

MICROARTRÓPODOS COMO INDICADORES DE DISTURBIO ANTRÓPICO EN ENTISOLES DEL ÁREA RECREATIVA DE MIRAMAR, ARGENTINA

NATALIA A FREDÉS¹; PABLO A MARTÍNEZ¹; VERÓNICA BERNAVA LABORDE^{2,3}
& MARGARITA L OSTERRIETH²

¹Departamento de Biología, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, UNMdP

²Instituto de Geología de Costas del Cuaternario, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, UNMdP

³Comisión de Investigación Científica de la Pcia. de Bs. As.

Funes 3350 7600 Mar del Plata, Argentina. Correo electrónico: nfredes@mdp.edu.ar

Recibido: 11-02-08

Aceptado: 20-05-09

RESUMEN

En áreas recreativas el tránsito humano provoca alteraciones en el horizonte superficial del suelo, destruyendo parte o la totalidad de éste, reduciendo la porosidad y modificando el microambiente edáfico. La mesofauna edáfica, por habitar principalmente en los horizontes superficiales del suelo, resulta ser un buen indicador de este impacto antrópico. Se evaluó la distribución de ácaros oribátidos y colémbolos de suelo frente al impacto del tránsito humano en el área recreativa del Vivero Dúnicola "Florentino Ameghino" de Miramar, Buenos Aires, Argentina. Se consideraron tres zonas de impacto: máximo, medio y mínimo. Se extrajeron los microartrópodos y se determinaron hasta nivel de especie colémbolos y oribátidos. Se calculó riqueza específica, diversidad y paridad por sitio y horizonte. Se realizó un análisis de correspondencia y se elaboró un índice de impacto teniendo en cuenta los diferentes horizontes y la frecuencia de especies. Se hallaron 29 especies de ácaros oribátidos y 19 especies de colémbolos. La diversidad (H') fue significativamente diferente entre los sitios de máximo y de mínimo impacto. El análisis factorial de correspondencia definió tres grupos de acuerdo al grado de alteración de los horizontes superficiales y las características pedológicas (horizonte orgánico o mineral). El índice de impacto (I_{IM}) en la zona de mayor tránsito fue $I_{IM}=9$ mientras que en la de mínimo impacto fue $I_{IM}<1$. Los resultados demostraron que la comunidad de microartrópodos considerada resultó ser un buen indicador de impacto antrópico y adecuada para bioevaluar el estado del área estudiada.

Palabras clave. Suelos, bioevaluación, ácaros oribátidos, colémbolos, índice de impacto.

MICROARTHROPODS AS INDICATORS OF ANTHROPIC DISTURBANCE IN ENTISOLES IN A RECREATIONAL AREA OF MIRAMAR, ARGENTINA

ABSTRACT

Human trampling in recreational areas causes alterations in the soil surface horizon, partially or totally disrupting soil structure, reducing porosity and modifying the edaphic microenvironment. Soil mesofauna, is a good indicator of this human impact since it inhabits mainly soil surface horizons. We evaluated the changes in edaphic oribatid mite (*Acari*) and springtail (*Collembola*) communities suffering from the impact of human trampling in the recreational area of Vivero Dúnicola "Florentino Ameghino" Miramar, in the Province of Buenos Aires, Argentina. Three impact areas were considered: maximum, medium and minimum. Collembola and oribatid were determined to species level. Species richness, diversity and parity by site and horizon were calculated. A correspondence analysis was carried out and an impact index elaborated taking into account the different horizons and species frequencies. Twenty-nine species of oribatid mites and 19 species of Collembola were found. Diversity (H') was significantly different between the maximum and minimum impact sites. Factorial Correspondence Analysis defined three groups in terms of degree of alteration of the surfacel horizon and pedological characteristics (organic or mineral horizons). The value of the impact index (I_{IM}) in the maximum trampling area was $I_{IM}=9$ while in that of minimum impact it was $I_{IM}<1$. The results support the usefulness of the microarthropod community as an indicator of human impact and their suitability for bioevaluating the state of the study area.

Key words. Soils, bioevaluation, oribatid mites, springtails, impact index.

INTRODUCCIÓN

La mesofauna, organismos entre 100 μm y 2 mm, está constituida mayormente por microartrópodos como ácaros y colémbolos. Estos organismos, no son capaces de cavar en el suelo y por lo tanto están confinados a sus poros. Su rol ecológico comprende la fragmentación físico-química de los horizontes superficiales, la regulación de

la comunidad de bacterias y hongos y el transporte de esporas (Battigelli, 2000; Petersen, 2002; Cassagne *et al.*, 2006).

El impacto causado por el pisoteo humano o animal sobre el suelo ocasiona alteración, pérdida de horizontes superficiales y disminución de la porosidad del suelo por compactación (Kasanskaia, 1977 en Blandin *et al.*, 1982).

El pisoteo también aumenta los procesos de erosión al disminuir la fuerza mecánica que agrega las partículas (Pietola *et al.*, 2005). Este efecto es mayor en suelos de escaso desarrollo como los Entisoles, que, por diferentes causas, no presentan horizontes intermedios (Fitzpatrick, 1987) y cuyos delgados horizontes superficiales son muy lábiles. En caso de existir un horizonte orgánico bien desarrollado, éste atenúa el impacto sobre los horizontes minerales inferiores (Battigelli *et al.*, 2004). Las consecuencias del impacto antrópico sobre la mesofauna se asocia con la reducción del espacio habitable con la consecuente reducción total o parcial de la comunidad de microartrópodos (Battigelli *et al.*, 2004; Larsen *et al.*, 2004; Maraun *et al.*, 2003; Garay *et al.*, 1980; Blandin *et al.*, 1982; Cole & Landres, 1995; André-Abellán *et al.*, 2005).

La bioevaluación comprende el uso de diversos organismos con el objeto de obtener información acerca del estado de alteración de un ambiente. Forma parte de un concepto mayor, el de diagnóstico ecológico (Blandin, 1986) cuyo objetivo es juzgar el estado y las potencialidades evolutivas de un ambiente en función de las presiones provocadas directa e indirectamente por el hombre. Se considera que los valores de biodiversidad y especialización pueden ser buenos estimadores de estas vías evolutivas. Blandin (1986) sugiere que la bioevaluación debe realizarse al nivel de ecoComplejo, es decir a nivel de un conjunto de ecosistemas vecinos, y debe basarse en la teoría de las estrategias adaptativas. Este enfoque propone comparar el estado de un ecosistema con el de un ecosistema vecino. Así, la comparación de dos sitios adyacentes (*e.g.* un sitio sometido a disturbio antrópico y otro protegido), permite analizar la distorsión estructural y funcional de la comunidad estudiada entre los sitios y en definitiva evaluar el grado de modificación de sus potencialidades evolutivas.

Desde la década del '80 se han realizado estudios que vinculan el grado del pisoteo con la abundancia y diversidad de microartrópodos en áreas recreativas con el fin de proponer límites y normas de manejo para conservar su biodiversidad (Garay *et al.*, 1980; Blandin *et al.*, 1982; Garay & Nataf, 1982; Cole & Landres, 1995). En ellos se halló una correlación negativa entre el grado de perturbación y la estructura de las comunidades de microartrópodos, sugiriendo su utilidad como indicadores de esa perturbación, es decir, su potencial función como bioindicadores. Blandin *et al.* (1981 en Blandin, 1986) basándose en el comportamiento de órdenes de insectos y arácnidos frente a la presión de compactación, diseñaron un índice empírico de impacto teniendo en cuenta la razón entre la frecuencia de los que reaccionaban «positivamente», es decir, aumentando su abundancia frente al impacto, versus aquellos que reaccionaban «negativamente»,

reduciendo su abundancia o incluso desapareciendo luego del impacto.

