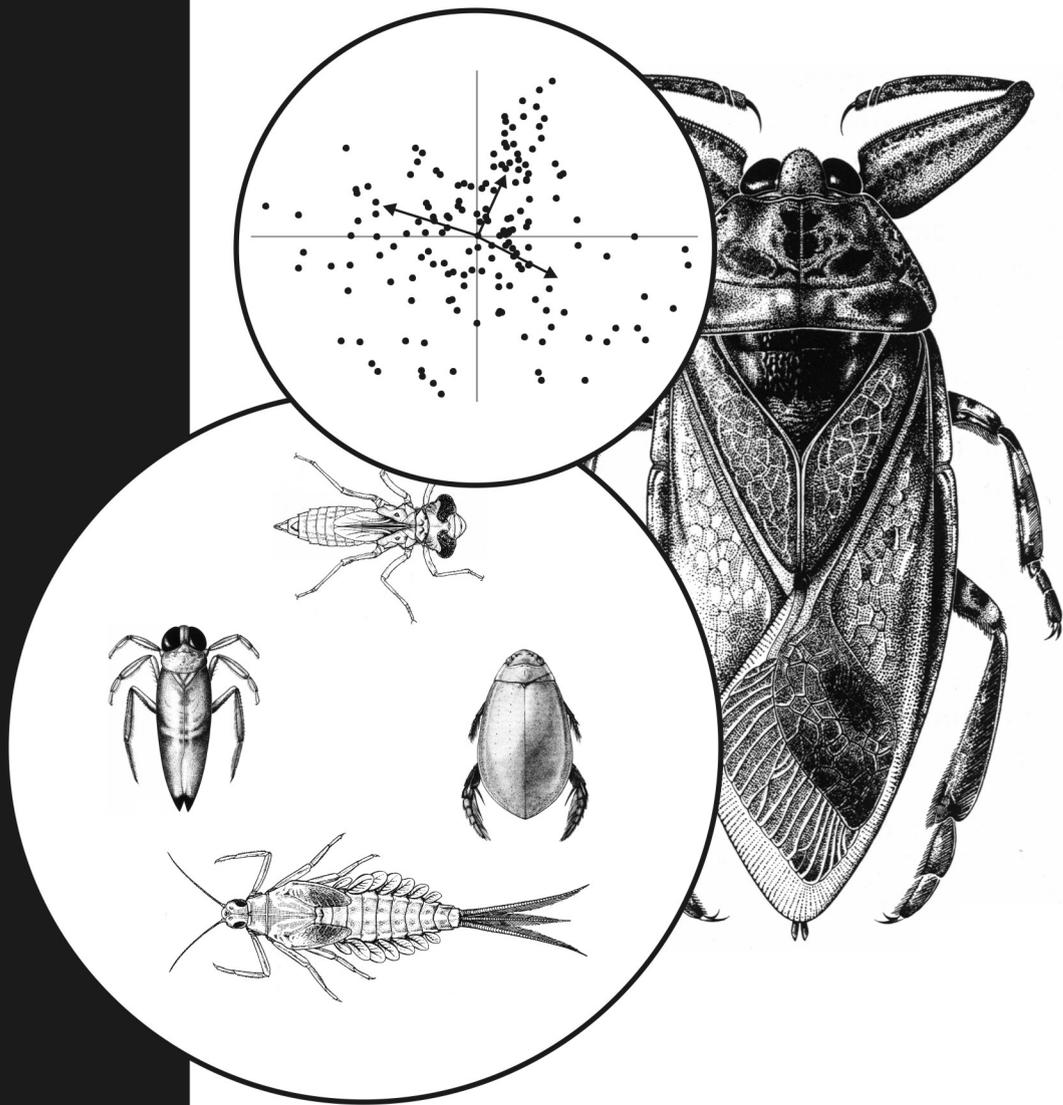


Universidad de Buenos Aires
Facultad de Cs. Exactas y Naturales

DINÁMICA DE COLONIZACIÓN EN COMUNIDADES DE INSECTOS ACUÁTICOS DE AMBIENTES TEMPORARIOS EN LA CIUDAD DE BUENOS AIRES

María Soledad Fontanarrosa



*Tesis presentada para optar
al título de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires
en el área Ciencias Biológicas.
Buenos Aires, marzo 2006.*

Directores de tesis:
Axel Oscar Bachmann y Marta Beatriz Collantes

Lugar de trabajo:
Laboratorio de Entomología, Departamento de Biodiversidad
y Biología Experimental

Dinámica de colonización en comunidades de insectos acuáticos
de ambientes temporarios en la Ciudad de Buenos Aires.

Contenido

Resumen	1
Abstract	2
Capítulo 1. <i>Introducción</i>	3
1.1 Definición y caracterización del hábitat de estudio.	3
1.2 La comunidad que habita los charcos temporarios.	4
1.3 Dinámica de colonización de insectos acuáticos.	5
1.4 ¿Por qué estudiar procesos ecológicos en charcos temporarios?	7
1.5 Los insectos en un ambiente urbano.	8
1.6 Objetivos e hipótesis	10
Capítulo 2. <i>Materiales y métodos</i>	12
2.1 Área de estudio	12
2.2 Metodología de campo	17
2.3 Metodología de laboratorio	19
2.3 Análisis de datos	20
Capítulo 3. <i>Resultados</i>	23
<i>“Los charcos temporarios y la comunidad de insectos que los habita”</i>	
3.1 Materiales y métodos	24
3.2 Resultados	24
3.3 Discusión	35
Capítulo 4. <i>Resultados</i>	40
<i>“Variaciones estacionales en la composición y estructura de la comunidad de insectos que habita los charcos temporarios”</i>	
4.1 Materiales y métodos	41
4.2 Resultados	42
4.3 Discusión	58

Capítulo 5.	<i>Resultados</i>	69
	<i>“Dinámica de colonización de charcos temporarios”</i>	
5.1	Materiales y métodos	70
5.2	Resultados	71
5.3	Discusión	99
Capítulo 6.	<i>Resultados</i>	105
	<i>“Los ambientes acuáticos permanentes como posibles refugios o fuentes de insectos”</i>	
6.1	Materiales y métodos	106
6.2	Resultados	107
6.3	Discusión	117
Capítulo 7.	<i>Discusión y conclusiones generales.</i>	121
7.1	Las características de los charcos temporarios en un ambiente urbano.	121
7.2	La comunidad de insectos acuáticos de charcos temporarios urbanos.	124
7.3	Las especies características en las distintas fases de colonización.	127
7.4	¿Cómo se relacionan las comunidades de insectos de ambientes acuáticos temporarios y permanentes próximos?	128
7.5	¿Por qué los charcos temporarios pueden albergar una comunidad de insectos de gran riqueza?	130
7.6	Conclusiones generales.	131
	Agradecimientos.	132
	Anexo.	133
	Bibliografía.	136

Dinámica de colonización en comunidades de insectos acuáticos
de ambientes temporarios en la Ciudad de Buenos Aires.

Resumen

Los charcos temporarios son ambientes que imponen rigurosas condiciones a los organismos que viven en ellos. La biota que habita estos ambientes debe desarrollar mecanismos que le permitan restablecer las poblaciones cuando el hábitat vuelva a estar disponible. El objetivo central de la presente tesis fue estudiar la comunidad de insectos que habita en charcos temporarios urbanos de la zona templada de la Argentina, analizando su estructura, composición, estacionalidad y dinámica de colonización. Se evaluó también si los cuerpos de agua permanentes próximos al sitio de estudio pueden actuar como refugio y/o fuente de insectos de los charcos temporarios.

Entre julio de 2001 y diciembre del 2002 se realizaron los muestreos en cuatro ambientes acuáticos temporarios situados en un parque de la ciudad de Buenos Aires. Se estableció una frecuencia de muestreo de 3 días por semana desde la formación del cuerpo de agua hasta el momento en que se haya secado por completo. Además, se seleccionaron cinco lagunas permanentes que fueron muestreadas mensualmente a lo largo de un año.

Durante los 13 ciclos de inundación estudiados, se colectaron en total 82543 individuos pertenecientes a 87 morfoespecies. La fauna de insectos presente en estos charcos urbanos fue particularmente rica y diversa, con mayor riqueza que la de los cuerpos de agua permanentes estudiados. Los individuos registrados en forma abundante y muy frecuente que caracterizaron la comunidad de estos charcos fueron las larvas de tres subfamilias de chironómidos, *Ochlerotatus albifasciatus*, *Culex* spp., múscidos, Bidessini, *Tropisternus* sp., *Rhantus* sp., *Berosus* sp., *Belostoma* sp., *Callibaetis* sp. y Zygoptera, adultos de *Liodessus* sp., y larvas y adultos de *Sigara platensis*. En todos los ambientes estudiados se observó una clara secuencia en el registro de las especies a lo largo del tiempo. Se identificaron tres fases en los ciclos de colonización (fase inicial, intermedia y final) relacionadas principalmente con el tiempo de permanencia del cuerpo de agua. Se identificaron especies características de cada fase de inundación, las cuales estuvieron relacionadas principalmente con sus características bionómicas. El tiempo de duración del hidropériodo fue el factor principal en la determinación de la composición faunística y la estructura de la comunidad de los ambientes acuáticos temporarios. Esta variable se correlacionó positiva y significativamente con la riqueza y la diversidad de la comunidad en todos los charcos estudiados.

Palabras claves: insectos acuáticos, charcos temporarios, dinámica de colonización, ambientes urbanos, comunidad de insectos, Argentina.

Colonization dynamics of aquatic insect communities
from temporary environments in Buenos Aires City.

Abstract

Temporary pools are environments that impose rigorous conditions to their inhabiting fauna. This particular biota must develop mechanisms that allow a rapid restoration of its populations when the habitat becomes available again. This thesis was mainly aimed at studying the insect community of urban temporary pools from temperate Argentina, considering its structure, composition, seasonality, and colonization dynamics. The role of permanent water bodies as a refuge or source of insects to recolonize temporary pools was also evaluated.

Samples were taken between July 2001 and December 2002 in four temporary aquatic environments located in a park of Buenos Aires City. The sampling frequency was three days per week, starting from the formation of the water body until it was completely dry. Additionally, five permanent ponds were selected and surveyed on a monthly basis throughout a year.

Thirteen flood cycles were studied, and a total of 82543 individuals of 87 morphospecies were collected. The insect fauna found in these urban pools was particularly rich and diverse, and presented a greater richness than that of permanent ponds. The most abundant and frequently recorded individuals characterizing the insect community of these pools were the larvae of three subfamilies of Chironomidae, *Ochlerotatus albifasciatus*, *Culex* spp., muscids, Bidessini, *Tropisternus* sp., *Rhantus* sp., *Berosus* sp., *Belostoma* sp., *Callibaetis* sp., and Zygoptera, as well as *Liodessus* sp. adults and *Sigara platensis* larvae and adults. In all of the studied pools was observed a clear temporal sequence in the records of the species. The three phases of the colonization cycles identified (initial, intermediate and final) were mainly related to the duration of the water body. Species characteristic of each flooding phase were identified, which were mainly related to their bionomic characteristics. The hydroperiod length was the main factor responsible for the faunal composition and the community structure of these temporary pools. This variable was positively and significantly correlated to the richness and diversity of the community in all of the studied pools.

Key words: aquatic insects, temporary pools, colonization dynamics, urban environments, insect community, Argentina.

Introducción

Definición y caracterización del hábitat de estudio.

Un ambiente acuático temporario puede ser definido como aquel en el cual el hábitat cambia desde disponible hasta no disponible para los organismos acuáticos, con una duración y/o frecuencia suficiente como para afectar sustancialmente la biota en su conjunto (Schwartz y Jenkins 2000). En esta definición “disponibilidad” tiene dos aspectos, el primero se refiere a la presencia de agua líquida y no considera su calidad, y el segundo es el componente temporal. La definición de “charcos temporarios” en particular, según Blaustein y Schwartz (2001) incluye cualquier hábitat que retenga agua en forma intermitente y que, una vez inundado, lo haga durante el tiempo suficiente para que algunas especies puedan completar la fase acuática de sus ciclos de vida. Definiciones más simples han sido propuestas, identificando los ambientes acuáticos temporarios esencialmente como cuerpos de agua que experimentan recurrentemente períodos de sequía de variada duración (Williams 1987). Sin embargo esta última no contempla el efecto sobre la comunidad que los habita.

En general los ambientes acuáticos temporarios exhiben una amplitud muy grande de los parámetros físicos y químicos, superior a lo observado en la mayoría de los ambientes acuáticos permanentes. El intervalo de tiempo que permanece el agua se denomina hidroperíodo, y las variaciones en este parámetro son críticas para los organismos y comprende una intensa selección natural para aquellos que desarrollan una serie de adaptaciones que les permiten hacerle frente (Schwartz y Jenkins 2000). La temperatura es una variable muy importante, no solo en los aspectos estacionales, sino que como estos ambientes suelen ser poco profundos, la temperatura del agua puede variar marcadamente a lo largo del día, incluso en pocas horas (Williams 1987, Williams y Feltmate 1992). La turbiedad del agua también es importante en este aspecto, las aguas que son altamente turbias se calientan mucho cerca de la superficie, mientras que las aguas claras pueden absorber mucho calor en el fondo teniendo una temperatura más uniforme (Williams 1987). El efecto del viento en los charcos temporarios que son poco profundos (<25 cm de profundidad), suele producir una mezcla total del agua y una

condición de homotermia a lo largo del día. Sin embargo sin viento, o en un ambiente reparado, pueden registrarse diferencias significativas en la temperatura entre la superficie y el fondo del charco (Hartland-Rose 1966).

Las características químicas del agua también fluctúan marcadamente. La gran cantidad de materia orgánica depositada, combinada con las altas temperaturas y extensos parches de algas respirando, pueden producir una rápida disminución de los niveles de oxígeno disuelto. Adicionalmente, el volumen de agua se va reduciendo por evaporación, y la disminución o retracción de la superficie de agua libre produce una concentración de iones en el agua. En los charcos con gran biomasa algal, la remoción del dióxido de carbono disuelto a través de la fotosíntesis puede resultar en un ascenso significativo del pH (Williams y Feltmate 1992). Todas estas características (hidroperíodo, temperatura, pH, etc.) afectan de manera específica la bionomía de los insectos que habitan en estos ambientes. Por ejemplo, McLachlan (1983), trabajando con una población de chironomidos en charcos temporarios naturales y en el laboratorio, demostró que el aumento de la densidad de las larvas como producto de la disminución de la superficie del charco a medida que este se va secando, produce una emergencia temprana de adultos, siendo estos de mayor tamaño. Respecto de la temperatura, teniendo en cuenta que todos los invertebrados son poiquiloterms y que la tasa metabólica está generalmente correlacionada con la temperatura, a medida que esta asciende también lo hace la tasa metabólica. Los invertebrados que habitan aguas temporarias pueden crecer rápidamente durante la fase en que las aguas poseen temperatura más alta (si el crecimiento no se ve limitado por otros factores, como ser la disponibilidad de alimento o bajos niveles de oxígeno); sin embargo, el metabolismo y la tasa de crecimiento pueden descender a medida que se acercan a las temperaturas letales (tanto máximas como mínimas). Diferentes especies poseen diferentes intervalos de temperaturas en los cuales su crecimiento es máximo (Williams 1987). Otra variable que puede influir en los organismos es el pH, dado que puede afectar el transporte de materiales a través de las membranas del animal (Williams 1987).

La comunidad que habita los charcos temporarios.

La relación entre las características del hábitat y la riqueza específica es uno de los principales temas estudiados en ecología. Sin embargo, para entender el funcionamiento de un ecosistema, necesitamos saber no sólo cuántas, sino también que tipo de especies están presentes (Spencer *et al.* 1999).

Los charcos temporarios son ambientes que imponen rigurosas condiciones a los organismos que viven en ellos (Hartland-Rose 1966, Wiggins *et al.* 1980). Estas características

extremas demandan que la fauna que los habita desarrolle una o más tácticas si han de explotar exitosamente la riqueza de recursos, la disminución de la competencia y/o la libertad de predadores vertebrados que estos hábitats frecuentemente proveen (Williams 1997, Williams 1998). La biota que habita estos ambientes debe desarrollar mecanismos que le permitan restablecer las poblaciones cuando el hábitat vuelva a estar disponible (Schwartz y Jenkins 2000). Estas especies invariablemente muestran características especiales tanto en su fisiología como en sus ciclos de vida, lo que las hace exitosas en sus hábitats, y les otorga los medios para la colonización de estos ambientes (Williams y Feltmate 1992). Como regla general, la fauna que habita los charcos temporarios debe poder pasar el período de sequía permaneciendo en el lugar, mediante estructuras de resistencia, o migrar a otros ambientes hasta que las condiciones vuelvan a ser favorables (Wiggins *et al.* 1980, Schwartz y Jenkins 2000). Wiggins *et al.* (1980) proponen que las especies “exitosas” deben ser capaces no solo de tolerar o resistir el período de sequía, sino también de detectar que el hidroperíodo dure lo suficiente para el desarrollo de su progenie, así como poder “predecir” que un charco con las propiedades adecuadas se vaya a formar en un sitio en particular.

Los procesos que regulan la estructura de la comunidad están estrechamente relacionados con los disturbios y el curso de los acontecimientos que le siguen (Connell y Slatyer 1977). Modelos teóricos y estudios de campo han sugerido que la duración del hábitat - o inversamente, la frecuencia de los disturbios - pueden mediar cambios de relativa importancia en los procesos bióticos y abióticos, que determinan la distribución y abundancia de las especies en un amplio espectro de comunidades (Schneider y Frost 1996), incluyendo entre otros a los de charcos temporarios (Wiggins *et al.* 1980, Wilbur 1987). A medida que el período de tiempo entre los disturbios aumenta, las interacciones entre las especies pueden aumentar en importancia diversificando la comunidad (Schneider y Frost 1996). Se ha mostrado que la duración del hidroperíodo es importante en la determinación de la estructura de la comunidad en ambientes acuáticos temporarios (Wellborn *et al.* 1996, Spencer *et al.* 1999).

Dinámica de colonización de insectos acuáticos.

Los charcos son hábitats aislados rodeados por terreno inhóspito, a través del cual la fauna debe dispersarse (Jeffries 1994). Los ambientes que se secan y llenan repetidamente pueden ser reocupados por colonizadores o por reactivación de estadios de resistencia, y frecuentemente el mecanismo de repoblamiento es difícil de determinar (Sheldon 1984). En ausencia de agua los organismos deben dispersarse a otros ambientes (formando metapoblaciones espaciales) o permanecer inactivos hasta que las condiciones se lo permitan

nuevamente (formando metapoblaciones temporales) (Schwartz y Jenkins 2000). Los estudios de metapoblaciones típicamente consideran que el ambiente consiste en parches discretos o hábitats favorables rodeados por hábitats uniformemente desfavorables (Hanski 1999). También se considera que las poblaciones están espacialmente estructuradas en subpoblaciones, y la migración entre ellas tiene algún efecto sobre la dinámica local, incluyendo la posibilidad del restablecimiento de la población luego de una extinción (Hanski y Gilpin 1997).

La colonización puede ser vista como la secuencia de sucesos que llevan al establecimiento de individuos, poblaciones, especies, o taxones de nivel superior en un lugar en el cual ellos estaban ausentes, aunque sea temporariamente (Sheldon 1984). La colonización activa por vuelo está restringida en gran medida a aquellos insectos que poseen un gran poder de vuelo, particularmente los coleópteros y hemípteros, pero también los odonatos y dípteros (Sheldon 1984). Los vuelos de dispersión se encuentran frecuentemente sincronizados dentro de una misma especie y suelen ser dependientes de la temperatura (dentro de los valores que constituyen umbrales para sus actividades) (Pophan 1962, Williams 1987), la intensidad lumínica (Popham 1952), y la intensidad del viento (Sheldon 1984).

Parte de la fauna que habita los charcos temporarios proviene de la colonización aérea (McLachlan y Cantrell 1980). Los adultos de coleópteros y hemípteros acuáticos que viven largo tiempo suelen dispersarse amplia y persistentemente, reproduciéndose o no, por algún período de tiempo en el ambiente que colonizan (Sheldon 1984). Si estos ambientes son charcos temporarios, migran hacia cuerpos de agua permanentes próximos cuando los charcos se secan (Williams 1987). Dentro de estos dos órdenes la movilidad varía mucho, incluso dentro de familias o entre ellas. Los hidrófilidos y corixidos son los más móviles dentro de sus órdenes, y los naucóridos serían los menos móviles (Fernando y Galbraith 1973).

Otra parte de la comunidad que habita estos ambientes temporarios proviene de estructuras de resistencia que permanecen en el suelo después de que estos ambientes se secan; por ejemplo, huevos que fueron colocados directamente en el suelo previa formación del cuerpo del agua (ver Wiggins *et al.* 1980). ¿Cómo “saben” las hembras que el fondo seco en el cual oviponen va luego a convertirse en un ambiente acuático favorable para contener las larvas acuáticas? Posiblemente las hembras que colonizan son atraídas por alguna característica del sustrato, como por ejemplo, las hembras grávidas de mosquito son atraídas por un gradiente de humedad que emana del suelo húmedo, o por el olor de la vegetación arraigada (Williams 1987).

Wiggins *et al.* (1980) utilizaron el modo en que los individuos toleran o evaden el período de sequía, y la forma de reclutamiento de la comunidad de charcos, como criterio para reconocer cuatro grupos de animales que habitan los cuerpos de agua temporarios. El grupo 1 incluye los animales que permanecen en los charcos y soportan la sequía mediante estados de resistencia, o enterrándose en el fondo del charco. El grupo 2 incluye los individuos capaces de

dispersarse activamente hacia otros ambientes, que oviponen en el agua y permanecen inactivos durante el período de sequía. El grupo 3 es similar al 2, pero estos no necesitan de la presencia de agua para oviponer. Finalmente, los integrantes del grupo 4 son capaces de dispersarse activamente y pasan el período adverso en ambientes acuáticos permanentes.

¿Por qué estudiar procesos ecológicos en charcos temporarios?

En un reciente trabajo (Blaustein y Schwartz, 2001) se exponen claramente cuatro razones por las cuales se pueden estimular los estudios ecológicos en charcos temporarios: (1) un ambiente efímero es un problema común para los organismos que habitan una gran variedad de ambientes, más allá de los charcos temporarios, (2) los charcos temporarios proveen un sistema manejable para responder preguntas básicas en ecología, (3) los charcos temporarios son ambientes donde se desarrollan muchas especies de importancia sanitaria, y (4) los charcos temporarios albergan una comunidad única que necesita ser protegida y conservada.

Comprender como influye la temporalidad en la bionomía de los organismos, las dinámicas poblacionales, y la organización de la comunidad en los charcos temporarios, no está necesariamente limitado a comprender la ecología de los procesos en estos ambientes únicamente (Williams 1997, Blaustein y Schwartz 2001). Existen diversos y abundantes tipos de hábitats efímeros como por ejemplo los hongos, estiércol, frutos, cadáveres, plantas y muchos otros, que pueden ser colonizados por miembros de numerosos grupos taxonómicos. Es esperable que exista una convergencia en la respuesta de las especies a la efimerabilidad o a la impredecibilidad temporal de los ambientes.

Los ambientes acuáticos temporarios han sido, y seguirán siendo, excelentes laboratorios naturales para probar conceptos de adaptación (por ejemplo diapausa) y procesos que regulan la composición de la comunidad (Schwartz y Jenkins 2000). Así como también, los charcos temporarios son excelentes para el estudio de cadenas alimentarias, porque poseen comunidades discretas que pueden ser imitadas en recipientes artificiales, aproximándose al realismo de los ambientes naturales (Wilbur 1997). Estos ambientes también han sido utilizados para aplicar los conceptos de la teoría de biogeografía de islas de McArthur y Wilson (Faeth y Kane 1978, March y Bass 1995).

Los ambientes acuáticos temporarios son importantes hábitats para agentes etiológicos y vectores de enfermedades (Styczynska-Jurewicz 1966, Williams 1987, Blaustein y Schwartz 2001). Existen numerosos ejemplos; a continuación solo se mencionan algunos aunque muchos de estos vectores o enfermedades no se encuentren en nuestra región. Estos ambientes son lugares donde se desarrollan un gran número de caracoles, que son vectores de trematodes del

género *Schistosoma* sp., o de *Fasciola hepatica* y otros Fascioloidea. Los copépodos cyclopoideos de charcos temporarios sirven como vector y reservorio de la dracunculosis o enfermedad del gusano de Guinea (OMS 2004). Muchas especies de mosquitos que se desarrollan en estos ambientes transmiten enfermedades como ser malaria, elefantiasis, encefalitis, y fiebre del Nilo del oeste (Lane y Crosskey 1995, Forattini 2002).

Debido a que los estudios en ambientes acuáticos temporarios se han desarrollado mucho menos que los estudios en ambientes permanentes, las descripciones básicas de las aguas temporarias (por ejemplo, química del agua, hidrología, composición específica, etc.) continúan siendo vitales (Schwartz y Jenkins 2000).

Las aguas temporarias en general, y particularmente los charcos temporarios, son extremadamente importantes desde un punto de vista científico, debido a que están poblados por una amplia variedad de especies con interesantes, si no únicas, propiedades fisiológicas y comportamentales (Williams 1987). Muchos taxones que viven en estos ambientes permanecen sin ser identificados ni descritos (King *et al.* 1996). Se necesitan numerosos trabajos para documentar la biodiversidad en los charcos temporarios y para entender mejor la ecología de las especies que los habitan con el fin de comprender mejor en que medida deben ser protegidas (Blaustein y Schwartz 2001).

Los insectos en un ambiente urbano.

Las ciudades son paisajes altamente fragmentados donde los parques, los jardines, y los cementerios proveen refugio a los insectos (Samways 1995). La urbanización en general se encuentra asociada con una disminución de la vegetación y un incremento de la densidad humana, de estructuras y de contaminación (McIntyre 2000). Muchos insectos y otros artrópodos colonizan y se reproducen en ambientes perturbados o hechos por el hombre, siendo esto particularmente aparente en áreas urbanas (Frankie y Ehler 1978). Los artrópodos en general son abundantes en ambientes urbanos y sorprendentemente poco se conoce acerca de cómo estos animales responden a la urbanización (McIntyre 2000), si bien la urbanización se identificó como una de las causas principales en la disminución de la diversidad y abundancia de los artrópodos (Pyle *et al.* 1981). Si bien la comunidad de artrópodos en un ambiente urbano tiende a ser más diversa que las comunidades de ambientes no urbanizados (Frankie y Ehler 1978, McIntyre 2000), no todas las porciones de la ciudad son igualmente diversas debido a diferencias en las distancias desde la fuente de artrópodos colonizadores, los distintos usos de la tierra, la antigüedad y diversas etapas del desarrollo (McIntyre 2000).

Existen pocos trabajos en relación con especies en el marco urbano, estos principalmente enfocados a vectores de enfermedades, y estos estudios se concentran principalmente en especies en particular, más que en el conjunto de artrópodos (McIntyre *et al.* 2001). Examinar la estructura de la comunidad de artrópodos como un todo tal vez permita comprender mejor el fenómeno de la urbanización (Pyle *et al.* 1981). Es esperable que el alcance y la magnitud del desarrollo urbano crezca; consecuentemente el conocimiento acerca del funcionamiento de los ecosistemas urbanos puede ser de utilidad en el desarrollo de futuros planeamientos urbanos de forma tal de minimizar el impacto ambiental (McIntyre *et al.* 2001).

En las investigaciones entomológicas, la falta de atención hacia los ambientes urbanos refleja un patrón general de falta de atención hacia estos ambientes en las ciencias naturales en general (McIntyre 2000). Existen trabajos recientes aplicados a especies vectoras de enfermedades (Carlson *et al.* 2004), que incluyen a sus predadores naturales y el resto de la comunidad en ambientes urbanos, intentando aplicar estos conocimientos al planeamiento urbano.

McIntyre (2000) expone cinco claras razones por las cuales los artrópodos pueden ser elegidos para estudiar el efecto de la urbanización: (1) es un grupo diverso y pueden servir como indicadores del estado de la diversidad biológica en una área, (2) poseen ciclos de desarrollo relativamente cortos que les permitirían responder rápidamente a los cambios antropogénicos del suelo y la vegetación, (3) son bastante fáciles de muestrear (y la mayoría del público en general no pone ninguna objeción en que se los muestree, contrariamente a los vertebrados), (4) representan un amplio espectro en los niveles tróficos, y (5) pueden ser componentes importantes, social, agronómica y económicamente, de los hábitats alterados por el hombre.

Los charcos temporarios aquí estudiados pertenecen a un grupo muy particular de ambiente temporario. Estos se forman dentro de un ambiente urbano en los espacios destinados a recreación y esparcimiento, generando molestias en la utilización de estos parques, y actuando como criaderos de mosquitos en muchas ocasiones. Se ha mencionado que en los últimos tiempos, la eliminación o degradación de los ambientes lénticos temporarios ocurre en una tasa alarmante (por ejemplo Williams 1997, Biggs *et al.* 2000). La eliminación de estos ambientes por la actividad humana tiende a reducir la prevalencia de algunas enfermedades; sin embargo esta acción también puede estar ligada a la reducción de poblaciones a nivel local, y a veces a la eliminación global de otras especies no involucradas en la transmisión de enfermedad alguna (Blaustein y Schwartz 2001). El desafío para los ecólogos que estudian charcos temporarios debe ser poder aplicar teorías ecológicas para manipular estos hábitats (físicamente, o en relación con la comunidad) de forma que los aspectos deseables de estos ambientes (como ser especies únicas, o la biodiversidad) se conserven, mientras que los agentes de enfermedades, vectores y reservorios sean minimizados (Batzer y Resh 1992).

Objetivos e Hipótesis

El objetivo central de la tesis es:

- Caracterizar la comunidad de insectos acuáticos que habita en los charcos temporarios situados en un ambiente urbano de clima templado, como lo es la ciudad de Buenos Aires.

Desprendiéndose como objetivo específico:

- Estudiar la relación entre los factores físicos de estos ambientes y sus variaciones en el tiempo y las modalidades de vida y tácticas de las distintas especies.

El segundo objetivo en la tesis es:

- Estudiar la dinámica de colonización de los insectos en estos ambientes temporarios.

Como objetivos específicos de esta etapa:

- Identificar y caracterizar las especies pioneras, intermedias y tardías en la secuencia de colonización.
- Caracterizar los ciclos de colonización de insectos en los charcos temporarios considerando las variaciones estacionales que se producen en esta comunidad.

Finalmente, el tercer objetivo es:

- Estudiar la entomofauna de ambientes acuáticos permanentes (lagos y lagunas) próximos al sitio de estudio de charcos temporarios, para evaluar la/s posible/s fuente/s para la recolonización de los ambientes temporarios.

Como objetivos específicos de esta etapa:

- Analizar las variaciones estacionales de la entomofauna de los ambientes permanentes y compararlas con las variaciones de la comunidad de charcos temporarios.

Las hipótesis de trabajo son:

1. La dinámica de colonización y las variaciones estacionales que se producen en la comunidad de insectos que habita los ambientes acuáticos temporarios, se encuentran dirigidas por los factores ambientales, tanto físico - químicos como biológicos.
2. Los insectos adultos con capacidad de vuelo que habitan un cuerpo de agua temporario que comienza a secarse, migran a un ambiente acuático permanente hasta la formación de nuevos charcos.

Materiales y métodos

En el este capítulo se describen las características del área de estudio y la metodología general utilizada en el presente trabajo. Posteriormente, se detallará la metodología específica correspondiente a cada capítulo.

2.1 Area de estudio.

La ciudad de Buenos Aires (34°35' S, 58°29' O) está situada sobre la margen del río de la Plata, un estuario de aproximadamente 50 Km de ancho en esta sección. La ciudad está ubicada a una altitud de 25 metros sobre el nivel del mar, tiene un diámetro aproximado de 16 Km y cubre una área de unos 204 Km². Posee una población de 2.8 millones de habitantes y constituye el centro de una megalópolis de 12.5 millones de habitantes (INDEC 2001). Su clima es templado húmedo con cuatro estaciones, con una precipitación media anual de 1076 mm y una temperatura anual media de 17,4 °C (Instituto Geográfico Militar 1998).

Uno de los espacios verdes más grandes de la ciudad está formado por un grupo de parques denominados en conjunto “Parques de Palermo”. Constituye un área de recreación importante; fundamentalmente los fines de semana es visitado por un gran número de personas y recibe la visita diaria de paseadores de perros y deportistas. Estos parques son mantenidos limpios y ordenados, lo que implica que en forma regular pasa un tractor a cortar el césped y se realiza la recolección de basura.

La selección de los sitios de estudio apropiados para el desarrollo del trabajo de tesis se basó sobre trabajos realizados previamente en charcos temporarios en 110 parques y plazas de la ciudad de Buenos Aires durante el período diciembre 1997 – marzo 2001 (Fontanarrosa *et al.* 1999a, Fontanarrosa *et al.* 1999b, Albarracín *et al.* 2000). Los ambientes fueron seleccionados teniendo en cuenta principalmente el grado de anegamiento de los parques como producto de las

precipitaciones pluviales, el tiempo de permanencia de los cuerpos de agua, la accesibilidad al lugar, y la diversidad de la entomofauna registrada en ellos. El parque seleccionado, llamado plaza Ecuador, se encuentra ubicado entre la avenida Pte. Figueroa Alcorta, la avenida Dorrego y la calle Intendente Guerrico. Posee una superficie de 4,4 ha (Figura 2.1). Del conjunto de charcos producidos luego de una lluvia (aprox. 8) se seleccionaron 4, que cumplieran con las características anteriormente mencionadas. Estos charcos no poseen otro tipo de aporte de agua, el fondo se encuentra generalmente cubierto de pastos y hojarasca, y nunca se registró vegetación acuática durante el período de estudio (Figura 2.2).

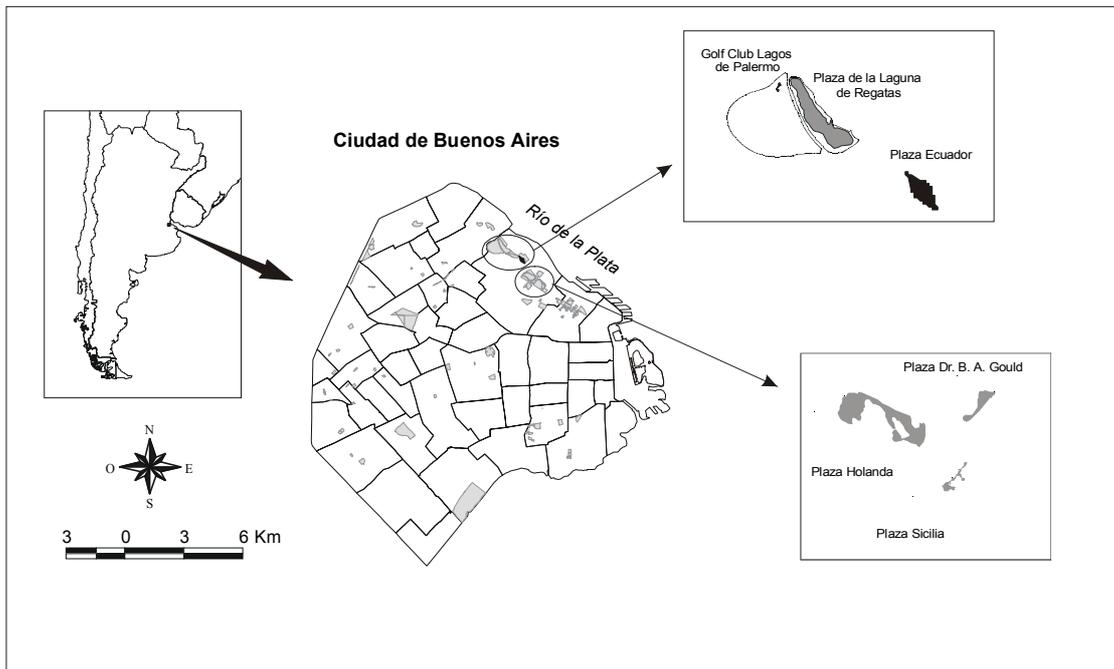


Figura 2.1 Ubicación geográfica de los parques estudiados en la Ciudad de Buenos Aires. ■ Plaza Ecuador donde se situaban los ambientes acuáticos temporarios. ■ Lagunas permanentes.

Complementariamente, se seleccionaron 5 cuerpos de agua permanentes próximos al parque donde se sitúan los charcos temporarios estudiados: laguna de Regatas, l. del Rosedal, l. del Planetario, l. Victoria Ocampo y l. del Golf (Figura 2.3). Las superficies de los cuerpos de agua permanentes fueron calculadas mediante el programa ArcView Gis V.3.1 para procesamiento de información geográfica, sobre fotos aéreas originales del Instituto Geográfico Militar (1998, escala 1:15000).

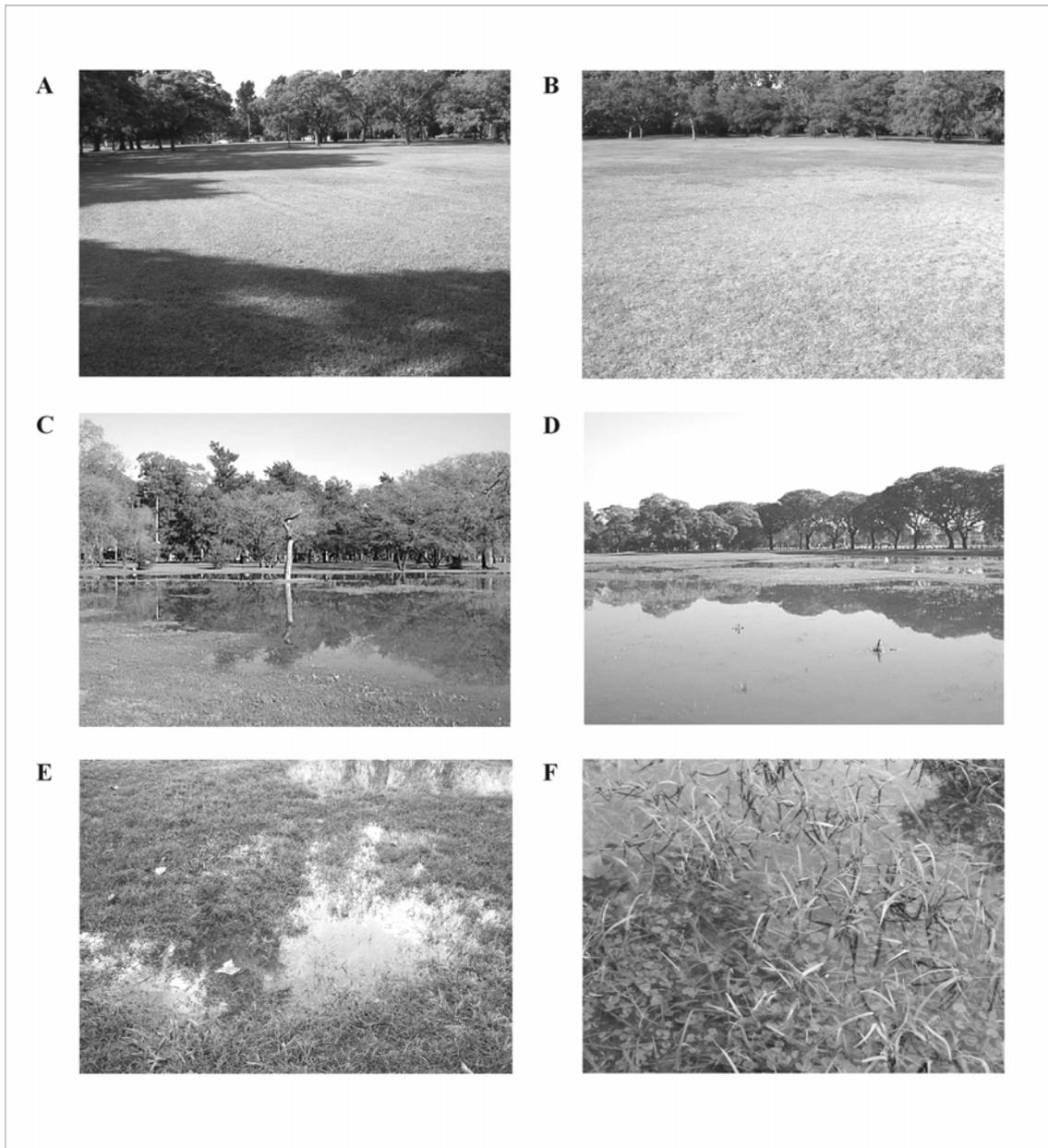


Figura 2.2 Fotos del plaza Ecuador y los charcos temporarios estudiados. **A-B** Plaza Ecuador sin charcos (seco). **C-D** Charcos temporarios formados luego de una lluvia intensa. **E** Charco temporario reducido. **F** Detalle de la vegetación registrada en los charcos temporarios estudiados.

Dentro de este conjunto de ambientes, los más próximos a los charcos temporarios analizados son el laguna de Regatas y una de las lagunas situadas dentro del Golf Club Lagos de Palermo (denominada a partir de ahora laguna del Golf). La laguna de Regatas posee una superficie estimada de 99700 m², está ubicado en el parque con el mismo nombre, y se encuentra entre las Av. E. Tornquist y Andrés Bello. Es un estanque construido sobre fondo natural con un margen artificial de granito y hormigón, por lo que carece de vegetación litoral. Posee abundantes macrófitas sumergidas (principalmente *Elodea* sp.) que es removida regularmente con máquinas o a mano, y no posee vegetación flotante. Sus aguas son regularmente depuradas por la empresa Aguas Argentinas.

La laguna del Golf posee una superficie estimada de 3000 m², se ubica en uno de los extremos del parque de golf situado entre las Av. E. Tornquist y Olleros. En este predio se encuentran seis lagunas construidas sobre sustrato natural que son llenadas y desagotadas en forma artificial en casos de inundación excesiva. Para el presente trabajo se seleccionó uno de estos ambientes; esta laguna posee una forma de U, con un extremo un poco expandido y una pequeña isla en el otro extremo, con un pequeño juncal cercano a esta. Suele estar cubierta por vegetación flotante (*Salvinia* sp.) en una zona reducida.

En la plaza Holanda, ubicada entre las avenidas Mont, Infanta Isabel e Iraola, se encuentra la laguna del Rosedal, que posee una superficie estimada de 49400 m². Esta laguna también posee fondo natural, pero sus orillas están construidas de hormigón en forma vertical. No posee vegetación flotante y la presencia de macrófitas arraigadas es rara debido a que estas son extraídas regularmente por la empresa Aguas Argentinas.

La laguna denominada Planetario se ubica en la plaza Dr. B. A. Gould entre Av. Sarmiento, Av. Belisario Roldán y posee una superficie estimada de 9500 m². Es un estanque de fondo natural y margen artificial de hormigón y canto rodado, y por lo tanto carece de vegetación litoral. Tampoco cuenta con macrófitas flotantes debido a que son retiradas regularmente como en las otras lagunas.

En plaza Sicilia, ubicada entre las avenidas del Libertador, Sarmiento, A. Berro y Casares, se encuentra la laguna Victoria Ocampo, cuya superficie estimada es de 4700 m². Esta laguna posee sustrato y márgenes naturales. No se registró vegetación acuática durante el período de muestreo.

Las lagunas de Regatas y Rosedal son utilizadas principalmente los fines de semana como espacios recreativos para realizar paseos en bote. Todas las lagunas son de escasa profundidad (inferior a un metro), y en todas ellas se registró gran abundancia de peces.

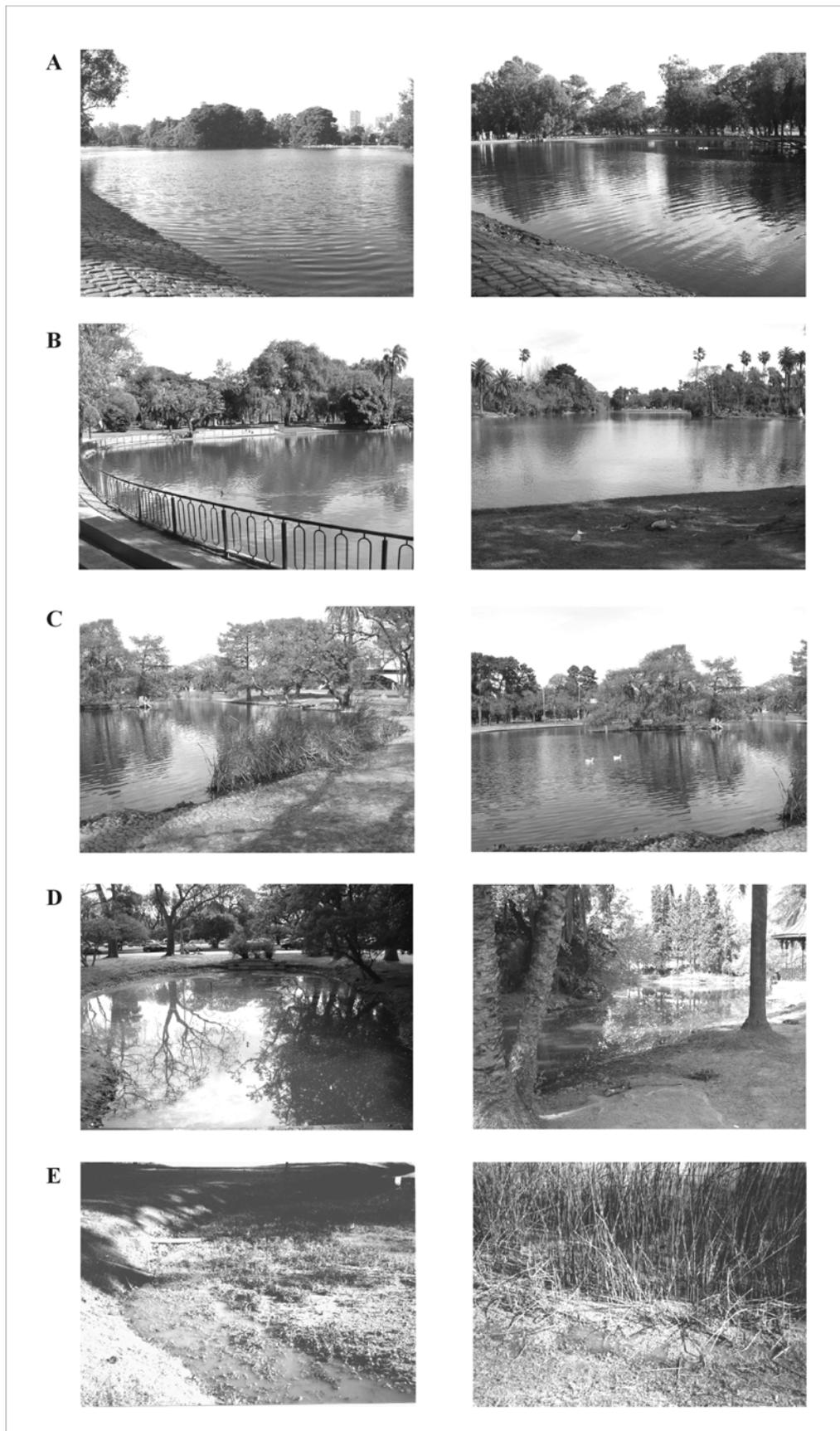


Figura 2.3. Fotos de los distintos ambientes acuáticos permanentes estudiados. **A** Laguna de Regatas. **B** Laguna del Rosedal. **C** Laguna del Planetario. **D** Laguna Victoria Ocampo. **E** Laguna del Golf.

2.2 Metodología de campo.

Ambientes acuáticos temporarios.

Las actividades de campo en estos ambientes se realizaron durante 20 meses (mayo 2001-diciembre 2002). Se estableció como frecuencia de muestreo los días lunes, miércoles y viernes de cada semana desde la formación del cuerpo de agua hasta el momento en que se seca por completo. Otros estudios de estacionalidad y dinámica de colonización en pequeños hábitats temporarios establecieron la misma frecuencia de muestreo (Fernando y Galbraith, 1973). En todas las fechas cada uno de los ambientes fue caracterizado, teniendo en cuenta:

- a) el grado de desarrollo de la vegetación asociada al cuerpo de agua (grado de cobertura vegetal, solo pasto),
- b) la temperatura del agua y del aire (medido con termómetro digital),
- c) la turbiedad (modificación del disco de Secchi, regla con contraste en la base debido a la escasa profundidad de estos cuerpos de agua),
- d) la profundidad máxima y la media (promediando como mínimo cinco puntos distintos), y
- e) grado de exposición al sol (reparo de sombra de árboles, etc.).

