-02			
<i>Euryarchaeota</i>	-5.41E-03	-2.48E-03			
<i>FCPU426</i>	-4.15E-03	-1.31E-03			
<i>Fibrobacterota</i>	-1.29E-02	-6.64E-04			
<i>Firmicutes</i>	-1.38E-01	-1.41E-01			
<i>Fusobacteriota</i>	-1.57E-03	7.63E-04			
<i>GAL15</i>	8.43E-03	-3.44E-03			
<i>Gemmimonadota</i>	2.35E-02	1.83E-02			
<i>Halanaerobiaeota</i>	-5.16E-05	-3.36E-04			
<i>Halobacterota</i>	-9.56E-03	-1.80E-03			
<i>Hydrogenedentes</i>	-1.31E-03	5.96E-04			
<i>Latescibacterota</i>	8.10E-03	1.46E-02			
<i>MBNT15</i>	2.35E-04	5.62E-03			
<i>Methylomirabilota</i>	7.39E-03	1.35E-02			
<i>Micrarchaeota</i>	-6.94E-04	-6.02E-05			
<i>Myxococcota</i>	-4.38E-02	3.28E-02			
<i>Nanoarchaeota</i>	-1.19E-02	-3.41E-03			
<i>NB1-j</i>	-4.79E-03	1.00E-02			
<i>Nitrospirota</i>	5.56E-03	-1.63E-03			
<i>Patescibacteria</i>	1.20E-02	-1.27E-03			
<i>Planctomycetota</i>	-8.46E-03	-6.41E-04			
<i>Proteobacteria</i>	1.06E-02	1.33E-02			
<i>RCP2-54</i>	-1.19E-03	-1.40E-02			
<i>SAR324 clade(Marine group B</i>	-2.32E-03	-6.73E-03			
<i>Spirochaetota</i>	-6.26E-03	2.25E-03			
<i>Sumerlaeota</i>	-2.65E-03	-4.88E-03			
<i>Sva0485</i>	-1.01E-03	-2.87E-03			
<i>Thermoplasmatota</i>	-5.41E-03	-1.17E-02			
<i>Verrucomicrobiota</i>	2.42E-02	5.16E-02			
<i>WPS-2</i>	-1.43E-03	-1.82E-02			
<i>WS2</i>	-1.28E-03	-1.35E-03			
<i>WS4</i>	-4.73E-03	1.35E-03			
<i>Zixibacteria</i>	-1.32E-04	-8.57E-04			

Figuras

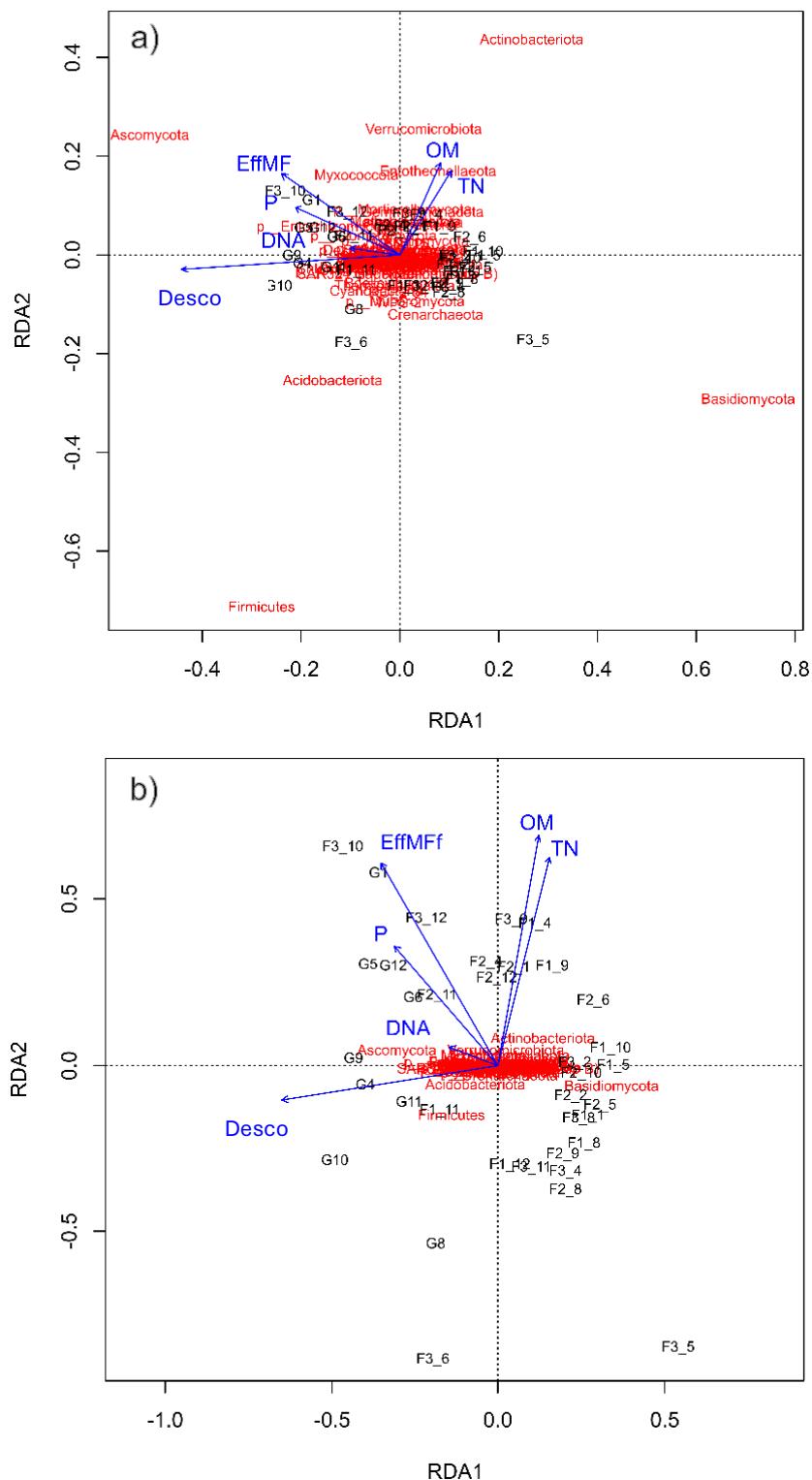


Figura S4.1 – Ordenamiento basado en el RDA de acuerdo con el a) escalamiento 1 y b) escalamiento 2. Desco: Tasa de descomposición; OM: Materia orgánica; TN: Nitrógeno total; P: Fósforo; DNA: Concentración de ADN; EffMF: Multifuncionalidad efectiva.