La propuesta de utilizar a los microartrópodos como bioindicadores de «salud» del suelo (Pankhurst *et al.* 1995 en Battigelli, 2000) radica en su alta densidad y ubicuidad (Seastedt, 1984 en Cole & Landres, 1995; Bernava Laborde *et al.*, 1998; Chauvat, 2004), su amplio espectro trófico y su facilidad de muestreo (McIntyre, 2000). Con respecto a los ácaros oribátidos en particular, sus características biológicas como baja tasa metabólica, lento desarrollo y baja fecundidad, los hacen idóneos indicadores de disturbio ambiental (Behan-Pelletier, 1999; Scampini *et al.*, 2000, Martínez *et al.*, 1997).

En base a los antecedentes planteados, el objetivo de este trabajo es evaluar el impacto del tránsito humano en suelos del área recreativa del Vivero Dunicola "Florentino Ameghino", a partir del análisis de la mesofauna. Se propone que la densidad y composición de los microartrópodos en el vivero está modificada en función de la intensidad de uso del suelo, de manera que las zonas con alto grado de frecuencia turística presentan una comunidad de microartrópodos menos diversa y abundante que aquellas con un grado de tránsito menor y se postula que los índices obtenidos con dichas variables son indicadores de la intensidad de pisoteo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El Vivero Dunicola "Florentino Ameghino", situado en la ciudad de Miramar, partido de General Alvarado, está ubicado entre 38°16' y 38°19' latitud S y 57°50' y 57°54' longitud O. El clima de la zona es templado del tipo húmedo, con una humedad promedio del 75% y una precipitación media anual entre 900 y 1.000 mm. Se asienta sobre el sistema costero de la cuenca de los arroyos El Durazno y La Totorá, caracterizado por dunas estabilizadas antrópicamente, principalmente con coníferas (Del Río *et al.*, 2003). Se distinguen dunas (elevaciones) e interdunas (bajos) con valores de diversidad mesofaunística y características pedológicas homogéneas (Bernava Laborde *et al.*, 2006). Los suelos típicos de estos médanos y dunas costeras se caracterizan por poseer un horizonte superficial pobre en materia orgánica y de poco espesor y con escaso desarrollo de horizontes pedogenéticos (SAGyP-INTA, 1989). Se incluyen dentro del orden de los Entisoles, y dentro de ellos en el suborden de los Psammens, por desarrollarse sobre dunas de arena (Fitzpatrick, 1987).

En el vivero se destaca un sector de unas 75 ha utilizado con fines recreativos que se subdivide en las zonas de fogones, bosque energético, parador frontera, museo municipal y gruta de Lourdes (Centro de Investigaciones Turísticas, UNMDP, com. pers.).

Según encuestas realizadas en el año 2004, el Vivero "Florentino Ameghino" se presenta como el tercer sitio en importancia turística de la ciudad. Dentro del vivero las áreas denominadas fogones y bosque energético son las de mayor afluencia (Centro de Investigaciones Turísticas, UNMdP, com. pers.) con aproximadamente 1.000 y 400 visitantes por fin de semana respectivamente (administración del vivero, com. pers.).

Se seleccionó una parcela en la zona de fogones (F), otra en el bosque energético (BE) y una en la zona de acceso restringido para los visitantes la cual se denominó bosque virgen (BV). Se les adjudicó una presión de impacto antrópico máxima, media y mínima respectivamente.

Muestreo y extracción de microartrópodos

El muestreo se realizó en el mes de mayo de 2006; las muestras se extrajeron de la zona de dunas (cresta) en cada parcela. Se tomaron dieciséis muestras, que consistieron de una sección de suelo de 5x10 cm de profundidad: cuatro en la zona de impacto máximo, a causa de la conspicua homogeneidad del ambiente, y seis en cada una de las zonas de impacto medio y mínimo. Se removió el horizonte Oi (Garay *et al.*, 1980) y se muestreó a partir del horizonte subsiguiente. Las muestras se separaron por horizontes. Además, en cada zona estudiada (F, BE y BV) se realizó la caracterización y descripción morfológica del perfil del suelo (Soil Survey Staff, 1996).

La extracción de los microartrópodos se realizó principalmente mediante embudos Berlese. Las muestras fueron mantenidas por un período de diez días en los embudos. Para aquellas muestras con una proporción elevada de arena, se utilizó la técnica de flotación con una solución alcohol-agua en una proporción 3:1. El procedimiento consistió en diluir un volumen de 50 mL de la muestra en 100 mL de la solución alcohol-agua. La densidad de la solución produce que los organismos se separen de la fracción del suelo y floten en la interfase agua-alcohol. Todas las muestras se examinaron bajo microscopio estereoscópico Leica MZ6 y se separaron ácaros oribátidos adultos (Acari: Oribatida) y colémbolos (Insecta: Collembola). La identificación taxonómica se realizó hasta nivel de especie (Balogh & Balogh, 1988; 1990; 1992a; 1992b; Christiansen & Bellinger, 1980; Janssens, 2006).

Análisis de los datos

Se midió riqueza específica (S= número de especies presentes), diversidad de Shannon y Wiener,

$$H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$$

donde p_i es la frecuencia de la especie i y equidad de Pielou,

$$J' = \frac{H'}{H' \max}$$

donde H' es la diversidad de Shannon y Wiener y $H' \max$ es $\ln(S)$. Los valores de diversidad se evaluaron estadísticamente siguiendo el test de Hutchenson (Moreno, 2001). Se realizó un análisis factorial de correspondencia teniendo en cuenta la abundancia de ácaros oribátidos y colémbolos por horizontes y sitios mediante el software R (R Development Core Team, 2007). Por último, se elaboró un índice de impacto antrópico (I_{IM}), basado en el de Blandin *et al.* 1981 (en Blandin, 1986),

$$I_{IM} = \frac{\sum \text{frec. spp positivas}}{\sum \text{frec. spp negativas}}$$

donde: «frec. spp positivas» representa la frecuencia de las especies que aumentan en abundancia frente al impacto antrópico por pisoteo (de la zona de mínimo impacto a la de impacto medio o bien a lo largo de toda el rango de impacto) y «frec. spp negativas» aquellas que disminuyen frente al impacto. La asignación de cada especie a una de las dos categorías se realizó considerando en qué sitio alcanzaba ésta su mayor frecuencia. Se tomaron como positivas aquellas que la alcanzaron en sitios de impacto medio o máximo y negativas las restantes. Las especies que estuvieron representadas por menos de diez ejemplares en el muestreo total, no se incluyeron en ninguna categoría. El cálculo se realizó con: a) todas las especies halladas, b) las halladas en tres horizontes o más y c) las presentes en todos los horizontes.

RESULTADOS

Características pedológicas del área de estudio

Las muestras de la parcela de impacto máximo (F) provenían sólo del material parental C, mientras que en las otras dos áreas de estudio (BV y BE) pudieron distinguirse horizontes pedogenéticos: un horizonte orgánico Oe y un horizonte mineral AC. En dos perfiles de la zona de impacto medio se identificó un tercer horizonte de menor desarrollo pedológico CA (Fig. 1 y Tabla 1).

Mesofauna

Se identificaron un total de 7.786 individuos de los cuales 5.397 fueron ácaros oribátidos; distribuidos en 29 especies, agrupadas en 26 géneros y 22 familias. Los 2.389 colémbolos hallados se distribuyeron en 19 especies, agrupados en 13 géneros y 8 familias. La densidad promedio de ácaros oribátidos y de colémbolos se expresó en individuos por metro cuadrado de suelo (ind. m⁻²) por horizonte y por sitio (Tablas 2 y 3).