Se confeccionó un dibujo esquemático del cuerpo de agua, y se estimó su superficie tomando la longitud y ancho máximos, y calculando el grado de cobertura del cuerpo de agua dentro de esas medidas (Figura 2.4). Los datos meteorológicos locales, temperatura máxima, mínima y medias diarias, humedad relativa, presión atmosférica y precipitaciones acumuladas diarias, fueron aportados por el Servicio Meteorológico Nacional (SMN), teniendo en cuenta los registros de la estación meteorológica ubicada en el Aeroparque Jorge Newbery, situada muy próxima al lugar de estudio.

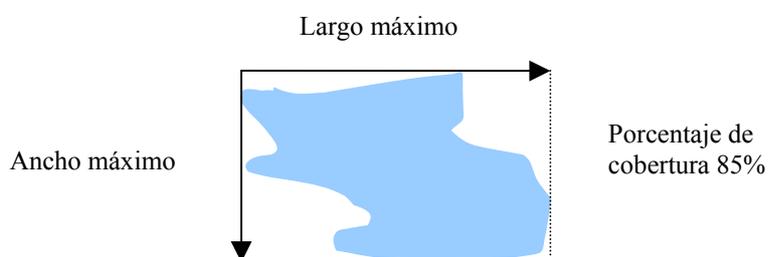


Figura 2.4. Esquema de un charco y metodología para el cálculo aproximado de su superficie.

Las muestras se colectaron con redes de mano rectangulares (350 μm de apertura de malla) de tres tamaños: 7,5 x 6 cm, 10 x 7,5 cm y 10,5 x 12,5 cm de apertura de boca, seleccionadas según la profundidad media y el tamaño del charco. Se realizaron pasadas de red de un metro de longitud en número proporcional al tamaño del cuerpo de agua; para ello se utilizó una escala puesta a punto al comienzo del estudio (Tabla 2.1). La toma de muestras se realizó tratando de incluir la mayor diversidad de microhábitats, es decir, teniendo en cuenta las regiones de borde y centro, con y sin vegetación, etc.

El material colectado fue fijado *in situ* en alcohol etílico 80% para evitar la predación, y rotulado por fecha, número de charco, tamaño de red utilizada y número de pasadas de red.

Superficie (m ²)	N° de pasadas de redes
0 – 1	0.5
1,1 – 3	1
3,1 – 6	2
6,1 – 10	3
10,1 – 20	4
20,1 – 50	6
50,1 – 100	8
100,1 – 200	10
200,1 – 500	13
500,1 – 1000	15
> 1000	18

Tabla 2.1. Número de pasadas de red, de un metro de longitud en función de la superficie del charco.

Si bien no existe una metodología estandarizada para el este tipo de estudios, otros autores han utilizado metodologías similares. Schneider y Frost (1996) estimaron la abundancia de la biota acuática de ambientes temporarios, arrastrando la red un metro y fijando un número de pasadas de red por charco. Dietz-Brantley *et al.* (2002) también utilizaron como criterio un recorrido de 1 metro de longitud cada vez que pasaban la red en el borde, centro y zonas intermedias de los ambientes acuáticos. Spencer *et al.* (1999) establecieron que el esfuerzo de muestreo (largo total de pasada de red) en cada charco fuera proporcional a su superficie y suficiente para detectar 80% de las especies presentes, basándose sobre una curva de esfuerzo preliminar realizada en campo, estimando la densidad como el número de individuos por metro de pasada de red.

Ambientes acuáticos permanentes.

Cada laguna fue muestreada mensualmente durante 12 meses; la laguna del Golf durante el período junio 2001-mayo 2002 y las restantes durante octubre 2003-septiembre 2004. En cada visita a estos ambientes se registró la temperatura del agua al sol y a la sombra, y se colectaron muestras de insectos con red de mano rectangular de 7,5 x 10 cm (350 µm de apertura de malla). La colecta del material se realizó recorriendo todo el perímetro accesible de las lagunas, y estableciendo una estación de captura cada 200 pasos, obteniendo así un número de estaciones proporcional al tamaño del cuerpo de agua. En cada estación el tiempo de muestreo fue de cinco minutos. Las muestras fueron fijadas *in situ* en alcohol etílico 80%. En la laguna del Golf se establecieron dos sitios de muestreo donde se tomaron 10 pasadas de red de un metro de longitud. Al igual que para los ambientes acuáticos temporarios se complementó la información con los registros meteorológicos locales aportados por el Servicio Meteorológico Nacional, de la estación meteorológica ubicada en el Aeroparque Jorge Newbery.

2.3 Metodología de laboratorio.

En el laboratorio, el material fue acondicionado para la identificación y conteo de todos los individuos de cada muestra, con microscopio estereoscópico, previa eliminación de materiales extraños (restos de vegetales, piedritas, algas filamentosas, etc.). Todos los insectos acuáticos fueron identificados hasta el más bajo nivel taxonómico posible. En todos los casos en que fue posible, se realizó la separación por estadio de desarrollo y por sexo. Para la identificación de los individuos se utilizó la siguiente bibliografía que contiene claves para diversos grupos, muchas de ellas hasta nivel específico: Merritt y Cummins 1984, Guía de diversidad y bionomía de insectos acuáticos, curso 1998, y Lopretto y Tell 1995. La identificación taxonómica se completó utilizando las siguientes claves para diversos grupos: **Diptera**: Culicidae: Darsie 1985, Rossi *et al.* 2002; Chironomidae: Paggi 2001; Tipulidae: Alexander y Byers 1981; Ceratopogonidae: Downes y Wirth 1981; Psychodidae: Quate y Vockeroth 1981; Stratiomyidae: James 1981; Sciomyzidae: Knutson 1987; **Coleoptera**: Hydrophilidae, Hydrophiloidea: Archangelsky 1987, Oliva *et al.* 2002; Noteridae, *Suphis*: Grosso 1993; **Heteroptera**: Pleidae: Bachmann y López Ruf 1994; Corixidae: Bachmann 1981; Belostomatidae: Schnack 1976, Estévez y Polhemus 2001; **Odonata**: Rodrigues Capítulo 1992; **Ephemeroptera**: Domínguez *et al.* 1994, Domínguez *et al.* 2001; **Trichoptera**: Angrisano y Korob 2001.

Con el fin de caracterizar la fauna no entomológica que se encontraba en el charco, se identificó y cuantificó en escala logarítmica (1, 10, 100, 1000 o >10000 individuos) los

principales grupos colectados (cladóceros, ciclopoideos, calanoideos, ostrácodos, oligoquetos, gastrópodos, colembolos, ácaros, y renacuajos).

Una vez identificado, todo el material fue conservado en alcohol etílico 80% y rotulado para futuras consultas.

2.4 Análisis de datos.

Las abundancias relativas de las especies se expresaron en individuos/litro. El volumen muestreado se estimó teniendo en cuenta el área de la boca de la red utilizada, el recorrido de un metro de longitud, y el número de veces que se pasó la red. En los casos en que la altura de la columna de agua era inferior a la altura de la red se realizó una corrección del volumen estimado teniendo en cuenta la profundidad media del cuerpo de agua.

Se establecieron grupos funcionales alimentarios según Merritt y Cummins (1984), bibliografía específica y las observaciones de campo (Tabla A del Anexo).

Para estudiar los parámetros estructurales y funcionales de la comunidad se calculó la riqueza específica, la equitatividad y el índice de diversidad de Shannon (Zar 1999). Se realizaron comparaciones estadísticas del índice de diversidad (Zar 1999). Para el cálculo de la riqueza se reagruparon los distintos estadios de una especie en un mismo taxón, así como también ambos sexos si habían sido discriminados. En los casos en que las larvas fueron identificadas hasta nivel genérico, se agruparon con adultos del género si solo se identificó una especie. En los casos en que se registraron varias especies, solo se consideró la presencia de las larvas si en esas fechas no se registraron adultos, con el fin de no subestimar la riqueza. En el caso particular de larvas muy pequeñas (primero o segundo estadio) así como las pupas donde solo se pudo identificar hasta nivel genérico, para dípteros culícidos, fueron asignadas a la única especie presente en el ambiente, o computadas como un taxón aparte.

Utilizando la prueba Lilliford se probó si las variables a ser analizadas poseen una distribución normal. En el caso en que las variables no poseían una distribución normal, se probaron distintos tipos de transformaciones: logarítmica ($\log_{10}(x+1)$), raíz cuadrada ($\sqrt{x+0,5}$) y arcoseno (arcoseno (\sqrt{x})). Para analizar las posibles relaciones entre distintas variables ambientales, la riqueza específica, y la diversidad taxonómica, se realizaron distintos tipos de correlaciones. Se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson cuando todas las variables a ser comparadas cumplían con el supuesto de poseer una distribución normal. En caso contrario, se realizaron correlaciones no paramétricas utilizando correlaciones por rangos de Spearman (Zar 1999).

El conjunto de los datos fue analizado con el paquete estadístico multivariado CANOCO (ter Braak 1998), utilizando análisis de correspondencias canónicas para identificar

las variables ambientales más relevantes en la distribución de las especies a lo largo del año, así como en la dinámica de colonización. En todos los casos se utilizó el análisis “forward” de variables que incorpora al modelo las variables ambientales de a una, teniendo en cuenta el porcentaje de varianza que explica y su significancia. La prueba de Monte Carlo fue utilizada para determinar la validación estadística de la asociación entre los valores de ordenación de las especies y censos y de las variables ambientales. Para esta prueba se realizaron 199 iteraciones y se definió el nivel de significancia de 95% como aceptable para todas pruebas estadísticas. Se utilizó la transformación logarítmica (\log_{10}) para las abundancias relativas de los taxones, para disminuir el peso de valores extremos. El problema de tomar el logaritmo de cero fue solucionado sumando 1 a cada valor antes de realizar la transformación (ter Braak y Verdonschot 1995).

Los distintos taxones fueron ingresados teniendo en cuenta el estado de desarrollo (larva, pupa y adulto), y cuando fue posible discriminado según su estadio larval y el sexo de los adultos. Las variables ambientales tenidas en cuenta en los análisis fueron:

- El tiempo de permanencia de los cuerpos de agua (días) (Duración)
- Superficie del cuerpo de agua (m^2) (Superficie)
- Temperatura del aire medida a campo ($^{\circ}C$) (Temp. aire)
- Temperatura del agua medida a campo ($^{\circ}C$) (Temp. agua)
- Grado de cobertura vegetal (%) (Cob. Veg.)
- Turbiedad (cm) (Turbiedad)
- Profundidad máxima (cm) (Prof. máx.)
- Profundidad media (cm) (Prof. med.)
- Temperatura media diaria ($^{\circ}C$) (Temp. med.)
- Temperatura mínima diaria ($^{\circ}C$) (Temp. mín.)
- Temperatura máxima diaria ($^{\circ}C$) (Temp. máx.)
- Presión atmosférica media diaria (Ectopascas) (Pres. Atm.)
- Humedad relativa media diaria (%) (Hum. Rel.)
- Temperatura media diaria promedio de la semana previa ($^{\circ}C$) (TMMed SP)
- Temperatura máxima diaria promedio de la semana previa ($^{\circ}C$) (TMMáx SP)
- Temperatura mínima diaria promedio de la semana previa ($^{\circ}C$) (TMMín SP)
- Precipitaciones pluviales de la semana previa (mm) (PP SP)
- Presencia de algas filamentosas (Algas filam.) (medida sobre una escala de abundancia cualitativa de 5 categorías: 0-ausente, 1-muy escasa, 2-presente, 3-abundante, 4-muy abundante)
- Estacionalidad de las fechas de muestreo (presencia/ausencia): Verano, Otoño, Invierno, y Primavera

- Presencia en los distintos ambientes (presencia/ausencia): Charco I, Charco II, Charco III, y Charco IV

En todos los casos se comenzó evaluando el conjunto de las variables ambientales; cuando se detectó correlación entre algunas de ellas, se conservó la variable que hubiera sido incorporada primero al modelo en forma significativa a través del análisis “forward”. Los gráficos se realizaron teniendo en cuenta los dos primeros ejes canónicos, y las variables ambientales seleccionadas que se correlacionaron con estos ejes en forma significativa, indicando con una flecha aquellas variables continuas, y con puntos las variables categóricas. En todos los casos solo se graficaron 25% de los taxones analizados teniendo en cuenta su relevancia en el análisis. Para esto se ordenaron previamente de mayor a menor en función de su “importancia”, considerada como el producto del peso y la varianza (ter Braak 1998).

Los charcos temporarios y la comunidad de insectos que los habita.

La existencia de un cuerpo de agua cualquiera, lago, estanque o charco, es la consecuencia de un balance entre la pérdida o ganancia de agua. Existen diversas formas de ingreso de agua (escorrentía, precipitaciones, etc.) y numerosas formas de perderla (absorción del suelo, escurrimiento, evaporación, absorción por raíces de plantas, etc.), y la magnitud en la cual varían estos acontecimientos en el espacio y en el tiempo causan las fluctuaciones en el nivel del agua. Los ambientes en los cuales el ingreso y la pérdida de agua son altamente variables, constituyen invariablemente ambientes temporarios. El período exacto que dura la fase acuática en estos ambientes, difiere acorde a la ubicación geográfica y las condiciones hidrológicas locales (Williams 1987).

Se considera que la pérdida del hábitat representa un disturbio severo (Holland y Jenkins 1998) para los individuos que lo habitan y el efecto del disturbio en la estructura de la comunidad depende de la severidad y frecuencia de este (Sousa 1984). En los ambientes acuáticos temporarios, la supervivencia de las especies depende de sus habilidades para adaptarse a los períodos de sequía (Wiggins *et al.* 1980). La comunidad que vive en estos ambientes está estructurada por procesos azarosos, por características bionómicas de los grupos y por interacciones bióticas, pero la importancia relativa de estos procesos depende de la duración del hábitat (Schneider y Frost 1996).

Por muchas décadas los estudios en relación a los roles que cumplen las interacciones bióticas en la estructuración de la comunidad ha relegado los estudios acerca de cómo actúan los factores abióticos en dicha comunidad (Blaustein *et al.* 1999). Dentro de las ventajas de estudiar los charcos temporarios, podemos mencionar, entre otras, que el disturbio (período de sequía) puede ser fácilmente identificado, la duración del hábitat es cuantificable en forma sencilla, la comunidad de organismos en un charco esta influida por el mismo proceso de disturbio, los charcos en una misma región están sujetos a las mismas condiciones climáticas y edáficas, y comparten el mismo conjunto potencial de organismos (Schneider y Frost 1996).

El objetivo de este capítulo fue estudiar los charcos temporarios urbanos caracterizando sus variaciones físicas, y la entomofauna que los habita, y buscar posibles relaciones entre los parámetros abióticos y bióticos.

3.1 Materiales y métodos.

Durante los meses de mayo y junio de 2001, se realizaron extracciones exhaustivas de cuatro charcos de distintos tamaños (21, 48, 64 y 269 m² de superficie) con el fin de evaluar si el número de pasadas de red establecido en función de la superficie del charco era el adecuado para el nuestro estudio (Tabla 2.1, capítulo 2). Cada pasada de red fue guardada por separado, identificando y contando todos los individuos en el laboratorio.

Se definió un ciclo de inundación como el período de tiempo transcurrido desde la formación de los cuerpos de agua (día de inicio de las lluvias) hasta el día que se secaron todos los charcos. El tiempo de permanencia o duración (hidroperíodo) en un ciclo de inundación no necesariamente fue el mismo en cada charco, y se expresó en días. El tiempo que cada ambiente permaneció seco (sequía previa) se expresó en días. Se definió como “lluvias de origen” a la suma de las precipitaciones pluviales ocurridas en uno o más días continuos que dieron origen a la presencia de cuerpos de agua, y “lluvias complementarias” a las precipitaciones ocurridas luego de formado los charcos y antes de que estos ambientes se secaran, prolongando el tiempo de permanencia de los cuerpos de agua.

Se calculó la riqueza específica y el índice de diversidad de Shannon (como se expresó en el capítulo 2) para cada charco: en cada fecha de muestreo, para cada ciclo de inundación y para el conjunto de los datos (total). Se analizaron las correlaciones entre las distintas variables ambientales, la riqueza y la diversidad.

3.2 Resultados.

Puesta a punto de la metodología.

El número de taxones registrado en cada uno de los ambientes aumentó rápidamente con las primeras pasadas de red, alcanzando en algunos casos a valores más o menos estables con las siguientes pasadas (Figura 3.1). Considerando el esfuerzo de muestreo preestablecido (cantidad de redes pasadas en función de la superficie del charco) (Tabla 2.1), se registró entre 67% y 82% de la comunidad de insectos que habita esos ambientes.

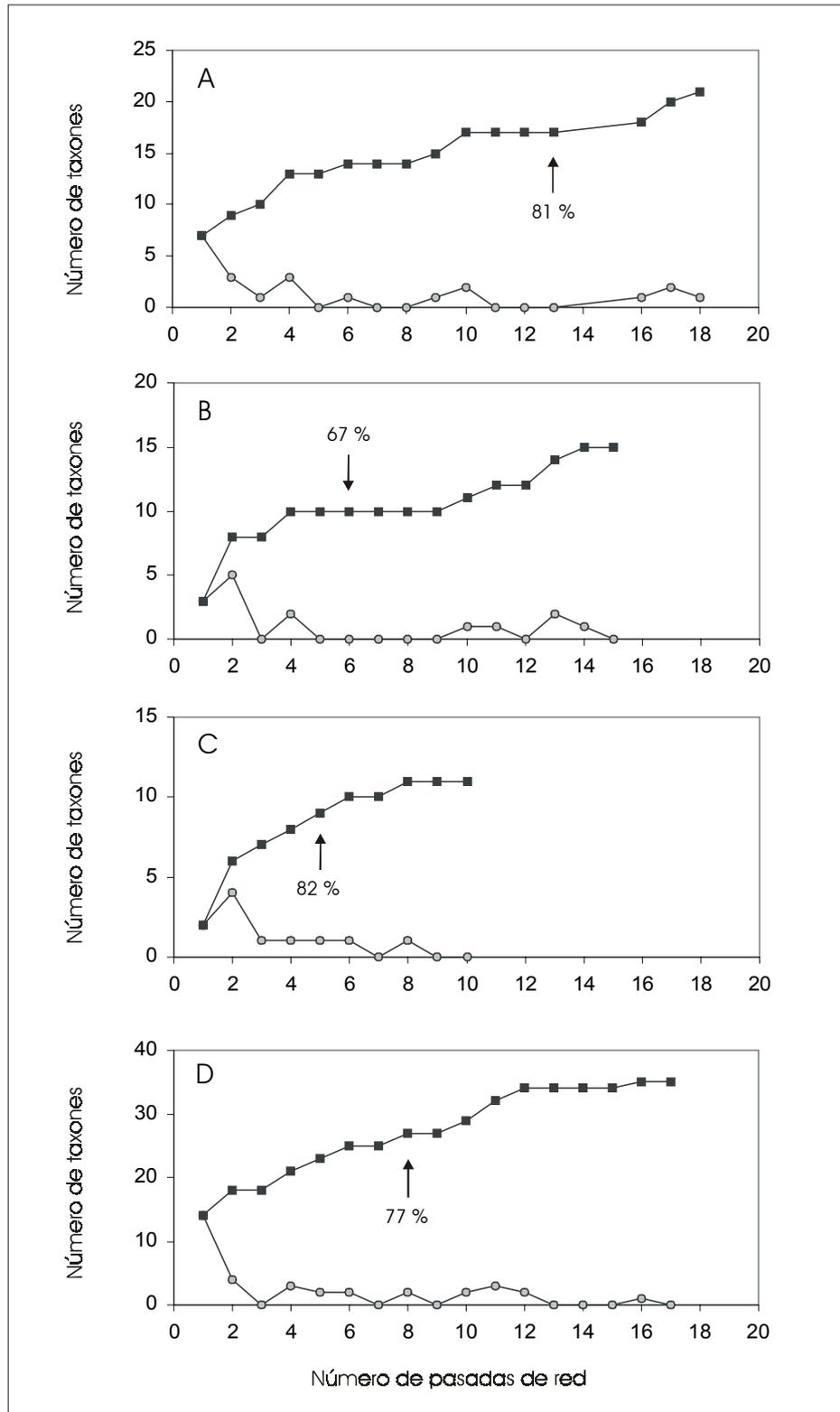


Figura 3.1. Puesta a punto de la metodología de muestreo. Se indica el número de taxones registrados por pasada de red. ■ Número de taxones acumulados. ● Número de taxones nuevos registrados. A: charco de 269 m². B: charco de 48 m². C: charco de 21 m². D: charco de 64 m². Las flechas indican el número de pasadas de red establecido y el indica el porcentaje de taxones registrados.

Los charcos temporarios.

En el período comprendido entre julio de 2001 y diciembre del 2002 se realizaron los muestreos en cuatro ambientes acuáticos temporarios, a partir de ahora denominados charcos I, II, III, y IV.

Se identificó un total de 13 ciclos de inundación (Tabla 3.1), con hidroperíodos que variaron entre 2 y 59 días. En los ciclos 4, 6 y 7 no se formaron todos los charcos. Los períodos de sequía variaron desde unos pocos días hasta casi dos meses. En numerosas ocasiones se registraron lluvias luego de producido el cuerpo de agua (lluvias complementarias) que prolongaron el tiempo de permanencia de los charcos. En la fechas de verano se registraron los ciclos de inundación más cortos, y en primavera los más largos. La profundidad máxima registrada fue de 34 cm (media: 10,45 y mediana: 9) y la máxima profundidad media registrada fue de 23 cm (media: 7 y mediana: 6).

Ciclos de inundación	Fechas de ocurrencia del ciclo.	Duración. (días)	Sequía previa (días)	Lluvias de origen (mm)	Lluvias complementarias (mm)	Superf. de inicio (m ²)	Profund. máx. (cm)	Temp. del agua promedio (mín-máx.) (°C)	Temp. del aire promedio (mín-máx.) (°C) SMN
Charco I									
1	17/07/01 al 04/08/01	19	2	23	21,6	521	12	11,5 (7,6-17,4)	11,95 (3-25)
2	17/08/01 al 20/09/01	36	12	42	85,9	512	20	16,26 (11,1-25,5)	13,62 (5,5-24,4)
3	09/10/01 al 03/12/01	56	18	49	298,5	221	18	23,1 (18,8-29,8)	18,94 (9,5-28,4)
4	30/12/01 al 03/01/02	5	26	40	0	9	8	27,3	24,54 (19,5-30,5)
5	04/01/02 al 10/01/02	7	1	112	0	270	15	27,8 (25,3-30,3)	22,67 (16,5-28,6)
6	26/01/02 al 29/01/02	3	15	36	0	8,7	7	24,5	25,58 (17,7-34,5)
7	seco								
8	10/03/02 al 05/04/02	27	39	55	162,2	246	16	22 (18,9-25,3)	20,9 (9,2-29,6)
9	15/04/02 al 03/05/02	19	9	100	11	1330	24	16,7 (14-19,1)	16,39 (6,7-23,3)
10	12/05/02 al 16/06/02	36	8	117	88,1	1108	23	12,4 (3,6-20,8)	14,39 (3-27,8)
11	02/07/02 al 09/08/02	39	15	90,9	17,3	271	11	8,6 (5,2-12,1)	11,18 (1,6-21,9)
12	18/08/02 al 09/09/02	23	9	87	14,1	603	17	14,5 (8,8-22,4)	14,45 (4-27,9)
13	11/09/02 al 26/10/02	46	2	38	102,1	262	10	18,6 (12-24,1)	17,73 (6,5-29,5)
Charco II									
1	17/07/01 al 02/08/01	17	2	23	21,6	223	11,5	11,9 (8,6-14,1)	11,32 (3-25)
2	17/08/01 al 17/09/01	33	14	42	85,9	220	20	16 (13,4-25,6)	13,41 (5,5-24,4)
3	09/10/01 al 03/12/01	56	21	49	298,5	56	16	23,8 (19,2-29)	18,94 (9,5-28,4)
4	seco								
5	04/01/02 al 10/01/02	7	31	112	0	115	12	25,7 (23,7-27,8)	22,67 (16,5-28,6)

Ciclos de inundación	Fechas de ocurrencia del ciclo.	Duración. (días)	Sequía previa (días)	Lluvias de origen (mm)	Lluvias complementarias (mm)	Superf. de inicio (m ²)	Profund. máx. (cm)	Temp. del agua promedio (mín-máx.) (°C)	Temp. del aire promedio (mín-máx.) (°C) SMN
Charco II (continuación)									
6	26/01/02 al 29/01/02	3	15	36	0	0,8	2,8	23,6	25,58 (17,7-34,5)
7	seco								
8	10/03/02 al 27/03/02	18	39	55	162,2	66	16	22,3 (20,1-25)	22,2 (15,8-29,6)
9	15/04/02 al 01/05/02	17	18	100	11	570	26	16,1 (14,4-19,5)	16,19 (6,7-22,8)
10	12/05/02 al 16/06/02	36	10	117	88,1	475	30	11,8 (3,5-20,8)	14,39 (3-27,8)
11	02/07/02 al 05/08/02	35	15	90,9	17,3	81	12,5	8,5 (5,1-12,3)	11,14 (1,6-21,9)
12	18/08/02 al 04/09/02	18	12	87	14,1	246	19	15,3 (9-21,3)	14,96 (4-27,9)
13	11/09/02 al 23/10/02	43	6	39	102,1	134	16	17,6 (13,2-21)	17,49 (6,5-29,5)
Charco III									
1	17/07/01 al 04/08/01	19	2	23	21,6	149	15	16,3 (13,3-19,4)	11,95 (3,3-25)
2	17/08/01 al 19/09/01	35	12	42	85,9	146	20	19,3 (11,6-25,3)	13,49 (5,5-24,4)
3	09/10/01 al 06/12/01	59	19	49	298,5	75	20	23,6 (17,6-29,6)	19 (9,5-28,4)
4	seco								
5	04/01/02 al 10/01/02	7	28	112	0	127	17	24,6 (22,4-26,9)	22,67 (16,5-28,6)
6	26/01/02 al 29/01/02	3	15	36	0	2,58	3,5	25,9	25,58 (17,7-34,5)
7	11/02/02 al 13/02/02	2	12	10	0	2,76	4	21,7	24,1 (20-28,2)
8	10/03/02 al 05/04/02	27	25	55	162,2	121	20	21,1 (17,5-24,7)	20,9 (9,2-29,6)
9	15/04/02 al 03/05/02	19	9	100	11	380	20	15,4 (12,8-18,2)	16,39 (6,7-23,3)
10	12/05/02 al 21/06/02	41	8	117	88,1	317	34	11,4 (3,2-19,5)	14,06 (3-27,8)
11	02/07/02 al 09/08/02	39	10	90,9	17,3	130	15	8,5 (4,6-12)	11,18 (1,6-21,9)
12	18/08/02 al 09/09/02	23	9	87	14,1	220	20	12,2 (7,5-19,1)	14,45 (4-27,9)
13	11/09/02 al 26/10/02	46	1	38	102,1	145	18	17,4 (12,5-21,8)	17,73 (6,5-29,5)
Charco IV									
1	17/07/01 al 04/08/01	19	2	23	21,6	595	15	17,1 (14,4-19,7)	11,95 (3-25)
2	17/08/01 al 19/09/01	35	12	42	85,9	586	25	15,6 (10-27,6)	13,49 (5,5-24,4)
3	09/10/01 al 06/12/01	59	19	49	298,5	289	20	22,6 (15,6-30,6)	19 (9,5-28,4)
4	seco								
5	04/01/02 al 11/01/02	8	28	112	0	386	20	24,7 (22,9-26,4)	23,03 (16,5-28,6)
6	seco								
7	seco								
8	10/03/02 al 05/04/02	27	58	55	162,2	480	20	21,2 (18,1-24,4)	20,9 (9,2-29,6)
9	15/04/02 al 03/05/02	19	9	100	11	1520	34	15,4 (13,1-20,1)	16,39 (6,7-23,3)
10	12/05/02 al 21/06/02	41	8	117	88,1	1267	25	11,4 (3,3-19,7)	14,06 (3-27,8)
11	02/07/02 al 05/08/02	35	15	90,9	17,3	419	17	8,5 (4,9-12,1)	11,14 (1,6-21,9)

Ciclos de inundación	Fechas de ocurrencia del ciclo.	Duración. (días)	Sequía previa (días)	Lluvias de origen (mm)	Lluvias complementarias (mm)	Superf. de inicio (m ²)	Profund. máx. (cm)	Temp. del agua promedio (mín-máx.) (°C)	Temp. del aire promedio (mín-máx.) (°C) SMN
Charco IV (continuación)									
12	18/08/02 al 04/09/02	18	9	87	14,1	716	22	13,8 (7,5-19,4)	14,96 (4-27,9)
13	11/09/02 al 23/10/02	43	2	38	102,1	444	23	16,3 (12,5-23,3)	17,49 (6,5-29,5)

Tabla 3.1. Ciclos de inundaciones producidos en cada charco. Se indica la fecha de ocurrencia de cada ciclo; tiempo de duración del ciclo; tiempo de la sequía previa; precipitaciones pluviales que dieron origen al cuerpo de agua (lluvias de origen); precipitaciones pluviales ocurridas durante el ciclo de inundación (lluvias complementarias); superficie del cuerpo de agua estimada al comienzo del ciclo de inundación; profundidad máxima alcanzada; temperatura del agua promedio, mínima y máxima de cada ciclo de inundación; temperatura del aire promedio, mínima y máximas suministradas por el Servicio Meteorológico Nacional en cada ciclo de inundación.

Las variaciones de la temperatura media atmosférica y las precipitaciones pluviales registradas en el período de estudio se representan en la Figura 3.2, junto a las variaciones en las superficies de los distintos ambientes temporarios estudiados. Las mayores superficies de inundación se registraron en los charcos I y IV.

Considerando los ciclos de inundación de cada charco como unidad de análisis, para cada charco las variables: tiempo de permanencia del agua, lluvias de origen, temperatura del agua (promedio, mínima y máxima) y temperatura del aire (promedio, mínima y máxima), de cada acontecimiento de inundación, se ajustaron a una distribución normal (Lilliford $p > 0,10$). La distribución de la variable “lluvias complementarias” no se ajustó a una distribución normal (Lilliford $p < 0,05$).

Considerando el conjunto de los datos, la única variable con distribución normal fue la temperatura del agua (media, mínima y máxima), y las transformaciones probadas tampoco normalizaron al resto de las variables.

Teniendo en cuenta el conjunto de los datos, así como cada charco por separado, el tiempo de permanencia del agua se correlacionó positiva y significativamente con las lluvias complementarias, pero no lo hizo con las lluvias de origen (Tabla 3.2). Tampoco se observaron correlaciones significativas entre el tiempo de permanencia del agua y las temperaturas del agua y del aire medias y máximas. Solo se registró una correlación significativa de signo negativo, entre el tiempo de permanencia del agua correspondiente a los ciclos de inundación de los charcos I y III y la temperatura mínima del aire.

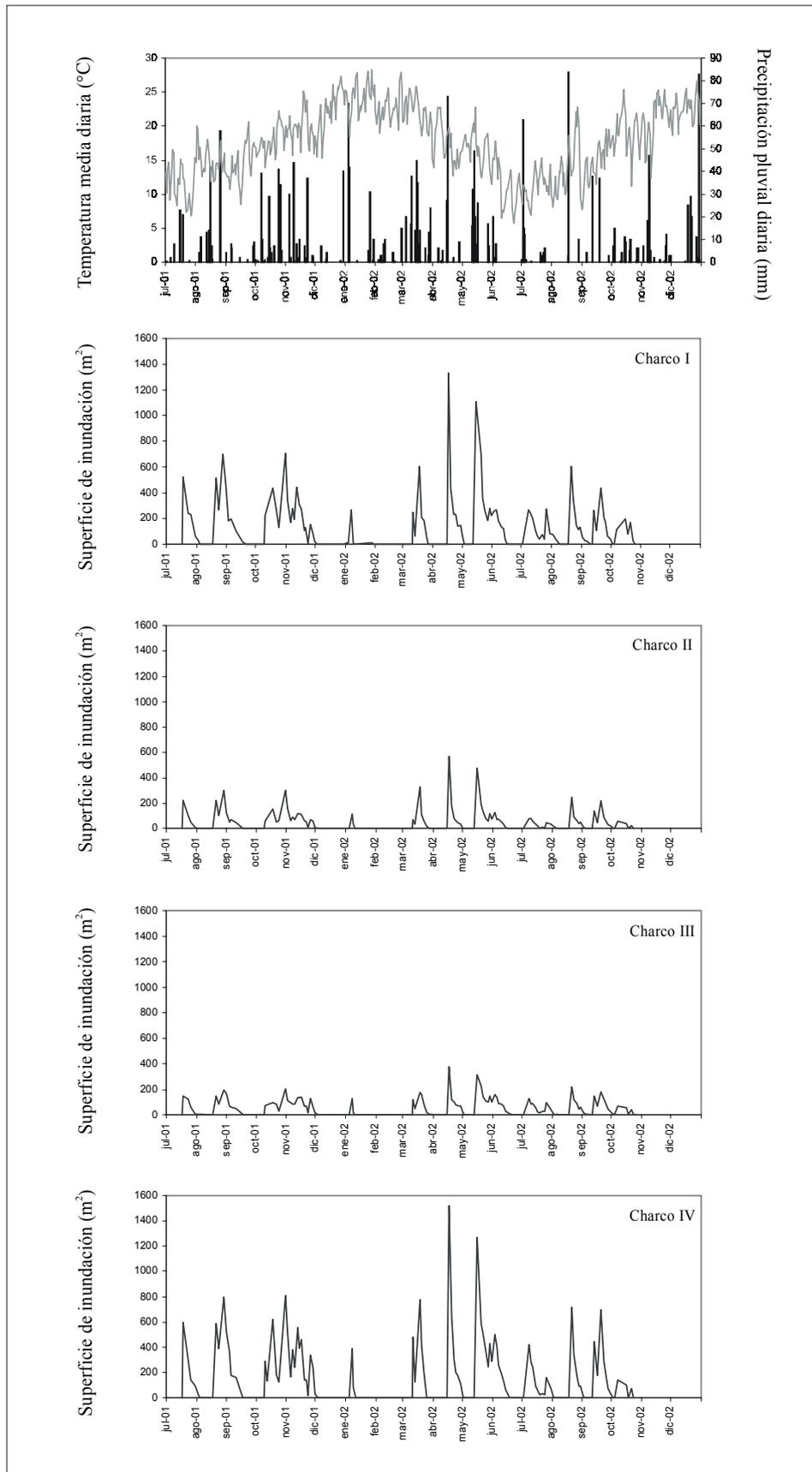


Figura 3.2. Temperatura media diaria (°C), precipitaciones pluviales diarias (mm), y superficies de inundación (m²) registradas en los cuatro ambientes temporarios durante el periodo de estudio.

Tiempo de permanencia vs.	Conjunto de datos	Charco I	Charco II	Charco III	Charco IV
Lluvias de origen	R = 0,082 p = 0,590	r = -0,020 p = 0,950	r = -0,107 p = 0,755	r = 0,129 p = 0,690	r = -0,314 p = 0,376
Lluvias complementarias	R = 0,820 p < 0,001	R = 0,848 p < 0,001	R = 0,815 p < 0,002	R = 0,871 p < 0,001	R = 0,817 p < 0,004
Temp. del agua media		r = -0,422 p = 0,171	r = -0,232 p = 0,493	r = -0,351 p = 0,264	r = -0,123 p = 0,736
Temp. del agua mínima		r = -0,249 p = 0,489	r = -0,196 p = 0,587	r = -0,297 p = 0,405	r = -0,334 p = 0,345
Temp. del agua máxima		r = 0,047 p = 0,897	r = 0,123 p = 0,734	r = 0,129 p = 0,722	r = 0,267 p = 0,456
Temp. del aire media		r = -0,531 p = 0,077	r = -0,402 p = 0,221	r = -0,523 p = 0,081	r = -0,132 p = 0,717
Temp. del aire mínima		r = -0,629 p = 0,029	r = -0,489 p = 0,127	r = -0,641 p = 0,025	r = -0,240 p = 0,504
Temp. del aire máxima		r = -0,359 p = 0,251	r = -0,252 p = 0,454	r = -0,266 p = 0,403	r = -0,144 p = 0,693

Tabla 3.2. Correlaciones realizadas entre el tiempo de permanencia de los ciclos de inundación (del conjunto de datos o para cada charco) y las variables estudiadas: lluvias de origen, lluvias complementarias, temperatura del agua (media, mínima y máxima) y temperatura del aire (media, mínima y máxima); r: coeficiente de correlación de Pearson, R: coeficiente de correlación por rangos de Spearman, p: significancia.

Considerando cada charco y cada día de muestreo como unidad de análisis: las variables tiempo de permanencia, superficie, cobertura vegetal, turbiedad, profundidad máxima y media y la riqueza específica no poseen una distribución normal (Lillieford $p < 0,01$), y tampoco mediante las transformaciones utilizadas. En los cuatro ambientes estudiados se observó que el tiempo de permanencia de los charcos se correlaciona negativa y significativamente ($p < 0,001$) con la superficie, la profundidad máxima, la media y la turbiedad. En ninguna situación se registró correlación entre el tiempo de permanencia y las temperaturas del aire (máxima, mínima y media) y del agua. La superficie se correlacionó positiva y significativamente ($p < 0,00001$) con la profundidad máxima, la media y la turbiedad, y no lo hizo con las temperaturas del aire (máxima, mínima y media) y del agua.

La comunidad de insectos.

A lo largo del período de muestreo se identificaron 82543 ejemplares de insectos pertenecientes a un total de 87 taxones representando seis órdenes. Se registraron 28 morfoespecies en 11 familias de dípteros, 33 en 8 familias de coleópteros, 20 en 10 familias de heterópteros, 4 familias de odonatos, 1 género de efemerópteros y 1 género de tricópteros (Tabla 3.3).

Grupos taxonómicos		Abundancia total registrada (Frecuencia relativa de registro)	
Diptera			
Culicidae	<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L	3411 (18,2)	
	<i>Ochlerotatus crinifer</i> L	15 (3,4)	
	<i>Ochlerotatus scapularis</i> L	21 (3,4)	
	<i>Ochlerotatus</i> sp. L1, L2	1183 (15,4)	
	<i>Ochlerotatus</i> sp. P	965 (9,4)	
	<i>Culex (Culex) eduardoi</i> L	587 (18,5)	
	<i>Culex (Cx.) dolosus</i> L	53 (1,3)	
	<i>Culex (Cx.) maxi</i> L	62 (6)	
	<i>Culex (Cx.) tatoi</i> L	5 (0,9)	
	<i>Culex (Cx.) apicinus</i> L	1 (0,3)	
	<i>Culex</i> sp. L1, L2	2025 (32,3)	
	<i>Culex</i> sp. P	26 (3,4)	
	<i>Psorophora cyanescens</i> L	7 (1,3)	
	<i>Psorophora ferox</i> L	6 (0,9)	
	<i>Psorophora</i> sp. L	11 (3,4)	
	<i>Anopheles</i> sp. L	14 (3,1)	
	<i>Uranotaenia</i> sp. L	16 (1,3)	
	Chaoboridae	L	1 (0,3)
	Chironomidae		
	Tanypodinae	L+P	3841 (55,8)
	Chironominae	L+P	11613 (71,8)
	Orthocladiinae	L+P	18488 (61,8)
	Tipulidae		
	Limoniinae	L	72 (13,8)
		<i>Limonia</i> sp. L	248 (6,3)
		<i>Rhabdomastix</i> sp. L	387 (5)
		<i>Gonomyia/ Orsomia/ Eriptera</i> sp. L	8 (2,2)
	Ceratopogonidae		
	Ceratopogoninae	L+P	30 (6)
	Forcypomyiinae	L+P	105 (12,5)
	Dasyheleinae	L+P	47 (6)
	Psychodidae		
	Psychodinae	L	1 (0,3)
Stratiomyidae	<i>Hedriodiscus</i> sp. L	108 (9,4)	
Sciomyzidae			
Tetanocerini	L+P	197 (16,9)	
Syrphidae	L	7 (0,9)	
Muscidae	L+P	1747 (77,1)	
Ephydriidae	L+P	280 (17,9)	
Coleoptera			
Dytiscidae	<i>Macrovatellus haagi</i> L+A	60 (5,3) + 4 (1,3)	
	<i>Desmopachria</i> sp. L	308 (17,5)	
	<i>Desmopachria (N.)</i> sp. A	319 (32)	
	<i>Desmopachria (D.)</i> sp. A	2 (0,6)	
	<i>Brachyvatus acuminatus</i> A	26 (6,3)	
	<i>Anodocheilus</i> sp. A	3 (0,9)	
	Bidessini L	2934 (53,6)	

Grupos taxonómicos		Abundancia total registrada (Frecuencia relativa de registro)
Coleoptera		
	<i>Liodesus</i> sp.A	2066 (80,9)
	<i>Copelatus</i> sp. L	9 (1,9)
	<i>Rhantus</i> sp. L	1279 (61,1)
	<i>Rhantus signatus signatus</i> A	9 (2,8)
	<i>Lancetes</i> sp. L	107 (12,7)
	<i>Laccophilus</i> sp. L	170 (12,9)
	<i>Laccophilus</i> sp. A1	108 (14,7)
	<i>Laccophilus</i> sp. A2	9 (2,5)
	<i>Thermonectus</i> sp. L	157 (17,6)
	<i>Thermonectus succinctus</i> A	27 (6,9)
	<i>Megadytes</i> sp. L	1 (0,3)
	<i>Megadytes glaucus</i> A	1 (0,3)
Noteridae	Noterini (no <i>Suphis</i>) L	127 (11,9)
	<i>Suphisellus</i> sp. A	388 (33,2)
	<i>Hydrocanthus</i> sp. A	7 (1,9)
	<i>Suphis</i> sp. L	43 (3,8)
	<i>Suphis cimicoides</i> A	3 (0,9)
	<i>Suphis notaticollis</i> A	23 (6)
Gyrinidae	<i>Neogyrinus ovatus</i> A	45 (6,6)
Halipilidae	<i>Haliplus</i> sp. A	10 (2,8)
Hydrophilidae	<i>Derallus paranensis</i> L+A	12 (1,3) + 63 (12,9)
	<i>Berosus</i> sp. L+A	1140 (37,9) + 169(22,9)
	<i>Paracymus</i> sp. L+A	193 (17,9) + 341 (31,7)
	<i>Enochrus</i> sp. L	587 (33,5)
	<i>Enochrus (Hugoscottia) variegatus</i> A	57 (8,2)
	<i>Enochrus (Methydus) circumcinctus</i> A	92 (12,9)
	<i>Tropisternus</i> sp. L	2796 (56,7)
	<i>Tropisternus (Tropisternus) setiger</i> A	416 (41,7)
	<i>Tropisternus (T.) lateralis limbatus</i> A	42 (10)
	<i>Tropisternus (T.) ignoratus</i> A	106 (9,4)
	<i>Tropisternus (T.) burmeisteri</i> A	2 (0,6)
	<i>Tropisternus (Streptornus) scutellaris</i> A	1 (0,3)
	<i>Dibolocelus masculinus</i> L+A	1 (0,3) + 1 (0,3)
Hydrochidae	<i>Hydrochus richteri</i> A	2 (0,6)
Dryopidae	<i>Pelonomus</i> sp. L+A	213 (22,9) + 5 (1,6)
Curculionidae	L+A	1 (0,3) + 56 (12,5)
Heteroptera		
Pleidae	<i>Neoplea (Neoplea) maculosa</i> L+A	69 (6,9) + 262 (33,9)
Corixidae	<i>Sigara</i> sp. L	5919 (52,7)
	<i>Sigara (Tropocorixa) platensis</i> A	1930 (76,8)
	<i>Sigara (T.) chrostowskii</i> A	10 (3,1)
	<i>Sigara (T.) schadei</i> A	2 (0,6)
	<i>Sigara (T.) rubyae</i> A	4 (0,9)
	<i>Sigara (T.) denseconscripta</i> A	3 (0,9)
	<i>Sigara (T.) argentiniensis</i> A	3 (0,6)
Belostomatidae	<i>Belostoma</i> sp. L	1109 (25,1)
	<i>Belostoma elegans</i> A	21 (4,4)
	<i>Belostoma oxyurum</i> A	1 (0,3)
	<i>Belostoma micantulum</i> A	2 (0,6)
	<i>Belostoma plebejum</i> A	1 (0,3)
Nepidae	<i>Ranatra sjostedti</i> L+A	1 (0,3) + 2 (0,6)
Notonectidae	<i>Buenoa fuscipennis</i> L+A	54 (5) + 301 (18,2)
	<i>Buenoa salutis</i> A	16 (4,1)
	<i>Notonecta (Paranecta) sellata</i> L+A	157 (19,4) + 217 (32)
Veliidae	<i>Microvelia mimula</i> L+A	374 (5,6) + 187 (16,3)
Gerridae	<i>Limnogonus ignotus</i> A	6 (1,6)
Hebridae	<i>Lipogomphus lacuniferus</i> L+A	10 (2,2) + 99 (17,6)
Hydrometridae	<i>Hydrometra argentina</i> L+A	146 (15,4) + 105 (20,4)
Mesoveliidae	<i>Mesovelia mulsanti</i> L+A	4 (0,6) + 15 (4,1)
Odonata		
Zygoptera		1047 (21)
Coenagrionidae		96 (12,9)
Lestidae	<i>Lestes</i> sp. L	53 (6,6)

Grupos taxonómicos		Abundancia total registrada (Frecuencia relativa de registro)
Anisoptera		537 (13,5)
	Aeshnidae	10 (2,2)
	Libellulidae	9 (1,6)
Ephemeroptera		
	Baetidae	<i>Callibaetis</i> sp. L 9625 (61,1)
Trichoptera		
	Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i> sp. L 3 (0,6)

Tabla 3.3. Comunidad de insectos acuáticos registrados en los charcos temporarios. Se indica la abundancia total y la frecuencia relativa de registros (%). Las letras indican el estado de desarrollo de los ejemplares capturados: A: adulto, L: larva y P: pupa.

Junto a los insectos se registraron cladóceros (*Daphnia* spp., *Moina* spp., Chydoridae, Macrotrichidae, Scididae), cyclopoideos, calanoideos, ostrácodos, oligoquetos, ácaros, conchostracos, colémbolos, gastrópodos, renacuajos y ocasionalmente se registraron rotíferos.

Los individuos registrados en forma abundante y muy frecuente son los que caracterizan la comunidad de insectos de estos ambientes. Se encontraron representados por las tres subfamilias de chironómidos, *O. albifasciatus* (L) (incluyendo larvas pequeñas y pupas determinadas hasta nivel genérico), *Culex* spp. (L) (primeros estadios), múscidos (L+P), Bidessini (L) y *Liodessus* sp. (A), larvas de *Tropisternus* sp., *Rhantus* sp. y *Berosus* sp., *Sigara platensis* (L+A) (larvas identificadas hasta nivel genérico que fueron asignadas a esta especie por ser la más abundante), *Belostoma* sp. (L), *Callibaetis* sp. (L) y *Zygoptera* (L) (Figura 3.3).

Los valores de riqueza específica y del índice de diversidad de Shannon registrados en total y en cada ciclo de inundación difirieron entre charcos (Tabla 3.4). Los charcos I y IV fueron los que presentaron la mayor riqueza específica, y el charco IV se registró la mayor diversidad ($p < 0,05$). Los mínimos valores de riqueza se registraron en los charcos I y III, correspondientes a los ciclos de inundación 4 y 6, particularmente cortos, y donde solo estos dos charcos estuvieron presentes. Sin considerar la situación anterior, los charcos II y III siempre obtuvieron los menores valores de riqueza.

		Charco I	Charco II	Charco III	Charco IV
Riqueza	Total	79	65	68	78
	Mín-Máx.	7-52	15-48	2-47	17-58
Diversidad	Total	1,17 ^a	1,11 ^b	1,17 ^a	1,19 ^c
	Mín-Máx.	0,5-1,22	0,25-1,16	0,28-1,1	0,48-1,19

Tabla 3.4. Riqueza específica e índice de diversidad de Shannon para los cuatro ambientes estudiados. Se expresan el valor total registrado en cada ambiente, y los valores mínimos y máximos registrados en los ciclos de inundación. Letras distintas indican diferencias significativa ($p < 0,05$).