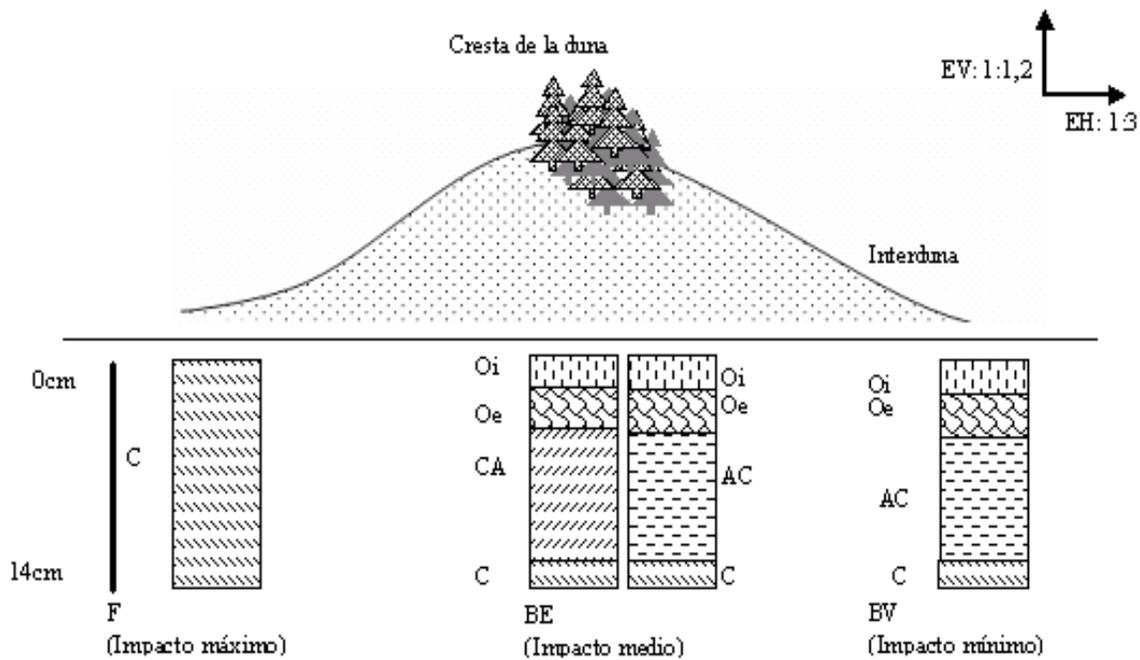


Figura 1. Características pedológicas de las parcelas analizadas. Esquema del ambiente estudiado y de los perfiles hallados.
Figure 1. Pedologic traits in the study site. Diagram of topography and soil profiles.

Tabla 1. Descripción morfológica de los perfiles hallados.

Tabla 1. Morphological description of the profiles.

Impacto máximo (F)	Impacto medio (BE)	Impacto mínimo (BV)
<p>C 0-1,5m-++cm Castaño grisáceo claro, 10YR6/2, en seco y castaño grisáceo 10YR5/2 en húmedo; masivo, sin estructura; suelto; no adhesivo, no plástico; raíces muy escasas.</p>	<p>Oi 0-2 cm Oe 2-4 cm AC 4-12 cm; gris 10YR6/1 en seco y castaño 10YR 5/3 en húmedo; granular a bloques subangulares finos, débiles; suelto; no plástico; no adhesivo; presencia de raíces; bioturbaciones presentes; límite abrupto y neto.</p> <p>C 12-++cm; castaño grisáceo claro 10YR6/2 en seco y castaño amarillo claro 10YR 6/4 en húmedo, grano simple masivo; suelto; no plástico; no adhesivo; raíces muy escasas.</p>	<p>Oi 0-2 cm Oe 2-4 cm AC 7-12 cm; castaño 10YR 5/3 en seco y castaño oscuro 10YR 4/3 en húmedo; granular fino, débil; suelto; no plástico; no adhesivo; presencia de raíces; bioturbaciones presentes; límite abrupto y neto.</p> <p>C 12-++cm; castaño amarillo claro 10YR 6/4 en seco y castaño 10YR 5/3 en húmedo, grano simple, masivo; suelto; no plástico; no adhesivo; raíces escasas.</p>

Tabla 2. Densidad promedio de oribátidos adultos por metro cuadrado (ind./m²) de suelo para cada sitio. * Especies raras. A: comportamiento de las especies frente al impacto antrópico: «+» indica un aumento y «-» una disminución de frecuencia hacia el máximo impacto.

Table 2. Mean density of adult oribatid mites per square metre of soil (ind./m²) by site.* rare species. A: species behaviour in response to anthropic impact: «+» signifies an increase and «-» a decrease in frequency towards the highest impact.

	A	Mínimo (BV)		Medio (BE)			Máximo (F)
		Oe	AC	Oe	AC	CA	C
<i>Banksinoma arcuatum</i> (Hammer, 1958)		-	-	-	-	-	32*
<i>Liochthonius</i> sp.		-	-	-	-	-	64
<i>Pseudopirnodus</i> sp.		-	-	-	-	-	32*
<i>Trimalaconothrus</i> (<i>Tyrphonothrus</i>) <i>maior</i> (Berlese, 1910)		-	-	-	-	-	32*
<i>Brachychthonius</i> sp.	+	552	806	191	923	255	7.735
<i>Epilohmannia pallida americana</i> Balogh y Mahunka, 1981	-	170	1.825	42	573	64	191
<i>Micropoppia minus</i> (Paoli, 1908)	-	2.483	38.579	233	7.417	64	5.602
<i>Rhysotritia peruensis</i> (Hammer, 1961)	+	1.210	21	1.825	95	-	191
<i>Totobates discifer</i> Hammer, 1961	-	3.671	21	318	-	-	95
<i>Tenuelamellarea argentinensis</i> Martínez, 1995	+	64	-	64	-	-	541
<i>Tectocephus minor</i> Berlese, 1903	-	2.737	4.541	21	-	-	509
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	-	7.321	15.258	-	32	-	286
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	-	2.249	127	1.125	-	-	-
<i>Nothrus becki</i> Balogh y Mahunka, 1981	-	1.082	64	191	-	-	-
<i>Suctobelbella</i> cf. <i>variabilis</i> (Hammer, 1962)	-	2.801	785	-	-	-	-
<i>Schelorbates</i> sp.	-	1.337	212	-	-	-	-
<i>Suctobelbella ornatissima</i> (Hammer, 1958)	-	340	297	-	-	-	-
<i>Lanceoppia</i> sp.	-	127	-	-	-	-	-
<i>Nothrus anauniensis</i> Canestrini y Fanzago, 1876	-	64	-	-	-	-	-
<i>Phthiracarus</i> sp.	-	1.422	-	-	-	-	-
<i>Galumna</i> (<i>Galumna</i>) <i>flabellifera</i> Hammer, 1958	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Cultroribula zicsii</i> Balogh y Mahunka, 1981	+	64	-	467	-	-	-
<i>Haplochthonius clavatus</i> (Hammer, 1958)		21*	-	-	-	-	-
<i>Ceratobates fornerisae</i> Pérez-Íñigo y Baggio, 1985		-	21*	-	-	-	-
<i>Physobates spinipes</i> Hammer, 1962	+	-	-	3.077	-	64	-
<i>Euzetes globulus</i> (Nicolet, 1855)		-	-	21*	-	-	-
<i>Platynothrus robustior</i> (Berlese, 1916)		-	-	212	-	-	-
<i>Ameronothroidea</i> (?) sp.		-	-	021*	-	-	-
<i>Aphelacarus acarinus acarinus</i> Hammer, 1958		-	-	-	64*	-	-
Número de especies		19	13	14	6	4	12
Número de especies exclusivas por sitio		9			5		4

Considerando las abundancias por zona, *Micropoppia minus* fue la única especie de oribátido que mantuvo un valor proporcional equiparable en las tres (Fig. 2 a, b y c), mientras que *Brachychthonius* sp. dominó ampliamente en la de impacto máximo (Fig. 2a) registrándose en las otras dos zonas con una abundancia inferior al 10%. Respecto a los colémbolos *Tullbergia* sp. fue la especie dominante en las áreas de impacto medio y máximo, mientras que en la restante su abundancia fue cuatro veces menor (Fig. 3a, b y c).

Estructura de la comunidad

Los valores de riqueza (S), diversidad (H') y paridad específica (J') por sitio se presentan en la Tabla 4. Para oribátidos, la diversidad en las tres parcelas fue significativamente diferente mientras que para colémbolos los sitios de impacto medio y mínimo resultaron equivalentes. La paridad específica fue más alta en el sitio de impacto medio para oribátidos mientras que para colémbolos el sitio

Tabla 3. Densidad promedio de colémbolos por metro cuadrado (ind. m⁻²) de suelo. * Especies raras. A: comportamiento de las especies frente al impacto antrópico: «+» indica un aumento y «-» una disminución de frecuencia hacia el máximo impacto.

Table 3. Mean density of springtails per square metre of soil (ind./m²) by site. * signifies rare species. A: species behaviour in response to anthropic impact: «+» signifies an increase and «-» a decrease in frequency towards the highest impact.

	A	Mínimo (BV)		Medio (BE)			Máximo (F)
		Oe	AC	Oe	AC	CA	C
<i>Tullbergia</i> sp.	+	1.401	340	1.507	891	1.019	45.200
<i>Cryptopygus</i> sp.	+	2.610	700	679	-	-	5.570
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	+	191	21	21	-	-	1.337
<i>Entomobrya lanuginosa</i> (Nicolet, 1842)	-	934	-	233	32	-	64
<i>Entomobrya pseudodecora</i> Rapoport, 1962	+	-	21	-	-	-	32
<i>Xenilla grisea</i> Axelson, 1900	+	-	21	21	-	-	4.011
<i>Ceratophysella</i> sp.	-	1.485	255	64	-	-	-
<i>Sminthurinus</i> (?) sp.	-	1.167	21	-	-	-	-
<i>Xenilla</i> sp.	-	21	21	-	-	-	-
<i>Neelus</i> sp.	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Pseudosinella gleycola</i> Rapoport, 1962	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Desoria</i> sp.	-	85	-	-	-	-	-
<i>Seira</i> sp.	-	42	-	-	-	-	-
<i>Neanura</i> sp.	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Entomobrya</i> sp.1	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Entomobrya</i> sp.2	-	42	-	-	-	-	-
<i>Entomobrya</i> sp.3	-	21*	-	-	-	-	-
<i>Calx</i> (?) sp.	-	-	-	21	-	-	-
<i>Cryptopygus thermophilus</i> (Axelson, 1900)	+	-	21	361	-	-	-
Número de especies		15	9	8	2	1	6
Número de especies exclusiva por sitio			11		1		0

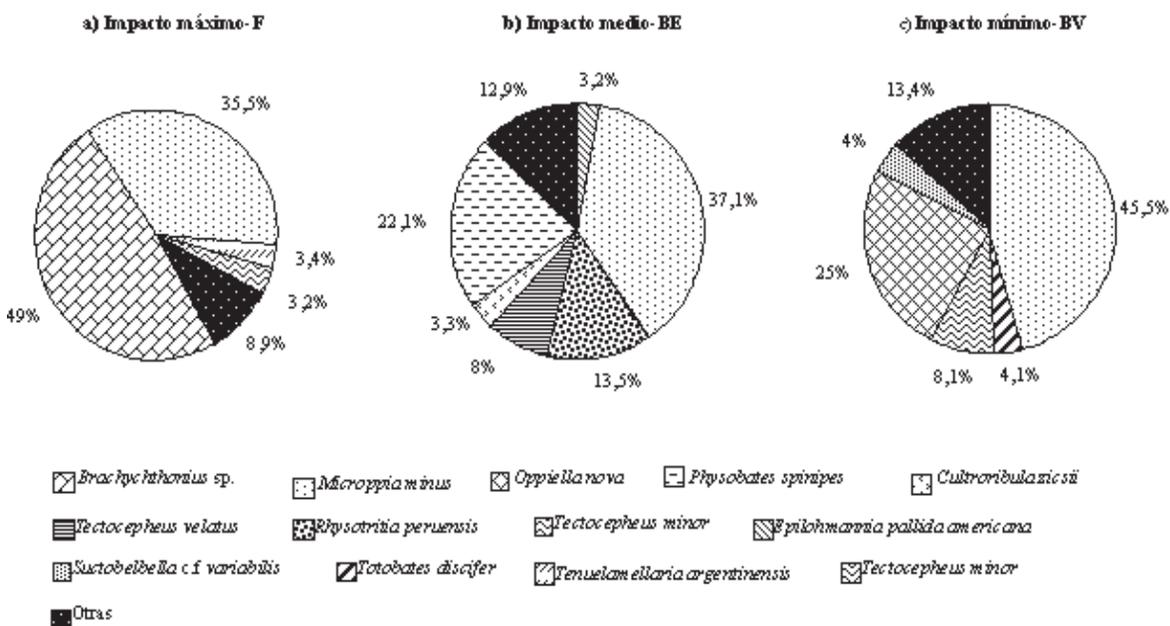


Figura 2. Porcentaje de especies de ácaros oribátidos por sitios, a) Zona de impacto máximo (F), b) Zona de impacto medio (BE) y c) Zona de impacto mínimo (BV).

Figure 2. Proportion of oribatid mite species by site, a) Maximum impact (F), b) Medium impact (BE) and c) Minimum impact (BV).

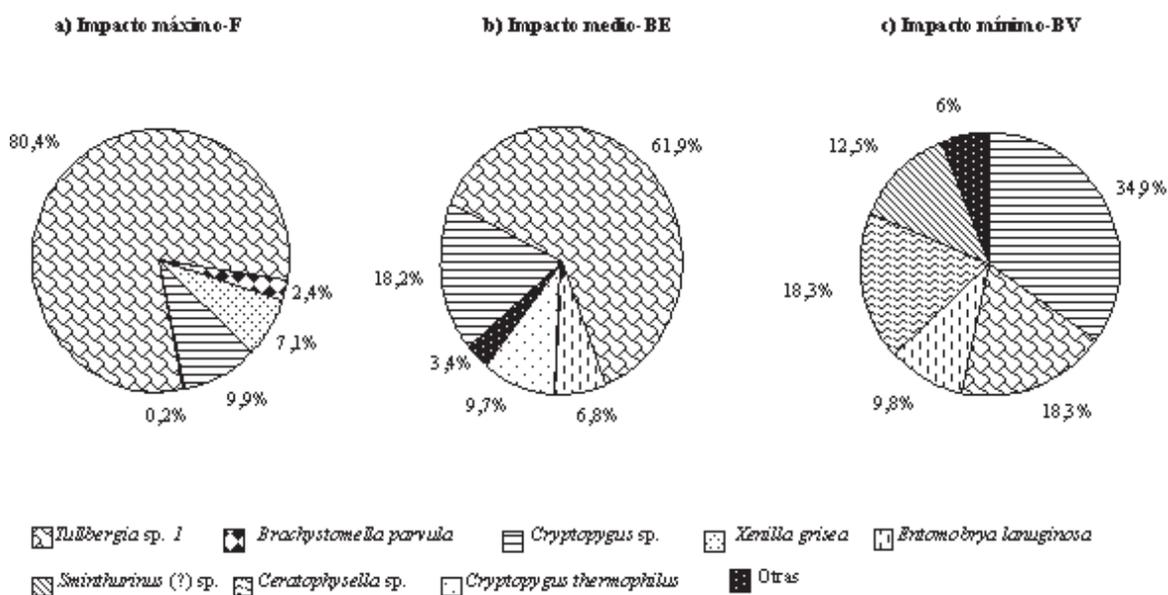


Figura 3. Porcentaje de especies de colémbolos por sitios, a) Zona de impacto máximo (F), b) Zona de impacto medio (BE) y c) Zona de impacto mínimo (BV).