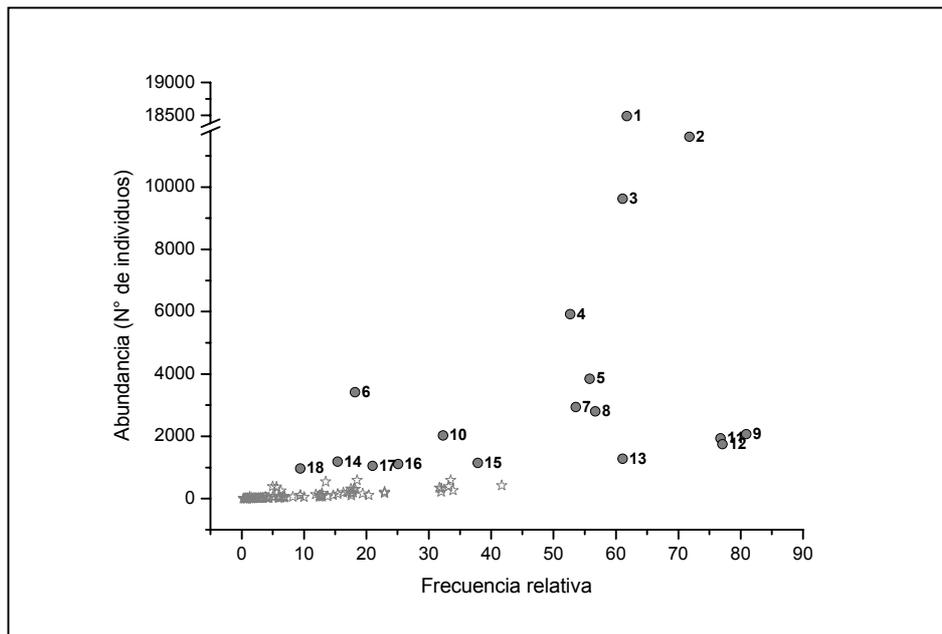


Figura 3.3. Frecuencia relativa y abundancia de los distintos taxones de insectos registrados a lo largo del período de estudio. Los números indican las especies registradas en forma más frecuente y abundante. 1-Orthoclaadiinae (L+P), 2-Chironominae (L+P), 3-*Callibaetis* sp. (L), 4-*Sigara* sp. (L), 5-Tanypodinae (L+P), 6-*O. albifasciatus* (L), 7-Bidessini (L), 8-*Tropisternus* sp. (L), 9-*Liodessus* sp. (A), 10-*Culex* sp. (L1-2), 11-*S. platensis* (A), 12-Muscidae (L+P), 13-*Rhantus* sp. (L), 14-*Ochlerotatus* sp. (L1-2), 15-*Berosus* sp. (L), 16-*Belostoma* sp. (L), 17-Zygoptera (L), 18-*Ochlerotatus* sp. (P). Las estrellas indican las otras especies registradas.

Considerando los ciclos de inundación de cada charco como unidad de análisis: la riqueza específica y el índice de diversidad se correlacionaron positiva y significativamente ($p < 0,00001$) con el tiempo de permanencia de los cuerpos de agua (Figura 3.4).

Considerando cada charco y cada fecha de muestreo como unidad de análisis, nuevamente la riqueza específica y la diversidad se correlacionaron significativamente ($p < 0,006$) con el tiempo de permanencia del agua en los cuatro ambientes estudiados. La riqueza específica se correlacionó en forma positiva y significativa ($p < 0,01$) con la superficie de inundación de los charcos I, III y IV, no así con el charco II. Por lo contrario, la superficie de inundación nunca se correlacionó en forma significativa con el índice de diversidad.

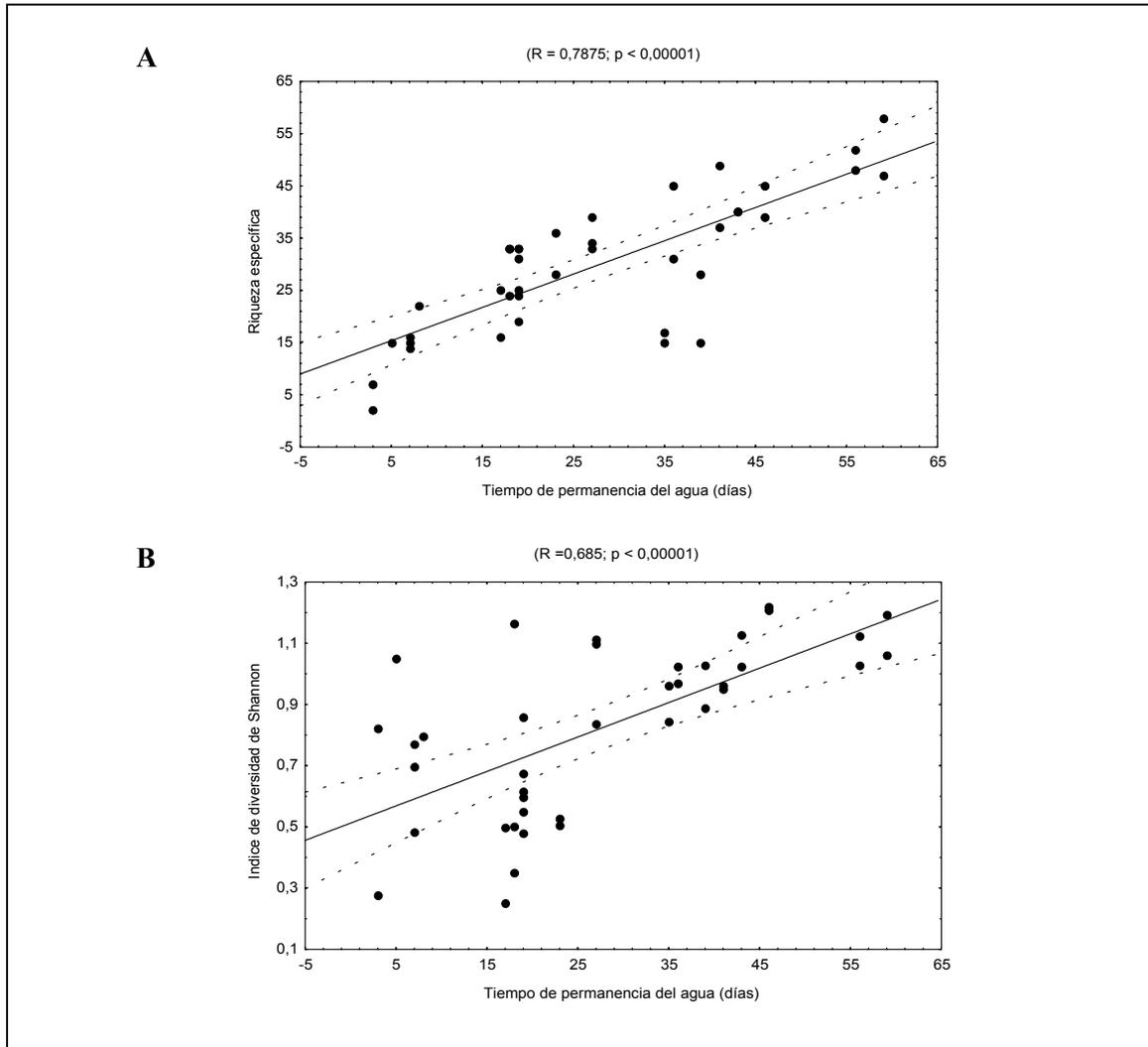


Figura 3.4. Correlaciones registradas entre el tiempo de permanencia de los ciclos de inundación y **A**) la riqueza específica y **B**) el índice de diversidad de Shannon. R = coeficiente de correlación por rangos de Spearman y su probabilidad asociada (p).

3.3 Discusión.

Las características del hábitat.

Los charcos aquí estudiados representan un tipo muy particular de ambiente acuático temporario, con ciclos de inundación que difirieron entre 2 y 59 días, más cortos que los citados regularmente en la bibliografía. Estos charcos se producen debido a la acumulación de agua proveniente de precipitaciones pluviales en depresiones del terreno poco marcadas, sin existir ningún otro aporte de agua. Una vez formados, en la mayoría de los ciclos de inundación

registrados se produjeron lluvias que recargaban los cuerpos de agua y prolongaban su permanencia. Esta característica en la dinámica de recarga de agua hace que no se establezca una correlación significativa entre el hidropériodo y las lluvias de origen, pero sí con las lluvias complementarias. El tiempo de permanencia de los estos charcos se encuentra estrechamente relacionado con las precipitaciones pluviales. En otro tipo de ecosistemas, como ser los de desiertos, la importancia de las lluvias como factor predominante está bien establecida (considerando la variación espacial y temporal de los acontecimientos de precipitaciones) (Ward y Blaustein 1994).

El tiempo de permanencia del agua se encontró inversamente correlacionado con la superficie y la profundidad de los charcos. A medida que transcurre el tiempo, luego de formado el charco, se produce una reducción de la superficie del agua (por absorción en el suelo, evaporación, absorción del agua por las raíces de plantas, etc.) y una disminución de la profundidad media del charco. En estos ambientes, se registró un aumento de la turbiedad a medida que la profundidad y la superficie de los charcos disminuían. Se ha mencionado que las aguas turbias se calientan más en la superficie, mientras que los charcos claros pueden absorber más calor en el fondo produciendo una temperatura del agua más uniforme (Williams 1987). Sin embargo, en pequeños cuerpos de agua de hasta 20 cm de profundidad, prácticamente no existe estratificación térmica debido a que el sol llega a calentar hasta el fondo, inclusive en verano, cuando las variaciones de temperatura diarias pueden ser de hasta 25°C (Pichler 1939). Si bien en este estudio no se midió la estratificación térmica, podemos suponer que en estos cuerpos de agua no se produce, debido a sus escasas profundidades (la mediana de la profundidad máxima fue de 9 cm), y que la mayor turbiedad se registró cuando los charcos se estaban secando y las profundidades eran mínimas.

Si bien la temperatura influye en la dinámica de los cuerpos de agua, y principalmente en los someros, en general no se estableció una correlación entre el hidropériodo de estos charcos y la temperatura del agua y del aire. Tampoco se observó una correlación entre la superficie de los charcos y las temperaturas del agua y del aire. Tal vez, el tiempo de permanencia de estos charcos fue tan corto, que las variaciones en las temperaturas dentro de cada ciclo de inundación no fueron suficientes como para ejercer una influencia importante en la duración de estos ambientes.

La comunidad.

Debido a la naturaleza efímera de estos ambientes temporarios algunos autores sugieren que poseen baja riqueza (Wiggins *et al.* 1980, Schneider y Frost 1996). Sin embargo, en las

últimas décadas se ha mostrado que los ambientes temporarios pueden alcanzar valores de riqueza similares a los permanentes (Boix *et al.* 2001).

Muy poco se conoce sobre la comunidad de insectos acuáticos urbanos, y aun menos de los charcos de Buenos Aires. En un estudio previo realizado en 3436 charcos ubicados en 110 parques y plazas de la ciudad de Buenos Aires (abril 1998-diciembre 2000), se registró un total de 58 taxones (Fontanarrosa *et al.* 2004); este valor fue superado ampliamente en el presente trabajo. Probablemente esto pueda deberse a que este fue un estudio intensivo en el tiempo. Debido a que estos charcos temporarios resultaron ser particularmente ricos y diversos, se pudo observar la “capacidad” de estos ambientes de albergar un gran número de taxones.

En estos charcos los tres órdenes de insectos con mayor número de representantes fueron Coleoptera, Diptera y Heteroptera, como se observó en otros ambientes acuáticos temporarios de distinta duración (Kenk 1949, Bazzanti *et al.* 1996, Williams 1997, Fischer *et al.* 2000, Boix *et al.* 2001). Boix *et al.* 2001 realizaron un estudio comparativo de la fauna de diferentes ambientes temporarios de regiones templadas del mundo, hallando que los insectos y crustáceos, respectivamente, son los grupos mejor representados. Dentro de los insectos, los dípteros y coleópteros poseen el mayor número de especies. Cladóceros, copépodos y ostrácodos son los crustáceos mejor representados en todos los ambientes comparados. En los ambientes aquí estudiados la comunidad registrada se correspondió con lo observado para la fauna de ambientes temporarios de distintos lugares del mundo.

Dentro de los órdenes de insectos mejor representados, existiría una tendencia a que unas pocas familias posean las máximas riquezas, ditiscidos e hidrofílicos entre los coleópteros, quironómidos y culícidos entre los dípteros, y corixidos y notonéctidos entre los heterópteros (Boix y Sala 2002). Los resultados obtenidos en el presente trabajo son en general coherentes con lo planteado. A pesar de que los chironómidos solo fueron identificados hasta subfamilia, en el laboratorio se observaron distintos morfotipos dentro de cada subfamilia, dando a suponer que la riqueza de este grupo es mayor que la expresada. Dentro de los heterópteros también se observó un número importante de especies de belostomátidos. Sin embargo, solo *B. elegans* fue colectada en forma frecuente y abundante, registrándose las otras especies en muy bajo número y en forma esporádica.

Dentro del conjunto de los órdenes registrados con un menor número de representantes, los tricópteros pueden considerarse no habituales en los ambientes temporales, y siempre presentan baja riqueza (Boix y Sala 2002). En estos charcos solo se registró el género *Oxyethira*, cuyas larvas son muy pequeñas y solo el último estadio construye capullo (Angrisano y Korob 2001). Las larvas capturadas en estos ambientes se encontraron dentro de sus capullos indicando que probablemente la abundancia y frecuencia de este género fue subestimada. Estas larvas habitan en lagos y aguas estancadas, y se alimentan principalmente de

algas filamentosas (Wiggins 1998). Este constituye el primer hallazgo de este género en charcos temporarios urbanos de la ciudad de Buenos Aires.

Los efemerópteros, aunque normalmente están presentes en los ambientes temporarios, solo se registran muy pocas especies (Boix y Sala 2002). En los charcos aquí estudiados, se registró solo el género *Callibaetis*, que ya ha sido citado en ambientes temporarios (Wiggins *et al.* 1980, Graham 2002). Este taxon se encuentra dentro del grupo de especies que caracterizan estos ambientes. Se han descripto 9 especies de este género de la Argentina, y 6 de ellas están citadas de Buenos Aires (Domínguez 1998) por lo que era de esperarse alguna especie de este género aquí.

Del conjunto de odonatos, las larvas de zigópteros se incluyen dentro del conjunto de especies características de estos charcos temporarios. La falta de precisión en la identificación de estas larvas no nos permite concluir acerca de la presencia de estos taxones en estos ambientes. Esto se debe a que las larvas capturadas fueron siempre muy pequeñas, impidiendo la determinación a un nivel taxonómico más preciso; solo unos pocos ejemplares pudieron ser identificados a nivel de familia.

La riqueza específica se correlacionó positiva y significativamente con la superficie de tres de los cuatro charcos, de modo similar a lo observado en otros ambientes acuáticos temporarios (Roth y Jackson 1987, Ward y Blaustein 1994, Bazzanti *et al.* 1996, Spencer *et al.* 1999). Otros autores hallaron que la riqueza de especies se encuentra relacionada con el tiempo de permanencia del cuerpo de agua y no con la superficie de los charcos temporarios (Ebert y Balko 1987). Además del efecto del área sobre la riqueza, las interacciones bióticas y la química del agua (Friday 1987) a veces tienen un rol más importante (Spencer *et al.* 1999). Las variaciones en la superficie estimada del charco II no se correlacionó con su riqueza específica; este charco siempre alcanzó las menores superficies de inundación y las menores riquezas. Probablemente las superficies máximas alcanzadas no permitan establecer una correlación significativa con la riqueza. Si se considera, además, que la relación riqueza-área puede ser consecuencia del incremento de heterogeneidad del hábitat (a mayor área) (Ward y Blaustein 1994), la ausencia de una correlación significativa entre la superficie del charco II y su riqueza podría ser consecuencia de una menor heterogeneidad del ambiente.

El índice de diversidad no se correlacionó con la superficie de inundación en ninguno de los ambientes estudiados. Debido a que este índice contempla la abundancia relativa de cada grupo y no solo la riqueza específica, en estos ambientes, grandes superficies de inundación no necesariamente poseen una mayor diversidad, ni a la inversa. Se registraron bajos valores de diversidad en los comienzos de los ciclos de inundación, cuando las superficies de inundación eran grandes, y unas pocas especies se encontraban en grandes abundancias. Así como cuerpos de agua pequeños registraron altos valores de diversidad, principalmente en las últimas fechas en los ciclos de inundación, cuando las superficies de los charcos se redujeron.

Varios estudios indican que la duración del hidroperíodo es el factor principal en la determinación de la composición faunística y la estructura de la comunidad de los ambientes acuáticos temporarios (McLachlan 1985, Jeffries 1994, Schneider y Frost 1996, Wellborn *et al.* 1996, Boix *et al.* 2001). El tiempo de permanencia se correlacionó positiva y significativamente con la riqueza específica de la comunidad en todos los charcos estudiados. Este mismo resultado fue obtenido por otros autores en distintos ambientes temporarios (Stout 1964, March y Bass 1995, Nilsson y Svensson 1994, Bazzanti *et al.* 1996, Scheneider y Frost 1996, Spencer *et al.* 1999). Al igual que la riqueza, la diversidad se correlacionó positivamente con el tiempo de permanencia de los charcos, indicando que la estructura de la comunidad incrementa su complejidad a mediada que transcurre el tiempo. Cuanto mayor sea el hidroperíodo, más especies serán capaces de completar su desarrollo y de mantener una población viable. En particular, para especies con adultos que se dispersan por vuelo, cuanto más permanente sea el charco más tiempo estará disponible para ser colonizado (Spencer *et al.* 1999).

Variaciones estacionales en la composición y estructura de la comunidad de insectos que habita los charcos temporarios.

Entender los procesos que modelan la dinámica espacial y temporal de una comunidad es un objetivo importante para muchos ecólogos (Robertson 2000). Si se pretende estudiar la composición y estructura de la comunidad de un ambiente, no pueden dejar de tenerse en cuenta las variaciones que ésta sufre estacionalmente. Inclusive en ambientes que no presentan estacionalidad por temperatura (áreas tropicales), los hábitats naturales exhiben algún tipo de estacionalidad, y los ciclos de vida de los individuos deben ajustarse temporalmente (Butler 1984). Entre los factores que pueden considerarse importantes para los insectos acuáticos y que pueden variar estacionalmente se incluyen a la temperatura (Ward y Stanford 1982), el nivel de agua (Wiggins *et al.* 1980), el fotoperíodo (Sweeney 1984), y el alimento (Wallace y Merritt 1980). La temperatura marca tanto la estacionalidad de las especies como la del hábitat, ya que afecta directamente al desarrollo y crecimiento de los organismos, e indirectamente a la calidad y cantidad de alimento disponible, y las características físico - químicas del ambiente donde van a establecerse las especies (Velasco *et al.* 1993a). Las interacciones bióticas también pueden cambiar estacionalmente, así como las poblaciones potenciales de predadores y competidores pueden aumentar o disminuir (Butler 1984). En especial, las especies que habitan los charcos temporarios son particularmente sensibles a las diferentes condiciones climáticas (Blaustein *et al.* 1999).

Uno de los tres descriptores más importantes de los patrones de la comunidad es la estructura trófica, los otros son la diversidad y la estabilidad (Southwood 1987). Con el fin de determinar en que medida los recursos alimentarios pueden ser explotados, Cummins (1973) categorizó a los insectos acuáticos en grupos funcionales alimentarios, basado sobre los mecanismos de alimentación y el espectro del tamaño de las partículas que ellos ingieren. Los “grupos funcionales alimentarios” (GFA) son una clasificación de los mecanismos de

adaptación para la alimentación, en la que se distinguen los taxones de insectos que llevan a cabo diferentes funciones dentro del ecosistema acuático en relación con el procesamiento de los recursos alimentarios (Merritt y Cummins 1984). Estos grupos funcionales son análogos a los gremios, o conjuntos de organismos que utilizan un tipo particular de recurso, en la medida en que “función” es definida como uso de clases similares de recurso (Merritt y Cummins 1984).

El objetivo del presente capítulo fue evaluar las variaciones estacionales de la composición y estructura de la comunidad de los charcos temporarios. Alcanzar este objetivo permitirá también contribuir para el conocimiento de la bionomía de muchas especies.

4.1 Materiales y métodos.

Para interpretar los cambios temporales en la composición y estructura de la comunidad, se analizaron las variaciones temporales de: (a) las abundancias relativas de los diferentes integrantes de la comunidad, (b) la riqueza, (c) la diversidad, y (d) los grupos funcionales alimentarios. Para observar las variaciones en la composición de la comunidad, se expresó el porcentaje que representa cada orden de insecto (discriminando larvas y adultos) en cada uno de los charcos a lo largo del período de estudio. La información se agrupó primero para cada ciclo de inundación por charco, y luego a lo largo del tiempo para cada fecha de muestreo dentro de cada ciclo. De igual forma se expresó la composición de los grupos funcionales alimentarios a lo largo del tiempo para cada charco. Se calcularon la riqueza y diversidad para cada charco, por ciclo de inundación y para cada fecha de muestreo.

La comunidad de insectos y sus variaciones en el tiempo se caracterizó mediante gráficos de abundancias relativas mensuales (número de individuos por litro) de distintos taxones, seleccionándose entre aquellos que se registraron en más de 10 ocasiones (3%) considerando el período total de muestreo. Para facilitar la comprensión de los datos se analizaron en función de los órdenes de insectos.

El análisis de correspondencia canónica se utilizó para evaluar cuales variables ambientales pueden explicar la distribución de los distintos grupos taxonómicos, considerando la totalidad de los datos. Posteriormente se analizó para cada estación climática cuáles variables ambientales resultaban claves en la distribución de la especies. Esta técnica se aplicó teniendo en cuenta las variables ambientales y consideraciones generales explicadas en el capítulo 2. La “importancia” de las especies en cada análisis se considera teniendo en cuenta el producto del peso y la varianza de cada una de ellas (ter Braak 1998).

4.2 Resultados.

Riqueza, diversidad y grupos funcionales alimentarios.

Se observaron variaciones en los valores de riqueza específica y diversidad (índice de Shannon) a lo largo del período de estudio y entre charcos (Figura 4.1). Los máximos valores registrados en la diversidad correspondieron a los ciclos de primavera (3 y 13) y al ciclo 8, de fines del verano y otoño (considerado de otoño). Del mismo modo los mayores valores de riqueza se registraron en los ciclos de primavera, y en los charcos I y IV del ciclo 10 de otoño. En todas las ocasiones los charcos I y IV fueron los que presentaron la mayor riqueza específica, a excepción del ciclo 13 en que el charco III igualó la riqueza del IV. La menor riqueza y la mayor equitatividad se registraron en los meses de verano.

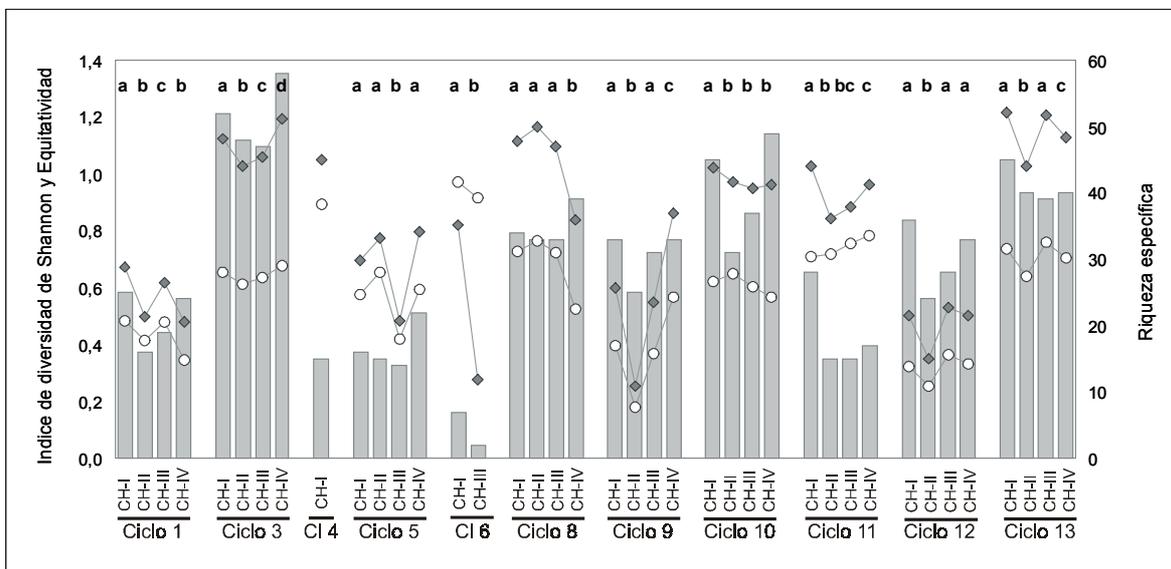


Figura 4.1. Índice de diversidad de Shannon \blacklozenge , equitatividad \circ y riqueza específica \blacksquare para cada charco (CH-I, CH-II, CH-III, CH-IV) en cada evento de inundación (Ciclo N°, el número hace referencia a la Tabla 3.1). Se indican las diferencias registradas entre los índices de diversidad de cada charco dentro de cada ciclo. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

La diversidad y la riqueza específica calculados se correlacionaron positiva y significativamente ($p < 0,05$) con el tiempo de permanencia del charco, la temperatura del aire máxima y media diaria, la temperatura del agua, y el grado de cobertura vegetal en los cuatro ambientes analizados. Como se mencionó en el capítulo anterior, la riqueza específica se correlacionó positiva y significativamente con la superficie estimada de los charcos I, III y IV, y el índice de diversidad nunca se correlacionó de manera significativa con la superficie.

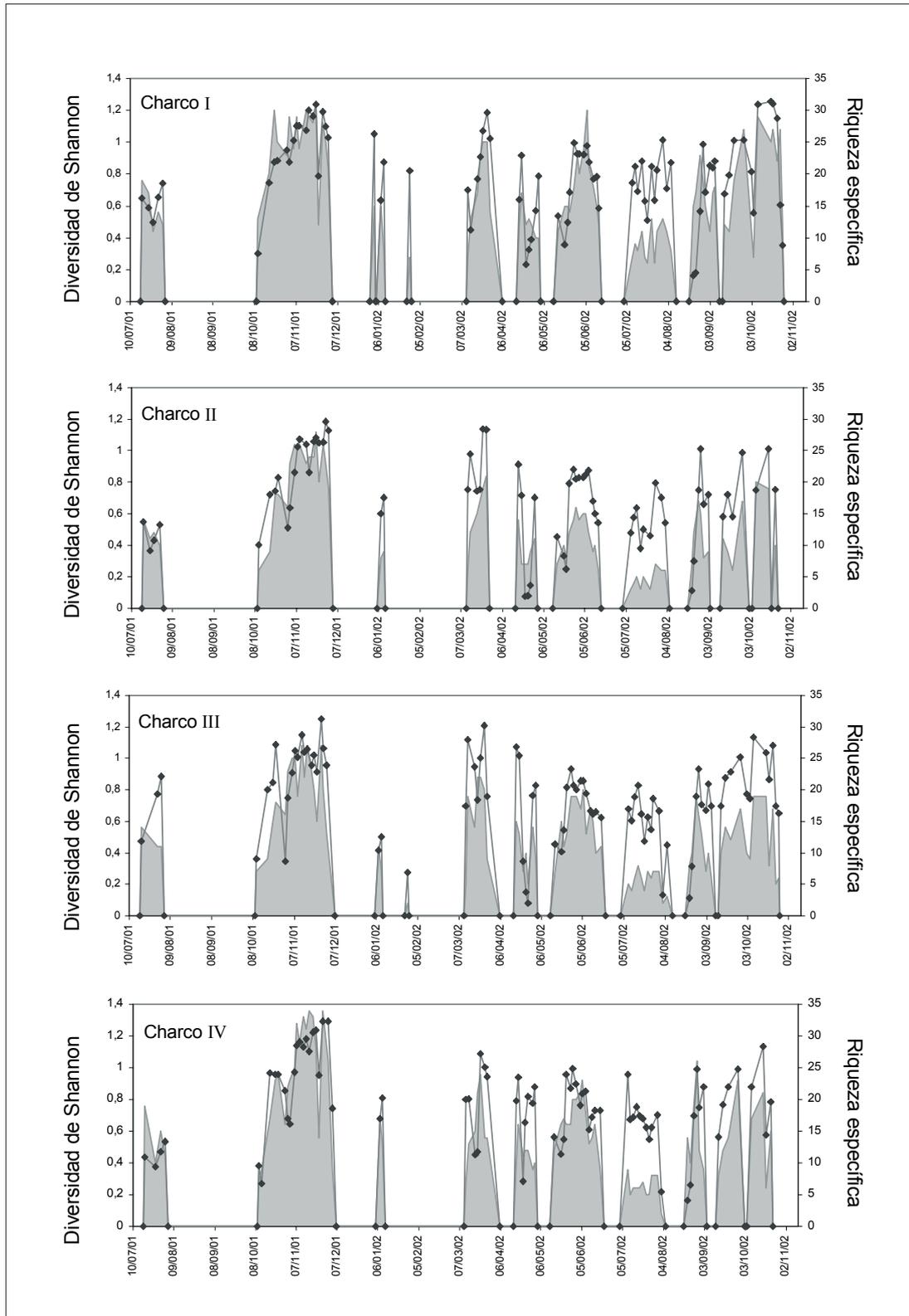


Figura 4.2. Índice de diversidad de Shannon \blacklozenge y riqueza específicas \blacksquare para cada charco a lo largo del periodo de estudio.

En cada acontecimiento de inundación se registró, en los comienzos, un rápido aumento en los valores de riqueza específica, luego fluctuaciones (en las fechas intermedias), y finalmente se registró una caída abrupta de estos valores en las fechas finales (Figura 4.2). La diversidad varió de igual forma que la riqueza, y en todos los casos ambos parámetros se correlacionaron significativamente ($p < 0,00001$).

Las asignaciones de los distintos taxones a los grupos funcionales alimentarios (GFA) se presenta en el anexo A. No se registraron taxones pertenecientes a los GFA raspadores, minadores y trituradores de macrófitas.

Las variaciones en las proporciones de los GFA registrados en los cuatro charcos fueron similares a lo largo del año (Figura 4.3). Los colectores, filtradores y predadores estuvieron representados en todo el período de estudio, los trituradores solo se observaron en pocas ocasiones, principalmente en el invierno. Los colectores y predadores constituyeron la mayor proporción de las comunidades. Solo en un acontecimientos de inundación de otoño (ciclo 9), las densidades relativas de los filtradores fueron importantes, representando una gran proporción de la comunidad en esas fechas. Los ciclos de menor duración, particularmente 5 y 6 de verano, se caracterizaron por poseer la mayor proporción de predadores. Se observó que la comunidad de insectos que comienza a colonizar estos ambientes está formada, en la mayoría de los casos, por una gran proporción de taxones colectores, aumentando luego, en el transcurso del ciclo la proporción de predadores. Una excepción la constituye el acontecimiento de inundación 11, que se caracterizó por poseer una gran proporción de taxones predadores desde sus comienzos.

Composición de la comunidad de insectos.

La fauna de insectos que se registró en estos ambientes varió a lo largo del período de estudio, reflejándose en el porcentaje de la comunidad que representa cada orden (discriminando larvas y adultos) (Figura 4.4). Las larvas de dípteros y coleópteros, y los adultos de coleópteros y heterópteros se registraron a lo largo de todo el año, con marcadas fluctuaciones en sus proporciones. Los estadios inmaduros de heterópteros no se registraron durante el verano. Las larvas de odonatos se registraron principalmente en la primavera en todos los charcos, y en el invierno solo en el charco III. La mayor proporción de larvas de efemerópteros se registró en otoño y primavera.

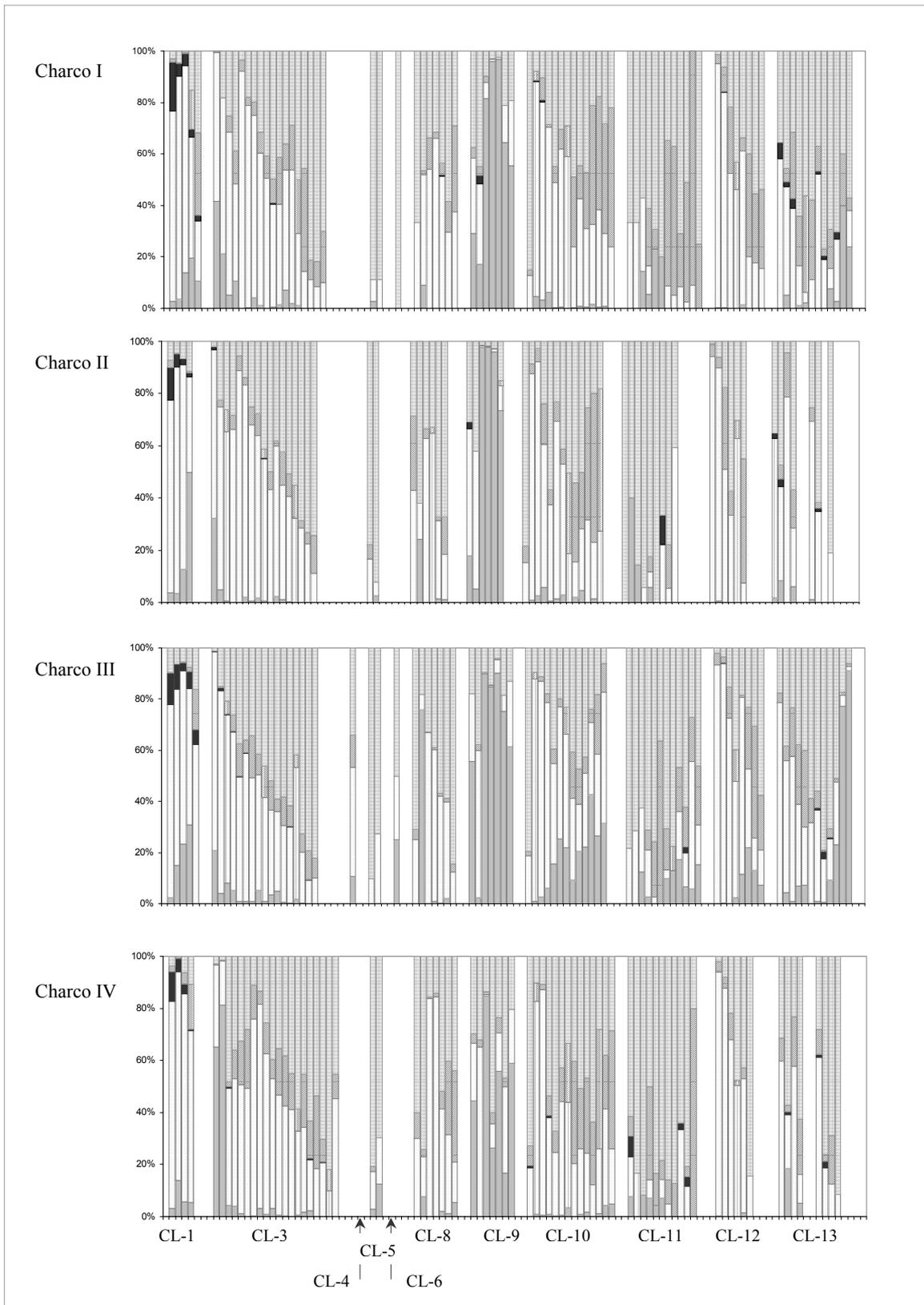


Figura 4.3. Grupos funcionales alimentarios registrados en cada charco a lo largo del periodo de estudio. Se indica cada ciclo de inundación (CL-N°), el número hace referencia a la Tabla 3.1. Filtradores (light gray), colectores (dotted), trituradores (black), predadores-colectores (diagonal lines) y predadores (horizontal lines).

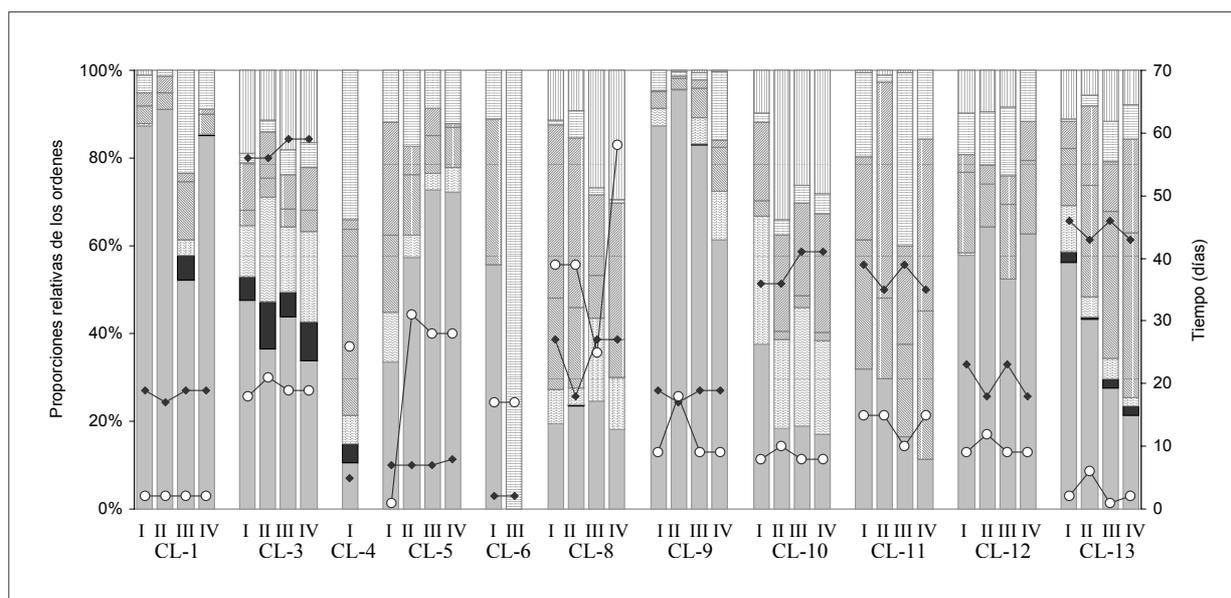


Figura 4.4. Proporción relativa de órdenes de insectos registrados en cada charco (I, II, III, y IV) en cada evento de inundación (CL-Nº, el número hace referencia a la Tabla 3.1). Se indica el tiempo de duración del cuerpo de agua ◆ y los días de sequía previa ○. Diptera (larvas) □, Odonata (larvas) ■, Ephemeroptera (larvas) ▨, Coleoptera: (adultos) ▩ y (larvas) ▧, Heteroptera: (adultos) ▨ y (larvas) ▤.

En los charcos con menor tiempo de permanencia, las larvas de dípteros representaron la fracción más importante de la comunidad. Una excepción la constituyen los ciclos extremadamente cortos de verano (4 y 6), donde los adultos de coleópteros y heterópteros fueron los grupos característicos. En los acontecimientos de inundación prolongados se registró un mayor número de grupos taxonómicos distribuidos en forma equitativa. En la figura 4.5 pueden observarse los cambios en la composición de la comunidad durante el tiempo de permanencia de los charcos.

Dípteros

En los comienzos de cada ciclo de inundación se observó una gran proporción de larvas de dípteros, que fue disminuyendo con el tiempo (Figura 4.5). Dentro de este orden, las familias presentes fueron alternándose con el tiempo. En el verano las familias mejor representadas fueron los múscidos y efídridos, y en la primavera se registró la mayor biodiversidad de familias (Figuras 4.6 y 4.7). Sciomízidos y estratiómidos presentaron una clara estacionalidad, con máximas abundancia en los meses de octubre y noviembre. Los tipúlidos resultaron particularmente abundantes en el invierno de 2001, y se registraron prácticamente a lo largo de todo el período de estudio a excepción de los meses de verano.

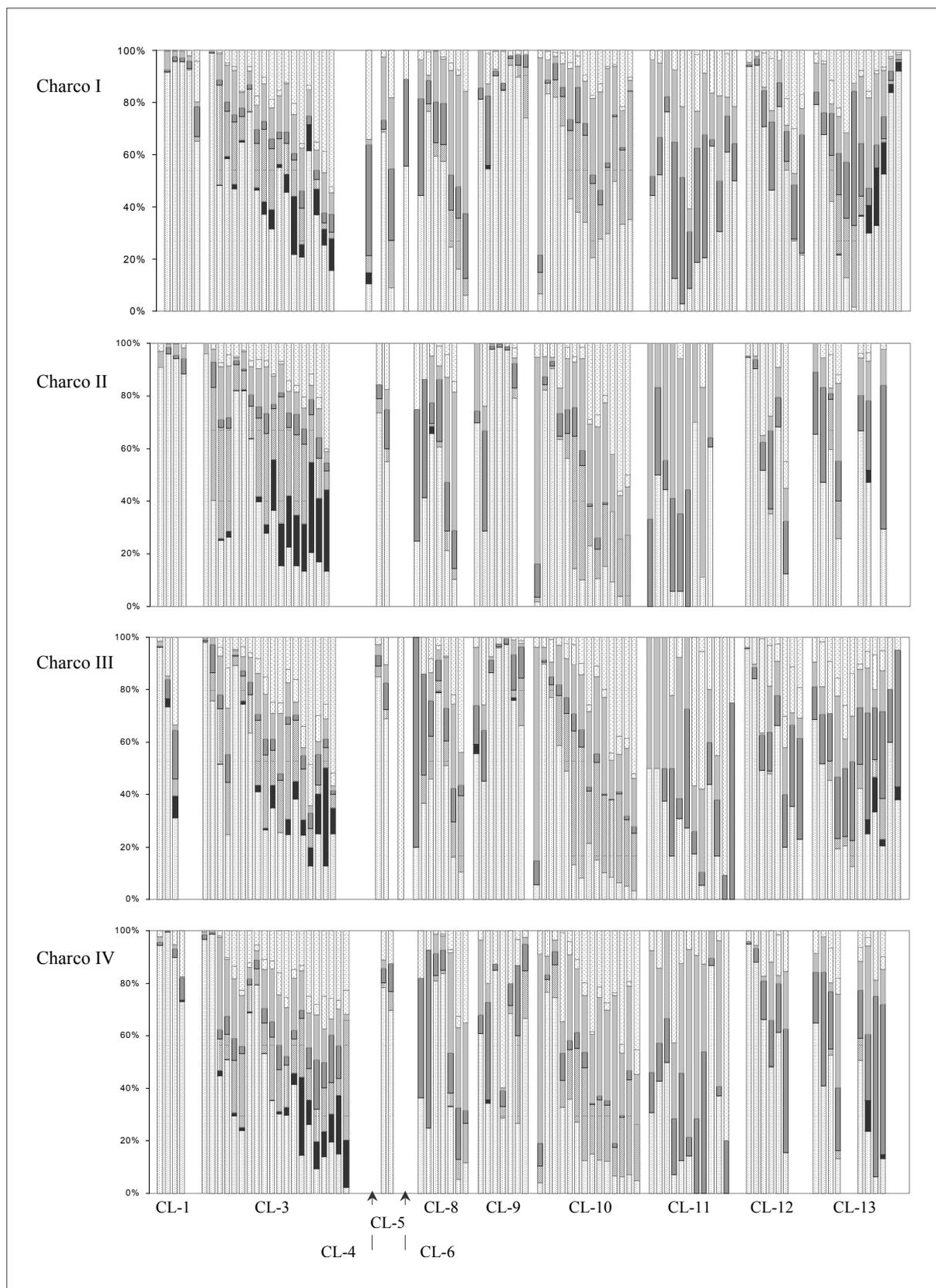


Figura 4.5. Proporciones relativas de los distintos ordenes de insectos (discriminando larvas y adultos) para cada charco (I, II, III, y IV) a lo largo del periodo de estudio en cada ciclo de inundación (CL-N°, el número hace referencia a la Tabla 3.1). Díptera (larvas) , Odonata (larvas) , Ephemeroptera (larvas) , Coleoptera:  (adultos) y  (larvas), Heteroptera:  (adultos) y  (larvas).

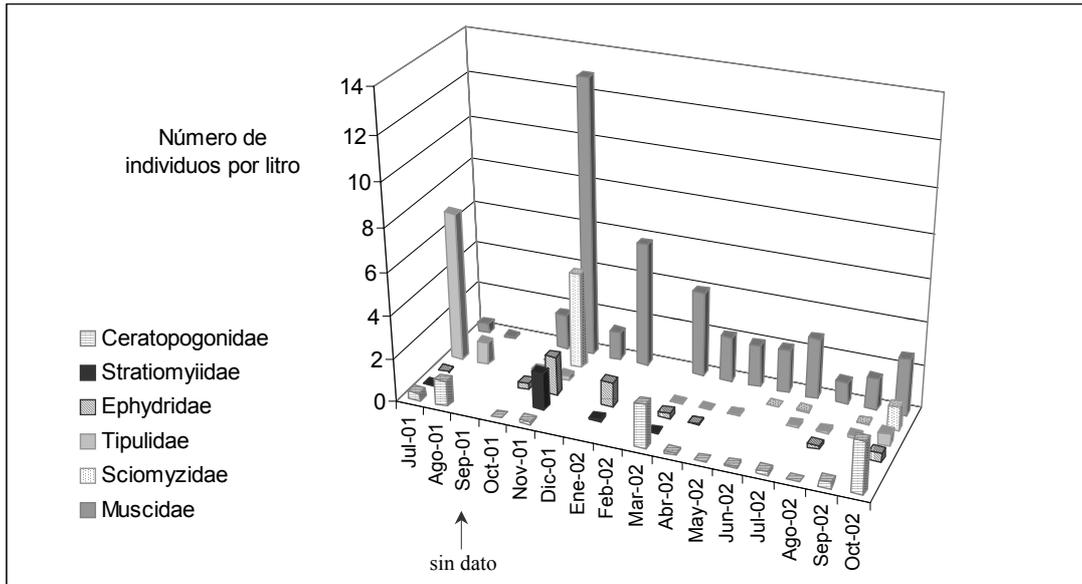


Figura 4.6. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de distintas familias de dípteros registradas a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

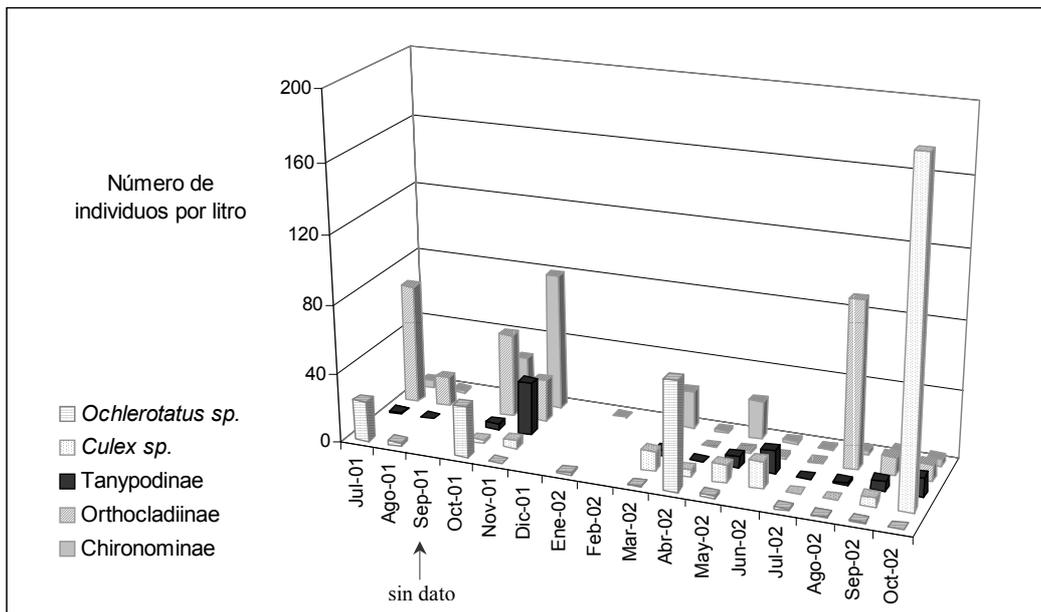


Figura 4.7. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de tres subfamilias de Chironomidae y dos géneros de Culicidae registradas a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

El número de las larvas de Chironomidae y Culicidae superó ampliamente al del resto de las familias de dípteros, registrándose a lo largo de todas las estaciones. Del conjunto de quironómidos, las Orthocladiinae caracterizaron al grupo durante los meses invernales, las Chironominae a fines del verano y en otoño junto a las Tanypodinae, y en la primavera se registraron las tres subfamilias en forma abundante (Figura 4.7). Como representantes de la familia Culicidae se graficaron solo los géneros *Ochlerotatus* y *Culex* por ser los más abundantes y frecuentes. Los géneros *Uranotaenia* y *Anopheles*, se registraron ocasionalmente en primavera, y en otoño solo el segundo. Las *Psorophora* se registraron prácticamente a lo largo de todo el año pero en muy baja abundancia. En tres ocasiones (invierno, primavera y otoño) se registró gran abundancia de *Ochlerotatus* spp., representado principalmente por *Oc. albifasciatus* (Tabla 3.2, capítulo 3). Durante los meses de otoño y primavera se registró una mayor abundancia en las larvas del género *Culex*, particularmente representado por *Cx. eduardoi* (Tabla 3.2, capítulo 3).