Figure 3. Proportion of springtail species by site, a) Maximum impact (F), b) Medium impact (BE) and c) Minimum impact (BV)

Tabla 4. Riqueza específica (S), diversidad (H') y paridad (J') de Collembola y Oribatida en los diferentes sitios. Letras distintas indican diferencias significativas.

Table 4. Species richness (S), diversity (H') and parity (J') for Collembola and Oribatida by site. Different letters indicate significant differences.

		Impacto antrópico		
		Mínimo (BV)	Medio (BE)	Máximo (F)
Oribatida	Riqueza específica (S)	20	16	12
	Diversidad (H')	0,748 ^a	0,808 ^b	0,524 ^c
	Paridad (J')	0,575	0,671	0,504
Collembola	Riqueza específica (S)	18	8	6
	Diversidad (H')	0,765 ^d	0,509 ^{de}	0,301 ^e
	Paridad (J')	0,612	0,564	0,387

de mínimo impacto fue donde las especies estuvieron distribuidas más homogéneamente.

Analizando los horizontes de cada sitio, se constata que en los horizontes minerales (AC, CA y C) dominan una o dos especies, con frecuencias de hasta 74% de la abundancia total, mientras que en el horizonte orgánico

(Oe, en las zonas de impacto mínimo y medio) ninguna especie supera el 30% del total. Esas diferencias de distribución entre horizontes, se ven reflejadas en sus valores de paridad específica (Tabla 5). Los mayores valores de riqueza, diversidad y paridad específica se observan en los horizontes orgánicos (Oe_{BV} y Oe_{BE}).

Tabla 5. Riqueza específica (S), diversidad (H') y paridad (J') por horizontes para la comunidad de colémbolos y oribátidos. Letras distintas indican diferencias significativas. Los subíndices F, BE y BV representan las zonas de máximo, medio y mínimo impacto.

Table 5. Species richness (S), diversity (H') and parity (J') for Collembola + Oribatida by horizon. Different letters indicate significant differences. Subindices F, BV and BE signify maximum, medium and minimum impact, respectively.

	Máximo (F)		Medio (BE)		Mínimo (BV)	
	C _F	Oe _{BE}	AC _{BE}	CA _{BE}	Oe _{BV}	AC _{BV}
Riqueza específica (S)	18	22	8	5	34	22
Diversidad (H')	0,575 ^a	0,974 ^c	0,405 ^d	0,419 ^{ad}	1,181 ^b	0,534 ^a
Paridad (J')	0,458	0,726	0,449	0,599	0,771	0,398

Análisis factorial de correspondencia

Este análisis se realizó con los datos de abundancia de cada especie (excluyendo aquellas representadas por un individuo en todo el muestreo) por horizonte y sitio (Fig. 4); los ejes 1 y 2 explicaron 76,42% de la inercia total y por ello se realizó la interpretación en base a éstos. La proyección de los puntos en torno al primer eje (42,63%) ordenó los horizontes superficiales (C en área de impacto máximo y Oe en las otras dos) de acuerdo al grado de impacto postulado *a priori*, mientras que la proyección en torno al segundo eje (33,79%) separó los horizontes minerales (AC, CA y C) del horizonte orgánico (Oe). Se pudieron delimitar tres grupos. El grupo 1 está formado por los horizontes del sitio con mínimo impacto (BV) y por el AC del sitio con impacto medio (BE), junto a especies asociadas al horizonte orgánico (*Nothrus anauniensis*, *Ceratophysella* sp., *Phthiracarus* sp. y *Sminthurinus* (?) sp.), otras relacionadas a los horizontes minerales (*M. minus* y *Tenuelamellarea argentinensis*) y especies sin afinidad determinada (*Oppiella nova*, *Tectocephus minor*, *Xenilla* sp. y *Entomobrya* sp2). El grupo 2, que incluye sólo al horizonte Oe del sitio de impacto medio (BE) lo integran las especies *Platynothrus robustior*, *Cultroribula zicsii* y *Cryptopygus thermophilus*, principalmente. El grupo 3, con el horizonte C del sitio con máximo impacto (F) y el horizonte CA del sitio con impacto medio (BE), asociado fuertemente a dos especies de los géneros *Brachychthonius* sp. y *Tullbergia* sp.

Índice de impacto

La clasificación de las especies, según aumentaran o decrecieran frente al impacto, resultó en once positivas, dieciseis negativas y veintiuna no categorizadas (Tablas 2 y 3). Los valores del índice de impacto calculado a partir

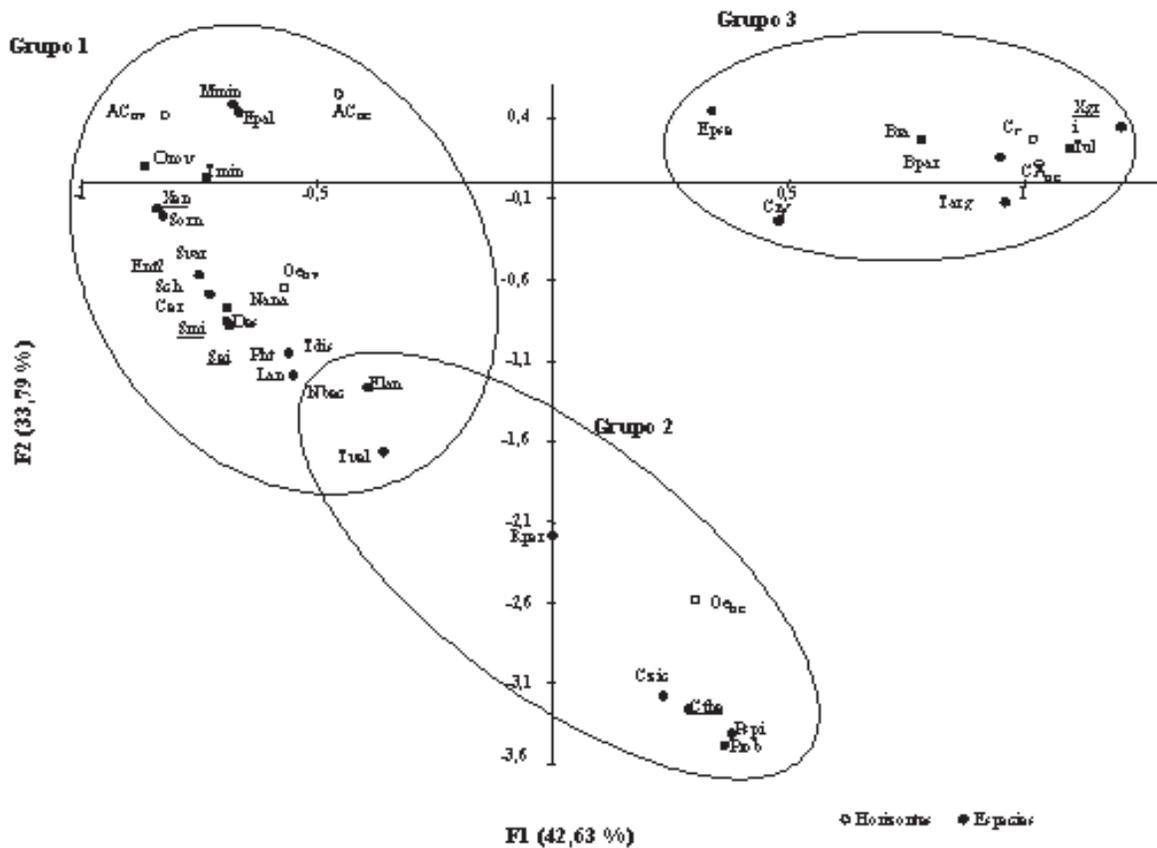
de las especies totales (Fig. 5) separan netamente los mismos grupos de horizontes que los delimitados por el análisis de correspondencia. El grupo 1 tiene un valor de I_{IM} entre 0 y 0,25, el grupo 2 cercano a 4 y el grupo 3 entre 9 y 10.

Los valores del cálculo del I_{IM} con especies presentes en al menos tres horizontes y aquellas presentes en todos, es decir las más abundantes, fueron muy similares a los obtenidos con todas las especies, excepto para el grupo 2 (Oe de la zona de impacto medio), que presentó una variación entre 2 y 6 aproximadamente (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Los estudios previos realizados sobre el efecto del tránsito humano en la mesofauna edáfica se realizaron en suelos con horizontes de mayor desarrollo que el analizado en este caso; y si bien los niveles de identificación de la fauna fueron órdenes (Garay & Nataf, 1982; Garay *et al.*, 1980; Blandin *et al.*, 1982) y especies (Battigelli, 2000; Battigelli *et al.*, 2004; Larsen *et al.*, 2004) de ácaros e insectos, los análisis relativos al impacto fueron aplicados a nivel de familia o superior, lo que dificulta una comparación directa con el presente trabajo. Este trabajo constituye el primer estudio de pisoteo en Entisoles desarrollados sobre dunas.

En la zona de máximo impacto (F), donde la desaparición del horizonte orgánico fue total, el análisis de riqueza, diversidad y paridad específica mostró que las comunidades de ácaros oribátidos y colémbolos son las menos ricas, diversas y heterogéneas de los tres sitios. La zona de impacto medio (BE) presenta, para colémbolos, valores medios en los tres parámetros, mientras que para oribátidos presenta mayor diversidad y paridad que la zona



Referencias: Bpar: *Brachystomella parvula*, Bra: *Brachychthonius* sp., Cer: *Ceratophysella* sp., Cry: *Cryptopygus* sp., Cthe: *Cryptopygus thermophilus*, Czic: *Cultroribula zicsii*, Des: *Desoria* sp., Elan: *Entomobrya lanuginosa*, Ent2: *Entomobrya* sp2, Epal: *Epilohmannia pallida americana*, Epse: *Entomobrya pseudodecora*, Lan: *Lanceoppia* sp., Mmin: *Micropopia minus*, Nana: *Nothrus anauniensis*, Nbec: *Nothrus becki*, Onov: *Opiella nova*, Pht: *Phthiracarus* sp., Prob: *Platynothenus robustior*, Pspi: *Physobates spinipes*, Rper: *Rysotritia peruensis*, Sch: *Scheloribates* sp., Sei: *Seira* sp., Smi: *Sminthurinus* (?) sp., Sorn: *Suctobelbella ornatissima*, Svar: *Suctobelbella* cf. *variabilis*, Targ: *Tenuelamellarea argentinensis*, Tdis: *Totobates discifer*, Tmin: *Tectocepheus minor*, Tul: *Tullbergia* sp., Tvel: *Tectocepheus velatus*, Xen: *Xenilla* sp., Xgr: *Xenilla grisea*

Figura 4. Gráfico del Análisis factorial de correspondencia de los ejes 1 y 2. Los círculos vacíos muestran los horizontos de cada sitio y los llenos las especies de ácaros oribátidos y colémbolos. Los subíndices F, BV y BE representan las zonas de máximo, medio y mínimo impacto, respectivamente.

Figure 4. Factorial Correspondence Analysis plot (axes 1 and 2) for soil horizons and species. Empty circles show site horizon and full circles show oribatid and springtails species. Subindices F, BV y BE signify maximum, medium and minimum impact, respectively.

menos impactada, aunque con una riqueza menor. Esta aparente «mejoría» en los parámetros poblacionales, con respecto a un blanco o control (zona de impacto mínimo= BV) es un rasgo de los primeros estadios posteriores a un impacto, esperándose posteriormente una estabiliza-

ción por debajo del valor del control, tal lo postulado por la hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978 en Townsend & Scarsbrooks, 1997). La corta duración del desarrollo vital de los colémbolos, respecto de los oribátidos, puede ser la causa de que tal comportamiento no

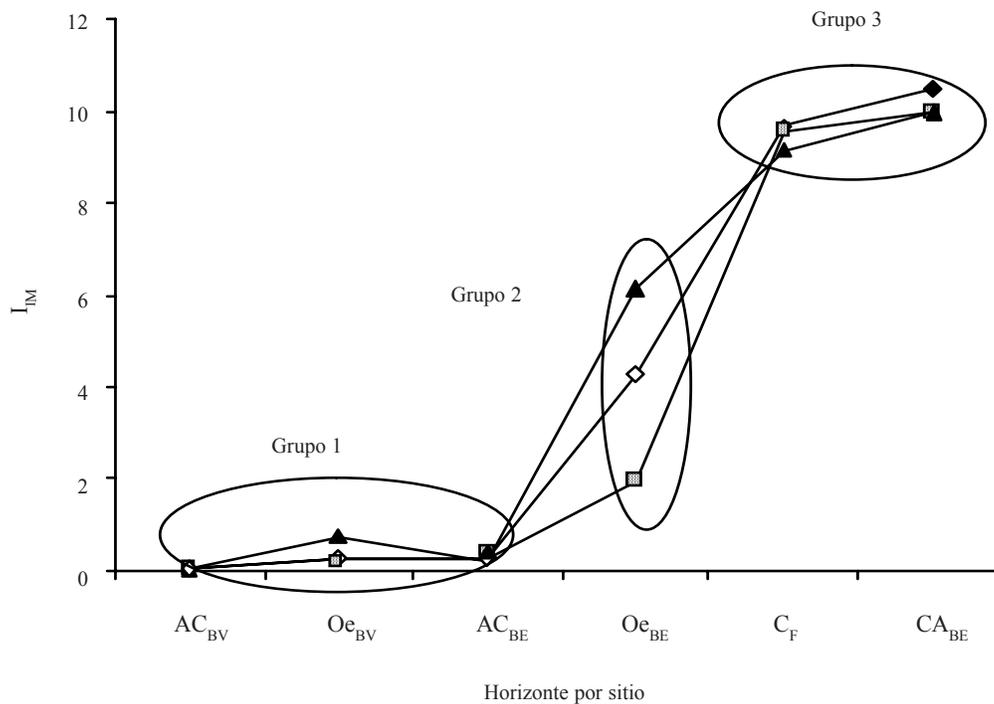


Figura 5. Valores del índice de impacto (I_{IM}), calculado a partir de \diamond todas las especies, \square especies presentes en 3 horizontes o más y \blacktriangle especies presentes en todos los horizontes. Los subíndices F, BV y BE representan las zonas de máximo, medio y mínimo impacto, respectivamente.