Coleópteros

En la mayoría de los acontecimientos de inundación analizados, se observó que la proporción de larvas de coleópteros aumentaba de mediados a fines del hidroperíodo (Figura 4.5); particularmente, en el ciclo 11 (invierno) se registró una gran proporción de este grupo desde los comienzos. Se analizaron las fluctuaciones en las abundancias de las distintas familias del orden, comenzando por aquellas que resultaron importantes en abundancia y número de representantes: Dytiscidae y Hydrophilidae (ver capítulo 3). En las figuras 4.8 y 4.9 se representaron las abundancias relativas de larvas y adultos de Dytiscidae. Las larvas de *Rhantus* sp. y Bidessini se registraron a lo largo del periodo de estudio, convirtiéndose en las principales representantes del grupo en el invierno. Solo en 9 ocasiones (principalmente en primavera y otoño) se registraron adultos de *Rhantus signatus* (única especie del género hallada). Contrariamente, los adultos de *Liodessus* sp. se registraron a lo largo de todo el período estudiado. Las larvas de Bidessini se asignaron a este género debido a que los otros adultos representantes de esta tribu solo estuvieron presentes en forma esporádica, y en muy baja frecuencia (*Brachyvatus acuminatus* y *Anodocheilus* sp., Tabla 3.2 del capítulo 3). Los géneros *Thermonectus* y *Macrovatellus* se registraron en otoño y primavera, como adultos y larvas. Los adultos de *Macrovatellus haagi* se registraron en muy baja frecuencia (solo en 4 ocasiones) y un ejemplar por vez. Los adultos de *Desmopachria* sp. y *Laccophilus* sp. estuvieron presentes en todas las estaciones del año, con mayores registros hacia fines del invierno y en otoño. Sus larvas se registraron abundantemente en primavera y otoño.

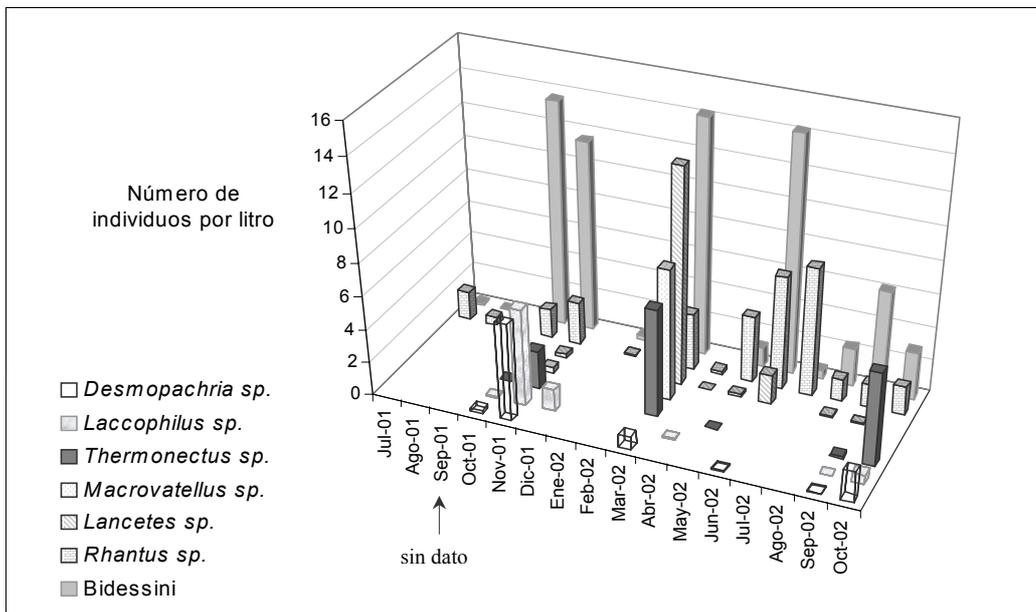


Figura 4.8. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de estados inmaduros de Dytiscidae registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

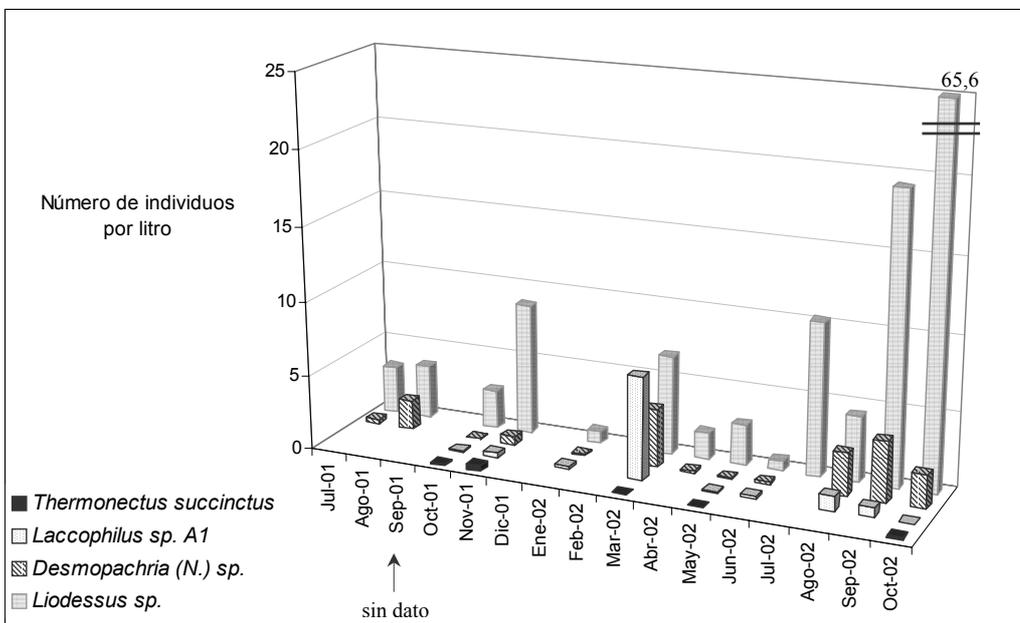


Figura 4.9. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de adultos de Dytiscidae registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

Los hidrófilidos constituyen la otra familia de importancia dentro de los coleópteros. Nuevamente, encontramos géneros registrados a lo largo de todo el período, como larvas y adultos, de *Tropisternus*, *Berosus* y *Enochrus* (Figuras 4.10 y 4.11). Del conjunto de *Tropisternus* registrados como adultos, *T. setiger* fue capturado en forma regular y abundante, *T. lateralis* en baja abundancia y principalmente en otoño y primavera, mientras que *T. ignoratus* fue registrado también con baja abundancia pero llamativamente con máximos valores en la primavera de 2001. Los adultos de *Berosus* se registraron en forma más abundante en otoño y primavera, y sus larvas a fines del otoño y principios del invierno. Los *Enochrus* no parecen tener una estación reproductiva marcada, sus larvas se registraron a lo largo del año y sin variaciones importantes en sus abundancias relativas. Si bien se registraron adultos de dos especies en las mismas fechas, *E. circumcinctus* se registró en forma más abundante en otoño, y *E. variegatus* en invierno. Los adultos de *Paracymus* sp. se registraron en gran número durante todo el período de estudio, y sus larvas solo en primavera y otoño, siendo en la primera estación mucho más abundantes. En el mes de enero, cuando los charcos se secaron rápidamente, se registraron varias especies de hidrófilidos adultos y algunas larvas.

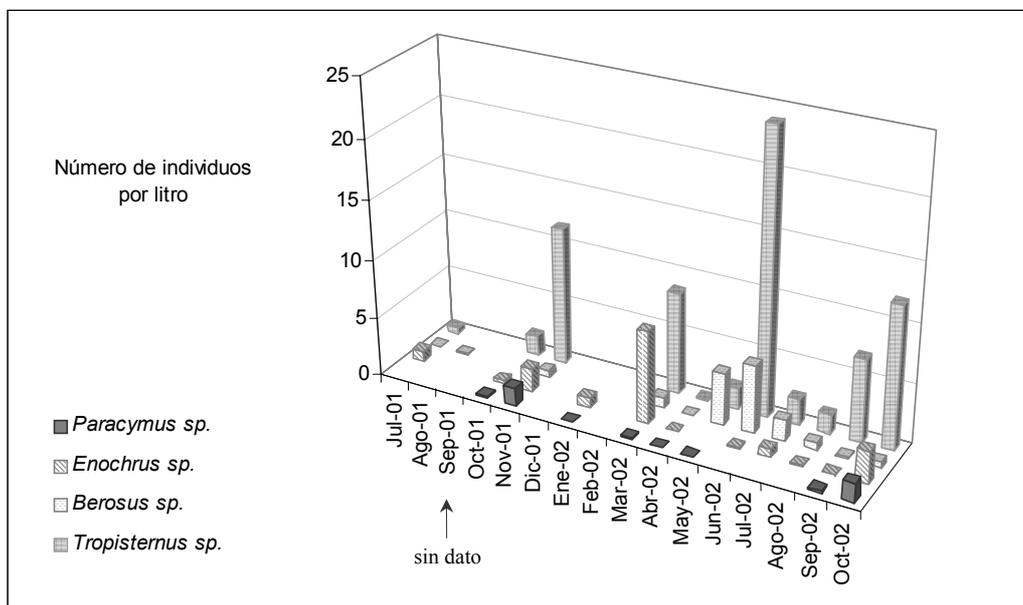


Figura 4.10. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de estados inmaduros de Hydrophilidae registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

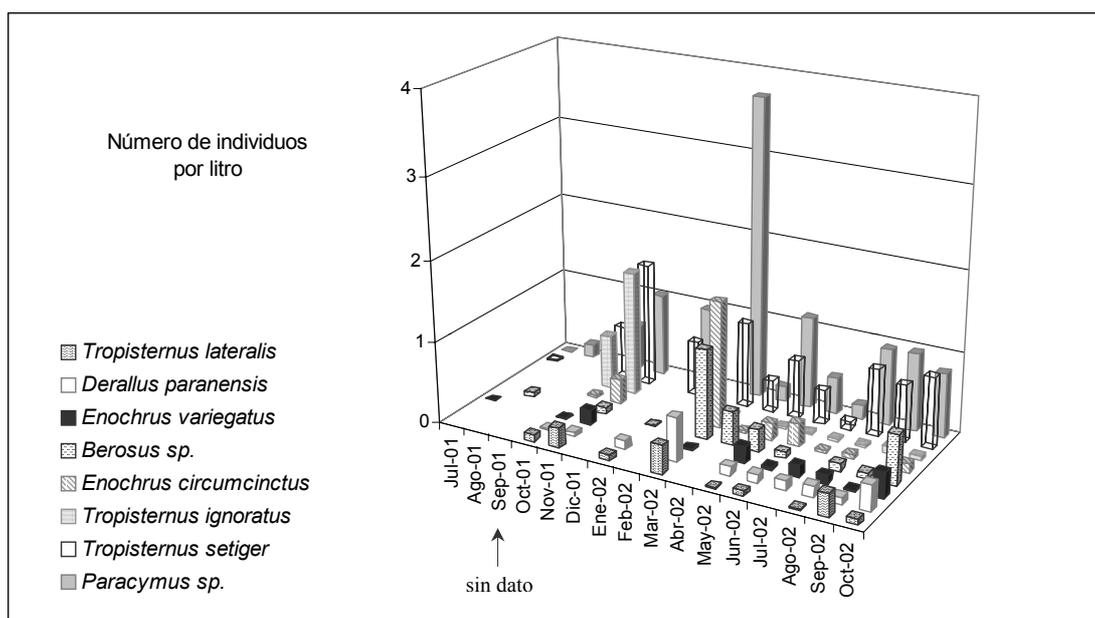


Figura 4.11. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de adultos de Hydrophilidae registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

Dentro del conjunto de familias de coleópteros, la familia Noteridae resultó la tercera en importancia. Las larvas de esta familia se registraron solo en la primavera y el otoño. El género que mejor representó a la familia en estos ambientes fue *Suphisellus*, encontrado a lo largo de casi todo el año, en forma abundante en la primavera y otoño, y en bajo número durante el invierno y verano. Las especies de *Suphis* se registraron solo en los meses de primavera y otoño. Respecto de las familias representadas por solo un género, mencionaremos que los adultos de *Hydrochus richteri* (Hydrochidae), *Haliplus* sp. (Haliplidae) y *Pelonomus* sp. (Dryopidae) fueron capturados en muy pocas ocasiones durante el otoño, y en bajo número. Los adultos de *Neogyrinus ovatus* (Gyrinidae), se registraron durante el 2002 en otoño, invierno y primavera, con máximas abundancias a fines del invierno. Solo se registraron a lo largo de todo el año los estadios larvales de *Pelonomus* sp.

Heterópteros

Al igual que las larvas de coleópteros, se observó que la proporción de larvas de heterópteros aumentó desde mediados hasta fines de los ciclos de inundación (Figura 4.5). Las larvas de heterópteros pertenecientes a los géneros *Sigara* y *Notonecta* estuvieron presentes a lo largo de casi todo el período de estudio (Figura 4.12). Los adultos de *Sigara platensis*

claramente superaron en número a cualquiera de las otras especies de heterópteros presentes (Figura 4.13), y de igual forma lo hicieron sus larvas. En general, los adultos de este orden se registraron a lo largo del año, y sus estadios larvales, principalmente, en primavera y otoño. Sin considerar a *S. platensis*, la especie que se registró en mayor abundancia en los meses de otoño fue *Buenoa fuscipennis*. En el mes de enero, se registraron numerosas especies de este orden, pero solo como adultos.

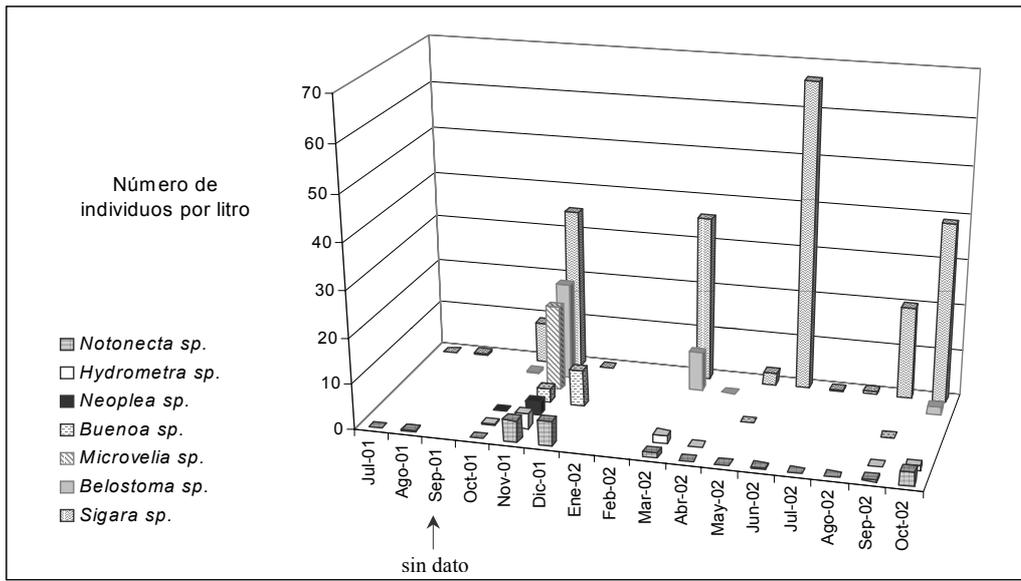


Figura 4.12. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de estados inmaduros de Heteroptera registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

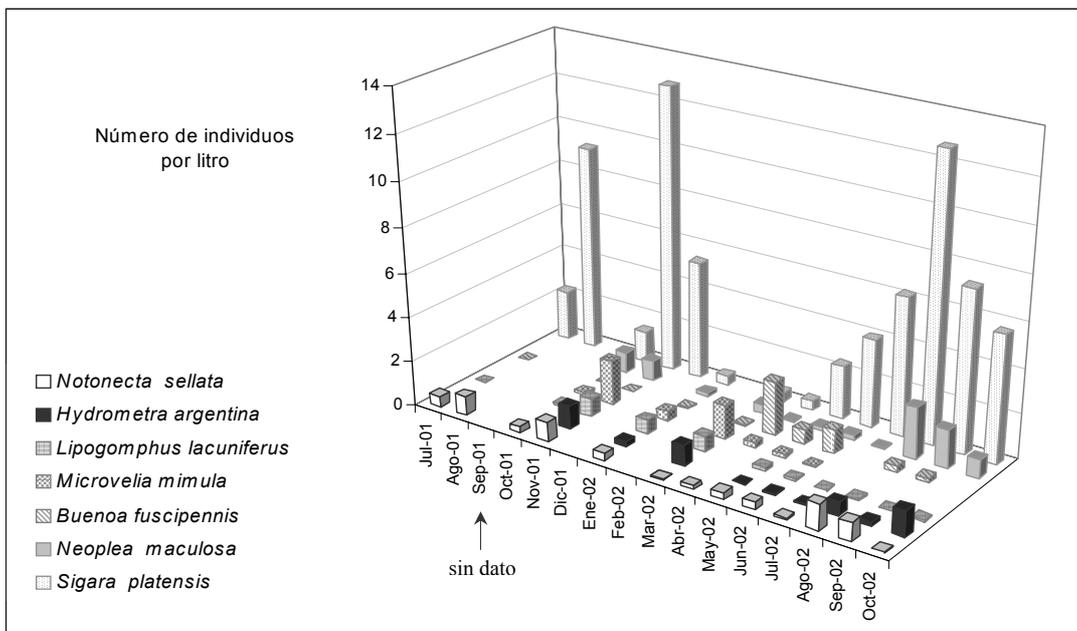


Figura 4.13. Abundancia relativa mensual (n° de individuos por litro) de adultos de Heteroptera registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

Efemerópteros y odonatos

La mayor proporción de larvas de efemerópteros se registró en primavera y otoño (Figura 4.14), con un marcado incremento en su proporción relativa a mediados de los ciclos de inundación (Figura 4.5). Las larvas de odonatos se registraron en forma abundante en los ciclos de primavera, desde mediados de la formación del charco hasta las fechas finales, en las que la proporción de este grupo aumenta (Figura 4.5). Las larvas de este orden se registraron en muy baja abundancia a lo largo de casi toda la temporada (Figura 4.14). No se registraron en el mes de julio a pesar de que había charcos, y en el mes de febrero debido a que se encontraba todo seco.

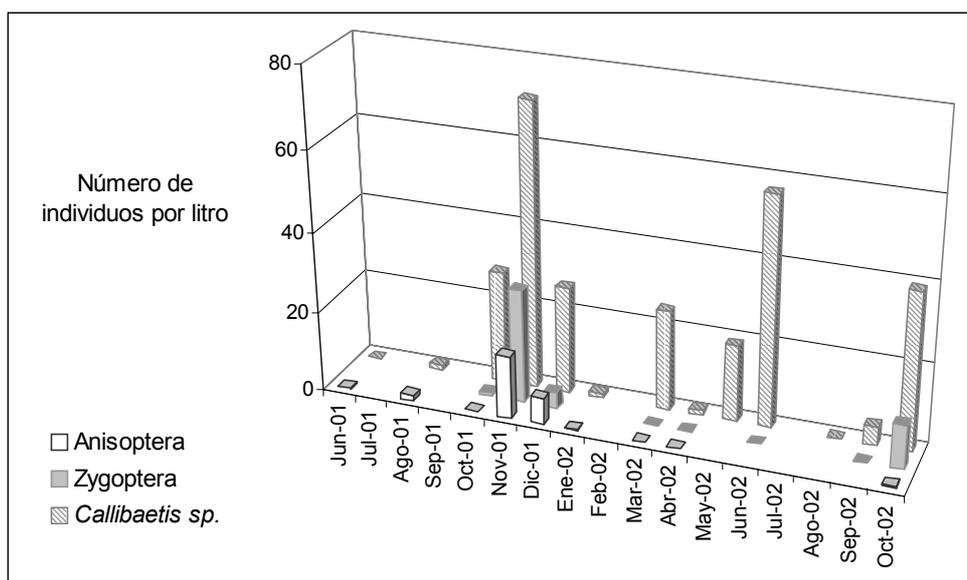


Figura 4.14. Abundancia relativa mensual (nº de individuos por litro) de larvas de *Callibaetis* sp. (Ephemeroptera) y odonatos registrados a lo largo del período de estudio en los charcos temporarios.

VARIABLES AMBIENTALES.

El análisis de correspondencias canónicas basado en las abundancias relativas de las especies mostró una clara correspondencia con las variables ambientales seleccionadas (auto valor CCA 1=0,425; auto valor CCA 2= 0,270). La prueba de Monte Carlo para el primer eje canónico y para el conjunto de los ejes resultó significativa ($p < 0,005$). El modelo obtenido con

este análisis explicó 68% de la varianza en la relación cantidad de especies - ambiente. Este análisis incorporó al modelo de manera significativa ($p < 0,05$) las siguientes variables ambientales: tiempo de permanencia, otoño, temperatura media diaria de la semana previa, profundidad máxima, invierno, algas filamentosas, cobertura vegetal, charco I, primavera, turbiedad y precipitaciones de la semana previa (Figura 4.15). La estacionalidad junto con la permanencia, son las variables ambientales más importantes que explican la distribución de los datos.

Los resultados del análisis de correspondencias canónicas para el conjunto de los datos según las estaciones del año se expresan en la tabla 4.1. El tiempo de permanencia de los cuerpos de agua y la temperatura media del aire promedio de la semana previa al muestreo, son las dos primeras variables que ingresaron de manera significativa en los modelos en las estaciones analizadas. El análisis de correspondencia canónica de los datos de verano no incorporó de manera significativa ninguna variable ambiental al modelo.

	Otoño	Invierno	Primavera
Auto valor 1° y 2° eje CCA	0,583-0,346	0,352-0,222	0,371-0,285
% de varianza sp-amb.	81	77	82
Variables ambientales - incorporadas al modelo.	Duración TMMed SP Prof. máx. Algas filam. Charco I Pres. Atm. Temp. agua PP SP	Duración TMMed SP Prof. máx. Cob. Veg. Hum. Rel. Charco I Turbiedad Pres. Atm. Algas filam.	Duración TMMed SP Algas filam. Cob. Veg. Charco I Prof. máx. PP SP Charco II

Tabla 4.1. Análisis de correspondencia canónica. Para las estaciones de otoño, invierno y primavera, se presentan los autovalores para el primer y segundo eje, el porcentaje de varianza explicada por el modelo de la relación entre la especie y las variables ambientales, y finalmente las variables ambientales que fueron incorporadas al modelo y en el orden en que lo hicieron.

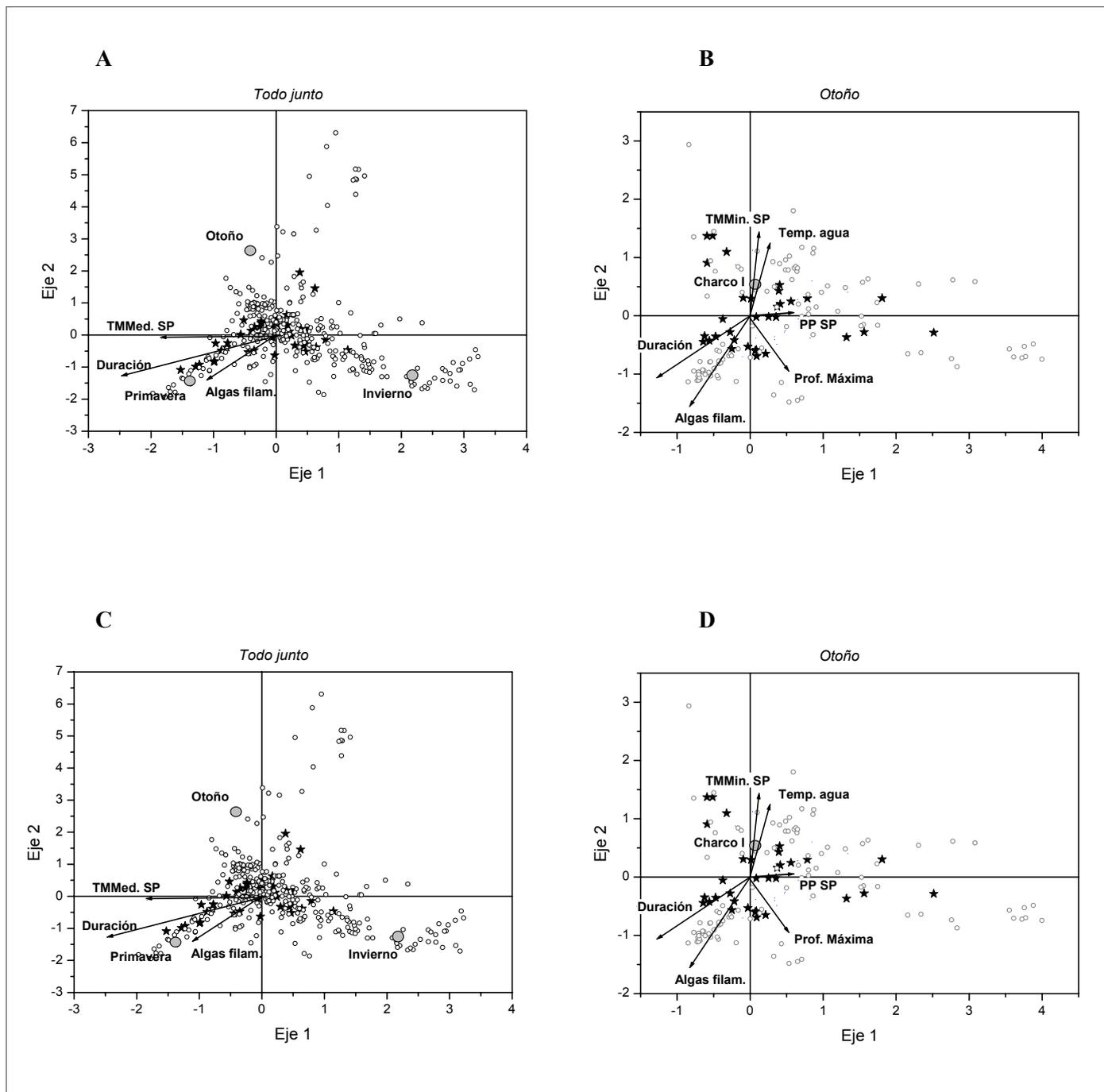


Figura 4.15. Análisis de Correspondencia Canónica **A**: para el conjunto de los datos, **B**: en el otoño, **C**: en el invierno, y **D**: en la primavera. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○, y variables ambientales seleccionadas: con una ➔ se indican las variables cuantitativas y con ● se indican las variables nominales. Se representan los ejes canónicos 1° y 2°.

La tabla 4.2 resume las especies que resultaron de mayor importancia en los análisis realizados. En cada una de las estaciones se registraron taxones que resultaron importantes en el análisis que contempla todo el año. Las especies que resultaron de importancia particularmente en el otoño (no repitiéndose en otras estaciones) fueron las larvas de *Cx. eduardoi*, *Lancetes* sp. y *Macrovatellus haagi*, adultos de *Berosus* sp., *E. circumcinctus* y *T. setiger*, así como los adultos de *Buenoa fuscipennis*. Y en el invierno, las larvas de tipúlidos *Limonia* sp. y *Rhabdomastix* sp., y los adultos de *Desmopachria (N.)* sp. y *N. sellata*. La primavera se caracterizó principalmente por la presencia de larvas de distintos órdenes: entre los dípteros las de Sciomyzidae y Ephydriidae, entre los coleópteros las de *Desmopachria* sp., *Laccophilus* sp., Noterini, *Paracymus* sp. y *Pelonomus* sp., entre los heterópteros, *Notonecta* sp., *Hydrometra* sp. y *Microvelia* sp., y las larvas de los dos subórdenes de odonatos.

	Anual	Otoño	Invierno	Primavera
Diptera				
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L3			+	
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4	+	+		
<i>Ochlerotatus</i> sp. P	+	+		
<i>Culex (Cx.)</i> sp. L1	+	+		+
<i>Culex (Cx.)</i> sp. L2	+	+		
<i>Culex (Cx.) eduardoi</i> L3	+	+		
Tanypodinae L	+	+	+	+
Chironominae L	+	+	+	+
Orthoclaadiinae L	+	+	+	+
Orthoclaadiinae P	+			+
Sciomyzidae L	+			+
Ephydriidae L				+
<i>Limonia</i> sp. L			+	
<i>Rhabdomastix</i> sp. L			+	
Muscidae L+P	+	+	+	+
Coleoptera				
<i>Desmopachria (N.)</i> sp. A	+		+	
<i>Desmopachria (N.)</i> sp.L	+			+
<i>Laccophilus</i> sp. L	+			+
<i>Lancetes</i> sp. L		+		
Bidessini L	+	+	+	+
<i>Liodessus</i> sp. A	+	+	+	+
<i>Rhantus</i> sp. L	+	+	+	+
<i>Thermonectus succinctus</i> L	+			
<i>Macrovatellus haagi</i> L		+		
Noterini L				+
<i>Suphisellus</i> sp. A	+		+	+
<i>Berosus</i> sp. A	+	+		
<i>Berosus</i> sp. L	+	+	+	
<i>Enochrus (M.) circumcinctus</i> A		+		
<i>Enochrus</i> sp. L	+	+	+	+
<i>Tropisternus setiger</i> Ah	+	+		
<i>Tropisternus setiger</i> Am	+	+		
<i>Tropisternus</i> sp. L	+	+	+	+
<i>Paracymus</i> sp. A	+	+	+	+
<i>Paracymus</i> sp. L	+			+
<i>Pelonomus</i> sp. L	+			+
Heteroptera				
<i>Neoplea (N.) maculosa</i> A	+	+	+	+
<i>Sigara (T.) platensis</i> Ah	+	+	+	+

	Anual	Otoño	Invierno	Primavera
Heteroptera				
<i>Sigara (T.) platensis</i> Am	+	+	+	+
<i>Sigara</i> sp. L	+	+	+	+
<i>Belostoma</i> sp. L	+	+		+
<i>Notonecta (P.) sellata</i> Am	+		+	
<i>Notonecta</i> sp. L	+			+
<i>Buenoa fuscipennis</i> Ah		+		
<i>Buenoa fuscipennis</i> Am		+		
<i>Hydrometra</i> sp. L	+			+
<i>Microvelia</i> sp. L	+			+
Odonata				
Zygoptera L	+			+
Anisoptera L	+			+
Coenagrionidae L				+
Ephemeroptera				
<i>Callibaetis</i> sp. L	+	+		+

Tabla 4.2. Especies que resultaron importantes en los análisis de correspondencia canónica realizados para el conjunto de los datos (anual) y por estación climática (otoño, invierno y primavera). Se consideran las especies de mayor importancia, mencionando solo 25% del total de especies incluidas en cada análisis.

4.3 Discusión.

Riqueza, diversidad y grupos funcionales alimentarios.

En regiones templadas, donde se registran variaciones climáticas importantes entre las estaciones del año, se espera que la comunidad de insectos acuáticos de ambientes temporarios acompañe estas variaciones, y por lo tanto que la composición de la comunidad cambie con el tiempo. En los charcos temporarios aquí estudiados, la primavera y el otoño fueron las estaciones climáticas donde se registró la mayor riqueza y diversidad de taxones. En estas estaciones se registraron acontecimientos de inundación prolongados, y condiciones climáticas favorables (no extremas) para el establecimiento de numerosas especies en estos ambientes. Estas estaciones pueden considerarse las más favorables para la reproducción de muchas de las especies, registrándose estadios larvales de un gran número de taxones, algunos de ellos solo en estos momentos del año y otros en mayor abundancia con respecto a otras estaciones.

Debido a que la temperatura afecta la duración de los ciclos de vida de los insectos, esta puede determinar la frecuencia con la cual los ciclos se repiten; en otras palabras, puede afectar el voltinismo (Ward y Stanford 1982). Una población en la cual los individuos crecen rápidamente y emergen como adultos tempranamente puede ser capaz, si no hay limitaciones genéticas o de recursos, de completar uno o más ciclos adicionales en el año, si las condiciones

ambientales permanecen favorables. Numerosas especies de latitudes templadas poseen muchas generaciones por año, tantas como el tiempo, la temperatura, los recursos alimentarios y las lluvias lo permitan (Williams y Feltmate 1994). En estos charcos temporarios, los adultos y larvas de muchas especies se registraron a lo largo de todo el año sin una estacionalidad muy marcada.

En la mayoría de los acontecimientos de inundación, la riqueza aumentó rápidamente en los primeros días para luego oscilar en un intervalo pequeño. A medida que los charcos se fueron secando se observó una disminución drástica de la riqueza en los últimos días. Este mismo patrón se observó en otros ambientes temporarios (Lake *et al.* 1989). No hay evidencia de que la riqueza específica o la composición de la comunidad lleguen a un punto estable o de equilibrio. Se ha mencionado que en las sucesiones producidas en charcos temporarios no se llega a un estado clímax, y definitivamente no se alcanza un equilibrio. En este sentido, este patrón de colonización se parecen al que sucede en cadáveres, epibentos marinos, y en comunidades de arroyos de desiertos luego de la inundación (Lake *et al.* 1989).

Al analizar la estructura de la comunidad a través de los grupos funcionales alimentarios se observó en los ciclos de mayor duración un aumento en la proporción de predadores y una disminución de los colectores y filtradores con el transcurso del tiempo, como era de esperarse en un acontecimientos de colonización y sucesión de un nuevo ambiente, principalmente si es evaluado en función de la disponibilidad de recursos. Dentro de un contexto sucesional, la secuencia de colonización de un medio nuevo sigue un orden más o menos predeterminado, colonizando primero las especies capaces de utilizar los escasos recursos existentes, generalmente detritos, seguidas por especies herbívoras, y colonizando finalmente las especies predatoras (Velasco *et al.* 1993b). Predeciblemente, los individuos generalistas pueden adaptarse mejor que los especialistas en los ambientes acuáticos perturbados (Merritt y Cummins 1984). Un ciclo muy particular se observó durante el período de invierno (ciclo 11), el cual se caracterizó por poseer una alta proporción (superior a 60%) de taxones predadores a lo largo de todo el período. Esta comunidad está principalmente compuesta por larvas de *Rhantus* sp., y los adultos de *Sigara platensis* y *Liodessus* sp., todos ellos predadores, alimentándose probablemente de las larvas de dípteros presentes, así como de la fauna de microcrustáceos. Se observó también, canibalismo entre las larvas de *Rhantus* sp. Debe considerarse que durante el invierno las tasas metabólicas probablemente disminuyan como consecuencia de la baja temperatura, favoreciendo tal vez a que esta comunidad tan desproporcionada se sostenga en el tiempo.

Composición de la comunidad de insectos.

Dípteros

Los dípteros inmaduros constituyen una fracción importante de la comunidad de insectos de los charcos temporarios de Buenos Aires. Se encuentran presentes todo el año y en general en mayor proporción al iniciarse el ciclo de inundación, coherentemente con su modo de alimentación (principalmente filtradores y colectores) y la disponibilidad de alimento del momento.

En el conjunto de familias del grupo, las Culicidae definitivamente utilizan estos ambientes como sitios de cría, encontrándose especies que se caracterizan por poner sus huevos en suelo húmedo (*Ochlerotatus* spp. y *Psorophora* spp.) y otras que lo realizan sobre la superficie del agua (*Culex* spp. y *Anopheles* spp.) (Forattini 2002). Estos requerimientos biológicos determinan una diferencia en el tiempo de registro de estas especies. Dentro del primer grupo, *Oc. albifasciatus* es una especie multivoltina en esta zona templada, y el número de generaciones que se producen depende de la frecuencia de inundación de los huevos y el éxito de su eclosión (Maciá *et al.* 1995, Fontanarrosa *et al.* 2000, Fischer *et al.* 2002). Los factores que estimulan la eclosión de los huevos son desconocidos hasta el presente, y presumiblemente sean los determinantes de la presencia estacional de las larvas en los charcos temporarios (Campos *et al.* 2004). Esta especie de mosquito puede ser registrada a lo largo de todo el año en esta área templada (Fontanarrosa *et al.* 2000, García y Micieli 2000, Fischer y Schweigmann 2002). Sin embargo, se registran marcadas diferencias en sus abundancias relativas, asociadas principalmente a las variaciones en las precipitaciones pluviales y las temperaturas ambientales. El número de *O. albifasciatus* que emerjan de un criadero depende tanto de la superficie anegada como de la permanencia del agua (Gleiser y Gorla 1997).

Al igual que para la especie antes mencionada, las máximas abundancias de las especies del género *Culex* pueden diferir a lo largo del año principalmente en función de la formación de los cuerpos de agua, y de sus hábitos de ovipostura. La especie registrada en forma más abundante y frecuente en estos ambiente fue *Cx. eduardoi*, registrándose las mayores abundancias en los meses de otoño y primavera, en bajo número durante el invierno y sin registros durante el verano. Probablemente, el corto tiempo de duración de los charcos en el período estival no permitió que las hembras adultas llegaran a oviponer en esas aguas. Esta especie se registró a lo largo de todo el año en ambientes permanentes y temporarios de la región (Campos *et al.* 1993, Maciá *et al.* 1997, Fischer y Schweigmann 2004), y en algunos casos con máximos de abundancia en otoño y primavera, al igual que en el presente estudio. Esta especie puede encontrarse citada en algunos trabajos como *Cx. dolosus* siguiendo el criterio de algunos autores que expresaron la dificultad de distinguir entre ellas (Almirón y Brewer

1995, Rossi 2000). Si bien en la presente tesis se consideró la clasificación propuesta por Darsie (1985), es válida la comparación con otros trabajos que mencionan a *Cx. dolosus*. Futuros estudios taxonómicos son necesarios para distinguir ambas especies, o considerar si se trata de un complejo de especies.

Otra familia importante dentro del orden es Chironomidae, registrada a lo largo de todo el año con variaciones importantes en su abundancia. En los ecosistemas de agua dulce en general, los quironómidos constituyen la familia de insectos acuáticos más abundante y diversa. Se encuentran ampliamente distribuidos en todo tipo de biotopos, ocupando una gran variedad de nichos, incluyendo charcos temporarios, debido a su amplia tolerancia ecológica (Wiggins *et al.* 1980, Pinder 1986, Freimuth y Bass 1994, Bazzanti *et al.* 1997, Paggi 2001). El conocimiento taxonómico de esta familia en América del Sur y en especial en nuestro país, es aún escaso (Paggi 1998). Los quironómidos de charcos temporarios han sido poco estudiados (Wiggins *et al.* 1980, Bazzanti *et al.* 1997) y escaso número de estudios sobre las poblaciones de larvas de chironómidos en charcos urbanos pequeños, se encuentran en la literatura (Freimuth y Bass 1994). Street y Titmus (1979) propone que la habilidad de los quironómidos para colonizar eficientemente nuevos hábitats se debe a la amplia dispersión pasiva de las hembras grávidas, y que la llegada de solo unas pocas hembras a un nuevo cuerpo de agua produce una colonización exitosa gracias a su gran fecundidad. Sin embargo, no está claro cuales características de su bionomía son adaptativas en los charcos temporarios, y existen pocas razones para creer que coincidan en gran proporción para las especies de la familia (Wiggins *et al.* 1980).

El conocimiento sobre la taxonomía y bionomía de los estados inmaduros de muchas familias de dípteros es aún precario y fragmentario, especialmente en nuestro país, haciendo difícil la interpretación y la comparación de lo registrado en estos ambientes. La ausencia de taxónomos especialistas en muchas de estas familias aquí registradas (Chaoboridae, Muscidae, Psychodidae, Sciomyzidae, Stratiomyidae, Syrphidae y Tipulidae) hace difícil la identificación del material a nivel específico, y la utilización de las claves de otras regiones no siempre es confiable. Por lo tanto, solo se harán menciones generales con respecto a algunos de estos grupos.

Los estados inmaduros de Chaoboridae se encuentran en hábitats de agua dulce y estancada (Cook 1981). Su presencia resultó extraña en estos charcos, registrándose en una sola ocasión un único individuo. Los estados preimaginales de Ceratopogonidae son poco conocidos, y ocupan una gran variedad de hábitat (Spinelli y Wirth 1993). En la Argentina solo se conocen las larvas de 25 especies, solo 13,8% de las citadas en la región (Spinelli 1998). Representantes de tres subfamilias se han registrado en estos ambientes, sugiriendo que estos deberían ser tenidos en cuenta en futuros estudios sobre la ecología del grupo.

La escasez de publicaciones sobre los estados inmaduros de Ephydriidae no permite una buena caracterización ni la elaboración de una clave adecuada (Wirth *et al.* 1987). En cuanto a su biología, se ha indicado que se conoce muy poco o nada de la mayoría de los géneros, por lo que sería muy importante ampliar estos estudios (Lizarralde de Grosso 1998). Larvas y pupas de esta familia se registraron en estos charcos temporarios, indicando que son utilizados como sitios para el desarrollo de los inmaduros de este grupo. Futuros estudios sobre la bionomía del grupo deberían incluir a este tipo de ambiente.

En las zonas templadas, muchas de las especies de Tipulidae estudiadas parecen tener solo un ciclo reproductivo anual (univoltinas), y muchas otras ser bivoltinas (Pritchard 1983). Particularmente, en las especies que viven en hábitats intermitentes, los ciclos de vida están comúnmente sincronizados con los cambios en el ambiente (Williams y Feltmate 1992). En los charcos aquí estudiados las larvas de este grupo se registraron a lo largo de casi todo el año y usualmente en baja abundancia. La falta de precisión en la identificación taxonómica (presumiblemente se encuentran tres géneros), no nos permite saber si se trata de algunas especies multivoltinas y/o si existe un reemplazo de especies en el tiempo (con ciclos reproductivos anuales o bianuales). En muchos ambientes de agua dulce, este grupo juega un rol importante en la “trituration” de la hojarasca, que convierten en partículas orgánicas pequeñas, disponibles para otras especies que solo pueden alimentarse de estas (Williams y Feltmate 1992).

Las larvas de la mayoría de los Tetanocerini (Sciomyzidae) son predadores de caracoles acuáticos como Lymnaeidae, Physidae y Planorbidae. Durante su desarrollo, la larva mata alrededor de 30 caracoles, lo hace rápidamente y solo consume una porción. El pupario se forma en el agua y está adaptado morfológicamente para la flotación (Knutson, 1987). Se registraron larvas y pupas de este grupo en los charcos, principalmente en primavera, y junto con la presencia de caracoles (Planorbidae), indicando que este grupo está utilizando estos ambientes como sitio de cría, y que podría llegar a cumplir su ciclo de desarrollo. Se ha registrado la presencia de este grupo en forma abundante en charcos temporarios en una localidad muy próxima a la ciudad de Buenos Aires (Campos *et al.* 2004).

Coleópteros

Los coleópteros registrados, en la mayoría de los casos fueron citados como parte de la comunidad que habita charcos temporarios en esta ciudad, o en ambientes temporarios de localidades próximas (Ellenrieder y Fernández 2000, Fischer *et al.* 2000, Campos *et al.* 2004, Fontanarrosa *et al.* 2004, Michat *et al.* 2005). Las especies del género *Suphis* no han sido mencionadas, pero el género en su conjunto ha sido citado en estos ambientes como adultos; probablemente se trate del mismo conjunto de especies que se encuentran en el área.

Llamativamente, las larvas de *Macrovatellus* sp., *Desmopachria* sp., *Laccophilus* sp., *Megadytes* sp., Noterini, *Dibolocelus* sp. y *Pelonomus* sp. no han sido citadas hasta la fecha en ambientes temporarios. Las larvas de *Megadytes* sp. y *Dibolocelus* sp. se registraron en una sola ocasión y un solo ejemplar, al igual que los adultos; probablemente estas especies utilicen otro tipo de ambiente (quizás uno permanente) para su establecimiento y reproducción. Las otras larvas mencionadas se registraron en forma muy frecuente, con variaciones estacionales o no, pero definitivamente utilizando estos ambientes (aunque no sea en forma exclusiva) para su desarrollo. Los ejemplares de *Macrovatellus haagi* (larvas) obtenidas en estos charcos fueron utilizadas para la descripción de los estados inmaduros de esta especie (Michat y Torres 2005) donde fueron citadas por primera vez para este tipo de ambiente.

Los adultos de *Anodocheilus* sp. y *Dibolocelus masculinus* no fueron citados aún en ambientes temporarios; sin embargo estos taxones se registraron en ambientes permanentes del área (Ellenrieder y Fernández 2000). Considerando los escasos registros de estas especies en los charcos, podemos suponer que no forman parte de la comunidad de insectos de estos ambientes, y que solo se registraron como producto de una colonización azarosa.

Existe un grupo de coleópteros que se encontraron como larva o adulto a lo largo de todo el período de estudio, y que forman parte fundamental en la estructura de la comunidad de estos ambientes. Los adultos y larvas de *Liodessus* sp., las larvas de *Rhantus* sp. y *Tropisternus* spp., así como los adultos de *T. setiger* y *Paracymus* sp., son los taxones registrados en mayor abundancia y frecuencia dentro del orden. En la Argentina, así como en otros países de América del Sur, poco o nada se conoce sobre la biología de las Dytiscidae (Trémouilles 1995), haciendo difícil la interpretación y comparación del comportamiento de estas especies. Sin embargo podemos considerar que *Liodessus* sp. y *Rhantus signatus* utilizan los charcos temporarios como sitios de cría, sin registrarse una estación reproductiva marcada, y que las otras especies de Dytiscidae también lo harían, pero estacionalmente. Trabajos realizados sobre la biología de diversos ditíscidos comparando ambientes permanentes y temporarios en zonas templadas del hemisferio norte, sugieren que la mayoría de los géneros (*Liodessus*, *Rhantus*, *Desmopachria* y *Copelatus*) utilizan los ambientes temporarios como sitios de cría, y los adultos migran hacia los permanentes cuando los primeros se secan (Barman 1996, Hilsenhoff 1993b, 1994). Los adultos de algunas especies de *Thermonectus* pasarían el invierno fuera del agua, en la tierra (Hilsenhoff 1993a) y otros, como *Laccophilus*, pueden considerarse generalistas, registrándose indistintamente en ambientes permanentes como temporarios, como larvas o adultos (Hilsenhoff 1992, Barman 1996).

Se ha mencionado que en áreas con climas moderados, *Tropisternus* está activo todo el año, convirtiéndose las especies de este género en multivoltinas (Archangelsky 1987). Particularmente en el área platense las formas larvales se han encontrado a todo lo largo del año (Fernández y Domizi 1983). El tiempo de desarrollo larval en este género, depende de cada

especie, durando entre 2 semanas y 2 meses (Archangelsky 1987), sugiriendo que las larvas de este género podrían completar su ciclo de desarrollo en estos ambientes. Los adultos de *Paracymus* son semiacuáticos, y pueden ser encontrados en los límites del agua (Archangelsky 1997) o en la hojarasca del fondo (Oliva *et al.* 2002). Colocan de 4 a 6 huevos en estructuras con formas de saco realizadas con seda entre algas filamentosas; el desarrollo larval toma alrededor de 30 a 40 días (Archangelsky 1997). Los charcos temporarios resultaron ambientes muy favorables para su establecimiento y para el desarrollo larval; aunque no se registraron en gran abundancia, sí lo hicieron en casi todas las estaciones.

Muchos otros coleópteros se registraron a lo largo de todo el período de estudio, como los adultos de *Desmopachria (N.)* sp., *Berosus* sp., *Enochrus circumcinctus*, *E. variegatus*, y *Derallus paranensis*. Los adultos y larvas de *Derallus* suelen ser citados asociados a la vegetación acuática (Archangelsky 1997), a aguas limpias, sombreadas y con abundante detrito (Oliva *et al.* 2002). Los huevos son colocados en grupos de cuatro a seis, entre dos capas de seda, y adheridos a la vegetación flotante, siempre sumergidos (Archangelsky 1997). Debido a que en los charcos temporarios aquí estudiados no se registró vegetación acuática podemos suponer que los adultos de esta especie utilizaron el césped como sustrato. Estos charcos no fueron utilizados regularmente como sitios de cría de esta especie. Solo en uno de los charcos, en condiciones de inundación y temperatura particulares (primavera) se registró la presencia de larvas. Con respecto a las especies de *Berosus*, son consideradas ubicuistas, y pueden encontrarse en gran variedad de ambientes (Archangelsky 1997). Las larvas de este género suelen ser registradas en aguas con alta densidad de algas, de las cuales se alimentan algunas especies (Oliva *et al.* 2002). La presencia de larvas en estos charcos coincidió con la presencia de algas en la mayoría de los casos. Los adultos de *Enochrus* spp. son considerados acuáticos o semi-acuáticos, viviendo en la vegetación acuática del litoral o flotante; también pueden encontrarse en el detrito, bajo rocas o en pedazos de madera en los márgenes del agua (Archangelsky 1997). Las especies del género se registraron a lo largo de todo el período de estudio, como larvas y adultos, indicando que forman parte integral de la comunidad de insectos de estos ambientes. Considerando que el tiempo de desarrollo de las larvas puede durar entre uno y dos meses (Archangelsky 1997), tal vez solo en los acontecimientos de inundación prolongados logren completar su desarrollo.

Heterópteros

La mayoría de los heterópteros registrados en estos ambientes ya han sido citados en charcos temporarios de la zona (Ellenrieder y Pérez Goodwyn 2000, Fischer *et al.* 2000, Campos *et al.* 2004, Fontanarrosa *et al.* 2004), a excepción de los adultos de las siguientes especies: *Sigara shadei*, *S. rubyae*, *Belostoma plebejum*, *Buenoa salutis*, *Limnogonus ignotus*, y

Mesovelia mulsanti (sus larvas tampoco). Sin embargo, casi todas estas especies fueron citadas como especies frecuentes de la provincia de Buenos Aires, a excepción de *B. plebejum* citado hasta el delta del Paraná (Bachmann 1998). En estos charcos, las especies mencionadas solo se registraron esporádicamente (menos de 5% de las veces, resultado expuesto en el capítulo anterior) y en baja abundancia, pudiéndose considerar que no forman parte estructural de la comunidad de insectos en estos ambientes.

Los adultos de heterópteros se caracterizan muy frecuentemente por su alta capacidad de dispersión por vuelo, asegurando una distribución uniforme en los cuerpos de agua, especialmente temporarios (Bachmann 1998). Esta capacidad tal vez sea la que justifique la presencia de los adultos de la mayoría de las especies registradas a lo largo de todo el período de estudio. Una de las pocas especies que no se registró durante la temporada invernal fue *Microvelia mimula*, mientras que *Buenoa fuscipennis* fue la especie cuyas mayores abundancias se dan hacia fines del otoño e invierno. La mayoría de las especies se registraron en forma más abundante en la primavera, y durante el verano se registraron casi todas las especies aunque los charcos solo se formaron por muy pocos días. El registro de larvas de *Sigara* sp. y *Notonecta* sp. a lo largo de casi todo el año, con máximas abundancias en primavera y otoño, permite considerar que estas especies son multivoltinas en estas latitudes. Se ha mencionado que *Notonecta sellata* puede tener varias generaciones en el año, y que en el invierno y principios de primavera se registran solo adultos, entre agosto y noviembre, en los alrededores de Buenos Aires (Angrisano 1982). Nuestros datos no concuerdan con lo antedicho, ya que en estos ambientes se registraron larvas en casi todos los meses del año, a excepción de enero y febrero, debido a que los charcos estuvieron prácticamente secos.

La primavera puede considerarse el período más favorable para la reproducción de los heterópteros, registrándose los estadios larvales de casi todos los géneros. Durante el otoño se registraron nuevamente los estados larvales de muchos de los grupos. Considerando que durante el verano los charcos permanecieron secos, o duraron solo unos días, no podemos saber si en esta época no se registrarían nuevos ciclos de desarrollo larval. En un estudio realizado en charcos temporarios de un parque de esta ciudad (Fischer *et al.* 2000), en un verano particularmente lluvioso, se registraron larvas (aunque en muy baja abundancia) de muchas de estas especies durante los meses de enero y febrero. Podemos suponer que estos grupos continúan reproduciéndose durante el verano también, pero definitivamente no lo hacen durante el invierno, momento en el cual se registró la presencia de adultos y de charcos, pero no de las larvas.

Se han descrito las larvas de algunas de las especies aquí registradas: *Neoplea maculosa* (López Ruf y Bachmann 1994), *Belostoma elegans* (De Carlo 1939), *Ranatra sjostedti* (De Carlo 1946), *Lipogomphus lacuniferus* (Estévez y Schnack, 1980), *Buenoa fuscipennis*, *B. salutis* y *Notonecta sellata* (Angrisano 1982), realizando algunos comentarios

acerca de la bionomía de algunas de ellas. Los belostomátidos en general son el grupo en el cual se desarrollaron más estudios bionómicos; De Carlo (1939) siguió el desarrollo larval en el laboratorio de tres ejemplares de *B. elegans*, observando los tiempos de desarrollo desde la eclosión de los huevos hasta el adulto, que oscilaron entre 26 y 46 días. Kehr y Armúa (1997) observaron en el laboratorio el desarrollo de 50 larvas pertenecientes a una misma camada de esta especie, y el tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos hasta la aparición del primer adulto fue aproximadamente de 81 días. Estos autores sugieren que este ciclo tan prolongado se debe a que la experiencia se llevó a cabo durante el otoño e invierno, en que las temperaturas son bajas, proponiendo que el fotoperíodo y la amplitud térmica diaria son factores que actuarían de manera sinérgica sobre el desarrollo de los individuos, acelerando los tiempos de desarrollo en las estaciones más calurosas. Estas observaciones sugieren que las larvas de *B. elegans* solo podrían completar su desarrollo en los charcos con tiempos de permanencia muy prolongados. Si bien se observó que las larvas de último estadio pueden sobrevivir enterradas en los fondos húmedos de charcos temporarios que se secaron (Ellenrieder y Perez Goodwyn 2000), en estos ambientes nunca se registraron larvas de últimos estadios en los primeros días del ciclo de inundación.

A excepción de las *Belostoma*, muy poco se conoce sobre la bionomía de las especies registradas en estos charcos, y principalmente de sus estadios larvales, resultando un aporte importante los datos aquí expuestos. Futuros estudios bionómicos sobre estas especies son necesarios para poder confirmar si pueden completar sus ciclos de desarrollo en este tipo de ambiente temporario.

Efemerópteros y Odonatos

El único género de efemerópteros registrado en estos ambientes fue *Callibaetis*. Si bien se registró a lo largo de todo el año, las máximas abundancias larvales se observaron en la primavera y otoño. Se han descrito distintos ciclos de vida para los efemerópteros, pudiendo presentar: a) un ciclo anual, b) varios ciclos anuales, o c) un ciclo bi o trianual (Domínguez *et al.* 1995). Considerando lo observado en estos charcos podemos suponer que en esta latitud se cumplen varios ciclos anuales. El género *Callibaetis* parece tener inusuales características en su ciclo de vida, cuando se lo compara con otros efemerópteros (Wiggins *et al.* 1980). Las hembras de numerosas especies del género son ovovivíparas (Berner 1941), eclosionando sus huevos unos pocos minutos luego de ser colocados (Brittain 1982). Las especies de *Callibaetis* además poseen los tiempos de desarrollo larval más cortos conocidos (de huevo a adulto en 5 a 6 semanas). Los adultos se dispersan en un ámbito más amplio que otras especies, y tienden a oviponer en sitios inusuales, tales como los charcos en el jardín de las casas (Wiggins *et al.* 1980). Coherentemente con lo antes citado, las larvas de este género se registraron

relativamente temprano en la formación de los cuerpos de agua, y su abundancia relativa fue aumentando con el transcurso del tiempo. Se incluyen dentro del grupo de colectores–detritívoros y, gracias a su gran abundancia en las estaciones favorables, contribuyen a aumentar la fracción de este grupo funcional en esas estaciones. Debido a que son consumidores primarios, y un componente importante de la fauna bentónica, tanto en número de individuos como en biomasa, constituyen uno de los eslabones inferiores de la red trófica (Domínguez 1998).

Las larvas de odonatos fueron registradas principalmente en primavera y verano, aunque en baja abundancia relativa. Como se ha mencionado en el capítulo anterior, las larvas aquí registradas pertenecen siempre a los primeros estadios, y se registraron en los momentos en que la duración de estos cuerpos de agua no supera los 30 días. El tiempo de duración previo a la eclosión del huevo difiere de acuerdo a las condiciones climáticas, dependiendo fundamentalmente de la temperatura y las lluvias. En zonas tropicales y templadas los huevos de muchas especies poseen un desarrollo directo y eclosionan después de entre 5 y 40 días, mientras que otras especies de zonas templadas requieren de 80 a 230 días antes de la eclosión (Ando 1962). La duración del desarrollo larval suele diferir según las especies, y durar desde dos meses hasta tres años dependiendo, en general, de las condiciones ecológicas del hábitat (Rodríguez Capítulo 1992). Numerosas especies de Zygoptera y Anisoptera en climas tropicales y templados completan su desarrollo larval en alrededor de dos meses, y unos pocos Anisoptera habitan charcos temporarios, y ciertas Lestidae por períodos cortos de tiempo (Corbet 1980). Considerando los datos bibliográficos, podemos suponer que las larvas registradas en estos ambientes no alcanzan a completar su ciclo de desarrollo; sin embargo deben realizarse estudios sobre estas especies para poder confirmarlo.

Variables ambientales.

Sin lugar a duda el análisis de correspondencia canónica sintetiza en gran medida el conjunto de datos evaluados. El tiempo de permanencia de los charcos temporarios juega un rol importantísimo en la estructuración de la comunidad de estos ambientes, siendo siempre la primera variable que se incorpora al modelo estadístico. La estación del año (como variable analizada) van determinando principalmente la composición de especies junto con el tiempo de permanencia de los charcos y con la variable “temperatura media de la semana previa”, que sintetiza las condiciones climáticas que gobiernan en esos días. Probablemente debido a las grandes fluctuaciones que se registran en la superficie de los cuerpos de agua, la variable “superficie” no suele ingresar al modelo como variable explicativa. La profundidad máxima, estrechamente correlacionada con la superficie, parece reflejar de mejor manera la disponibilidad del ambiente, incorporándose al modelo estadístico en forma significativa. La

presencia de algas filamentosas influye en la composición de la comunidad, no solo como fuente de alimento para muchas de las especies, sino también otorgando refugio o sitios de oviposición para otras, por lo que resulta coherente que esta variable haya sido incorporada en los modelos estacionales. El charco I fue seleccionado en todas las estaciones, y tal vez debido a que este cuerpo de agua registró la mayor riqueza y una alta diversidad, este actuando como un indicador de las especies, sugiriendo que este ambiente posea características particulares que permiten la presencia de ciertos grupos taxonómicos. Los pocos datos obtenidos durante el verano no pudieron ser ordenados en función de estas variables ambientales. El análisis estadístico no relaciona ninguna variable con las especies registradas, debido principalmente a los escasos registros, impidiendo establecer una relación directa entre ambos conjuntos de datos.

Dentro del conjunto de especies que resultan de importancia en el análisis, muchas coincidieron en todas las estaciones; entre ellas se encuentran las larvas de quironómidos, múscidos, *Rhantus* sp., *Enochrus* sp. y *Tropisternus* sp., los adultos de *Paracymus* sp., *Neoplea maculosa*, y las larvas y adultos de *Liodessus* sp. y *Sigara platensis*. Como se ha mencionado, la mayoría de estos grupos se caracterizó por estar presentes a lo largo de todas las estaciones, aunque con variaciones en sus abundancias. Teniendo en cuenta sus abundancias y la frecuencias relativas, pueden ser considerados como característicos de estos ambientes (Figura 3.3, cap.3). En cada estación climática en particular se identificaron como especies características aquellas que registraron sus mayores abundancias en esos períodos, o que solo estuvieron presentes en esos momentos. La primavera se caracterizó principalmente por los estadios larvales de muchas especies, y no es sorprendente, dado que esta estación es el período reproductivo de muchas especies.

Dinámica de colonización de charcos temporarios.

Los insectos que habitan los charcos temporarios pueden separarse en dos grandes grupos en función de los diferentes ciclos de vida. El primero incluye a aquellos taxones cuyas larvas y pupas son acuáticas y los adultos de vida aérea, adaptados a las condiciones temporarias a través de un rápido desarrollo de los estados inmaduros y la emergencia de los adultos previa a que el cuerpo de agua se seque. Dentro de este grupo podemos encontrar entre otros a los culícidos y chironómidos. El segundo grupo incluye a los taxones donde el ciclo de vida entero ocurre dentro del agua o muy próxima a ella. Este grupo incluye algunos coleópteros y heterópteros, adaptados a la naturaleza temporaria de sus hábitats a través de la dispersión de los adultos, estacional u oportunísticamente, por ejemplo cuando el charco comienza a secarse (Fernando y Galbraith 1973). Muchos de estos poseen otros tipos de tácticas para pasar los períodos adversos de sequía, principalmente en los estadios de desarrollo incapaces de dispersarse, por ejemplo huevos resistentes a la sequía y larvas que pueden enterrarse en el suelo tolerando distintos grados de desecación, entrando o no en un estado de diapausa (ver Wiggins *et al.* 1980). Una distinción importante en teoría, pero difícil de aplicar en la práctica, es la discriminación entre los animales que se reproducen exitosamente en los charcos temporarios y aquellos que se encuentran presentes en cualquier momento. Si bien la presencia de estadios preimaginales demuestra que las especies se crían allí, los inmaduros pueden no alcanzar el estado adulto debido a altas temperaturas del agua, o porque el charco se seca al poco tiempo. La evidencia de una reproducción parcial no exitosa se registró en algunos grupos (por ejemplo Nepidae y Belostomatidae), aunque en general se asume que las especies presentes como adulto o larva están adaptadas a las condiciones de al menos algunos charcos temporarios (Wiggins *et al.* 1980).

La capacidad de un ambiente nuevo para albergar colonizadores potenciales es grande debido a que todos los nichos están vacíos. Sin embargo, las restricciones impuestas por el ciclo

de vida de las especies, el comportamiento de los adultos (época y capacidad de dispersión, selección de los lugares de oviposición, etc.), así como los requerimientos de las larvas, reducen en gran medida el número de colonizadores exitosos (Sheldon 1984). La secuencia de llegada y el establecimiento de las especies, aparte de estar determinada por las características propias de cada especie, dependen de factores locales, como la acción de variables ambientales estresantes, la calidad y cantidad de alimento disponible, y la presencia de especies competidoras y/o depredadoras (Velasco *et al.* 1993a).

La colonización puede ser considerada como el producto final de una serie de pasos en el comportamiento individual de un insecto. Estos pasos son: (1) dispersión, que provee las bases para la colonización; (2) localización del nuevo hábitat; (3) selección del nuevo hábitat; y (4) colonización propiamente dicha, la cual representa un período de permanencia en el nuevo hábitat durante el cual el insecto puede alimentarse y/o reproducirse. Esta secuencia se desarrolla como respuesta a dos tipos de estímulos: factores próximos, como la temperatura del ambiente o el fotoperíodo, y factores últimos (finales), como el alimento o sitios convenientes para la oviposición (Williams y Feltmate 1992).

El objetivo del presente capítulo fue caracterizar la secuencia de colonización de las especies de insectos que habitan los charcos temporarios teniendo en cuenta las variaciones estacionales en la composición de la comunidad, identificando las especies pioneras, intermedias y tardías en dicha secuencia de colonización.

5.1 Materiales y métodos.

La dinámica de colonización se evaluó a través de la confección de tablas, teniendo en cuenta la secuencia en el tiempo de los registros de especies en cada uno de los ambientes, y para cada acontecimiento de inundación sucedido. Se consideraron los datos obtenidos en todas las estaciones del año. En función del momento, y con qué regularidad las especies fueron registradas por primera vez, se clasificaron como especies pioneras, intermedias y tardías.

Se utilizó el análisis de correspondencia canónica para evaluar cuales variables ambientales pueden explicar la distribución de las especies en el tiempo. Se utilizaron todas las variables ambientales expresadas en el capítulo 2, y se consideró la presencia de las especies según los criterios establecidos en dicho capítulo. En todos los casos se probaron todas las combinaciones posibles de variables ambientales hasta lograr que el conjunto de ellas explicara significativamente la distribución de especies. Se comenzó teniendo en cuenta las primeras variables que ingresaron al modelo significativamente, mediante el análisis “forward” y las correlaciones registradas entre las variables. En algunos casos se consideraron variables que no

ingresaban al modelo en forma significativa, pero que contribuían para que el modelo general resultara significativo.

Para cada uno de los charcos se analizaron todos los ciclos de colonización por separado, a excepción de los ciclos de verano, debido al bajo número de muestras colectadas.

En la tabla B del anexo se detallan las abreviaturas de los nombres de las especies graficadas.

5.2 Resultados.

Secuencia de colonización.

En todos los ambientes estudiados se observó una clara secuencia en la aparición de las especies. El análisis de correspondencia canónica realizado en los distintos ciclos de inundación permitió agrupar las fechas de muestreos (“censos”) y las especies características en tres grupos, y las variables ambientales asociadas. Estos grupos se correspondieron principalmente con los tiempos de duración del cuerpo de agua, y fueron designados como fase inicial, fases intermedias (1 y 2) y fase final. En algunos casos pudo ser reconocida una única fase intermedia (Figuras 5.1 a 5.14). La prueba de Monte Carlo para el primer eje canónico y para el conjunto de los ejes resultó significativa ($p \leq 0,05$) para todos los acontecimientos de inundación analizados. A excepción de los ciclos de verano que resultaron tan cortos que no pudieron ser analizados mediante esta técnica, y un ciclo de invierno (ciclo 1) que no arrojó ningún tipo de ordenación ni ingresó ninguna variable significativa al modelo en ninguno de los charcos. En resumen, se analizaron por esta técnica 28 acontecimientos de inundación, 12 de otoño (4 charcos x 3 ciclos), 8 de invierno (4 charcos x 2 ciclos) y 8 de primavera (4 charcos x 2 ciclos).

Ciclos de otoño.

Las especies pioneras identificadas fueron las larvas de *Ochlerotatus* spp. en 100% de los casos en que se registraron (11/12), larvas de múscidos (91,6%), y adultos de *Berosus* sp. (83,3%) y *Sigara platensis* (75%). En el resto de las ocasiones estas especies se registraron siempre en la fase intermedia 1 (Figura 5.15 a 5.17).

Las larvas de Chironominae y los adultos de *Tropisternus setiger* se registraron en 58,3% de las ocasiones en la fase inicial, y el resto de las ocasiones en la fase intermedia 1. En esta época los adultos de *Liodessus* sp. fueron encontrados aproximadamente la mitad de las veces en la fase inicial y la otra mitad en la fase intermedia 1.

En la fase intermedia de los ciclos de colonización se identificó aproximadamente en 75% de las veces a los adultos de *Neoplea maculosa*, *Buenoa fuscipennis*, y *Microvelia mimula*.

Dentro del conjunto de especies que se registraron por primera vez en los últimos días de permanencia de los cuerpos de agua (final de la fase intermedia 2 y la fase final), se encuentran las larvas de hemípteros, *Notonecta* sp., *Buenoa* sp., *Sigara* sp. y *Belostoma* sp. (cuando estuvo presente en el ciclo 8), las larvas de coleópteros, *Tropisternus* sp., *Rhantus* sp., *Paracymus* sp., *Enochrus* sp. y *Thermonectus* sp. (en el ciclo 8), y adultos de coleópteros del género *Enochrus* y *T. lateralis*. A excepción de las larvas de *Thermonectus* sp., las larvas de coleópteros mencionadas se registraron en la fase inicial del ciclo 9.

En 83,3% de los casos la variable ambiental “duración” del cuerpo de agua ingresó al modelo de forma significativa como primera variable explicativa. En 9 de 12 ocasiones el grado de cobertura vegetal fue considerado en el modelo. La presencia de algas filamentosas resultó explicativa en el último ciclo de otoño (10). Las otras variables ambientales tenidas en cuenta fueron difiriendo según el tipo de charco y el ciclo de otoño correspondiente (Tabla 5.1).

Las especies que resultaron con mayor peso en el análisis en 100% de los casos resultaron ser las larvas de Chironominae (ak), múscidos (be), baetidos (fd) y los adultos de *Liodessus* sp. (bp) (Figuras 5.1 a 5.6).

Ciclos de invierno.

Las especies pioneras fueron: en 100% de los casos las larvas de *Ochlerotatus* spp., múscidos, y Chironominae cuando estuvo presente (11/12), los adultos de *Liodessus* sp. en 91,6% (11/12) (el caso restante entró en la fase intermedia 1), larvas de Orthocladiinae en 83,3% (10/12), y los adultos de *Sigara platensis* (75% de los casos). Los adultos de *Notonecta sellata* y *Tropisternus setiger* se registraron en 9 de los 12 acontecimientos de inundación; en 78% de estos lo hicieron en la fase inicial considerándolas también especies pioneras (Figuras 5.18 a 5.20).

La fase intermedia se caracterizó por la presencia de adultos de *Paracymus* sp. (6/7), *Enochrus* sp. (6/8), *Hydrometra argentina* (5/5), *Mesovelia mulsanti* (3/3), y *Neoplea maculosa* (4/6).

Nuevamente se registraron larvas de coleópteros en la fase inicial. Se observaron en esta fase las larvas de *Rhantus* sp. y *Berosus* sp. en 83% de los casos, *Enochrus* sp. 75% de los casos, y las de *Tropisternus* sp. y Bidessini 55% de las veces.

La variable ambiental seleccionada como explicativa en 87,5% (7/8) fue el tiempo de permanencia de los cuerpos de agua (duración). Otras variables que se seleccionaron en más de 60% de los casos fueron la temperatura del agua y la presencia de algas filamentosas. Las otras

variables ambientales tenidas en cuenta fueron difiriendo según el tipo de charco y el ciclo de invierno correspondiente (Tabla 5.1).

Las especies con mayor peso en el análisis de todos los ciclos de invierno resultaron ser los adultos de *Liodessus* sp. (bp), *Sigara platensis* (dm), las larvas Orthocladiinae (ak), y de *Tropisternus* sp. (cu) (Figuras 5.7 a 5.10).

Ciclos de primavera.

Las especies registradas desde comienzos de estos acontecimientos de inundación que se reconocen como pioneras en 100% de los casos fueron: larvas de *Ochlerotatus* spp., Orthocladiinae y múscidos. Otros taxones registrados al menos en 5 de las 8 ocasiones en esta estación fueron los adultos de *Sigara platensis* y *Liodessus* sp., y las larvas de Chironominae (Figuras 5.21 y 5.22).

En la etapa intermedia se registraron los adultos de *Notonecta sellata*, *Microvelia mimula*, *Neoplea maculosa*, las especies de *Buenoa* (en el ciclo 3), *Tropisternus setiger*, *T. lateralis*, *Enochrus circumcinctus*, *E. variegatus*, y *Paracymus* sp..

Hacia fines de la etapa intermedia y principios de la final se registraron los adultos de *Belostoma elegans*, larvas de Sciomyzidae, Stratiomyidae, y *Macrovatellus* sp.. También caracterizaron estos momentos del ciclo de inundación las larvas de los distintos hemípteros, registrándose *Hydrometra* sp., *Neoplea* sp., *Microvelia* sp., *Belostoma* sp., *Ranatra* sp., *Lipogomphus* sp. y *Buenoa* sp.. Solo las larvas de dos géneros (*Sigara* y *Notonecta*) se registraron tempranamente, a fines de la etapa inicial y principios de la intermedia.

Las larvas de coleópteros de Bidessini y de los géneros *Tropisternus*, *Rhantus*, *Enochrus*, *Paracymus*, y *Berosus* se registraron en alguna ocasión (al menos 40% de las veces) en la fase inicial, principalmente en el ciclo de inundación 13 en todos los charcos. El resto de los registros comenzó en la etapa intermedia.

Nuevamente la variable ambiental seleccionada como primera variable significativa fue el tiempo de duración del cuerpo de agua en 87,5% (7/8); la misma frecuencia se observó para la presencia de algas filamentosas, aunque esta variable no siempre fue significativa. Las variables ambientales que fueron seleccionadas en por lo menos la mitad de las ocasiones son la cobertura vegetal (5/8), la superficie (4/8), la TMMín. SP. (4/8), y la temperatura del agua (4/8) (Tabla 5.1).

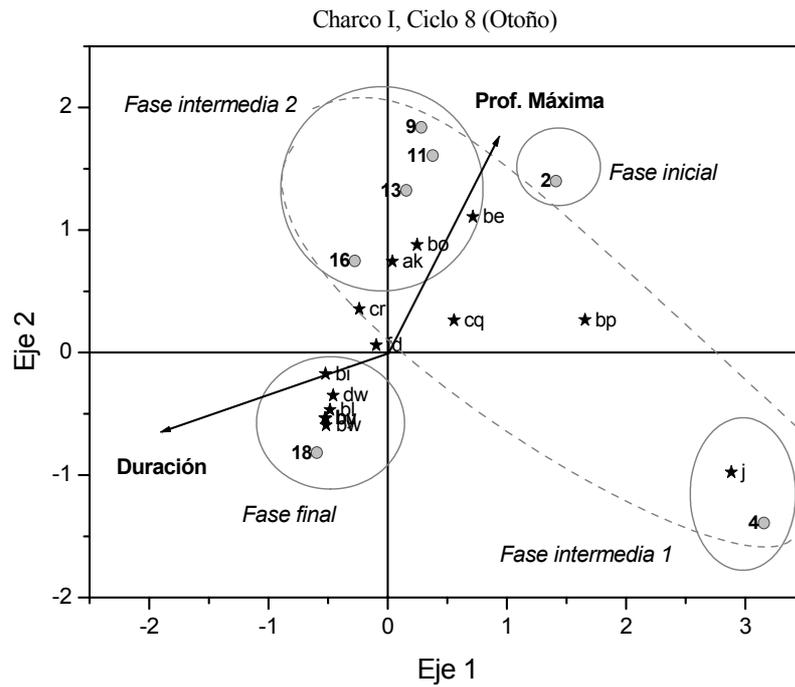
Las especies con mayor peso en el análisis, en al menos 50% de todos los ciclos de primavera, fueron las larvas pertenecientes a las tres subfamilias de chironómidos (Chironominae (ak), Orthocladiinae (am) y Tanypodinae (ai)), los adultos de ambos sexos y larvas de *Sigara platensis* (dm, dn, dl), los adultos de *Liodessus* sp. (bp) y sus larvas Bidessini

(bo), larvas de los coleópteros *Tropisternus* sp. (cu), *Rhantus* sp.(br) y *Enochrus* sp.(cr), adultos de *Suphisellus* sp. (cg), larvas de múscidos (be), baetidos (fd), *Notonecta* sp. (ej) y zigópteros (ex) (Figuras 5.11 a 5.14).

Ciclos de verano.

Los taxones que se registraron frecuentemente en los primeros días de estos ciclos fueron las larvas de *Ochlerotatus* sp., baetidos, múscidos y efídridos, y adultos de heterópteros (*Lipogomphus lacuniferus*, *Microvelia mimula*, *Buenoa fuscipennis*, *Notonecta sellata*, *Neoplea maculosa*) y coleópteros (*Paracymus* sp., *Liodessus* sp., y *Tropisternus setiger*) (Figura 5.23).

A



B

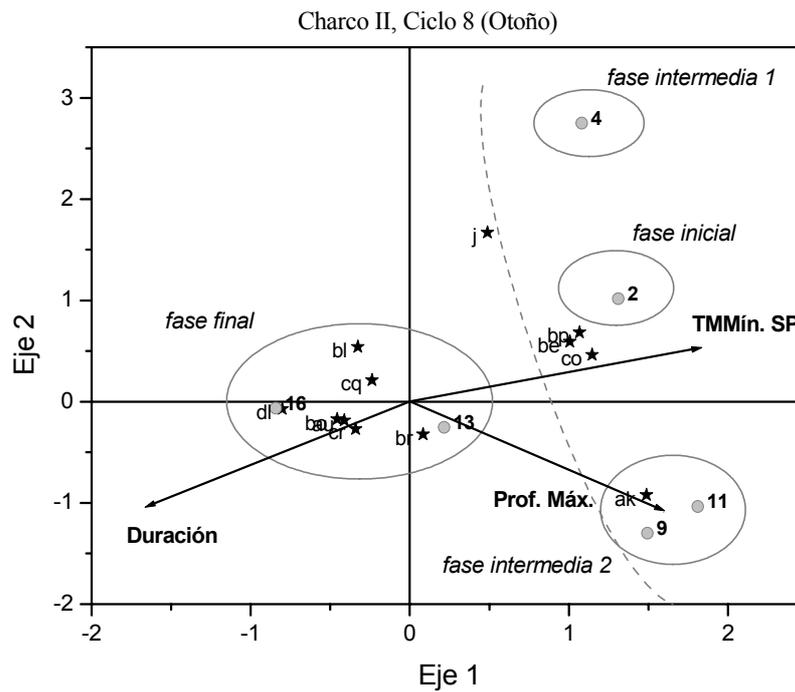
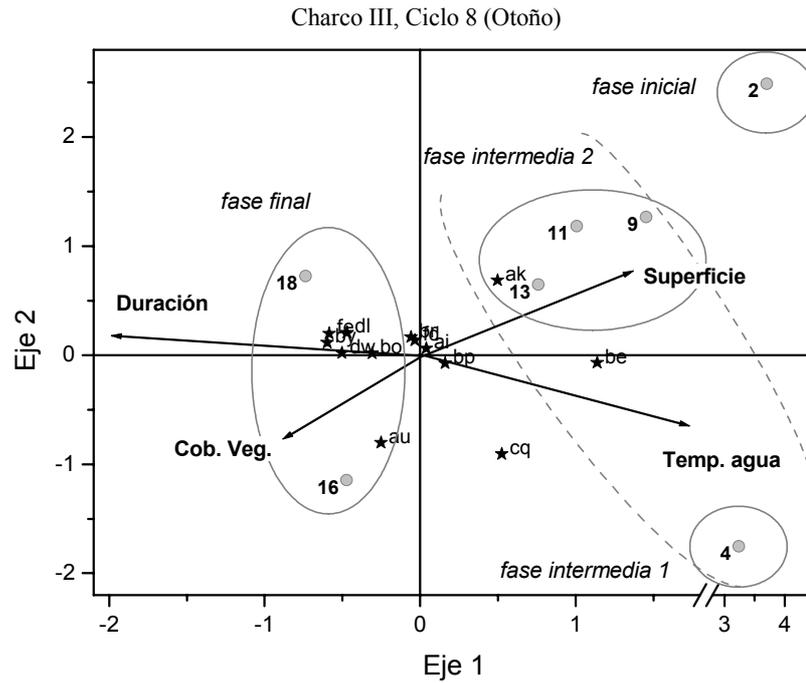


Figura 5.1. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 8 de Otoño. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1º y 2º eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

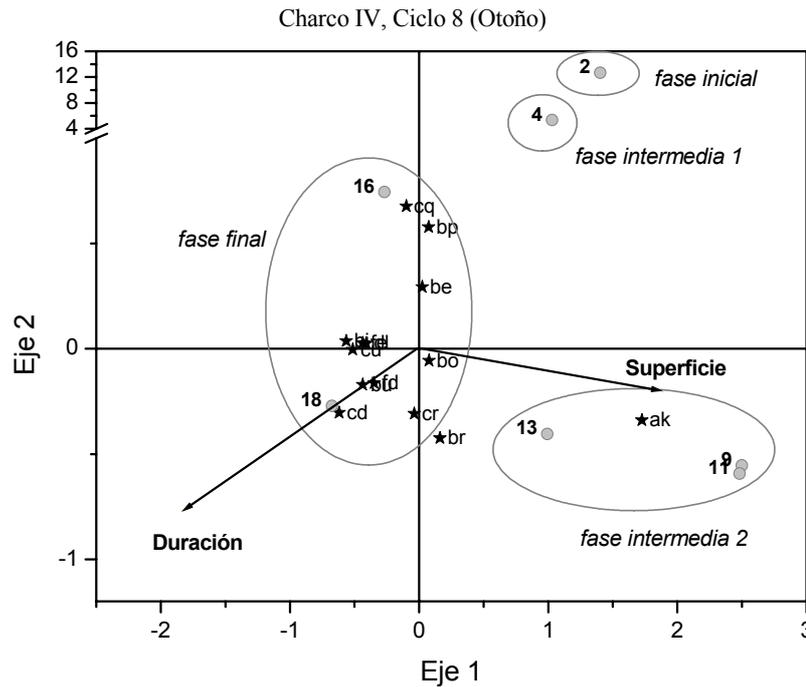
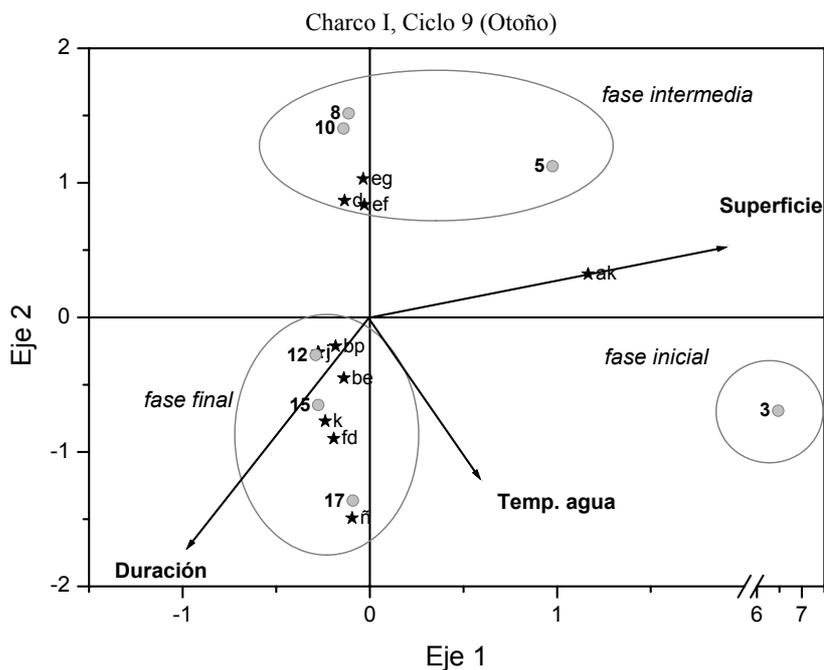


Figura 5.2. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 8 de Otoño. **A:** charco III y **B:** charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

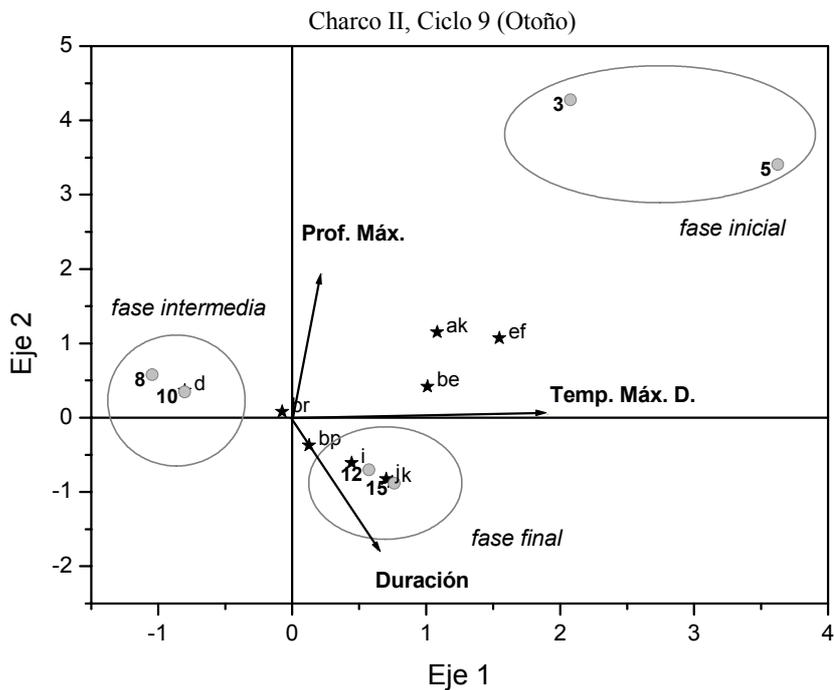
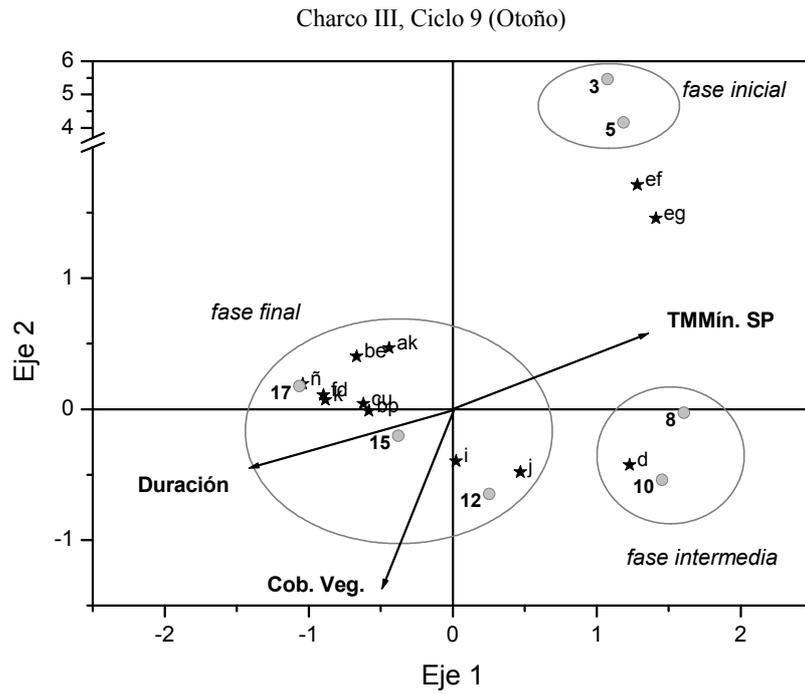


Figura 5.3. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 9 de Otoño. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final).

A



B

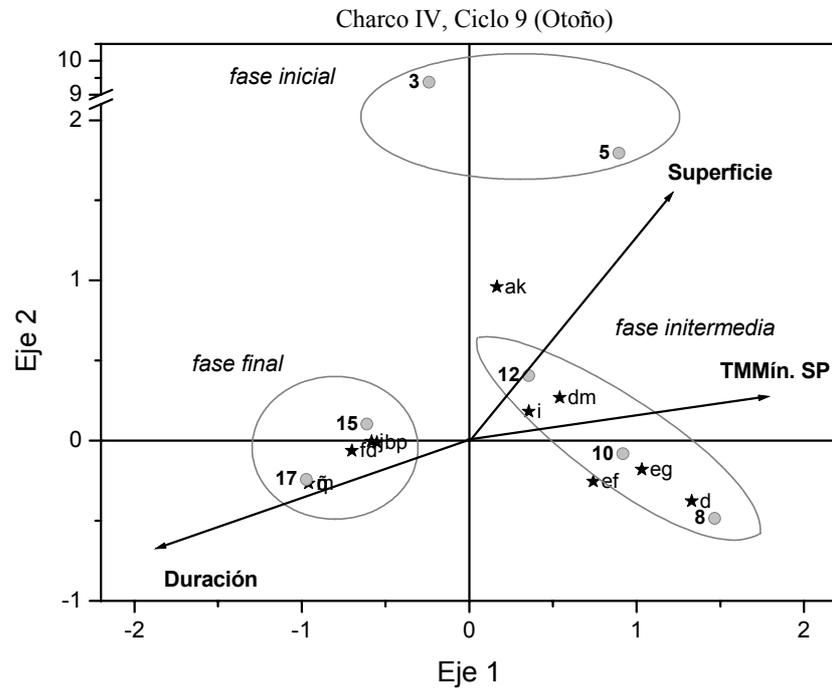
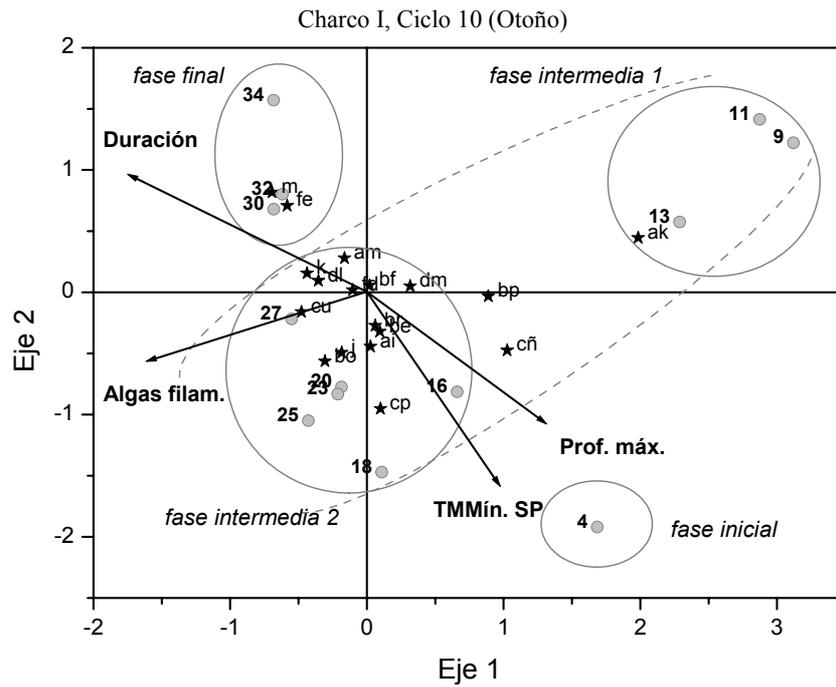


Figura 5.4. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 9 de Otoño. **A:** charco III y **B:** charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

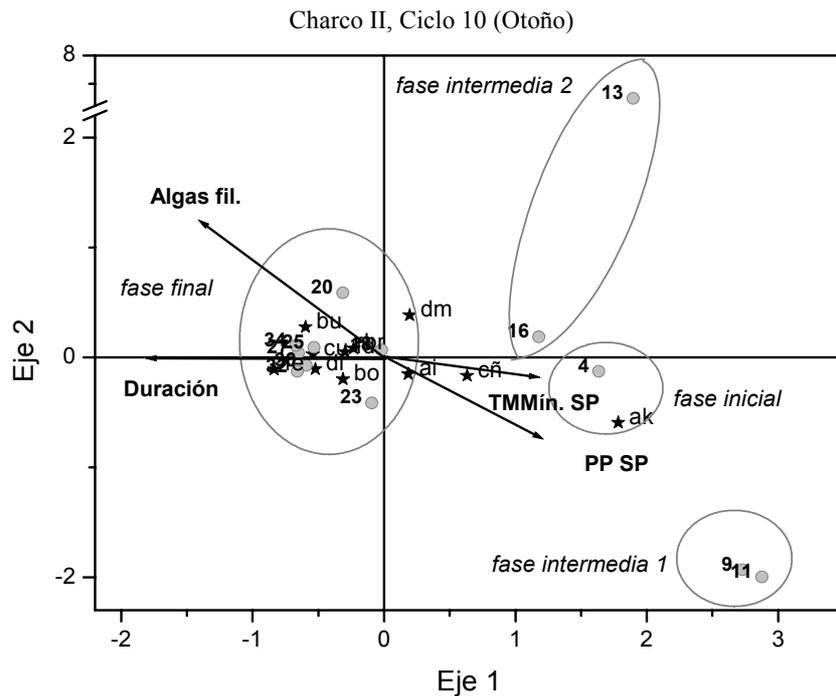
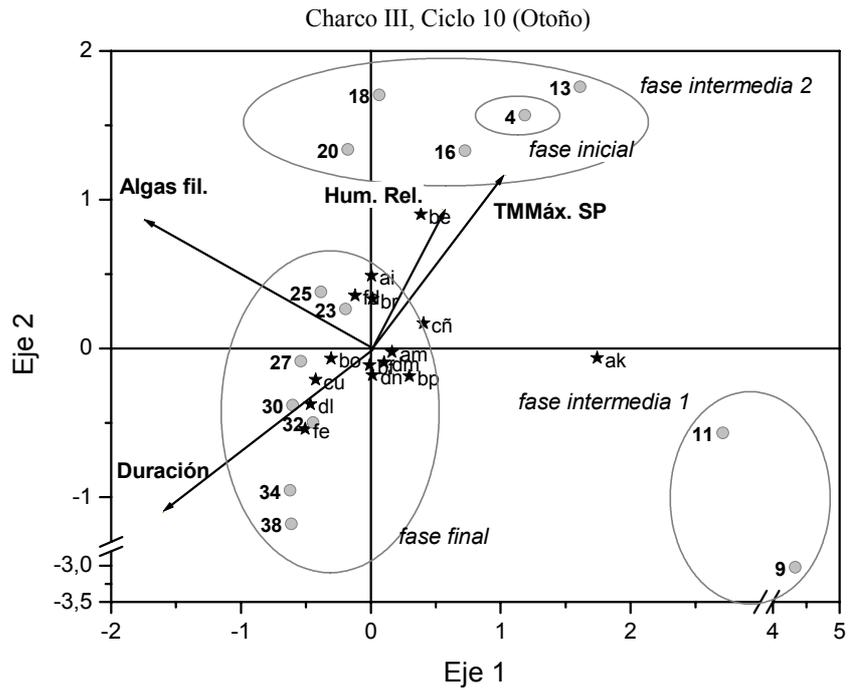


Figura 5.5. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 10 de Otoño. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

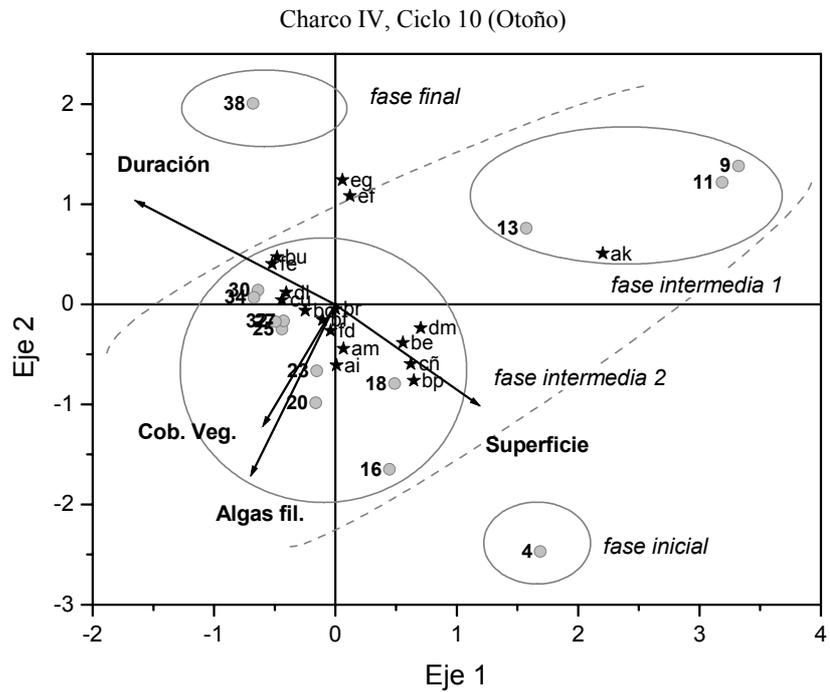
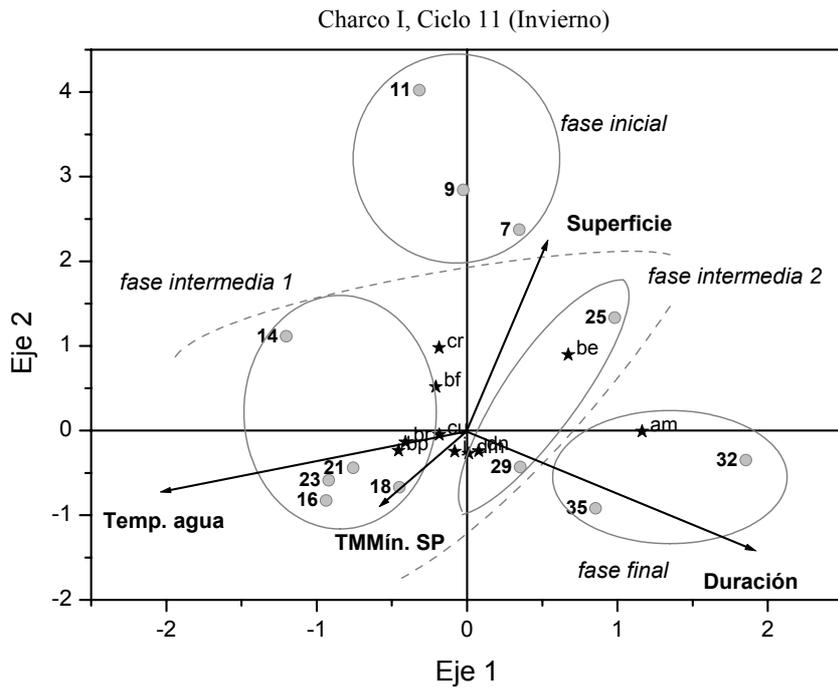