Figure 5. Impact index scores (I_{IM}) calculated from \diamond all species, \square species present in 3 or more horizons and \blacktriangle species present in all horizons. Subindices F, BV and BE signify maximum, medium and minimum impact, respectively.

se observe para aquellos. Sin embargo, un testeo de dicha hipótesis requiere un estudio más prolongado. Cabe mencionar que el período en el que se desarrolló el estudio (otoño) está en relación con la época del año en la cual se registran los mayores valores de abundancia y diversidad de las comunidades de colémbolos y oribátidos en suelos de la región (datos no publicados). Este último punto debe tenerse en cuenta a la hora de realizar estudios comparativos.

Análisis de correspondencia

En el análisis factorial de correspondencia se hacen evidentes las relaciones entre la comunidad de microartrópodos y la presión de impacto impuesta en las distintas zonas, considerando los horizontes por separado.

El grupo 1 incluye los horizontes con mínimo impacto donde existe una heterogeneidad tanto espacial como de disponibilidad de recursos alimentarios que permite el establecimiento de una alta diversidad faunística. Además de las características abióticas del medio (humedad, porosidad, pH) las relaciones intra e interespecíficas junto con los hábitos alimentarios determinan la posición de las especies en el perfil del suelo. Así, se distinguen especies asociadas al horizonte orgánico (*N. anauniensis*, *Lanceopopia* sp., *Phthiracarus* sp.), especies intermedias, con una amplitud de nicho ecológico mayor distribuidas tanto en horizontes orgánicos como minerales (*O. nova*, *Scheoloribates* sp., *Ceratophysella* sp., *Xenilla grisea*) y especies asociadas a los horizontes minerales (*M. minus* y *Epilohmannia pallida americana*).

El grupo 2, que contiene al horizonte orgánico de la zona de impacto medio, muestra una identidad bien

marcada, debido a la presencia de especies únicas de este horizonte (*P. robustior*, *Physobates spinipes*, *C. zicsii* y *C. thermophilus*) más unas pocas compartidas con el grupo 1 (*Nothrus becki*, *Tectocephus velatus* y *Entomobrya lanuginosa*). De acuerdo a lo expresado anteriormente, es probable que esta comunidad sea transitoria, hasta que los parámetros de la comunidad de oribátidos se estabilicen en relación al impacto al que están sometidos.

El grupo 3 muestra que los valores de diversidad y paridad del horizonte C de la zona de máximo impacto (F) resultaron similares a los del CA de la zona de impacto medio (BE). Sin embargo, la posición superficial del horizonte C permitió la colonización de especies propias de horizontes superficiales (*Brachystomella parvula*, *X. grisea*, *Cryptopygus* sp. y *T. argentiniensis*) lo que resultó en una riqueza y una abundancia muy altas para lo que cabría esperar en un horizonte mineral.

Especies indicadoras

La dominancia de *Brachychthonius* sp. y *Tullbergia* sp. en los sitios de mayor impacto los señala como especies resistentes a condiciones ambientales desfavorables. Es decir, constituyen especies indicadoras de impacto en horizontes superficiales de la zona de estudio. En un estudio en dunas sin forestación en un área próxima, Bernava Laborde *et al.* (1998), hallaron una especie de *Brachychthonius* en el sitio más cercano a la línea de mareas, mientras otros taxones compartidos con el vivero se hallaron más o menos distribuidos a lo largo del sistema de dunas: *M. minus*, *T. argentiniensis*, *T. velatus*, *Cryptopygus* y *Tullbergia*. Lo observado para *Brachychthonius* concuerda con Aoki (1979) quien considera a la familia Brachychthoniidae como indicadora de impacto antrópico, aunque contrasta con lo expuesto por Garay & Nataf (1982) y Garay *et al.* (1980) que registraron densidades bajas de individuos de la familia Brachychthoniidae en los sitios sujetos a impacto antrópico por pisoteo. Tal contradicción surge de generalizar a nivel de familia lo hallado para especies individuales (Büchs, 2003). Respecto a *Tullbergia* es la primera vez que se lo ha identificado como indicador de impacto por pisoteo.

Las especies *Banksinoma arcuatum*, *Liochthonius* sp., *Pseudopirnodus* sp. y *Trimalacothonrus* (*Tyrponothrus*) *maior*, halladas exclusivamente en la zona de fongones podrían representar especies indicadoras de alto impacto; pero la escasa abundancia hallada no permite considerarlas como tales. Para poder determinar su pertenencia al horizonte C de este sitio se requeriría de un muestreo más prolongado.

Índice de impacto

El índice de impacto elaborado resultó adecuado para separar netamente los horizontes superficiales de las tres zonas estudiadas. Para los niveles mínimo, medio y máximo establecidos *a priori*, los rangos de impacto obtenidos con el índice fueron < 1 , 2-6 y > 9 , respectivamente. Considerando estos valores, se propone para el vivero que:

- Un valor de $I_{IM} < 1$, corresponde a una zona con mínimo impacto,
- un valor de I_{IM} entre 1 y 8 corresponde a una zona de impacto medio, y
- un valor de $I_{IM} > 8$, corresponde a una zona con alto impacto.

Se debe notar que la aplicación del índice de impacto es pertinente sólo para los horizontes superficiales; para los horizontes subsuperficiales existe un efecto de amortiguación que dependerá del desarrollo que alcance el horizonte superficial (Battigelli *et al.*, 2004). Por otra parte, dado que el índice se calcula en base a frecuencias de especies, su valor será mayor en aquellos horizontes más profundos, dadas las características de la distribución vertical de la fauna edáfica (Dindal, 1990). Así, la similitud en el valor del índice entre el horizonte C de la zona de impacto máximo y el CA de la de impacto medio no se debe a que sufran un impacto similar, sino a que el último es un horizonte mineral no superficial con valores de riqueza, abundancia y diversidad menores a los que se desarrollan por encima de él.

El cálculo del índice utilizando distinto número de especies fue robusto para los casos de impactos mínimo ($I_{IM} < 1$) y máximo ($I_{IM} > 9$), y mostró variaciones sólo para el nivel de impacto medio ($I_{IM} = 2-6$). En este nivel, si bien el cálculo que considera todas las especies (a) ($I_{IM} \cong 4$) es el más real, las otras dos estimaciones lo revelan también como un sitio impactado, subestimándose al considerar a las especies presentes en tres horizontes o más (b) ($I_{IM} \cong 2$), y sobreestimándose cuando se consideran sólo las especies más frecuentes (c) ($I_{IM} \cong 6$). Atendiendo a la practicidad de cálculo que requiere un índice, y considerando que la sobreestimación del efecto medido no es un rasgo negativo, ya que sobreexpone el impacto antrópico, se propone, para posteriores evaluaciones del sistema estudiado, obtenerlo a partir de las especies más frecuentes y en los horizontes superficiales. Debido a que el índice fue calculado a partir de un muestreo puntual (otoño de 2006), podría acarrear un sesgo debido a las condiciones

climáticas imperantes en el momento del estudio. Por lo tanto, para una puesta a punto del índice es recomendable una reevaluación periódica del sistema estudiado.

Bioevaluación

La bioevaluación de las tres zonas elegidas sustenta la caracterización de impacto efectuada *a priori* a la vez que cuantifica su magnitud. Los tres rangos obtenidos permitirán, en el caso de evaluar un nuevo sitio del ambiente en estudio, la caracterización inmediata al incluirlo en algunos de los rangos ya establecidos.