Figura 5.6. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 10 de Otoño. A: charco III y B: charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

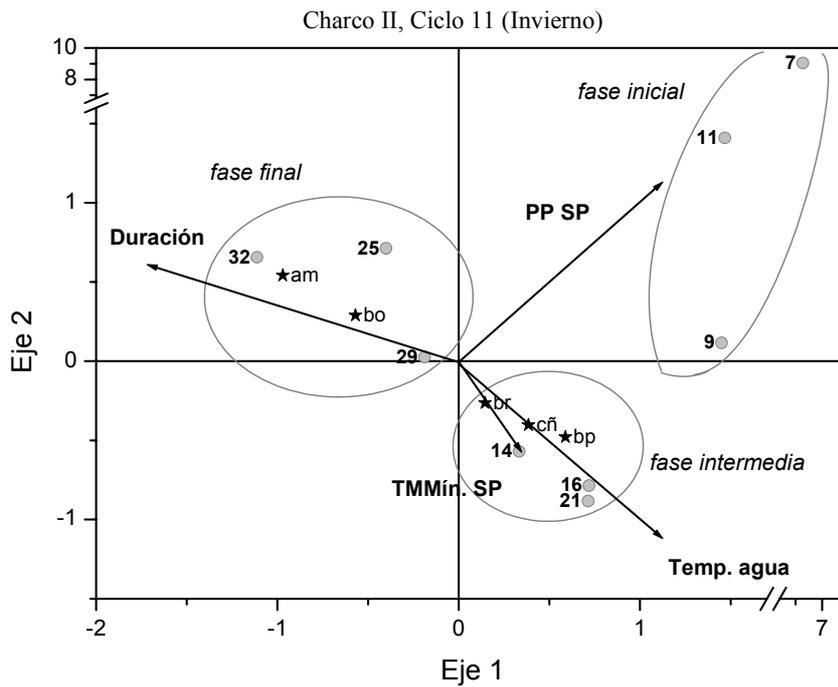
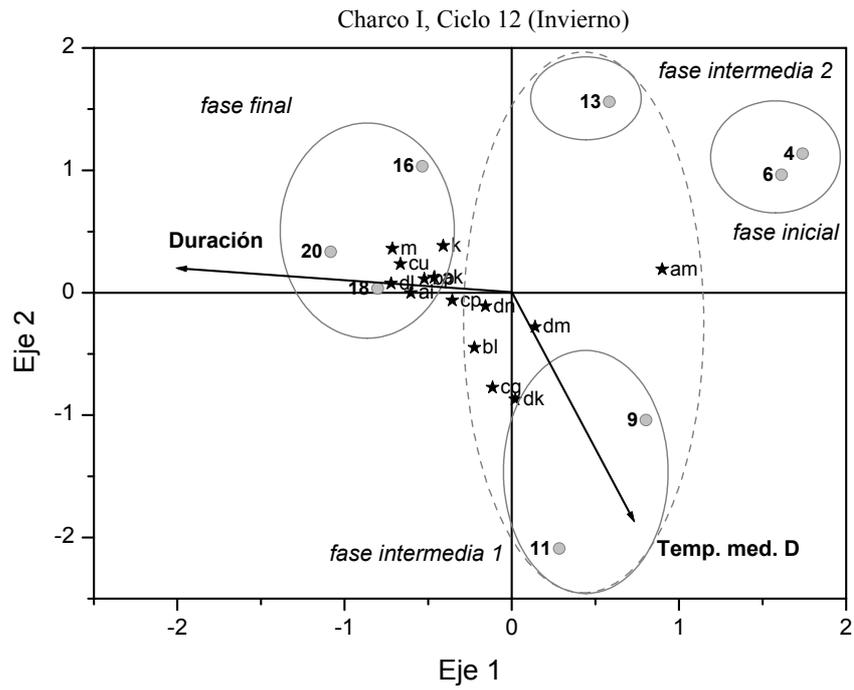


Figura 5.7. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 11 de Invierno. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ● (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

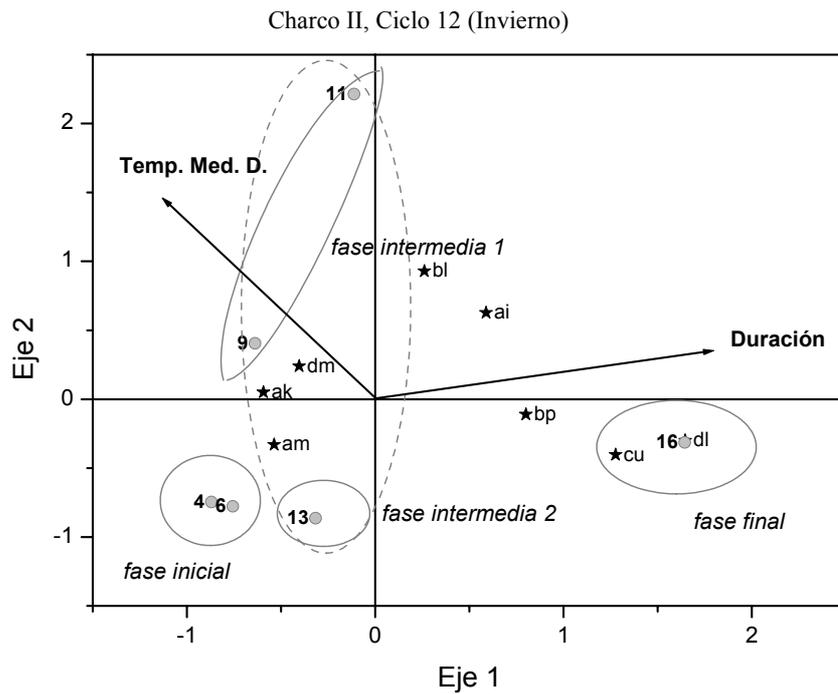
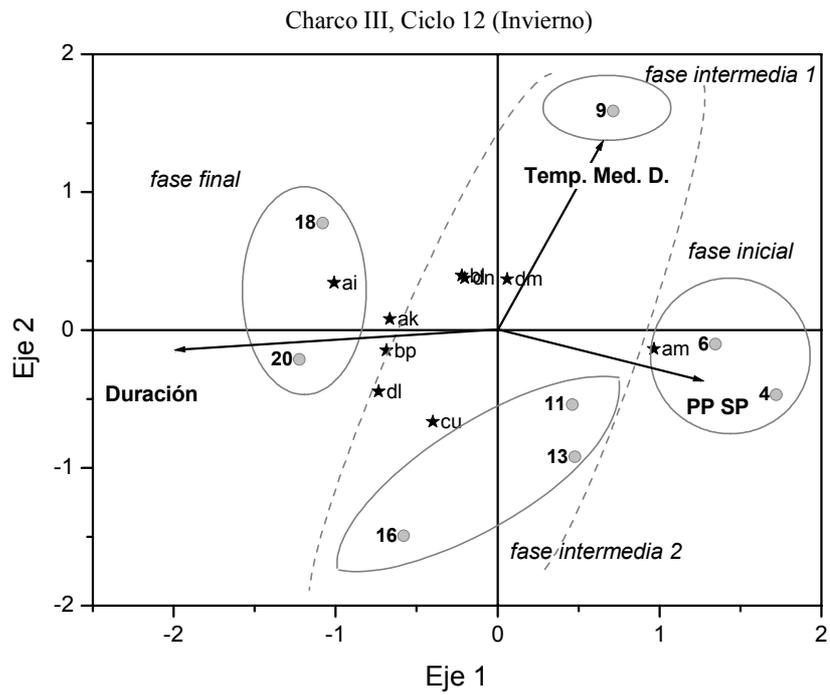


Figura 5.9. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 12 de Invierno. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ● (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

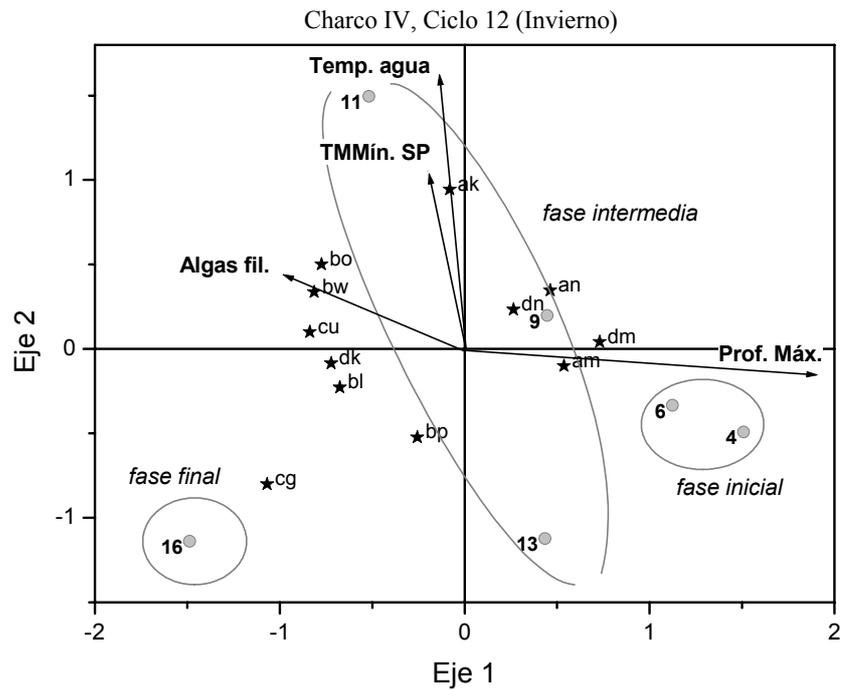
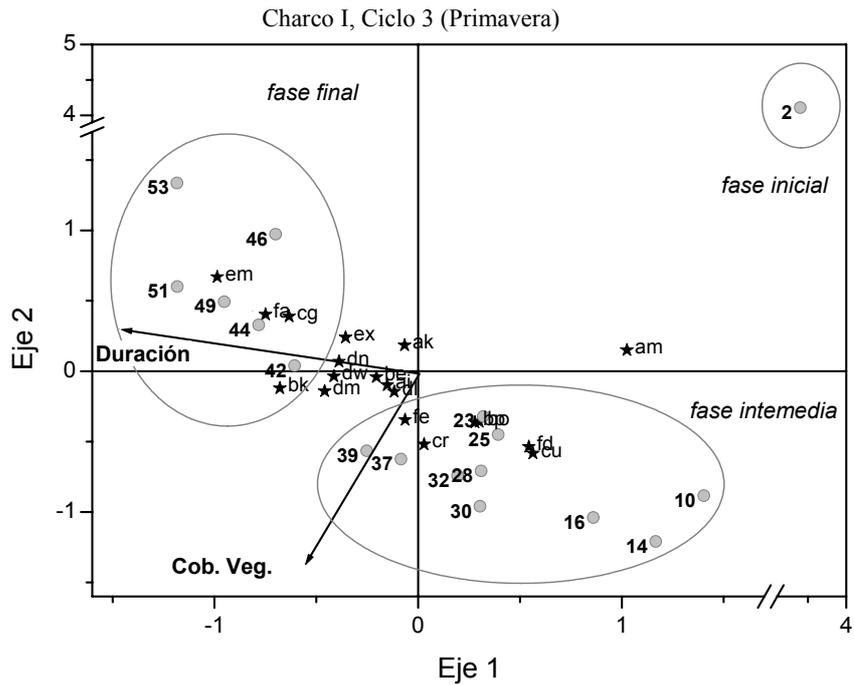


Figura 5.10. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 12 de Invierno. **A:** charco III y **B:** charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

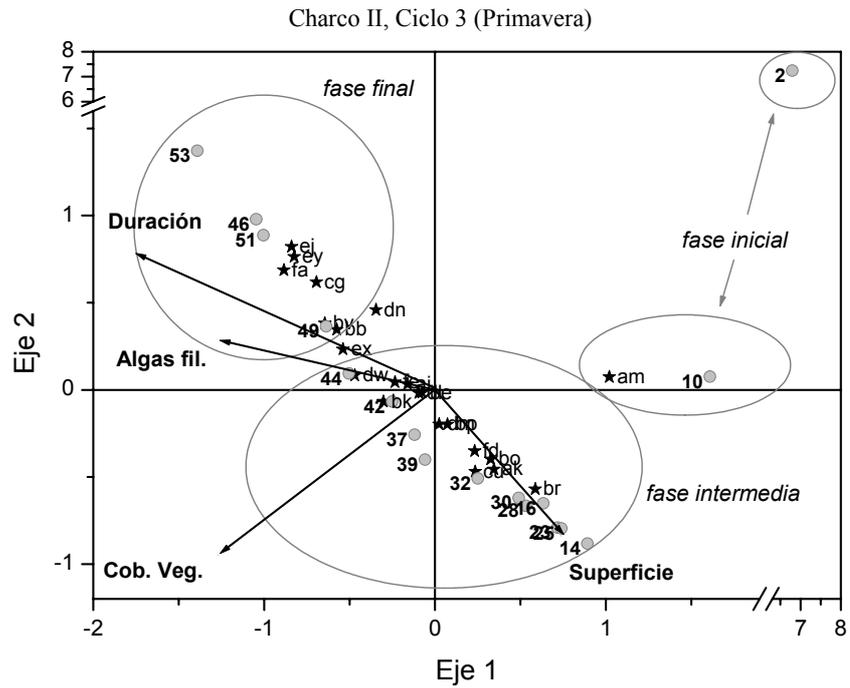
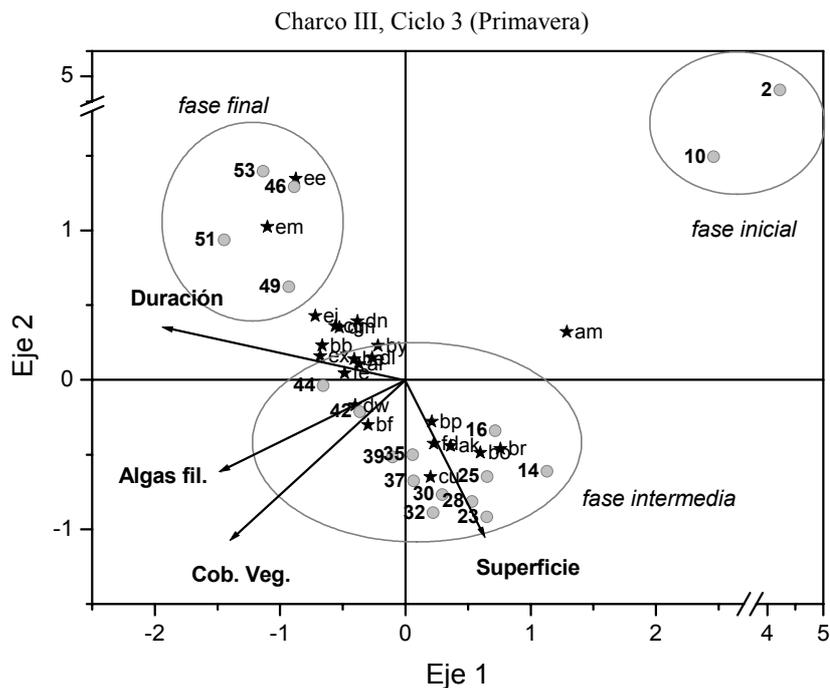


Figura 5.11. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 3 de Primavera. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ● (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final).

A



B

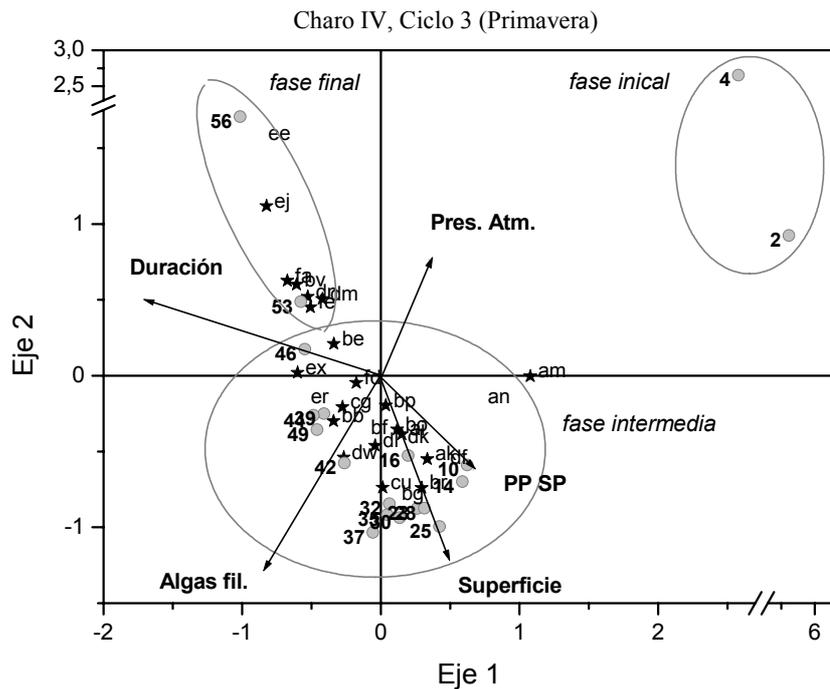
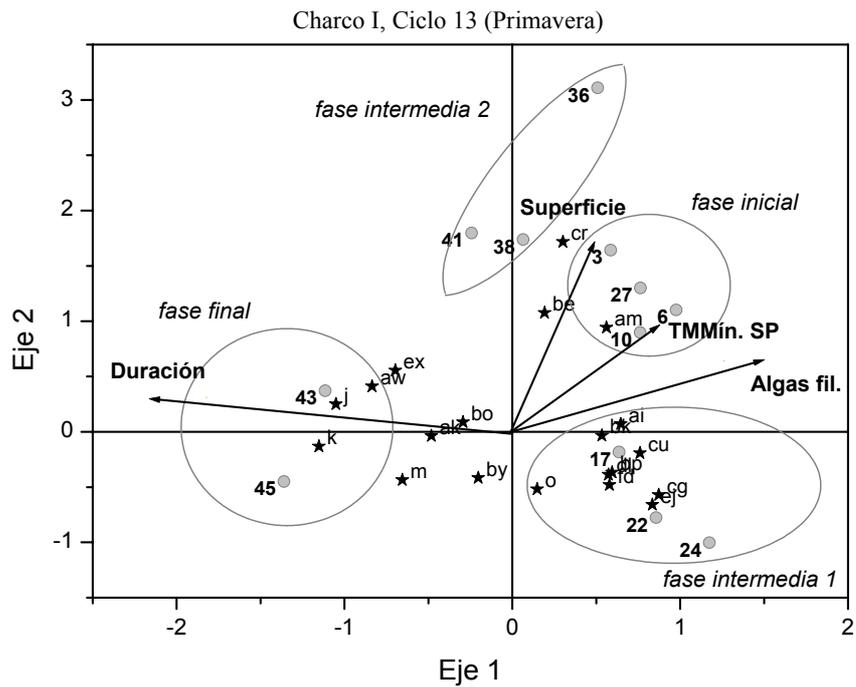


Figura 5.12. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 3 de Primavera. **A:** charco III y **B:** charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ● (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1º y 2º eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final).

A



B

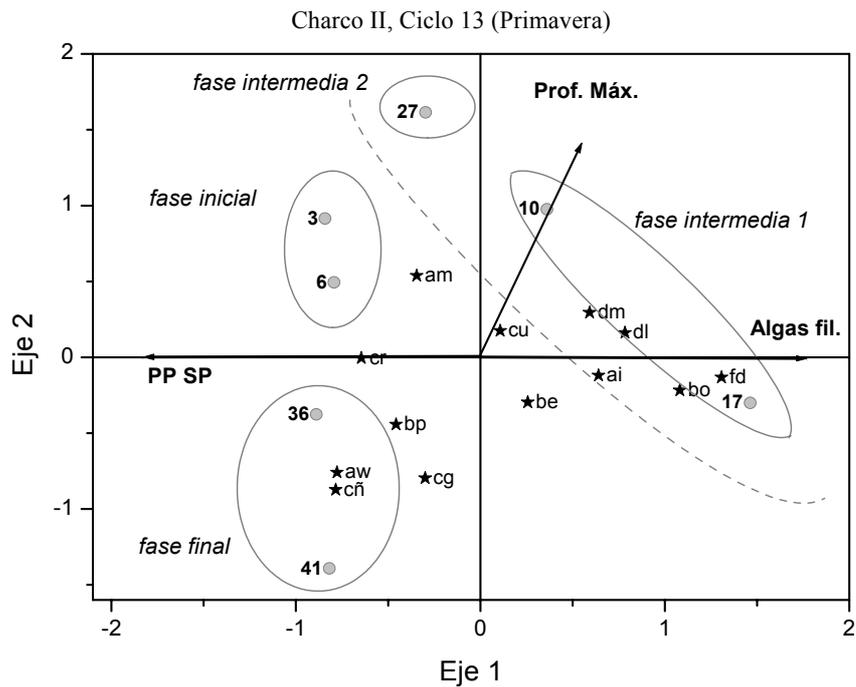
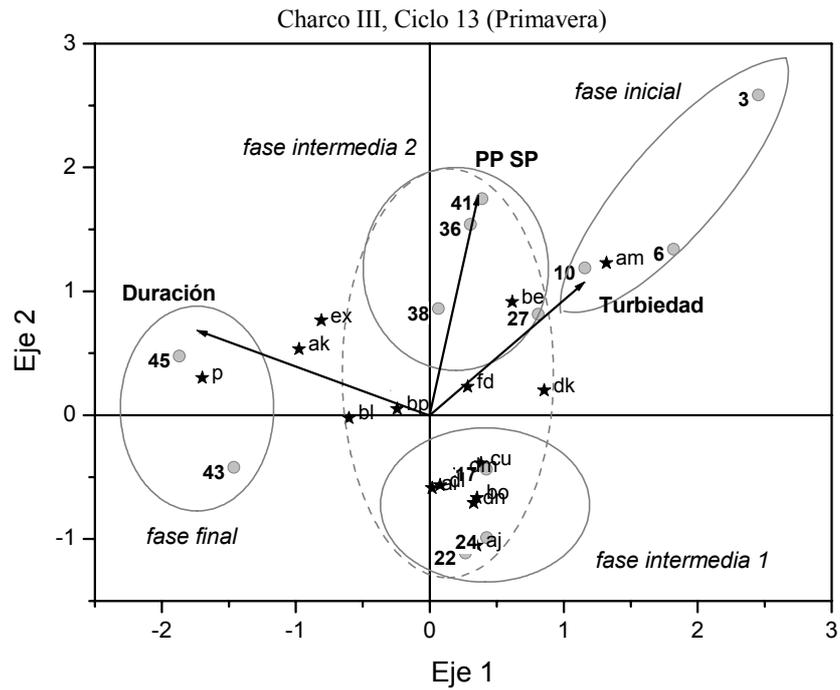


Figura 5.13. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 13 de Primavera. **A:** charco I y **B:** charco II. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1° y 2° eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

A



B

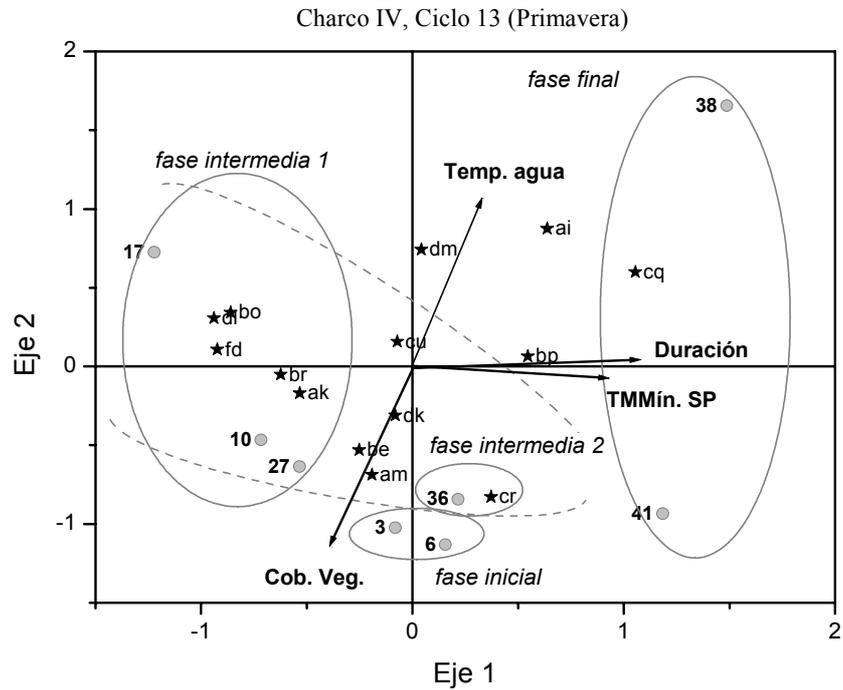


Figura 5.14. Análisis de Correspondencia Canónica correspondiente al ciclo 13 de Primavera. A: charco III y B: charco IV. Diagrama de ordenación de las especies ★, censos ○ (los números indican el tiempo de duración del cuerpo de agua), y variables ambientales seleccionadas →, representadas en el 1º y 2º eje canónico. Las siglas de las especies se presentan en la tabla B del anexo. Los círculos indican los censos agrupados en cada fase de inundación (inicial, intermedia 1 y 2, y final) y las líneas cortadas reagrupan las fases intermedias.

Ciclo 8	charco I				charco II				charco III				charco IV			
	Inicio	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicio	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicio	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicio	Intermedia 1	Intermedia 2	Final
Aeshnidae L																
Anisoptera L																
Baetidae L																
<i>Belostoma elegans</i> A																
<i>Belostoma micantulum</i> A																
<i>Belostoma</i> sp. L																
<i>Berosus</i> sp. A																
<i>Berosus</i> sp. L																
Bidessini L																
<i>Buena fuscipennis</i> Ah																
<i>Buena fuscipennis</i> Am																
<i>Callibaetis</i> sp. L																
Chaoboridae L																
Chironomidae P																
Chironominae L																
<i>Culex</i> sp. L1																
<i>Culex</i> sp. L2																
<i>Culex</i> sp. L3																
<i>Culex tatoi</i> L3																
<i>Culex tatoi</i> L4																
<i>Culex maxi</i> L3																
<i>Culex maxi</i> L4																
<i>Culex</i> sp. P																
Curculionidae A																
<i>Derallus paranensis</i> A																
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. A																
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. L																
<i>Enochrus variegatus</i> A																
<i>Enochrus circumcinctus</i> A																
<i>Enochrus</i> sp. L																
Ephydriidae L																
Forcypomyiinae L																
<i>Hedriodiscus</i> sp. L																
<i>Hydrometra argentina</i> Ah																
<i>Hydrometra argentina</i> Am																
<i>Hydrometra</i> sp. L																
<i>Laccophilus</i> sp. A1																
<i>Laccophilus</i> sp. A2																
<i>Lancetes</i> sp. L																
<i>Lestes</i> sp. L																
Limoniinae L																
<i>Liodes</i> sp. A																
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A																
<i>Macrovelia haagi</i> A																
<i>Macrovelia</i> sp. L																
<i>Mesovelia mulsanti</i> Ah																
<i>Mesovelia mulsanti</i> Am																
<i>Microvelia mimula</i> Ah																
<i>Microvelia mimula</i> Am																
Muscidae L																
Muscidae P																
<i>Neogyrinus ovatus</i> A																
<i>Neoplea maculosa</i> A																
Noteridae L																
<i>Notonecta sellata</i> Am																
<i>Notonecta</i> sp. L																
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L3																
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4																
<i>Paracymus</i> sp. A																
<i>Paracymus</i> sp. L																
<i>Pelonomus</i> sp. L																
<i>Psorophora</i> sp. L2																
<i>Rhantus signatus</i> Am																
<i>Rhantus</i> sp. L																
<i>Sigara argentinensis</i> Ah																
<i>Sigara platensis</i> Ah																
<i>Sigara platensis</i> Am																
<i>Sigara</i> sp. L																
<i>Suphis notaticolis</i> A																
<i>Suphisellus</i> sp. A																
Tanypodinae L																
<i>Thermonectus succintus</i> Ah																
<i>Thermonectus succintus</i> Am																
<i>Thermonectus</i> sp. L																
<i>Tropisternus ignoratus</i> Ah																
<i>Tropisternus lateralis</i> Ah																
<i>Tropisternus lateralis</i> Am																
<i>Tropisternus setiger</i> Ah																
<i>Tropisternus setiger</i> Am																
<i>Tropisternus</i> sp. L																

Figura 5.15. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 8 (otoño) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■ , fase intermedia 1 ■ , fase intermedia 2 ■ , y fase final ■ . Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Ciclo 9	charco I			charco II			charco III			charco IV		
	Taxones			Inicial	Intermedia	Final	Inicial	Intermedia	Final	Inicial	Intermedia	Final
Aeshnidae L												
Anisoptera L												
Baetidae L												
<i>Belostoma</i> sp. L												
<i>Berosus</i> sp. A												
<i>Berosus</i> sp. L												
<i>Buenoa fuscipennis</i> Ah												
<i>Buenoa fuscipennis</i> Am												
Ceratopogoninae L												
Chironominae L												
<i>Copelatus</i> sp. L												
<i>Culex</i> sp. L1												
<i>Culex</i> sp. L2												
<i>Culex apicinus</i> L4												
<i>Culex dolosus</i> L3												
<i>Culex dolosus</i> L4												
<i>Culex eduardoi</i> L3												
<i>Culex eduardoi</i> L4												
<i>Culex tatoi</i> L4												
<i>Culex maxi</i> L3												
<i>Culex maxi</i> L4												
Curculionidae A												
Dasyheleinae L												
<i>Desmopachria</i> (N.) sp.A												
<i>Enochrus circumcinctus</i> A												
<i>Enochrus</i> sp. L												
Ephydriidae L												
Forcypomyiinae L												
Forcypomyiinae P												
<i>Hydrometra argentina</i> L												
<i>Laccophilus</i> sp. L												
<i>Lancetes</i> sp. L												
<i>Limonia</i> sp. L												
Limoniinae L												
<i>Liodessus</i> sp. A												
<i>Megadytes glaucus</i> Ah												
<i>Microvelia mimula</i> Ah												
<i>Microvelia mimula</i> Am												
Muscidae L												
Muscidae P												
<i>Neoplea maculosa</i> A												
<i>Notonecta sellata</i> Ah												
<i>Notonecta sellata</i> Am												
<i>Notonecta</i> sp. L												
<i>Ochlerotatus</i> sp. L1												
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L3												
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4												
<i>Ochlerotatus crinifer</i> L3												
<i>Ochlerotatus crinifer</i> L4												
<i>Ochlerotatus scapularis</i> L3												
<i>Ochlerotatus scapularis</i> L4												
<i>Ochlerotatus</i> sp. P												
Orthoclaidiinae L												
<i>Paracymus</i> sp. A												
<i>Paracymus</i> sp. L												
<i>Pelonomus</i> sp. A												
<i>Pelonomus</i> sp. L												
<i>Psorophora</i> sp.L1												
<i>Rhantus</i> sp. L												
<i>Sigara denseconscripta</i> Am												
<i>Sigara platensis</i> Ah												
<i>Sigara platensis</i> Am												
<i>Sigara rubyae</i> Ah												
Tanypodinae L												
<i>Tropisternus setiger</i> Ah												
<i>Tropisternus setiger</i> Am												
<i>Tropisternus</i> sp. L												
Zygoptera L												

Figura 5.16. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 9 (otoño) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■ , fase intermedia ■ , y fase final ■ . Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Ciclo 10	charco I				charco II			charco III			charco IV					
	Taxones				Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final
<i>Anodacheilus</i> sp. A																
<i>Anopheles</i> sp. L1																
<i>Anopheles</i> sp. L2																
<i>Anopheles</i> sp. L4																
Baetidae L																
<i>Belostoma plebejum</i> A																
<i>Berosus</i> sp. A																
<i>Berosus</i> sp. L																
Bidessini L																
<i>Brachyvatus acuminatus</i> A																
<i>Buenoa fuscipennis</i> Ah																
<i>Buenoa fuscipennis</i> Am																
<i>Buenoa saluta</i> Ah																
<i>Buenoa saluta</i> Am																
<i>Buenoa</i> sp. L																
<i>Callibaetis</i> sp. L																
Ceratopogonidae P																
Chironomidae L																
Chironomidae P																
Chironominae L																
<i>Copelatus</i> sp. L																
<i>Culex</i> sp. L1																
<i>Culex</i> sp. L2																
<i>Culex</i> sp. L3																
<i>Culex eduardoi</i> L3																
<i>Culex eduardoi</i> L4																
<i>Culex maxi</i> L4																
Curculionidae A																
<i>Derallus paranensis</i> A																
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. A																
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. L																
<i>Enochrus variegatus</i> A																
<i>Enochrus circumcinctus</i> A																
<i>Enochrus</i> sp. L																
Forcypomyiinae L																
<i>Halipus</i> sp. A																
<i>Hydrocanthus</i> sp. A																
<i>Hydrochus richteri</i> A																
<i>Hydrometra argentina</i> Ah																
<i>Hydrometra argentina</i> Am																
<i>Laccophilus</i> sp. A1																
<i>Laccophilus</i> sp. A2																
<i>Lancetes</i> sp. L																
<i>Limnogonus ignotus</i> A																
Limoniinae L																
<i>Liodes</i> sp. A																
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A																
<i>Mesovella mulsanti</i> Ah																
<i>Mesovella mulsanti</i> Am																
<i>Microvelia mimula</i> Ah																
<i>Microvelia mimula</i> Am																
Muscidae L																
Muscidae P																
<i>Neogyrinus ovatus</i> A																
<i>Neoplea maculosa</i> A																
<i>Notonecta sellata</i> Ah																
<i>Notonecta sellata</i> Am																
<i>Notonecta</i> sp. L																
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4																
<i>Ochlerotatus crinitus</i> L4																
<i>Ochlerotatus scapularis</i> L4																
<i>Ochlerotatus</i> sp. P																
Orthocladinae L																
<i>Paracymus</i> sp. A																
<i>Paracymus</i> sp. L																
<i>Peilonomus</i> sp. A																
<i>Peilonomus</i> sp. L																
<i>Psorophora</i> sp. L1																
<i>Rhantus signatus</i> Am																
<i>Rhantus</i> sp. L																
Sciomyzidae L																
<i>Sigara argentinensis</i> Am																
<i>Sigara chrostowskii</i> Ah																
<i>Sigara chrostowskii</i> Am																
<i>Sigara platensis</i> Ah																
<i>Sigara platensis</i> Am																
<i>Sigara shedei</i> Ah																
<i>Sigara</i> sp. L																
<i>Suphis notaticalis</i> A																
<i>Suphisellus</i> sp. A																
Tanypodinae L																
<i>Thermonectus succinctus</i> Ah																
<i>Thermonectus succinctus</i> L																
<i>Tropisternus burmeisteri</i> Am																
<i>Tropisternus ignoratus</i> Ah																
<i>Tropisternus ignoratus</i> Am																
<i>Tropisternus lateralis</i> Ah																
<i>Tropisternus lateralis</i> Am																
<i>Tropisternus setiger</i> Ah																
<i>Tropisternus setiger</i> Am																
<i>Tropisternus</i> sp. L																
Zygoptera L																

Figura 5.17. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 10 (otoño) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■, fase intermedia 1 ■, fase intermedia 2 ■, y fase final ■. Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Ciclo 11	charco I				charco II			charco III				charco IV				
	Taxones				Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final
<i>Anodocheilus</i> sp. A																
<i>Berosus</i> sp. L																
Bidessini L																
Ceratopogonidae P																
Chironominae L																
<i>Culex</i> sp. L1																
<i>Culex</i> sp. L2																
<i>Culex eduardoi</i> L3																
Curculionidae A																
<i>Derallus paranensis</i> A																
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. A																
<i>Enochrus variegatus</i> A																
<i>Enochrus circumcinctus</i> A																
<i>Enochrus</i> sp. L																
Ephyrididae L																
Forcypomyiinae L																
<i>Gonomyia / Orsomia / Erioptema</i> sp. L																
<i>Hydrometra argentina</i> Ah																
<i>Lancetes</i> sp. L																
<i>Liodessus</i> sp. A																
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A																
Muscidae L																
Muscidae P																
<i>Neoplea maculosa</i> A																
<i>Notonecta sellata</i> Ah																
<i>Notonecta sellata</i> Am																
<i>Notonecta</i> sp. L																
<i>Ochlerotatus</i> sp. L1																
<i>Ochlerotatus</i> sp. L2																
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L3																
<i>Ochlerotatus crinifer</i> L3																
Orthoclaadiinae L																
<i>Paracymus</i> sp. A																
<i>Pelonomus</i> sp. L																
<i>Rhabdomastix</i> sp. L																
<i>Rhantus</i> sp. L																
Sciomyzidae L																
<i>Sigara platensis</i> Ah																
<i>Sigara platensis</i> Am																
<i>Sigara rubyae</i> Ah																
<i>Sigara</i> sp. L																
<i>Suphisellus</i> sp. A																
Tanypodinae L																
<i>Tropisternus ignoratus</i> Ah																
<i>Tropisternus setiger</i> Ah																
<i>Tropisternus setiger</i> Am																
<i>Tropisternus</i> sp. L																

Figura 5.18. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 11 (invierno) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■, fase intermedia 1■, fase intermedia 2■, y fase final ■. Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Ciclo 12	charco I				charco II			charco III			charco IV				
	Taxones				Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia	Final
<i>Anopheles</i> sp. L1															
<i>Anopheles</i> sp. L2															
Baetidae L															
<i>Belostoma elegans</i> A															
<i>Berosus</i> sp. A															
<i>Berosus</i> sp. L															
Bidessini L															
<i>Brachyvatus acuminatus</i> A															
<i>Buenoa fuscipennis</i> Ah															
<i>Buenoa fuscipennis</i> Am															
Chironominae L															
<i>Culex</i> sp. L1															
<i>Culex</i> sp. L2															
<i>Culex eduardoi</i> L3															
<i>Culex eduardoi</i> L4															
Curculionidae A															
<i>Derallus paranensis</i> A															
<i>Desmopachria (D.)</i> sp. A															
<i>Desmopachria (N.)</i> sp. A															
<i>Desmopachria</i> sp. L															
<i>Enochrus variegatus</i> A															
<i>Enochrus circumcinctus</i> A															
<i>Enochrus</i> sp. L															
<i>Gonomyia / Orsomia / Erioptema</i> sp. L															
<i>Halipilus</i> sp. A															
<i>Hydrocanthus</i> sp. A															
<i>Hydrometra argentina</i> Ah															
<i>Hydrometra argentina</i> Am															
<i>Laccophilus</i> sp. A1															
<i>Laccophilus</i> sp. A2															
<i>Limnogonus ignotus</i> A															
Limoniinae L															
<i>Liodessus</i> sp. A															
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A															
<i>Mesovelia mulsanti</i> Ah															
<i>Mesovelia mulsanti</i> Am															
Muscidae L															
Muscidae P															
<i>Neogyrinus ovatus</i> A															
<i>Neoplea maculosa</i> A															
<i>Notonecta sellata</i> Ah															
<i>Notonecta sellata</i> Am															
<i>Notonecta</i> sp. L															
<i>Ochlerotatus</i> sp. L1															
<i>Ochlerotatus</i> sp. L2															
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4															
Orthoclaadiinae L															
Orthoclaadiinae P															
<i>Paracymus</i> sp. A															
<i>Pelonomus</i> sp. L															
<i>Rhantus signatus</i> Ah															
<i>Rhantus</i> sp. L															
<i>Sigara chrostowskii</i> Ah															
<i>Sigara chrostowskii</i> Am															
<i>Sigara platensis</i> Ah															
<i>Sigara platensis</i> Am															
<i>Sigara</i> sp. L															
<i>Suphis notaticolis</i> A															
<i>Suphisellus</i> sp. A															
Tanypodinae L															
<i>Tropisternus ignoratus</i> Am															
<i>Tropisternus lateralis</i> Ah															
<i>Tropisternus lateralis</i> Am															
<i>Tropisternus setiger</i> Ah															
<i>Tropisternus setiger</i> Am															
<i>Tropisternus</i> sp. L															

Figura 5.19. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 12 (invierno) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■, fase intermedia 1 ■, fase intermedia 2 ■, y fase final ■. Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

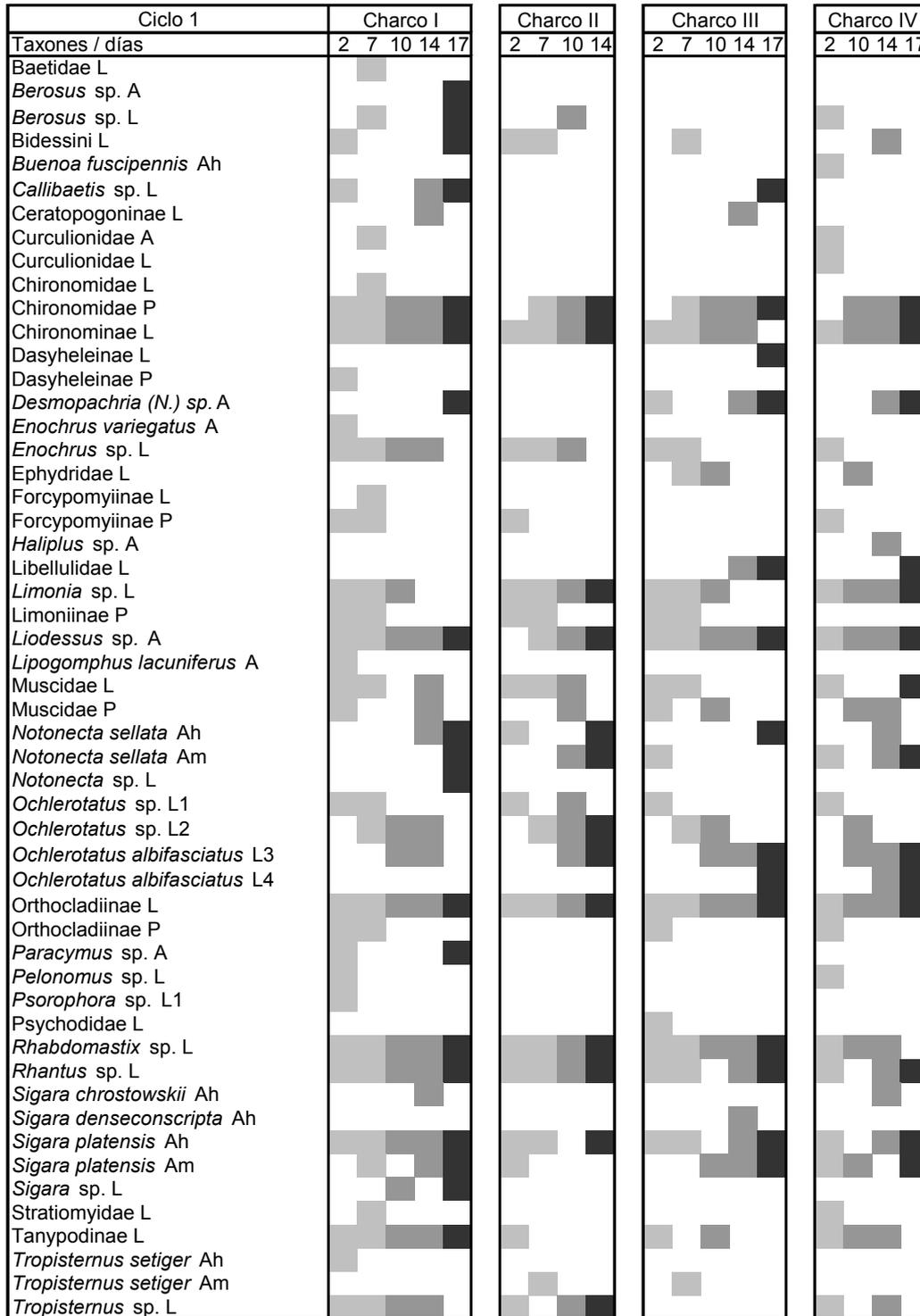


Figura 5.20. Taxones registrados a distintos tiempos del ciclo de inundación 1 (invierno) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho). Se indican los días de permanencia del cuerpo de agua en que se realizaron los muestreos. Se considera fase inicial , fase intermedia  y fase final .

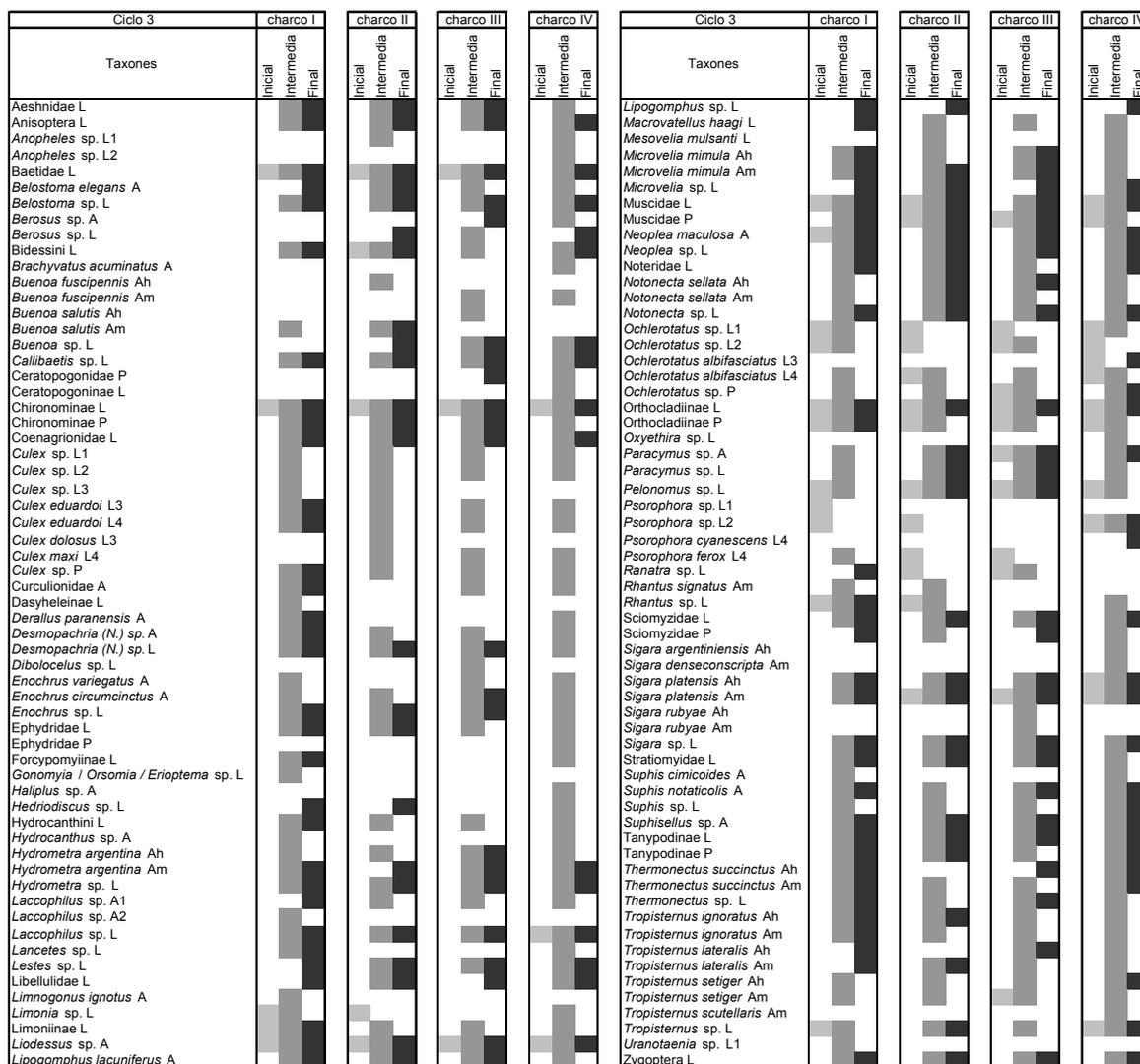
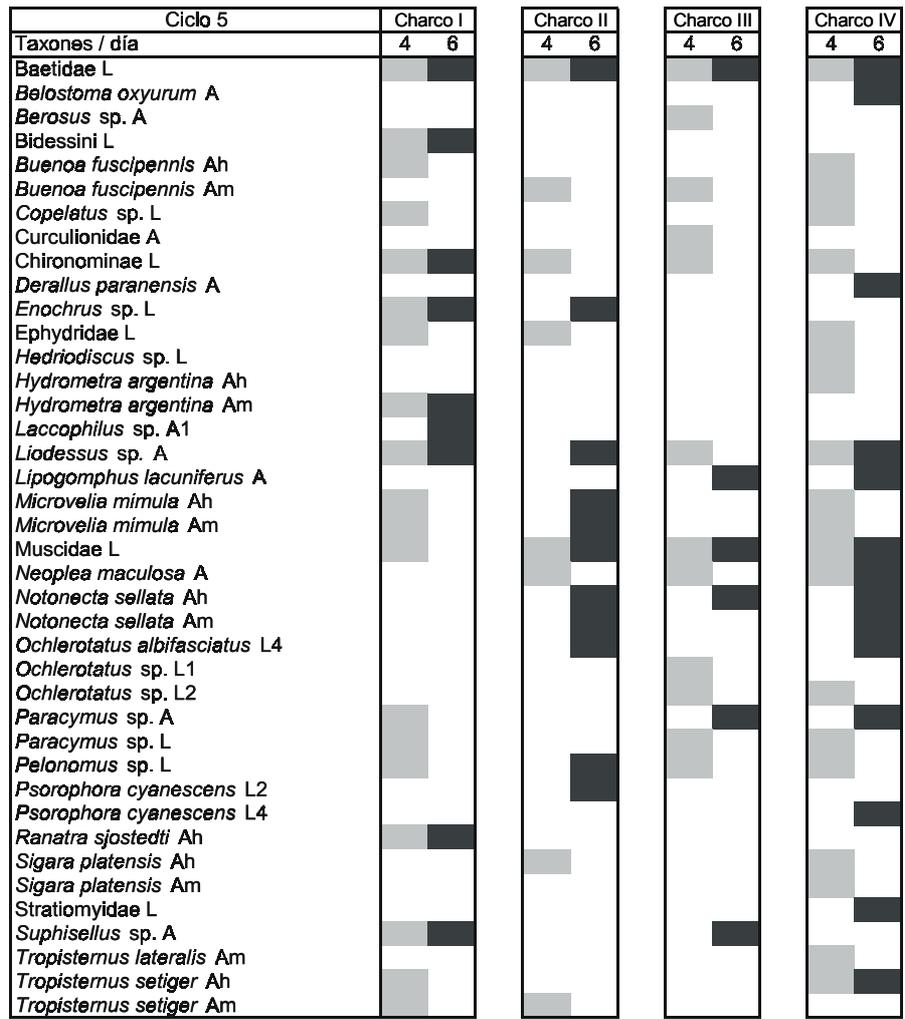


Figura 5.21. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 3 (primavera) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial ■ , fase intermedia ■ , y fase final ■ . Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Ciclo 13	charco I			charco II			charco III			charco IV		
	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final	Inicial	Intermedia 1	Intermedia 2	Final
Taxones												
Anisoptera L												
Baetidae L												
<i>Belostoma</i> sp. L												
<i>Belostoma elegans</i> A												
<i>Berosus</i> sp. A												
<i>Berosus</i> sp. L												
Bidessini L												
<i>Brachyvatus acuminatus</i> A												
<i>Buenoa</i> sp. L												
Callibaetis sp. L												
Ceratopogonidae P												
Ceratopogoninae L												
Chironomidae P												
Chironominae L												
Chironominae P												
Coenagrionidae L												
<i>Culex</i> sp. L1												
<i>Culex</i> sp. L2												
<i>Culex eduardoi</i> L3												
<i>Culex eduardoi</i> L4												
<i>Culex maxi</i> L3												
<i>Culex maxi</i> L4												
<i>Culex</i> sp. P												
Curculionidae A												
Dasyheleinae L												
Dasyheleinae P												
<i>Derallus paranensis</i> A												
<i>Derallus</i> sp. L												
<i>Desmopachria</i> (D.) sp. A												
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. A												
<i>Desmopachria</i> sp. L												
<i>Enochrus variegatus</i> A												
<i>Enochrus circumcinctus</i> A												
<i>Enochrus</i> sp. L												
Ephydriidae L												
Forcipomyiinae L												
<i>Gonomyia / Orsomyia / Erpoptera</i> sp. L												
<i>Haliphus</i> sp. A												
<i>Hydrometra argentina</i> Ah												
<i>Hydrometra argentina</i> Am												
<i>Hydrometra</i> sp. L												
<i>Laccophilus</i> sp. A1												
<i>Laccophilus</i> sp. L												
<i>Lancetes</i> sp. L												
<i>Lestas</i> sp. L												
Limoninae L												
<i>Liodessus</i> sp. A												
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A												
<i>Megadytes</i> sp. L												
Muscidae L												
Muscidae P												
<i>Neogyrinus ovatus</i> A												
<i>Neoplea maculosa</i> A												
Noteridae L												
<i>Notonecta sellata</i> Ah												
<i>Notonecta sellata</i> Am												
<i>Notonecta</i> sp. L												
<i>Ochlerotatus</i> sp. L1												
<i>Ochlerotatus</i> sp. L2												
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> s L3												
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L4												
<i>Ochlerotatus scapularis</i> L3												
Orthocladinae L												
Orthocladinae P												
<i>Oxyethira</i> sp. L												
<i>Paracymus</i> sp. A												
<i>Paracymus</i> sp. L												
<i>Pelonomus</i> sp. L												
<i>Psorophora</i> sp. L2												
<i>Psorophora cyanescens</i> L4												
<i>Rhantus signatus</i> Am												
<i>Rhantus</i> sp. L												
Scomyzidae L												
<i>Sigara platensis</i> Ah												
<i>Sigara platensis</i> Am												
<i>Sigara</i> sp. L												
<i>Suphis notaticollis</i> A												
<i>Suphisellus</i> sp. A												
Syrphidae L												
Tanypodinae L												
Tanypodinae P												
<i>Thermonectus succinctus</i> Am												
<i>Thermonectus</i> sp. L												
<i>Tropisternus burmeisteri</i> Am												
<i>Tropisternus ignoratus</i> Ah												
<i>Tropisternus ignoratus</i> Am												
<i>Tropisternus lateralis</i> Ah												
<i>Tropisternus lateralis</i> Am												
<i>Tropisternus setiger</i> Ah												
<i>Tropisternus setiger</i> Am												
<i>Tropisternus</i> sp. L												
<i>Uranotaenia</i> sp. L1												
<i>Uranotaenia</i> sp. L2												
Zygoptera L												

Figura 5.22. Taxones registrados en las distintas fases de inundación del ciclo 13 (primavera) en cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Fase inicial , fase intermedia 1 , fase intermedia 2 , y fase final . Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).



Ciclo 4	Charco I
Taxones / día	4
Anisoptera L	■
Baetidae L	■
<i>Derallus paranensis</i> A	■
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. A	■
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A	■
<i>Microvelia mimula</i> Ah	■
<i>Microvelia mimula</i> Am	■
<i>Neoplea</i> (N.) <i>maculosa</i> A	■
<i>Notonecta</i> (P.) <i>sellata</i> Ah	■
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> L3	■
<i>Paracymus</i> sp. A	■
<i>Rhantus</i> sp. L	■
<i>Sigara</i> (T.) <i>platensis</i> Ah	■
<i>Suphisellus</i> sp. A	■
<i>Tropisternus</i> (T.) <i>lateralis</i> A	■
<i>Tropisternus</i> (T.) <i>setiger</i> A	■

Ciclo 6	Charco I	Charco III
Taxones / día	3	3
Ephydriidae L	■	
<i>Liodessus</i> sp. A		■
<i>Lipogomphus lacuniferus</i> A	■	
<i>Microvelia mimula</i> Am	■	
Muscidae L	■	
<i>Ochlerotatus</i> sp. L1		
<i>Paracymus</i> sp. A		
<i>Psorophora</i> sp. L1		

Figura 5.23. Taxones registrados a distintos tiempos de los ciclos de inundación 4, 5 y 6 (verano), para cada charco estudiado (charco I, II, III y IV). Cuando fue posible se identificó el estado de desarrollo del ejemplar (L: larva, P: pupa, o A: adulto), el estadio larval y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho). Se indican los días de permanencia del cuerpo de agua en que se realizaron los muestreos. Se considera fase inicial ■ y fase final ■ .

	Charco I	Charco II	Charco III	Charco IV
Ciclo 8 (otoño)	Duración (S) Prof. máx. (S)	Duración (S) Prof. máx. (S) Cob. Veg. (ns)	Duración (S) Superficie (ns) Temp. agua (ns) Cob. Veg. (ns)	Duración (S) Superficie (ns) Cob. Veg. (ns)
Ciclo 9 (otoño)	Superficie (S) Duración (ns) Temp. agua (ns) Cob. Veg. (ns)	Temp. máx. (S) Prof. máx. (ns) Duración (ns) Temp. aire (ns)	Duración (S) Cob. Veg. (S) TMMín SP (ns)	Duración (S) Superficie (S) TMMed SP (ns)
Ciclo 10 (otoño)	Duración (S) TMMín SP (S) Algas filam. (ns) Prof. máx. (S) Cob. Veg. (ns)	Duración (S) Algas filam. (S) TMMín SP (S) PP SP (ns) Cob. Veg. (ns)	Algas filam. (S) Duración (S) Hum. Rel. (S) TMMáx SP (S) Prof. máx. (ns) Cob. Veg. (ns)	Duración (S) Algas filam. (S) Temp. máx. (S) Superficie (ns) Temp. agua (ns) Cob. Veg. (ns)
Ciclo 11 (invierno)	Duración (S) Superficie (S) TMMín SP (S) Temp. agua (ns)	Duración (S) PP SP (S) Temp. agua (ns) Superficie (ns) TMMín SP (ns) Algas filam. (ns)	Duración (S) Superficie (ns)	Prof. máx. (S) Algas filam. (ns) TMMáx SP (S) Duración (ns) Temp. agua (ns) Cob. Veg. (ns)
Ciclo 12 (invierno)	Duración (S) Temp. med. (S) Cob. Veg. (ns)	Duración (S) Temp. med. (ns) Cob. Veg. (ns) Algas filam. (ns)	Duración (S) Temp. med. (S) Temp. agua (ns) PP SP (ns) Algas filam. (ns)	Prof. máx. (S) TMMín SP (ns) Temp. agua (ns) Algas filam. (ns)
Ciclo 3 (primavera)	Duración (S) Cob. Veg. (S) Algas filam. (ns) TMMín SP (ns)	Duración (S) Cob. Veg. (S) Superficie (S) Temp. agua (ns) Algas filam. (S) TMMín SP (ns) Prof. máx. (ns)	Duración (S) Cob. Veg. (S) Algas filam. (S) Superficie (ns) Hum. Rel. (ns) TMMín SP (ns)	Duración (S) Cob. Veg. (S) Algas filam. (S) Pres. Atm. (S) TMMín SP (S) Superficie (S) PP SP (S) Temp. agua (ns) Turbiedad (ns)
Ciclo 13 (primavera)	Duración (S) Cob. Veg. (S) TMMín SP (S) Algas filam. (ns)	PP SP (S) Prof. máx. (ns) Algas filam. (ns) Temp. agua (ns) TMMed SP (ns)	Duración (S) Turbiedad (S) TMMáx SP (S) PP SP (ns) Algas filam. (ns)	Duración (S) Cob. Veg. (ns) Temp. agua (ns) Hum. Rel. (ns) Superficie (ns)

Tabla 5.1. Variables ambientales seleccionadas en el análisis de correspondencia canónica para cada ciclo de inundación y cada charco estudiado. Las variables se expresan en el orden en que fueron incorporadas al modelo estadístico, y si lo hicieron de forma significativa.

5.3 Discusión.

Las variables ambientales como indicadores en la secuencia de colonización.

En todas las estaciones del año el tiempo de permanencia o duración fue la variable ambiental determinante de la estructuración de la comunidad de insectos. En 79% (22/28) de los ciclos de inundación analizados esta variable ingresa al modelo primera y de manera significativa, indicando su importancia; en otros 4 casos se incorporó posteriormente, y sólo en dos ocasiones no fue considerada. Como fue discutido en los capítulos anteriores, esta variable se encuentra estrechamente relacionada, entre otras cosas, con la disponibilidad del ambiente para ser colonizado, la posibilidad del establecimiento de diversos grupos, y la posibilidad de establecerse un mayor número de interacciones bióticas. En los dos casos en que esta variable no fue considerada, las precipitaciones pluviales y la profundidad máxima fueron las únicas variables que se incorporaron significativamente a los modelos de análisis multivariado. La primera situación corresponde al charco II del ciclo 13 de primavera. Este charco presentó siempre las menores superficies de inundación, y en este acontecimientos en particular el charco llegó a secarse en medio del ciclo. Considerando además que se produjeron numerosas lluvias complementarias (ver capítulo 3), probablemente el conjunto de estos factores hagan que solo la variable PP SP explique en mejor forma la distribución de las especies, dado que no hubo una continuidad en la presencia de agua. La segunda situación ocurre en el charco IV durante el ciclo 12 de invierno, donde el análisis multivariado incorporó al modelo la profundidad máxima como primera variable explicativa. Las características de este ambiente en particular durante el invierno hacen que la profundidad máxima permita explicar mejor la distribución de las especies. Sin embargo ambas variables, profundidad máxima y duración, están muy relacionadas.

Otras variables ambientales habitualmente seleccionadas fueron el grado de cobertura vegetal, la presencia de algas filamentosas, la superficie, la temperatura del agua y la TMMín SP. El grado de cobertura vegetal se relaciona con numerosas requerimientos bionómicas de los insectos, como por ejemplo el soporte para el desplazamiento de los individuos (Archangelsky 1997), sustrato para la puesta de los huevos (ver Corbet 1980, Archangelsky 1997), refugio para evitar la predación, o lugar de acecho de los predadores (Schnack 1976, Corbet 1980), entre otras funciones. Debe tenerse en cuenta también que en estos charcos temporarios el único tipo de plantas presentes eran pastos, sin existir vegetación acuática arraigada ni flotante, convirtiendo la presencia del pasto en la única fuente de sustrato vegetal. La presencia de algas filamentosas puede influir en la comunidad de insectos, como fuente de alimento o también como refugio para algunos grupos, cuando la densidad de dichas algas es realmente alta. La superficie de inundación está relacionada habitualmente con la cantidad de microhábitats

disponibles, con la oportunidad de detección del ambiente por parte de un colonizador, y/o con la superficie inunda en contacto con estadios de resistencia que pueden activarse. La influencia de la temperatura se ha discutido en los capítulos anteriores; es importante resaltar que la variable temperatura media de la semana previa (mínima, máxima o media), en la mayoría de los casos se incorporó en los modelos antes que la temperatura propia de la fecha de muestreo, representando mejor la situación ambiental. En el conjunto de temperaturas analizadas, la mínima sería el factor limitante de mayor importancia en la estructuración de las comunidades de ambientes temporarios de zonas templadas. Esta variable fue seleccionada en numerosas ocasiones de acuerdo al análisis estadístico utilizado.

El estudio de la composición de la fauna y los cambios en la sucesión se utilizó para determinar la existencia de diferentes fases ecológicas en ambientes temporarios (Kenk 1949, Lake *et al.* 1989, Bazzanti *et al.* 1996). Estos trabajos se llevaron a cabo en cuerpos de agua que perduraron más de 7 meses, es decir más tiempo que los charcos temporarios aquí estudiados, condicionando o asociando esas fases en gran medida con la estacionalidad. Kenk (1949) reconoció tres fases en la sucesión de la fauna de ambientes temporarios en Michigan, la fase de invierno (las aguas permanecen congeladas y hay baja actividad biológica), la de primavera (donde se producen los mayores desarrollos bionómicos) y la fase de sequía (donde no existe agua y están presentes los estadios de resistencia). Por lo contrario, Lake *et al.* (1989) y Bazzanti *et al.* (1996) considerando únicamente el hidroperíodo, reconocieron claramente tres fases, la primera denominada de “llenado”, seguida por una fase “media” y finalmente una fase de “secado”. Las fases en estos estudios responden principalmente a distintas estaciones del año. Todas estas fases ocurren en un contexto sucesional donde se realiza un continuo cambio en la composición de especies. Si bien los charcos temporarios aquí analizados contienen agua durante períodos de tiempo más cortos, también se identificaron claramente tres fases que podrían corresponderse con las anteriores: fase inicial o de llenado, una fase intermedia y una fase final o de secado. Al igual que los trabajos anteriores, las fases iniciales y finales suele ser más cortas que las fases intermedias, independientemente de la duración total del acontecimiento de inundación. Puede considerarse además que el corto hidroperíodo de los charcos de Buenos Aires permite discernir entre las especies pioneras con tácticas propias para la colonización de un nuevo hábitat, independientemente de la estación climática en que pueden presentarse los taxones.

Identificación de las especies pioneras, intermedias y tardías.

Analizando la secuencia de aparición de las especies en los distintos acontecimientos de inundación, pudieron ser identificadas como especies pioneras en la fase inicial, en todas las estaciones del año, las larvas de *Ochlerotatus* spp. y mύscidos. Dentro del conjunto de especies

de *Ochlerotatus*, *O. albifasciatus* fue la especie más abundante y frecuente registrada en estos cuerpos de agua. Sólo en pocas ocasiones se registraron larvas de *O. crinifer* y *O. scapularis* (ver capítulo 3). Esta especie cría en cuerpos de agua temporarios poco profundos (Prosen *et al.* 1960) de tamaño variado, con o sin vegetación (Ludueña Almeida y Gorla 1995). Las hembras colocan los huevos en el suelo húmedo alrededor de los charcos. Una vez que el desarrollo embrionario se completa (4 días en un ambiente húmedo), los embriones pueden entrar en un período de diapausa (resistiendo 4 a 6 meses de sequía) (Ludueña Almeida y Gorla 1995) o eclosionar, produciendo el primer estadio larval, cuando el grado de inundación y la temperatura de los sitios son favorables para la especie (Maciá *et al.* 1995). El característico ciclo de vida de este mosquito lo convierte en una especie pionera por excelencia en este tipo de ambiente. Esta especie se incluye dentro del grupo 3 propuesto por Wiggins *et al.* (1980), o sea especies que no necesitan la presencia de agua para colocar sus huevos, y que pasan el período adverso en este estado.

Respecto a los mÚscidos en general, dentro de esta familia poco se conoce sobre la bionomía de los taxones acuáticos. Considerando que la identificación taxonómica se realizó solo a nivel de familia, resulta muy difícil incluso la comparación con estudios realizados en otras zonas. Futuros estudios del grupo son necesarios para lograr comprender en qué forma utilizan los recursos disponibles en este tipo de ambiente, y qué características bionómicas les permiten convertirse en especies pioneras.

Otro grupo registrado desde los comienzos de los ciclos de inundación fueron las larvas de chironómidos, la subfamilia Chironominae a lo largo del año y las Orthocladiinae en invierno y primavera. Con respecto a las adaptaciones de este grupo, Wiggins *et al.* (1980) clasifican los chironómidos en los grupos 2, 3 y 4 de invertebrados de acuerdo con sus tácticas de supervivencia a la sequía. Los taxa pertenecientes al grupo 2 son Chironominae y Orthocladiinae acuáticos, y los pertenecientes al grupo 3 son Orthocladiinae semiacuáticos o terrestres. Estos dos grupos pueden resistir la sequía como embriones (dentro del corion) o larvas, y difieren uno de otro en que el primero depende de la presencia de agua para la oviposición. Esta clasificación puede explicar la presencia de las dos primeras subfamilias en los inicios de las inundaciones. En la mayoría de los análisis de correspondencia canónica realizados, estos taxones se registraron con gran peso, reflejando la importancia de estos grupos en la composición de la comunidad, y asociado principalmente a las fases intermedias y finales, debido a que en estos momentos es donde se registran sus mayores abundancias. La clasificación propuesta también puede explicar la presencia de la tercera subfamilia de chironómidos, las Tanypodinae, que no son considerados pioneros sino que se registran en las fases intermedias y finales de los ciclos. Esta subfamilia posee larvas predadoras y se incluyen en el grupo 4; colocan los huevos en el agua y no poseen forma de resistencia. En un estudio realizado en la dinámica de colonización de los chironómidos en charcos temporarios, se

observó la misma secuencia en la presencia de estos grupos, concluyendo además, que el tiempo de duración del hábitat sería de gran importancia en la definición de la composición de esta comunidad (Bazzanti *et al.* 1997).

Otras dos especies que pueden considerarse pioneras en estos cuerpos de agua, son los adultos de *Sigara platensis* y *Liodessus* sp., y ambas pueden ser incluidas en el grupo 4 propuesto por Wiggins *et al.* (1980). La primera es una especie ubicuista, activa colonizadora de cuerpos de agua nuevos, con preferencia por los de tamaño pequeño, y característica de ambientes temporarios con vegetación escasa o nula, pudiendo considerarse una especie pionera en estos ambientes (Bachmann 1981). Sobre la bionomía de los *Liodessus* se conoce muy poco; sin embargo su presencia en charcos temporarios fue registrada en grandes abundancias, sugiriendo que es un colonizador temprano debido a su capacidad de sobrevivir en grietas del barro o en el detrito cuando los charcos se secan (Campos *et al.* 2004).

Los adultos de *Tropisternus* realizan vuelos de dispersión que les permiten colonizar todo tipo de ambiente acuático (Fernández y Domizi 1983). *Tropisternus setiger* y *T. lateralis* son citadas como especies pioneras, y frecuentes en cuerpos de agua temporarios (Oliva *et al.* 2002). Los datos obtenidos en estos charcos confirman en parte estas observaciones, considerando a la primera de estas especies como pionera en estos ambientes en casi todas las estaciones, excepto en primavera, en que comienza a registrarse en las fases intermedias. Por lo contrario, *T. lateralis* se registró habitualmente en la fase intermedia, con solo dos registros en los primeros días en un acontecimiento de inundación de verano y otro de invierno, considerándose dentro del conjunto de especies intermedias en las fases de colonización.

Algunas especies, como los adultos de *Neoplea maculosa* y *Buenoa fuscipennis*, se registraron en ocasiones en los inicios de los charcos, pero la mayoría de la veces lo hicieron en la fase intermedia, y su inclusión en las categorías pionera o tardía no es muy definida. Considerarlas como especies intermedias tempranas sería tal vez la mejor aproximación. Dentro del conjunto de especies registradas en las fases intermedias se destacaron los adultos de *Enochrus* sp., *Paracymus* sp., *Belostoma elegans*, *Microvelia mimula*, *Mesovelia mulsanti*, y *Hydrometra argentina*. Estas especies se registraron en alguna ocasión en días de la fase inicial; sin embargo podemos considerarlos como registros azarosos y no como tácticas de especies pioneras. Durante el verano, los adultos de heterópteros, incluyendo las especies recién mencionadas, se registraron en los charcos temporarios como pioneras, quizás debido a que esta estación fue mucho más seca que las otras, y los adultos de estos grupos se dispersaban en forma más activa en busca de cuerpos de agua.

Las larvas de coleópteros suelen considerarse como taxones tardíos en los ciclos de colonización, teniendo en cuenta que primero debe arribar al cuerpo de agua una hembra adulta ya fecundada, colocar sus huevos en el ambiente y transcurrir un tiempo de desarrollo embrionario previo a la eclosión. Sin embargo, las larvas de este grupo se encontraron

frecuentemente tanto en las fases intermedias y tardías como durante los primeros días de inundación. En todos los casos en que se registraron desde los inicios las larvas de *Rhantus* sp., *Lancetes* sp. y *Laccophilus* sp., lo hicieron como larvas del primer estadio, pudiendo suponerse que estas larvas acababan de eclosionar. Como se ha mencionado en el capítulo anterior, en la Argentina así como en otros países de América del Sur, poco o nada se conoce sobre la biología de las Dytiscidae (Trémouilles 1995), haciendo difícil la interpretación y comparación del comportamiento de estas especies.

En las larvas de Hydrophilidae no se identificó el estado de desarrollo, haciéndose más difícil su interpretación en la fase inicial. En el otoño, solo en el ciclo 9 se registraron larvas desde el comienzo (día 3) y el tiempo de “sequía” previo registrado fue de 9 días. En ese período se registraron lloviznas intermitentes en 5 de esos días y temperaturas medias de 19,4°C, pudiendo las larvas permanecer enterradas o refugiadas hasta que el charco se formó nuevamente. Durante el invierno los primeros registros de larvas se realizaron entre los días 4 y 7 de formado el charco, considerados dentro del período de inicio de colonización, pero quizás con tiempo suficiente para que los huevos colocados eclosionen. Estudios de laboratorio indican que el tiempo que transcurre desde la puesta de los huevos hasta la eclosión de las primeras larvas de *Tropisternus* puede variar entre 4 y 10 días según la especie (Fernández 1980, Fernández y Domizi 1983, Archangelsky 1997), en las larvas de *Paracymus* entre 4 y 6 días, en *Enochrus* de 4 a 7 días (Archangelsky 1997) y en *Berosus* entre 4 y 14 días (Archangelsky 1994, Fernández y Campos 2005). Si bien se trata de condiciones de laboratorio a temperaturas constantes, estos datos permitirían suponer que estas larvas provienen de huevos recién eclosionados, y en estas condiciones deben ser consideradas como pioneras. En los acontecimientos de primavera, los primeros registros se realizaron el 2^{do} y 3^{er} día de formado los charcos, haciendo aun más difícil su interpretación. Considerando que en el ciclo 13 la sequía previa fue de 2 a 6 días según el charco, probablemente las larvas presentes en el ciclo anterior pudieron permanecer refugiadas en el suelo húmedo con temperatura media de 13°C en esos días. En otro ciclo de primavera (ciclo 3) se registraron larvas de *Tropisternus* en los primeros días, pero luego de un período de sequía de 18 días; probablemente estos ejemplares permanecieron enterrados en el suelo y protegidos de la desecación, resistiendo mayor tiempo debido a que estas eran larvas grandes, probablemente de último estadio. Existe la posibilidad de que los ciclos de vida de los coleópteros acuáticos sean mucho más adaptables a los cambios climáticos que lo que se ha reconocido previamente (Eyre *et al.* 1991), y que tal vez algunas de las especies que se suelen registrar en los ambientes temporarios se encuentren mejor adaptadas a las condiciones temporarias de estos ambientes que lo pensado hasta la fecha.

Dentro del conjunto de grupos taxonómicos considerados tardíos en los tiempos de colonización se encuentran las larvas de heterópteros, que se registraron en las fases intermedias y finales. Solo en una ocasión se registraron larvas de *Sigara* a los pocos días de formado el

charco (3^{er} y 6^{to} día del ciclo 13 de primavera). Teniendo en cuenta que solo dos días de sequía precedieron a la formación de ese acontecimiento podemos suponer que tal vez las larvas pudieron resistir refugiadas, o que los huevos ya colocados eclosionaron inmediatamente después de formado el charco. Como se comentó en el capítulo anterior, son muy escasos los conocimientos sobre la bionomía de los estados inmaduros de heterópteros, haciéndose muy difícil la interpretación de estos acontecimientos.

Estudios bionómicos de los distintos grupos registrados en estos ambientes, son necesarios para poder comprender en qué medida esos taxones se encuentran adaptados a este tipo de ambiente.

***Los ambientes acuáticos permanentes
como posibles refugios o fuentes de insectos.***

Los invertebrados de agua dulce viven en ambientes que representan sitios discretos rodeados por un paisaje terrestre inhóspito. A pesar de la falta obvia de conectividad entre sitios, muchos taxones poseen una amplia distribución geográfica. Muchos de ellos alcanzan una gran distribución de manera activa a través de vuelos de dispersión. Otros, sin embargo, son incapaces de dispersarse por sí mismos y necesitan de un agente, como ser un animal vector, el viento, o el flujo del agua que les provee un transporte pasivo entre sitios (Bilton *et al.* 2001). La dispersión activa puede ser estimulada por condiciones ambientales que van cambiando, o que permiten predecir el cambio en un futuro cercano. Por ejemplo, cambios en la temperatura del aire o del agua, modificaciones en la duración y la intensidad lumínica, las lluvias, o la combinación de estos factores, causa que muchas especies de coleópteros se dispersen (Williams y Feltmate 1992).

Las especies que habitan los ambientes temporarios están asociadas en diferente grado a la periodicidad del hábitat, y muy pocos de ellos se encuentran exclusivamente en cuerpos de agua que se secan regularmente (Kenk 1949). Inclusive las especies más típicas de estos ambientes pueden vivir en cuerpos de agua permanentes. Este autor propuso clasificar a los miembros de la fauna de estos ambientes en tres grupos característicos: (1) especies que muestran una marcada preferencia por los cuerpos de agua temporarios; (2) especies que viven generalmente en cuerpos de agua tanto permanentes como temporarios; y (3) especies que no están bien adaptadas a vivir continuamente en ambientes temporarios. Según este autor la mayoría de los insectos se incluyen en la segunda categoría. En la primera categoría se encuentran, entre otros, una especie de tricóptero, y en la tercera ciertos insectos que pueden ser observados en los ambientes temporarios pero que no completan su ciclo de desarrollo antes de que el agua desaparezca. Señala que debe tenerse en cuenta que algunas especies solo son registradas en muy pocas ocasiones y sólo uno o muy pocos individuos.

Algunas especies que habitan los charcos temporarios y son capaces de dispersarse mediante el vuelo, abandonan este ambiente cuando comienza a secarse. Posteriormente, cuando el charco vuelve a formarse, estas recolonizan el mismo hábitat o uno similar dentro de su área de dispersión (Williams 1987). Muchas de estas especies utilizan las aguas temporarias como sitios de cría o para alimentarse, y pasan el resto del tiempo en cuerpos de agua permanentes (Williams 1987).

Este capítulo trata principalmente sobre aquellos insectos que evitan el período de sequía del charco abandonando el ambiente mediante una dispersión activa. El objetivo del presente capítulo fue: (1) caracterizar la comunidad de insectos acuáticos de ambientes permanentes urbanos, (2) evaluar si los ambientes acuáticos permanentes próximos a los charcos temporarios estudiados son habitados, aunque sea en forma temporaria, por las mismas especies que se registraron en los charcos, y (3) con esta información, evaluar si estos ambientes pueden ser utilizados por algunas de las especies como posibles refugios cuando los charcos se secan y posteriormente actuar como fuentes de especies que recolonizan los charcos.

6.1 Materiales y métodos.

Los ambientes acuáticos permanentes estudiados y la metodología de muestreo utilizada fueron descritos en el capítulo 2. En las lagunas del Rosedal, Planetario, V. Ocampo y Regatas los muestreos fueron realizados mensualmente durante el período octubre 2003 – septiembre 2004, y en la laguna del Golf durante el período junio 2001 – mayo 2002. Se calculó la riqueza específica mensual en cada uno de estos ambientes, se analizaron las variaciones mensuales en la composición de la comunidad de insectos (proporciones relativas de los órdenes registrados, discriminando los estados de desarrollo (larvas + pupas y adultos), y las variaciones en los grupos funcionales alimentarios. Se analizaron las variaciones en las temperaturas atmosféricas y las temperaturas del agua de cada laguna (medidas en cada fecha de muestreo, en cada cuerpo de agua, en varios puntos al sol y a la sombra). La temperatura media mensual correspondiente a los períodos de estudio se calculó con los datos de temperatura media diaria aportados por el Servicio Meteorológico Nacional.

La similitud entre la comunidad de insectos registrada en cada uno de los ambientes permanentes y en los charcos temporarios se evaluó a través del análisis de Cluster. El método de comparación binaria (presencia/ausencia), si bien es el método más crudo para comparar la similitud entre las comunidades, no se utilizó debido a su gran dependencia del tamaño de la muestra (Krebs 1999). El análisis fue realizado considerando el número total de individuos capturados en cada ambiente, teniendo en cuenta que la metodología de muestreo no fue la misma en todos ellos, se relativizó el número de individuos de cada taxón respecto del total

capturado en cada ambiente. Este método de estandarización es utilizado comúnmente, convirtiendo los números absolutos en proporciones, logrando que todas las diferencias en los tamaños de las poblaciones entre sitios desaparezcan (Krebs 1999). Se utilizó un método jerárquico de agrupamiento, tomando como medida de similitud el método de distancia euclídeana promedio, que puede variar entre cero e infinito, donde cero implica similitud total. Como método para calcular la distancia entre grupos se seleccionó el del vecino más lejano (que es menos susceptible a la presencia de ruido o de datos aberrantes) y el método de Ward (para maximizar la homogeneidad dentro de los grupos) (Sharma 1996).

Se analizaron las variaciones mensuales de las abundancias de distintos taxones que pueden actuar como posibles colonizadores activos por vuelo (adultos de heterópteros y coleópteros), y se seleccionaron aquellas especies que se encontraban regularmente en los ambientes permanentes y en los charcos temporarios (considerando los resultados de los capítulos anteriores). Debido a las diferencias en la metodología de muestreo, solo se compararon los patrones de variación mensual de las abundancias, no se compararon los valores netos de abundancias. El período de muestreo en los ambientes temporarios fue superior a un año, por tal razón se optó por promediar las abundancias relativas de los distintos grupos en los meses con doble información.

6.2 Resultados.

La comunidad de insectos de ambientes acuáticos permanentes urbanos.

En los cuerpos de agua permanentes estudiados se registró un total de 64 *taxa* representando principalmente cinco órdenes de insectos. Se registraron 18 morfoespecies pertenecientes a 9 familias de dípteros, 25 morfoespecies correspondientes a 4 familias de coleópteros, 16 morfoespecies de 9 familias de heterópteros, 3 familias de odonatos y 2 géneros de 2 familias de efemerópteros (Tabla 6.1).

Grupos taxonómicos / Lagunas	Rosedal	Planetario	V. Ocampo	Regatas	Golf Club
Diptera					
Culicidae					
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i>	-	-	-	-	L(1)
<i>Culex (Culex) eduardoi</i>	-	-	-	-	L(328)
<i>Culex (Cx.) pipiens</i>	-	-	-	-	L(1)
<i>Culex</i> sp.	-	-	-	-	L+P(254+41)
<i>Mansonia titillans</i>	-	-	-	-	L(1)
<i>Anopheles</i> sp.	-	-	-	-	L+P(1+1)
Chironomidae					
Tanypodinae	-	L(8)	-	L(16)	L+P(376+1)
Chironominae	L(111)	L+P(138+2)	L(2)	L+P(379+20)	L+P(86+2)
Orthoclaadiinae	L(1)	-	-	L(2)	L+P(6+1)

Grupos taxonómicos / Lagunas	Rosedal	Planetario	V. Ocampo	Regatas	Golf Club
Diptera					
Tipulidae					
Limoniinae	-	-	-	-	L(2)
Ceratopogonidae					
Ceratopogoninae	-	-	-	-	L+P(21+2)
Forcypomyinae	-	-	-	-	L(2)
Psychodidae					
Psychodinae	-	-	-	-	L(5)
Stratiomyidae					
<i>Hedriodiscus</i> sp.	-	-	-	-	L(48)
<i>Odontomyia</i> sp.	-	-	-	-	L(5)
Sciomyzidae					
-	-	-	-	-	P(1)
Muscidae	L(1)	L+P(1+1)	-	L+P(2+2)	L+P(14+1)
Ephydriidae	L(1)	L(2)	-	-	L(1)
Coleoptera					
Dytiscidae					
<i>Desmopachria</i> sp.	-	-	-	-	L(1)
<i>Desmopachria (N.)</i> sp.	A(10)	-	-	-	A(79)
<i>Brachyvatus acuminatus</i>	A(1)	-	-	-	-
Bidessini	-	-	-	-	L(6)
<i>Liodessus</i> sp.	A(4)	-	-	A(2)	A(122)
<i>Rhantus</i> sp.	-	-	-	-	L(1)
<i>Lancetes</i> sp.	-	-	-	-	L(1)
<i>Laccophilus</i> sp.	-	-	-	-	L(45)
<i>Laccophilus</i> sp. A1	-	-	-	-	A(71)
<i>Laccophilus</i> sp. A2	-	-	-	-	A(34)
<i>Thermonectus</i> sp.	-	-	-	-	L(1)
<i>Thermonectus succinctus</i>	-	-	-	-	A(3)
<i>Megadytes</i> sp.	-	-	-	-	L(3)
Noteridae					
Noterini (no <i>Suphis</i>)	-	-	-	-	L(15)
<i>Suphisellus</i> sp.	-	-	-	A(1)	A(80)
<i>Hydrocanthus</i> sp.	-	-	-	A(1)	A(10)
<i>Suphis</i> sp.	-	-	-	-	L(5)
<i>Suphis cimicoides</i>	-	-	-	-	A(3)
<i>Suphis notaticollis</i>	-	-	-	-	A(1)
Hydrophilidae					
<i>Derallus paranensis</i>	-	-	-	-	A+L(1+1)
<i>Berosus</i> sp.	A(9)	-	-	A+L(2+2)	-
<i>Paracymus</i> sp.	A(1)	-	-	-	A(29)
<i>Enochrus</i> sp.	-	-	-	-	L(49)
<i>Enochrus (Hugoscottia) variegatus</i>	-	-	-	-	A(12)
<i>Enochrus (Methydus) circumcinctus</i>	-	-	-	-	A(13)
<i>Tropisternus</i> sp.	-	-	-	-	L(45)
<i>Tropisternus (Tropisternus) setiger</i>	A(7)	-	A(1)	-	A(130)
<i>Tropisternus (T.) lateralis limbatus</i>	A(2)	-	-	-	A(16)
<i>Tropisternus (T.) ignoratus</i>	A(4)	-	-	-	A(41)
<i>Tropisternus (T.) burmeisteri</i>	A(1)	-	-	-	A(14)
<i>Tropisternus (Streptornus) scutellaris</i>	-	-	-	-	A(3)
<i>Hydrobiomorpha spinosa</i>	-	-	-	-	A(1)
<i>Dibolocelus palpalis</i>	A(1)	-	-	-	-
Dryopidae					
<i>Pelonomus</i> sp.	A(1)	-	-	-	L(1)
Heteroptera					
Pleidae					
<i>Neoplea (Neoplea) maculosa</i>	A(16)	A(9)	A(1)	-	A+L(256+26)
Corixidae					
<i>Sigara</i> sp.	L(27)	L(218)	L(4)	L(717)	L(37)
<i>Sigara (Tropocorixa) platensis</i>	A(9)	A(17)	A(3)	A(38)	A(20)
<i>Sigara (T.) chrostowskii</i>	A(8)	A(45)	-	A(48)	A(1)
<i>Sigara (T.) schadei</i>	-	-	-	-	A(1)
<i>Sigara (T.) rubyae</i>	A(4)	A(1)	-	-	-
<i>Sigara (T.) denseconscripta</i>	-	A(1)	-	-	-
<i>Sigara (T.) argentiniensis</i>	-	-	A(1)	A(1)	-

Grupos taxonómicos / Lagunas	Rosedal	Planetario	V. Ocampo	Regatas	Golf Club
Heteroptera					
Belostomatidae					
<i>Belostoma</i> sp.	L(1)	L(1)	-	-	L(62)
<i>Belostoma elegans</i>	-	-	A(1)	-	A(17)
<i>Belostoma micantulum</i>	-	-	-	-	A(6)
Nepidae					
<i>Ranatra sjostedti</i>	A(1)	-	-	-	A(1)
Notonectidae					
<i>Buena fuscipennis</i>	L(10)	-	-	L(1)	A+L(4+17)
<i>Notonecta (Paranecta) sellata</i>	A(1)	L(1)	-	-	A+L(28+7)
Veliidae					
<i>Microvelia mimula</i>	-	-	-	-	A+L(34+5)
Hebridae					
<i>Lipogomphus lacuniferus</i>	-	-	-	-	A+L(20+3)
Rhyparochromidae					
<i>Lipostemmata</i> sp.	-	-	-	-	A(8)
Hydrometridae					
<i>Hydrometra argentina</i>	-	-	-	-	A(4)
Odonata					
Zygoptera					
Coenagrionidae	L(15)	L(1)	-	L(12)	L(53)
Anisoptera	-	L(1)	-	-	L(8)
Aeshnidae	-	-	-	-	L(29)
Libellulidae	-	L(1)	-	-	L(6)
Ephemeroptera					
Baetidae					
<i>Callibaetis</i> sp.	L(9)	-	-	L(5)	L(143)
Caenidae					
<i>Caenis</i> sp.	-	L(1)	L(1)	L(1060)	-
Riqueza total	24(256)	13(451)	7(14)	14(2363)	57(2818)

Tabla 6.1. Comunidad de insectos registrada en cada uno de los cinco ambientes acuáticos permanentes examinados, laguna del Rosedal, l. Planetario, l. Victoria Ocampo, l. Regatas y laguna del Golf Club de Palermo. Se indica la riqueza específica total y el estado de desarrollo en que se registró cada taxón, L (larva), P (pupa), y A (adulto), indicando la cantidad de individuos totales capturados entre paréntesis.

En las primeras cuatro lagunas mencionadas en la tabla 6.1 se registraron los menores valores de riqueza; solo se observaron tres familias de dípteros, las larvas de coleópteros estuvieron prácticamente ausentes, y del conjunto de larvas de heterópteros solo las de *Sigara* resultaron abundantes y frecuentes. La riqueza taxonómica registrada por mes en cada una de las lagunas varió a lo largo del año, y entre estas (Figura 6.1). La mayor riqueza se registró en la laguna del Golf Club, en todos los meses. Las lagunas V. Ocampo y Planetario registraron los menores valores de riqueza, y durante 7 y 6 meses (respectivamente) no se registró individuo alguno. Para todas las lagunas, a excepción de la laguna del Golf, se observó un aumento en la riqueza específica a partir del mes de julio, con un máximo en octubre, y luego una disminución hacia el mes diciembre. En general durante los meses de enero a junio la riqueza registrada en estos ambientes fue muy baja o nula. Por el contrario, en la laguna del Golf, el mes de enero fue el de mayor riqueza, continuando con registros elevados de riqueza entre los meses de febrero-

abril y agosto-octubre. Las variaciones en la temperatura atmosférica media mensual en los dos períodos de muestreo fueron muy similares (Figura 6.1). Las variaciones mensuales de la temperatura del agua registrada en cada laguna también oscilaron en forma similar (Figura 6.2), tendiendo a ser en la laguna del Golf ligeramente inferior en algunos meses. Los registros de temperaturas del agua en general se encuentran en el intervalo de temperaturas del agua que se registró en los charcos temporarios. Las excepciones se observan los meses más secos, como ser febrero (los charcos duraron solo 2 días) y diciembre (unos pocos días) (Tabla 3.1), y en el mes de julio, en que en las lagunas en general (menos la del Golf) se registraron valores de temperatura del agua superiores a las máximas registradas en los charcos.

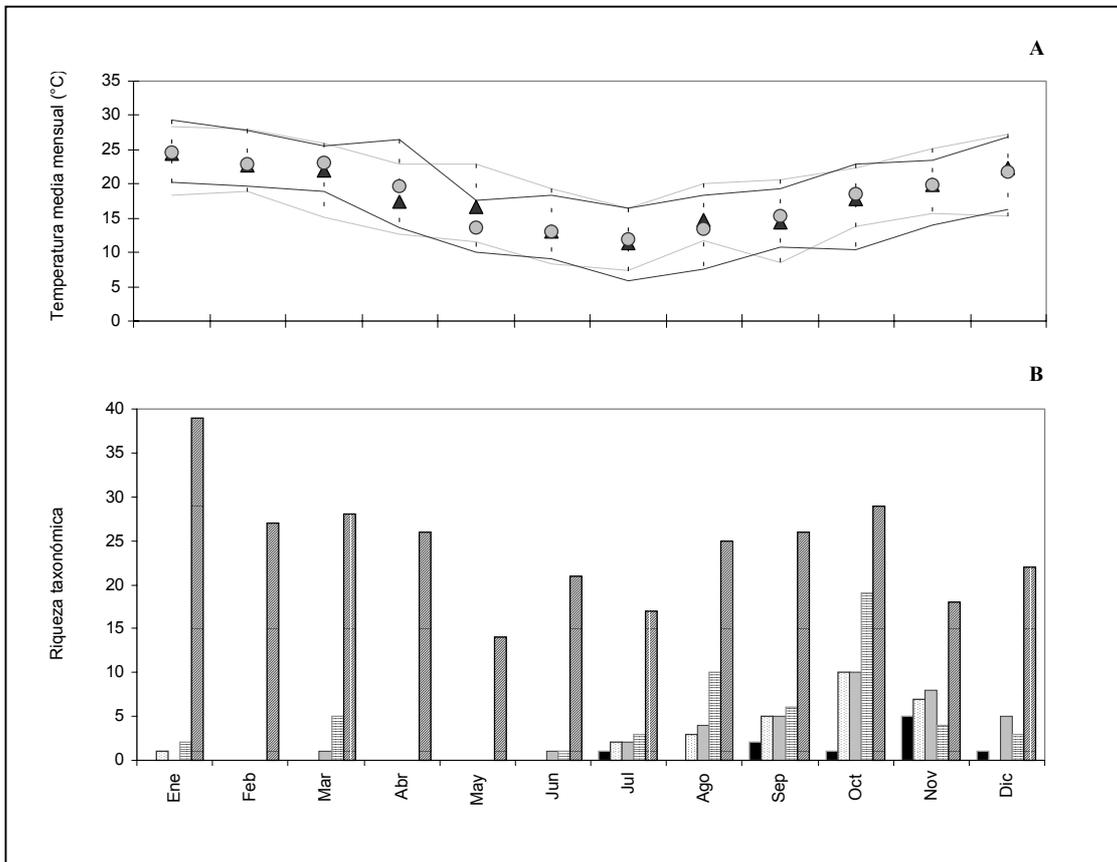


Figura 6.1. **A** -Variaciones mensuales de la temperatura atmosférica media, máximos y mínimos correspondientes a los períodos de muestreo de los cuerpos de agua permanentes, ○ laguna del Golf y ▲ otras lagunas. **B** -Variaciones mensuales de la riqueza registrada en los cuerpos de agua permanentes. Laguna V. Ocampo ■, laguna del Planetario ⋯, laguna de Regatas ■, laguna del Rosedal ▨ y laguna del Golf ▧.

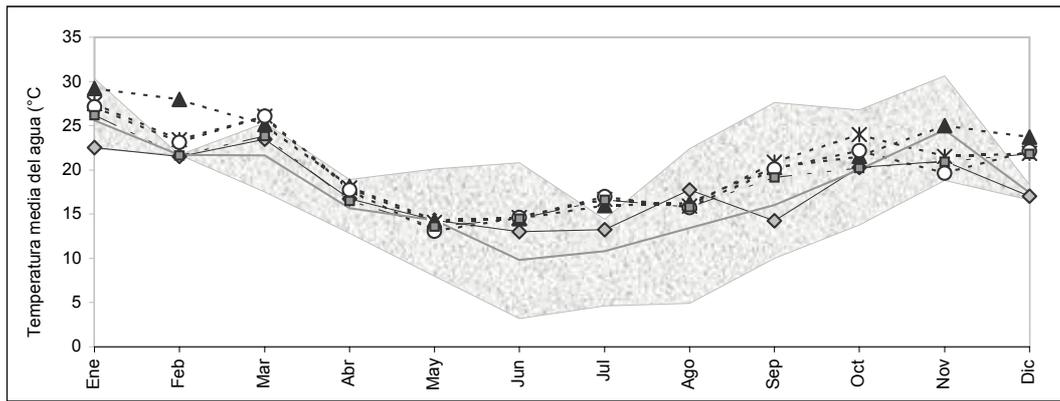


Figura 6.2. Variaciones mensuales de la temperatura media del agua de los ambientes permanentes estudiados. Laguna de Regatas ▲ , laguna del Rosedal ○ , laguna del Planetario ✕ , laguna V. Ocampo ■ y laguna del Golf ◆ . Variaciones mensuales de la temperatura media, mínima y máxima en los charcos temporarios [shaded area] .