Según Blandin (1986), las potencialidades evolutivas de un ecosistema dependen de su estabilidad al momento del análisis. A su vez, ésta puede inferirse a partir de mediciones empíricas de la diversidad y la especialización de los organismos que lo conforman. Si bien la medición de diversidad es relativamente sencilla, la especialización es un concepto muy amplio, estrechamente relacionado con el de nicho ecológico y su estudio implica análisis de dietas, ocupación de microhábitats y otras dimensiones ecológicas que no fueron tratadas en este estudio. Una estimación práctica de la especialización surge al asimilarla al concepto de «rareza» (proporción de especies con escasa abundancia en un ambiente), ya que la presencia de muchas especies raras en un sistema estaría dada por una alta disponibilidad de nichos ecológicos. Por lo tanto, de acuerdo a los valores de diversidad y al número de especies raras presentes en las zonas de impacto medio (BE) y máximo (F), se considera que la primera cuenta con más vías evolutivas posibles frente a eventuales modificaciones del ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren agradecer a la Lic. R Marinelli por su aporte sobre la situación turística del Vivero "Florentino Ameghino", así como a dos evaluadores anónimos que aportaron valiosas sugerencias. Este trabajo fue realizado en el marco del proyecto EXA 292/04 de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.

BIBLIOGRAFÍA

André-Abellán, M; J Benayas del Álamo; T Landete-Castillejos; FR López-Serrano; FA García-Morote & F del Cerro-Barja. 2005. Impacts of visitors on soil and vegetation of the recreational area «Nacimiento del Río Mundo» (Castilla-La Mancha, Spain). *Environ. Monit. Ass.* 101: 55-67.

- Aoki, J. 1979. Difference in sensitivities of Oribatid families to environment change by human impacts. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 16: 415-422.
- Balogh, J & P Balogh. 1988. Oribatid mites of the Neotropical Region I. Elsevier, Amsterdam, 335 pp.
- Balogh, J & P Balogh. 1990. Oribatid mites of the Neotropical Region II. Elsevier, Amsterdam, 332 pp.
- Balogh, J & P Balogh. 1992a. The oribatid mites genera of the world. Volume I. The Hungarian National Museum Press, Budapest, 236 pp.
- Balogh, J & P Balogh. 1992b. The oribatid mites genera of the world. Volume II. The Hungarian National Museum Press, Budapest, 375 pp.
- Battigelli, JR. 2000. Impact of soil compaction and organic matter removal on soil fauna in the Sub-Boreal Spruce zone of central British Columbia. Tesis doctoral, University of Alberta, Canada.
- Battigelli, J; R Spencer; DW Langor & SM Berch. 2004. Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *Can. J. For. Res.* 34(5): 1136-1149.
- Behan-Pelletier, VM. 1999. Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 411-423.
- Bernava Laborde, V; ML Osterrieth & PA Martínez. 1998. Estudio de la mesofauna dunicola y de algunas variables bióticas y abióticas que condicionan su establecimiento. *Neotrópica* 44(111-112): 3-11.
- Bernava Laborde, V; NA Fredes; PA Martínez; C Christiansen & ML Osterrieth. 2006. Distribución y diversidad de ácaros oribátidos en un bosque de *Pinus* sp. en dunas costeras. Resúmenes XX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Salta, p. 606.
- Blandin, P. 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. d'Écol.* 17: 215-307.
- Blandin, P; I Garay & S Molfetas. 1982. L'impact du piétinement en forêt. *La forêt privée* 146: 23-33.
- Blandin, P; I Garay; S Molfetas & JJ Geoffroy. 1981. L'impact de la fréquentation humaine sur la faune du sol dans les forêts périurbaines. Recherche d'indicateurs écologiques. Rapport Contrat N° 77136, Ministère de l'Environnement:94 p.
- Buchs, W. 2003. Biotic indicators for biodiversity and sustainable agriculture-introduction and background. *Agric. Ecosyst. Environ.* 98: 1-16.
- Cassagne, N; T Gauquelin; MC Bal-Serin & C Gers. 2006. Endemic Collembola, privileged bioindicators of forest management. *Pedobiologia* 50: 127-134.
- Chauvat, M. 2004. Soil biota during forest rotation: successional changes and implication for ecosystem performance. Tesis doctoral, Justus-Liebig-Universität, Giessen, Alemania.
- Cole, DN & PB Landres. 1995. Indirect effects of recreation on wildlife. 83-202. In: RL Knight & KJ Gutzwiller (eds.). Wildlife and Recreationists-Coexistence Trough Management and Research. Island Press, Washington, DC.
- Christiansen, K & P Bellinger. 1980. The Collembola of North America North of the Rio Grande. Grinnell College, Iowa: 1322 pp.

- Del Río, JL; JL Cionchi; C Drago; D Viola; MJ Bó; A López de Armentia, *et al.* 2003. Etapas preliminares de una planificación territorial de las cuencas de los arroyos Las Brusquitas, El Durazno y La Totorá, Partido de General Alvarado, Provincia de Buenos Aires. Actas II Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Tucumán, 477-489.
- Dindal, DL. 1990. Soil biology guide. Wiley Interscience, New York, 1337 pp.
- Fitzpatrick, EA. 1987. Suelos. Su formación, clasificación y distribución. Tercera edición. Compañía editorial continental, S.A. de C.V., México:181.
- Garay, I & L Nataf. 1982. Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forest. 201-207. *In*: R Bornkamm; JA Lee & M. RD Seaward (*eds.*). Urban Ecology. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Garay, I; G Cancela da Fonseca & P Blandin. 1980. The effect of trampling on the fauna of a forest floor. I. Microarthropods. Proc. 7 Intern. Coll. Soil Zool., Syracuse, U.S.A., 1979: 200-212.
- Janssens, F. 2006. <http://www.collembola.org/key/entomobr.htm>.
- Kasanskaia, NS. 1977. Les forêts récréatives autour de Moscou. *Rev. For. Fr.* 30: 229-137.
- Larsen, T; P Schjønning & J Axelsen. 2004. The impact of soil compaction on euedaphic Collembola. *Appl. Soil Ecol.* 26: 273-281.
- Maraun, M; JA Salamon; K Schneider; M Schaefer & S Scheu. 2003. Oribatid mite and collembolan diversity, density and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biol. Biochem.* 35: 1387-1394.
- Martínez, PA; C Fernández; A Casasola; V Bernava Laborde & M Osterrieth. 1997. Pérdida de diversidad de mesofauna en agroecosistemas del sudeste de Buenos Aires, Argentina. Resúmenes IV Congreso de la SCCS y Reunión Internacional de la Rhizosfera (Matanzas, Cuba), p. 73.
- Mcintyre, NE. 2000. Ecology of urban arthropods: a Review and a call to action. *Ecology and Population Biology* 93(4): 825-835.
- Moreno, CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T. Manuales y tesis SEA, vol. 1, Zaragoza, 84 pp.
- Pankhurst, CE; BG Hawke; HJ Macdonald; CA Kirby; JC Buckerfield; *et al.* 1995. Evaluation of soil biological properties as potencial bioindicator of soil health. *Aus. J. Exp. Agric.* 35: 1015-1028.
- Petersen, H. 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46: 246-260.
- Pietola, L; R Horn & M Yli-Halla. 2005. Effects of trampling by cattle on the hydraulic and mechanical properties of soil. *Soil Till. Res.* 82: 99-108.
- R Development Core Team (2007). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- SAGyP-INTA. 1989. Mapa de Suelos de la Provincia de Buenos Aires. Proyecto PNUD ARG 85/011. *En*: <http://www.bapro.com.ar/citab/estadisticas/02%20MEDIO%20GEOGRAFICO/0202%20SUELOS.pdf>.
- Scampini, EM; ML Osterrieth & PA Martínez. 2000. Estudio de las propiedades físico-químicas y mesofauna en una bordura del cordón hortícola de Laguna de los Padres, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotropica* 46: 3-10.
- Seastedt, T. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization proceses. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25-46.
- Soil Survey Staff. 1996. Keys to Soil Taxonomy. Seventh edition. United States Department of Agriculture, Washington D.C.
- Townsend, CR & MR Sacarbrooks. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in stream. *Limnol. Oceanogr.* 42(5): 938-949.