La comunidad de insectos en las lagunas del Planetario, V. Ocampo y Regatas está representada principalmente por las larvas de heterópteros, seguidas por las larvas de Diptera representadas fundamentalmente por las Chironominae (Figura 6.3). Un segundo grupo en importancia está formado por las larvas de efemerópteros y los coleópteros adultos, difiriendo mucho los registros de cada laguna. En la laguna del Rosedal se registró una comunidad más diversa que las anteriores, donde las larvas de odonatos, además de los grupos registrados en los otros cuerpos de agua, forman una parte importante de la comunidad. La laguna del Golf posee la comunidad más compleja de todas, encontrándose todos los órdenes de insectos a lo largo de todo el año, a excepción de los efemerópteros, que no se registraron durante el mes de marzo ni durante los meses de agosto a noviembre (solo una larva en el mes de septiembre).

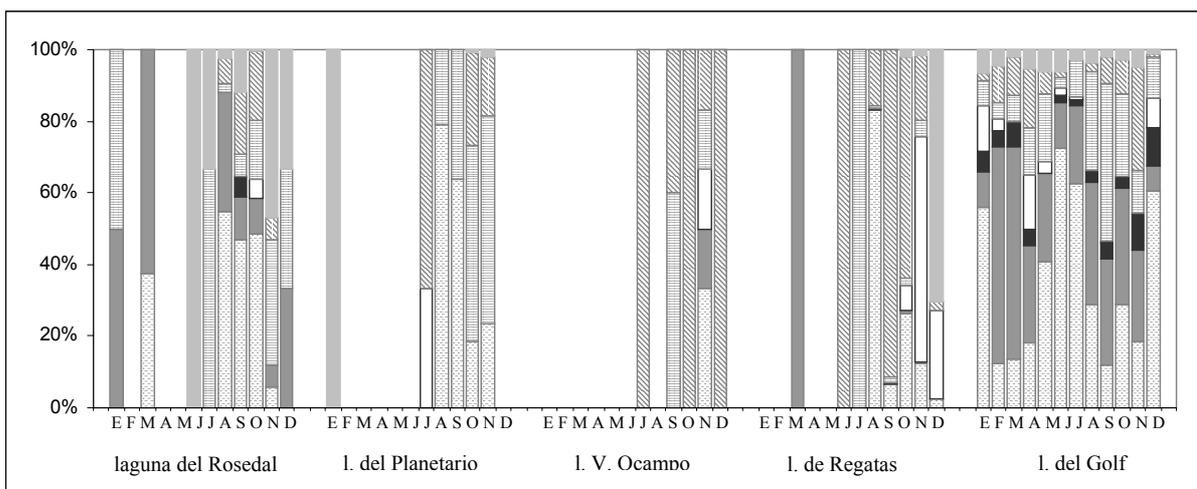


Figura 6.3. Proporciones relativas mensuales de los órdenes de insectos colectados en las distintas lagunas estudiadas. Diptera (larva) [diagonal lines], Ephemeroptera (larva) [white], Odonata (larva) [grey], Coleoptera (larva) [black] y (adulto) [dark grey], Heteroptera (larva) [diagonal lines] y (adulto) [white].

Las variaciones en las proporciones de los representantes de los grupos funcionales alimentarios se observan en la figura 6.4. La mayor complejidad en la estructura trófica de las comunidades se observa en la laguna del Golf. En esta laguna, los predadores representan la mayor parte de la comunidad, seguidos por los colectores a lo largo de casi todo el año, salvo hacia fines del otoño y en el invierno donde los filtradores aumentan en proporción y constituyen una gran parte de la comunidad. El grupo de filtradores solo se registró en esta laguna. Las comunidades de las lagunas del Planetario, V. Ocampo y Regatas se componen principalmente por colectores y predadores-colectores, registrándose los predadores solo en los meses de verano. En la laguna del Rosedal se registró una situación intermedia.

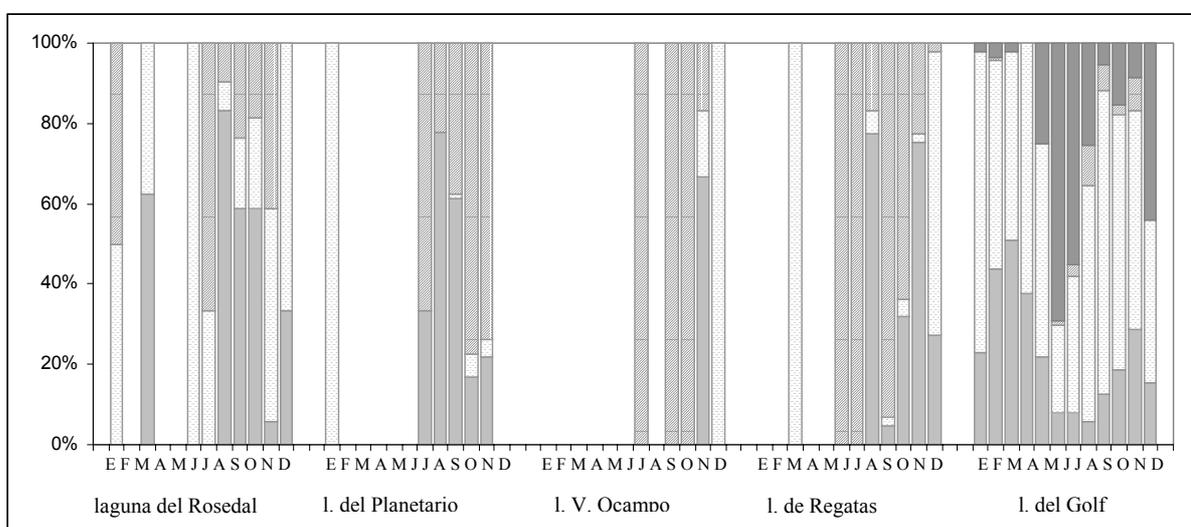


Figura 6.4. Proporciones relativas mensuales de los grupos funcionales alimentarios registrados en las distintas lagunas estudiadas. Colectores , predadores-colectores , predadores y filtradores .

Comparación entre la comunidad de insectos de ambientes acuáticos permanentes y temporarios.

El análisis de agrupación utilizado agrupó a los charcos temporarios con la laguna del Golf (menor distancia euclidiana) y generó otro grupo con las restantes lagunas (Figura 6.5). Las lagunas V. Ocampo y Planetario se agruparon en primera instancia, posteriormente se incluye la laguna del Rosedal. La laguna Regatas es el último en ser incorporado al grupo. Todas estas lagunas difieren en gran medida del primer grupo formado. Los métodos de

agrupamiento de distancia de Ward y del vecino más lejano determinaron la misma ordenación de los ambientes.

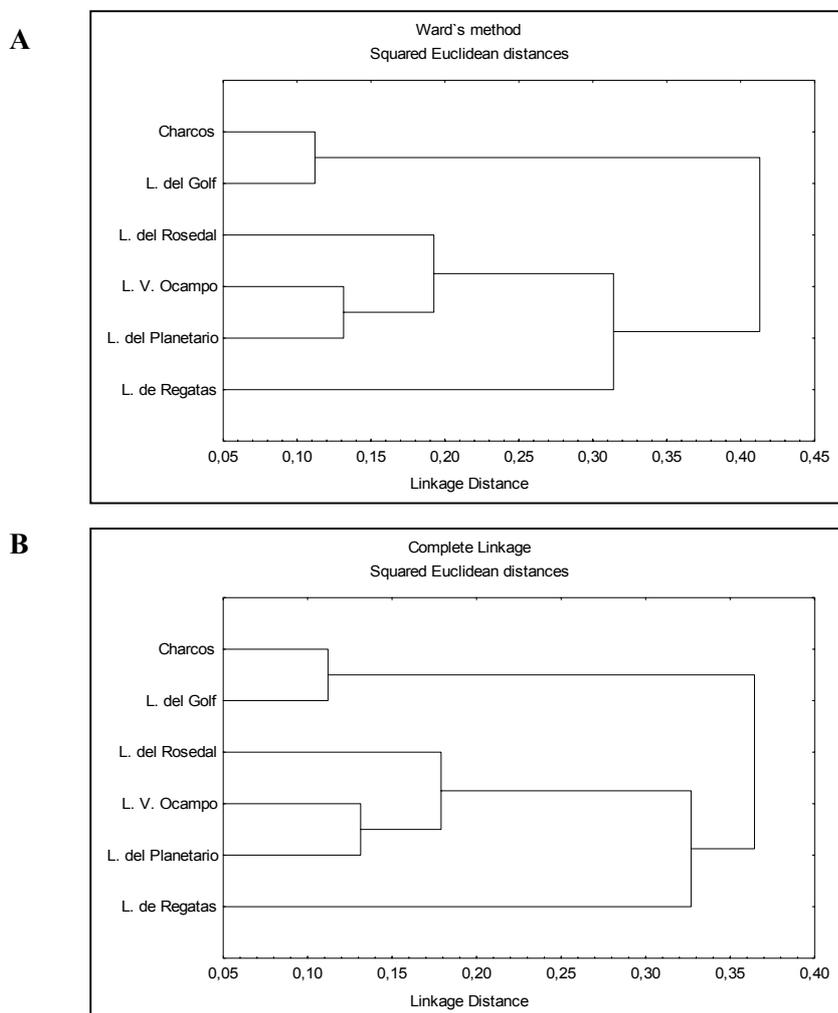


Figura 6.5. Similitud entre las comunidades de insectos registradas en los ambientes acuáticos temporarios y permanentes. Análisis de Cluster: **A** – Método de Ward. **B** – Método del vecino más lejano.

Del conjunto de especies que resultaron frecuentes y abundantes en los ambientes temporarios y permanentes, se seleccionaron seis heterópteros y seis coleópteros. Los heterópteros adultos fueron: *Sigara platensis*, *Neoplea maculosa*, *Notonecta sellata*, *Lipogomphus lacuniferus*, *Microvelia mimula* y *Belostoma elegans* (Figura 6.6). La única especie cuyas abundancias varían claramente de igual manera en las lagunas y los charcos fue *S. platensis*. Las máximas abundancias registradas de *N. sellata* coinciden en ambos ambientes; sin embargo esta especie se registró en forma más frecuente en charcos temporarios. Los registros de las abundancias de *M. mimula* en charcos temporarios fueron marcadamente estacionales,

con mayores abundancias en los meses de otoño y primavera, mientras que en la laguna del Golf su mayor abundancia se registró en el invierno. Los aumentos en la abundancia de *N. maculosa* registrados en los charcos en general ocurren un mes antes que los registrados en la laguna del Golf. Por lo contrario, los registros en la abundancia de *B. elegans* de charcos parecen estar desfasados un mes con respecto a la laguna del Golf.

Entre los meses de agosto y noviembre se registraron las mayores abundancias de larvas de corixidos en las todas las lagunas permanentes, y en junio solo unos muy pocos individuos aislados en algunas de ellas. En los charcos temporarios, las larvas de *Sigara* se registraron a lo largo de casi todo el año, con mayores abundancias en los mismos meses que las lagunas.

Las larvas de *Belostoma* se registran en un período continuo y prolongado entre los meses de octubre a junio del año siguiente, mientras que en los charcos temporarios se registraron solo en dos momentos del año, pero incluidos en este período. Contrariamente, las larvas de *Notonecta* se registraron en casi todos los meses en los charcos (a excepción de enero y febrero) con mayores abundancias hacia fines de la primavera, mientras que en las lagunas solo se registraron en primavera y principios del verano. Las larvas de *Neoplea* se registraron en períodos totalmente distintos en los charcos (primavera) y lagunas (verano y otoño).

Los adultos de coleópteros que se registraron abundantemente en los ambientes acuáticos temporarios y permanentes fueron *Liodessus* sp., *Desmopachria* (N.) sp., *Suphisellus* sp., *Tropisternus setiger*, *T. ignoratus*, y *Paracymus* sp. (Figura 6.7). La variaciones en las abundancias de la mayoría de estos coleópteros no responde a un patrón definido, aumentado o disminuyendo a veces en forma similar en los dos tipos de ambientes, y otras veces en forma opuesta. Solo los adultos de *T. ignoratus* se registraron claramente en las estaciones de otoño y primavera en los dos tipos de ambientes. Sin embargo en el otoño la abundancia en los charcos fue muy baja y en la primavera los registros aumentaron un mes después que en la laguna. Un comportamiento similar se observó en los adultos de *Suphisellus* sp.. Las larvas de Hydrocanthini, al igual que los adultos de *Suphisellus* sp., se registraron con un patrón marcadamente estacional, y coincidiendo con los adultos. Las larvas de Bidessini y de *Tropisternus* spp. variaron a lo largo del año sin registrarse un patrón definido. En las lagunas solo se registró una larva de *Desmopachria* sp. y no se registraron larvas de *Paracymus* sp. (Tabla 6.1).

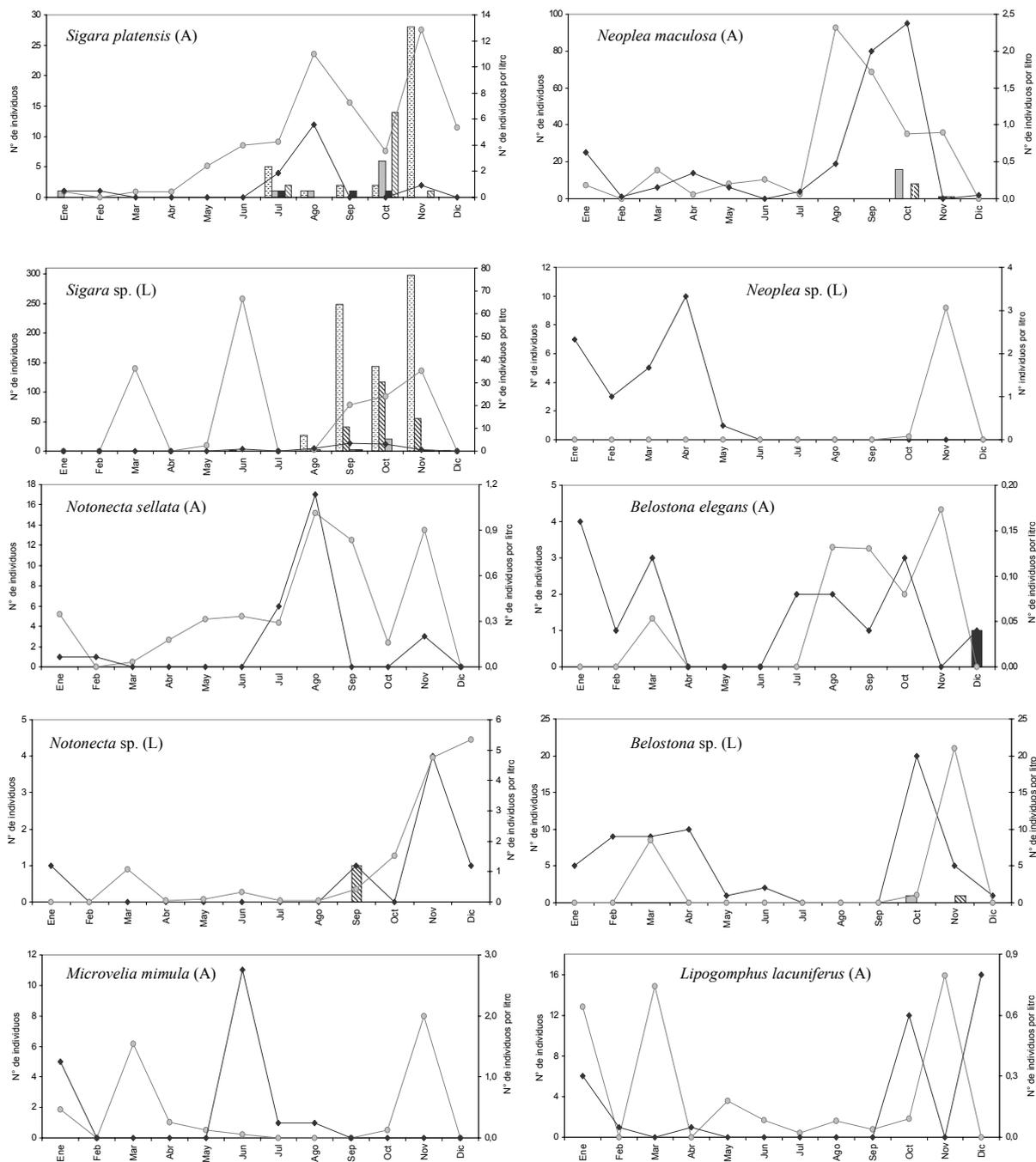


Figura 6.6. Variaciones mensuales de las abundancias de especies de Heteroptera registradas en los ambientes temporarios y permanentes estudiados. Se expresa en número de individuos colectados en los ambientes permanentes y el número de individuos por litro colectados en los charcos. Charcos temporarios ●, laguna del Golf ◆, laguna del Rosedal ■, laguna de Regatas ▨, laguna del Planetario ▩ y laguna V. Ocampo ■. (A): adultos, (L): larvas.

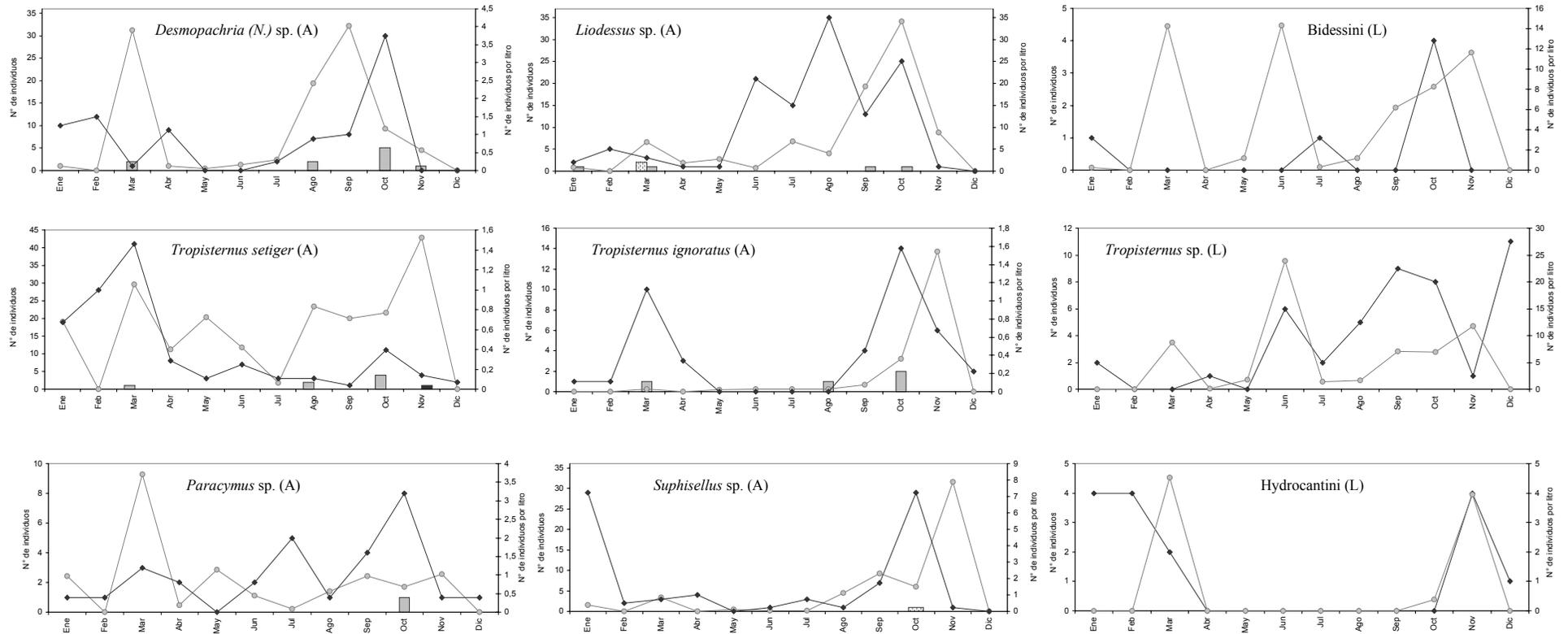


Figura 6.6. Variaciones mensuales de las abundancias de especies de Coleoptera registradas en los ambientes temporarios y permanentes estudiados. Se expresa en número de individuos colectados en los ambientes permanentes y el número de individuos por litro colectados en los charcos. Charcos temporarios ● , laguna del Golf ◆ , laguna del Rosedal ◻ , laguna de Regatas ◻ , y laguna V. Ocampo ◻ . (A): adultos, (L): larvas.

6.3 Discusión.

La comunidad de insectos de ambientes acuáticos permanentes urbanos.

La comunidad de insectos en la laguna del Golf resultó ser la más rica y biodiversa. En las otras lagunas estudiadas se registró muy baja riqueza, y en algunos meses no se registró ningún grupo taxonómico. Las variaciones en las temperaturas atmosféricas medias mensuales registradas en los dos años de muestreo de estos cuerpos de agua fueron muy similares, al igual que las variaciones en las temperaturas extremas y las temperaturas del agua registradas en cada cuerpo de agua. En consecuencia, los resultados sugieren que las diferencias en la presencia de los distintos grupos taxonómicos corresponden a diferencias en las características estructurales de cada laguna.

En estos ambientes, a excepción de la laguna del Golf, no se suelen registrar estadios larvales de coleópteros (solo dos larvas de *Berosus* sp. en una misma fecha en la laguna Regatas), en consecuencia no parecen ser propicios para el desarrollo de los inmaduros de este grupo. Del conjunto de heterópteros, solo las larvas de *Sigara* sp. se registraron en forma frecuente y abundante, indicando que estos ambientes son favorables para su desarrollo. La mayoría de las especies de Corixidae prefiere aguas lénticas de extensión pequeña o mediana, de poca profundidad y superficie libre, y con vegetación sumergida escasa o moderadamente abundante (Bachmann 1981). Estas características se encuentran en los cuerpos de agua estudiados favoreciendo el establecimiento de este grupo.

Como se mencionó anteriormente, en los ecosistemas de agua dulce en general, los quironómidos constituyen la familia de insectos acuáticos más abundante y diversa, se encuentran ampliamente distribuidos en todo tipo de biotopos, ocupando una amplia variedad de nichos (Bazzanti *et al.* 1997, Paggi 2001). Dentro del conjunto de dípteros registrados en estos ambientes las Chironomidae fueron la única familia presente en todas la lagunas, y principalmente las Chironominae las mejor representadas, como se mencionó para otros ambientes acuáticos permanentes (Williams y Feltmate 1992).

La única laguna donde se registró la presencia de grupos filtradores (pertenecientes a la familia Culicidae) fue la laguna del Golf, posiblemente debido a que este ambiente posee vegetación acuática que no es removida y que otorga refugio a las especies de este GFA. Las variaciones en los otros GFA, se deben principalmente a las variaciones en la abundancia de los taxones registrados en cada ambiente.

Estas lagunas artificiales (sin considerar la del Golf) no son buenos ambientes para el desarrollo de una comunidad rica en insectos, probablemente debido a la presencia de márgenes artificiales y la ausencia de vegetación acuática, necesaria como soporte y refugio para muchos

taxones. La perturbación frecuente que sufren estos ambientes con las máquinas removedoras de la vegetación y la presencia de peces, junto con las características antes mencionadas, contribuyen a generar un ambiente poco propicio para el establecimiento de las poblaciones de insectos. Todo lo contrario sucede en la laguna del Golf, con márgenes y sustrato natural (tierra), con la presencia de vegetación arraigada y flotante que no es removida; ello hace de esta laguna un lugar favorable para el desarrollo de muchos grupos de insectos. Si bien se registró la presencia de peces, probablemente la vegetación presente sirva como refugio para muchos insectos.

Comparación entre la comunidad de insectos de los ambientes acuáticos permanentes y temporarios.

La mayor similitud entre las comunidades de insectos registradas en los distintos ambientes se observó entre los charcos temporarios y la laguna del Golf. Sin lugar a duda estos ambientes comparten una gran cantidad de grupos taxonómicos, 95% de los grupos registrados en la laguna del Golf también fueron capturados en los charcos. Las principales excepciones fueron las larvas de *Mansonia titillans* y los adultos de *Lipostemmata* sp. y de *Hydrobiomorpha spinosa*. Las necesidades bionómicas de las dos primeras especies restringen su presencia a los ambientes que poseen vegetación flotante. Las larvas del *Mansonia* sp. poseen un sifón respiratorio punzante con el cual se fijan a las plantas acuáticas y toman aire de su aerénquima (García *et al.* 1995), y las especies de *Lipostemmata* se encuentran siempre sobre carpetas de pequeñas plantas flotantes (Bachmann y Mazzucconi 1995), especialmente *Salvinia* (Bachmann 1998) que estaba presente en esta laguna. Los adultos de *H. spinosa* fueron colectados en ambientes permanentes y no suelen ser registrados en charcos temporarios (Archangelsky *et al.* 2004). La ausencia de vegetación acuática en estos charcos temporarios, así como el corto tiempo de permanencia del agua, no favorecen el establecimiento de este tipo de especies.

El resto de las lagunas constituyen un segundo conjunto de cuerpos de agua, en el cual a su vez, las lagunas del Planetario y V. Ocampo forman un subconjunto de mayor similitud. Estos dos cuerpos de agua se caracterizan por su baja riqueza y baja frecuencia de registros. Posteriormente se les une la laguna del Rosedal, que posee mayor riqueza que la laguna de Regatas y comparte un mayor número de taxones con las dos lagunas antes mencionadas. Finalmente, se agrupa la laguna Regatas completando el grupo de lagunas marcadamente diferentes. A excepción de las larvas de *Caenis* sp., el resto de los taxones registrados en estas lagunas también se observaron en los charcos temporarios. Las larvas de efemerópteros de este género suelen ser registradas en los fondos de lagunas y arroyos lentos (Domínguez *et al.* 2001) de áreas no vegetadas, compuestas principalmente por sedimento y detrito vegetal (Williams y

Feltmate 1992). A diferencia de las de *Callibaetis* sp. (registradas muy frecuentemente en los charcos) que se encuentran en todo tipo de ambientes acuáticos, y son “muy tolerantes a temperaturas y pH” (Domínguez *et al.* 2001).

La periódica desecación del hábitat en los cuerpos de agua temporarios determina que exista comúnmente una relativamente escasa superposición en la composición específica, comparada con la de los ambientes permanentes (Collinson *et al.* 1995). También fue propuesto que los ambientes temporarios suelen ser menos diversos que los permanentes, debido a las condiciones ambientales más rigurosas que rigen sobre ellos (Williams 1996). Los resultados obtenidos en el presente trabajo no coinciden con lo expresado. 94% de los taxones registrados en las lagunas se encontraron en los charcos temporarios, los demás poseen características bionómicas que los inhabilitan para vivir en estos charcos temporarios. Existe una clara superposición taxonómica por lo menos en las comunidades de insectos que habitan estos cuerpos de agua, y principalmente estos charcos temporarios resultaron ser mucho más ricos que las lagunas permanentes estudiadas (88 taxones de charcos *versus* 64 taxones de lagunas). La riqueza específica registrada en las lagunas permanentes probablemente fue subestimada debido a que solo se realizaron muestreos mensuales. Probablemente la intensidad con que se realizaron los muestreos en los charcos temporarios influya en la diferencia de riqueza registrada, y es lógico suponer la presencia de algunos grupos más en la laguna del Golf, disminuyendo así un poco la diferencia de riqueza registrada. Por ejemplo, las especies de *Mesovelgia* y *Belostoma*, que fueron registrados en los charcos temporarios, son citadas generalmente en los ambientes lénticos vegetados (Bachmann 1998). *B. oxyurum* se registró en forma abundante y permanente en limnótopos lénticos vegetados permanentes cercanos a Buenos Aires (Domizi *et al.* 1978), siendo esperable su presencia en lagunas con características similares a la del Golf. La diferencia en la riqueza registrada en estos cuerpos de agua también puede deberse a que las lagunas estudiadas son cuerpos de agua artificiales inmersos en una gran ciudad. La mayoría de estos ambientes están afectados por la intervención del hombre, por ejemplo a través de la extracción de la vegetación acuáticas, de la siembra de peces y el manejo del nivel de agua.

Al considerar la presencia de adultos de coleópteros y heterópteros que podrían dispersarse entre los cuerpos de agua de distinta duración, se observó que *S. platensis* fue la especie mejor representada en los charcos temporarios y en las lagunas permanentes, no identificándose una clara preferencia por ninguno de estos dos tipos de ambientes, y reproduciéndose en ambos. Las variaciones en las abundancias de adultos de esta especie fueron muy similares en el tiempo, en los dos tipos de ambientes, sugiriendo que esta especie los utiliza por igual. La presencia de adultos y larvas en todas las lagunas estudiadas sugiere también que, probablemente en ausencia de charcos, estos ambientes sean utilizados como refugio de esta especie y actúen como fuente de nuevos colonizadores.

Dentro del conjunto de especies de *Sigara*, los adultos de *S. chrostowskii* se registraron preferentemente en las lagunas (Planetario y Regatas, Tabla 6.1) y no en los charcos temporarios, donde solo se colectaron 3 ejemplares y en forma muy esporádica (Tabla 3.1), sugiriendo una preferencia por los ambientes más permanentes. Puede considerarse que la presencia de este grupo en los charcos temporarios sea meramente azarosa, posiblemente en un período de dispersión de adultos. Las otras especies de *Sigara* fueron registradas en muy bajas abundancias y en forma muy esporádica en los dos tipos de ambientes. Como fue sugerido por Kenk (1949), estas pertenecerían al grupo de especies que no exhiben una preferencia por ningún tipo de ambiente, al igual que *S. platensis*.

El patrón de distribución estacional de los adultos de *N. maculosa*, *B. elegans* y *N. sellata* es similar al observado en los charcos temporarios, y la mayor diferencia se observó en los registros de sus larvas. Los adultos de *N. maculosa* utilizarían los distintos tipos de ambientes como sitios de cría en distintas épocas del año. Por el contrario, los belostomátidos encuentran en las lagunas un sitio propicio para el desarrollo de sus larvas por un tiempo más prolongado, seguramente debido a la estabilidad de este ambiente y al tiempo necesario para el desarrollo de los estados inmaduros. Las larvas de *Notonecta* se registraron prácticamente a lo largo de todo el año en los charcos (si estos se encontraban presentes), y durante el período más favorable, la primavera, se registraron en ambos tipos de ambientes.

La mayor diferencia estacional se observó en los registros de *M. mimula* y *L. lacuniferus* en las que, a excepción del mes de enero, se observaron variaciones opuestas en las abundancias de estas especies. Dada la falta de información sobre la dinámica poblacional de estas especies, sería totalmente especulativo buscar una explicación para estas observaciones.

Con respecto a las especies de coleópteros seleccionadas, podemos mencionar que todas se registran en ambos tipos de ambientes a lo largo del año, y en la mayoría de los casos con variaciones más o menos similares, a excepción de las especies que mostraron una clara estacionalidad.

Por lo menos las especies de heterópteros y coleópteros seleccionadas, utilizan la laguna del Golf como sitio de residencia y reproducción (coincidiendo o no en las épocas del año con los charcos temporarios), sugiriendo que este ambiente puede ser utilizado como refugio cuando los charcos se secan, y actuar como fuente de posibles colonizadores cuando vuelven a formarse. Las otras lagunas no parecen ser sitios adecuados para el desarrollo de la mayoría de los insectos que habitan en los charcos temporarios, y aparentemente no serían ambientes seleccionados por los insectos adultos que vuelan desde los charcos cuando estos se secan. Una excepción la constituyen los coríxidos, que habitan todos los cuerpos de agua permanentes analizados.

Discusión y Conclusiones generales

Las características de los charcos temporarios en un ambiente urbano.

La biota acuática, por definición, está caracterizada por sus adaptaciones a vivir en el agua (Boulton 2003). Por lo tanto, puede predecirse que una sequía natural o artificial produciría estrés o incluso podría eliminar la biota de un ambiente acuático. El impacto de la sequía en la fauna de diferentes ambientes acuáticos varía, influido por factores como los antecedentes hidrológicos (¿el ambiente se seca regularmente?), el tiempo y la severidad del disturbio de sequía (duración e intensidad), y la disponibilidad de refugios, relacionado con la complejidad física del hábitat, la proximidad a cuerpos de agua permanentes, y las características bionómicas de los individuos (Boulton 2003).

Los charcos temporarios urbanos aquí estudiados, se forman exclusivamente luego de las precipitaciones pluviales sin otro aporte de agua, produciendo ambientes acuáticos que se caracterizan por secarse regularmente. Se observó una correlación positiva y significativa entre el tiempo de permanencia de los charcos y las “lluvias complementarias”, no con las de origen, indicando la importancia de esta fuente de agua en la permanencia de estos ambientes. El aporte de estas lluvias produce también variaciones importantes en la superficie de inundación de estos ambientes, y probablemente estas importantes fluctuaciones en la superficie hacen que esta variable no suela estar correlacionada con la diversidad de especies. No cabe duda de que la temperatura influye en la dinámica de los cuerpos de agua, y principalmente en el caso de los someros; sin embargo en general no se estableció una correlación entre el hidroperíodo de estos charcos y la temperatura del agua y del aire. Tampoco se observó una correlación entre la superficie de los charcos y las temperaturas del agua y del aire, probablemente debido a la corta duración de estos charcos.

La característica más importante de estos ambientes fue el tiempo de permanencia del agua (hidroperíodo). El hidroperíodo se correlacionó positiva y significativamente con la

riqueza y la diversidad, y fue seleccionada por el método de análisis multivariado como la variable que explica el mayor porcentaje de la varianza en la distribución de las especies, tanto en las distintas estaciones del año como en cada ciclo de inundación para cada charco. A cualquier escala temporal de análisis, el tiempo de permanencia del agua es sin duda un factor determinante en la composición y estructuración de la comunidad en estos ambientes temporarios. McLachlan (1985) propuso que los charcos temporarios producidos por precipitaciones pluviales constituyen claramente ambientes “islas”, comprobando que estos ambientes *per se* determinan qué especies estén presentes, y que la característica del hábitat responsable de esto es el tiempo de duración. Como se mencionó en el capítulo 3, numerosos trabajos realizados en ambientes acuáticos temporarios de distinta duración registraron una correlación positiva entre el tiempo de permanencia del cuerpo de agua y la riqueza y diversidad específica (Stout 1964, March y Bass 1995, Nilsson y Svensson 1994, Bazzanti *et al.* 1996, Scheneider y Frost 1996, Spencer *et al.* 1999). La duración del hidroperíodo es el factor principal en la determinación de la composición y estructura de la comunidad de los ambientes acuáticos temporarios (McLachlan 1985, Jeffries 1994, Schneider y Frost 1996, Wellborn *et al.* 1996, Boix *et al.* 2001).

La teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson se aplicó a una variedad de “hábitats islas”, como ser plantas individuales, cavernas, lagos y charcas, cimas de montañas, microcosmos, y parches de hábitat en un ecosistema terrestre (Wu y Vankat 1995). Considerando los ambientes acuáticos temporarios como hábitats islas, algunos autores han registrado una relación positiva entre el número de especies y el área de los cuerpos de agua (Roth y Jackson 1987, March y Bass 1995, Ward y Blaustein 1994), afirmando en algunos casos que esta relación confirma la teoría de biogeografía de islas. Sin embargo, una fuerte relación entre el área y el número de especies no es suficiente para validar esta teoría ni para garantizar su aplicación a un conjunto de hábitats insulares (Wu y Vankat 1995). A pesar del extraordinario número de estudios relacionados sobre la base de esta teoría, estos son frecuentemente criticados por carecer de evidencias convincentes que la soporten. Para validar esta teoría es necesario que se den las siguientes condiciones, aunque estrictamente pueden no ser suficientes: (1) una fuerte relación entre el número de especies y el área, (2) un estado de equilibrio en la diversidad de especies, (3) una tasa de intercambio de especies predecible, y (4) un efecto detectable de la distancia y del área (Wu y Vankat 1995). En los ambientes temporarios aquí estudiados se registró una correlación positiva y significativa entre la superficie de tres de los charcos y su riqueza específica. Resulta tentador intentar explicar esta relación sobre la base de la teoría de biogeografía de islas, pero debido a lo expresado no sería correcto aplicarla sin realizar estudios más detallados. La teoría de biogeografía de islas ha servido como base conceptual para estudiar el impacto de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad, para investigaciones en conservación biológica en general, en estudios de

dinámicas poblacionales en ambientes heterogéneos, y recientemente, como iniciativa para el desarrollo de la ecología de paisajes (Wu y Vankat 1995). Sin embargo, hay que ser prudente en la utilización de esta teoría y las conclusiones que se podrían desprender de su aplicación.

Considerando que los charcos aquí estudiados se forman por la acumulación de precipitaciones pluviales y que esta variable es una condición ambiental muy cambiante, estos ambientes pueden considerarse impredecibles en el tiempo. Por el contrario, su ubicación física es estable, formándose siempre en el mismo sitio (misma depresión del terreno). Los charcos temporarios con estas características se diferencian de otro tipo de ambientes temporarios, como ser frutos caídos, cadáveres, estiércol y hongos, debido a que estos últimos no son predecibles en el espacio (McLachlan 1988). Si bien en ambos tipos de ambientes se deben ocupar parches de hábitat, en los segundos estos nunca son reocupados luego de la extinción, mientras que los charcos son ocupados por las especies, una y otra vez, en el mismo sitio. Esta predecibilidad en el espacio facilita la recolonización por estadios de resistencia (huevos, quistes, larvas, etc.) que permanecen en el sustrato una vez que el agua desaparece. Especies pioneras con estas características se observaron en los ambientes temporarios aquí estudiados.

Otras características de estos ambientes, como ser la profundidad máxima, el grado de cobertura vegetal, y la presencia y abundancia de algas filamentosas, resultaron importantes para caracterizar la comunidad de insectos que los habita. Estas variables pueden estar correlacionadas con el tiempo de permanencia en distinto grado o en diferentes épocas del año; sin embargo las características propias de estas variables contribuyen a explicar en parte la distribución de las especies. Tanto el grado de cobertura vegetal como la presencia de algas filamentosas se relacionan con posibles fuentes de alimento, soporte para algunas especies que necesitan de un sustrato para desplazarse, refugio, sitio de oviposición, etc.

El crecimiento y otros procesos biológicos en los insectos dependen particularmente de la temperatura ambiental. Los insectos acuáticos no son una excepción, y la temperatura que caracteriza los cuerpos de agua influye en las propiedades de los individuos y las comunidades (Williams y Feltmate 1992). La estacionalidad ambiental juega un rol importante en la determinación de la composición de las especies de los charcos temporarios en esta zona templada, determinando por ejemplo la presencia de algunos taxones solo en forma estacional, durante la época reproductiva de algunas especies y por ende la presencia de sus estados inmaduros. La primavera se puede considerar la estación más favorable para la reproducción de la mayoría de los grupos de insectos aquí registrados. En este período del año se registró la mayor riqueza y diversidad de estadios larvales de distintos grupos taxonómicos.

La comunidad de insectos acuáticos de charcos temporarios urbanos.

Los insectos acuáticos constituyen el grueso de la comunidad animal en estos charcos, al igual que ocurre en otros ambientes temporarios (Kenk 1949, Bazanti *et al.* 1996, Williams 1997, Boix *et al.* 2001). Muchos de ellos pueden arribar al charco volando como adultos (Coleoptera y Heteroptera) y posteriormente reproducirse en estos ambientes, y otros eclosionar a partir de huevos colocados en el ambiente por adultos no acuáticos (Diptera, Odonata, Ephemeroptera y Trichoptera). Distintos autores han mencionado que la comunidad típica de ambientes temporarios está formada por (a) un primer conjunto de especies que habita preferentemente ambientes temporarios, (b) un segundo conjunto especies que viven en ambientes permanentes y temporarios por igual, y (c) un tercer conjunto, que pueden ser consideradas poco comunes y no adaptadas a vivir en estos ambientes (Kenk 1949, Boix *et al.* 2001). Dentro del conjunto de especies de insectos registrado en estos charcos temporarios se observaron taxones que concuerdan con estos tres grupos.

Para caracterizar la comunidad de insectos de charcos temporarios de un ambiente urbano templado como es la Ciudad Buenos Aires, no podemos dejar de mencionar a las larvas de mosquitos, principalmente representados por los géneros *Ochlerotatus* y *Culex*, y las larvas de Chironomidae y Muscidae; del conjunto de coleópteros a los *Liodessus* sp., *Tropisternus lateralis*, *T. setiger*, *Paracymus* sp., *Desmopachria* sp., *Rhantus* sp. y *Suphisellus* sp., y dentro de los heterópteros a *Sigara platensis*, *Neoplea maculosa*, *Belostoma elegans*, *Notonecta sellata*, *Buenoa fuscipennis*, *Microvelia mimula*, y *Hydrometra argentina*. Finalmente las larvas de *Callibaetis* sp. y de Zygoptera también deben considerarse entre los representantes característicos de estos ambientes. Todos estos taxones se incluyen en los dos primeros conjuntos de especies que caracterizan los ambientes temporarios.

La presencia de los distintos grupos en los charcos estudiados no necesariamente implica que todos ellos se encuentren adaptados a vivir en este tipo de ambiente. Dentro del tercer conjunto de especies, se encuentran aquellas que se registraron ocasionalmente y no deben ser considerados como habitantes habituales en estos ambientes. Entre ellas se encuentran los adultos de heterópteros: *Belostoma plebejum*, *B. oxyurum*, *B. micantulum*, *Ranatra sjostedti*, *Sigara schadei*, *S. rubyae*, *S. denseconscripta*, y *S. argentinensis*, y los adultos de coleópteros: *Tropisternus burmeisteri*, *Dibolocelus masculinus*, *Hydrochus richteri*, *Megadytes glaucus*, *Desmopachria* (D.) sp., y *Anodocheilus* sp..

El ciclo vital de un insecto constituye la cadena de acontecimientos que suceden desde el huevo hasta el estado adulto, y este ciclo se considera integrado en general por dos fases: desarrollo o “ciclo de desarrollo” (del huevo al adulto) y madurez o estado adulto (Ross 1982). Dentro del conjunto de taxones que se registraron como larvas, algunos de ellos nunca

completaron sus ciclos de desarrollo, por ejemplo las larvas de Odonata. Las larvas de *Callibaetis* sp. (Ephemeroptera) probablemente logren completar su desarrollo pero solo en los ciclos de inundación más largos. Con respecto a los dípteros, los culícidos y chironómidos completaron su desarrollo, registrándose en estos ambientes larvas del primer estadio hasta pupas. En algunas ocasiones, se registraron larvas pequeñas en los días previos a que el charco se secase, indicando que no todas las camadas son exitosas. Inclusive *Oc. albifasciatus* puede no completar su ciclo de desarrollo previo al secado del charco en algunas ocasiones, a pesar de tener una táctica bionómica claramente pionera y adaptada a vivir en estos ambientes. Similares resultados se observaron previamente en charcos temporarios de otras zonas de la ciudad (Fontanarrosa *et al.* 2000). Dentro del conjunto de los dípteros, se registraron larvas y pupas de muchas otras familias (Muscidae, Ceratopogonidae, Sciomyzidae y Ephydriidae). Sin embargo debido a que las identificaciones taxonómicas no fueron precisas y no se identificaron los distintos estadios larvales, solo mencionaremos que probablemente estos grupos estén completando sus ciclos de desarrollo en algunas situaciones.

Las larvas de un número importante de especies de coleópteros y heterópteros se registraron en estos charcos. Sin embargo el éxito reproductivo de estos grupos en estos ambientes es cuestionable por no haberse identificado todos los estados inmaduros. En numerosas ocasiones se registraron larvas de coleópteros de primer estadio desde los comienzos del hidropériodo y las larvas de últimos estadios posteriormente, indicando que posiblemente completen su desarrollo larval previamente a la desaparición del ambiente. El registro de larvas de gran tamaño también en los días de inicio indicaría que, si el período de sequía no es extremadamente largo y las condiciones climáticas no muy rigurosas, posiblemente algunas larvas podrían sobrevivir hasta la nueva inundación, pudiendo completar así su ciclo de desarrollo. Respecto a los heterópteros, la falta de identificación de los distintos estados larvales hace difícil estimar si llegan a completar su ciclo de desarrollo. Es probable que las larvas de *Sigara* sp. sí lo logren, dado que se observara larvas con importante desarrollo de pterotecas indicando un desarrollo larval avanzado. Por el contrario, se observaron solo unas pocas larvas de *Belostoma* sp. de gran porte con desarrollo de pterotecas. Futuros estudios sobre la bionomía de estos grupos son necesarios para confirmar estas observaciones, incluyendo la extracción de porciones de suelo de los márgenes del cuerpo de agua en busca de pupas de coleópteros, que podrían ser utilizadas como indicadores de la culminación de un ciclo de desarrollo exitoso.

Seleccionar hábitats temporarios para el establecimiento y/o desarrollo de la progenie provee a las especies de refugio respecto de predadores, de la posibilidad de explotar una gran disponibilidad de recurso, y de disminuir la competencia intra o interespecífica (Williams 1997, Williams 1998). Connell (1975) propone que la distribución y abundancia de una especie está determinada principalmente por su tolerancia a condiciones físicas extremas, y que las

interacciones con otros organismos frecuentemente limita la presencia de una especie a una proporción pequeña de hábitats, determinando el tamaño su población. Si un conjunto local de organismos es considerado una comunidad con algún grado de organización o estructura, las interacciones entre los organismos son las que proveen dicha estructura. Existen dos tipos principales de interacciones que proveen la mayor fuente de organización: la competencia y la predación. Frecuentemente, la competencia está inhibida por el efecto de la predación, y de modo menos frecuente por las condiciones físicas rigurosas (Connell 1975).

La comunidad que habita los charcos temporarios estaría compuesta por dos tipos de taxones, aquellos distribuidos de acuerdo a sus características bionómicas, y aquellos distribuidos de acuerdo a una colonización y extinción azarosa (Schneider y Frost 1996). Estos autores hallaron una relación entre la duración del charco y las características bionómicas de los taxones. A medida que aumenta la duración del cuerpo de agua, aumenta la proporción de taxones que no poseen adaptación a la sequía. Si bien la distribución de las especies se encontró relacionada a las características recién mencionadas, el patrón de abundancia se vio influido por las interacciones bióticas. Experimentos realizados por estos autores sobre el efecto de la predación y la competencia, proveen evidencias que corroboran que la importancia del efecto de las interacciones bióticas aumenta con el la duración del hábitat. En charcos de corta duración, las especies predatoras poseen una baja diversidad y abundancia, y poseen una baja tasa de predación sobre las especies presas más comunes. La abundancia de las especies estaría controlada primariamente por factores abióticos como la duración del charco. En charcos de duración intermedia, la abundancia y diversidad de especies predatoras aumenta; sin embargo todavía no influyen sustancialmente sobre los taxones presa en los charcos. Aparentemente, la competencia entre taxones parece ser importante como interacción reguladora (Schneider y Frost 1996). Otros estudios han sugerido también que la importancia de la competencia depende de la duración del hábitat (Cantrell y McLachlan 1982, McLachlan 1985, Wilbur 1987). El tiempo de duración en el cual la competencia se convierte en un factor importante puede diferir entre especies, y también puede depender de los tiempos de desarrollo de las especies y de la sensibilidad de la tasa de crecimiento a los factores abióticos, como ser la temperatura. A medida que el tiempo de duración aumenta, la influencia de la predación toma importancia. Los predadores en los ambientes temporarios tienden a ser más longevos que los otros taxones, por lo tanto los hábitats más duraderos podrían contener un conjunto de predadores más abundante y diverso (Schneider y Frost 1996). Boulton y Lake (1992) observaron que la densidad de los predadores aumenta en forma paulatina y a veces excede a la densidad de presas durante la fase final (secado) del ciclo de inundación. Un patrón similar en la densidad de predadores fue registrado en otros ambientes temporarios (Lake *et al.* 1989). Wiggins *et al.* (1980) sugieren que el reclutamiento de las especies predatoras en los ambientes temporarios coincide en el tiempo con la abundancia máxima de las presas.

En los charcos temporarios aquí estudiados se observó que en los inicios de los ciclos de inundación la proporción de predadores es baja, aumentando con el tiempo de duración del ambiente, y que en algunas situaciones la proporción relativa de predadores llegó a superar a los otros grupos. Futuros estudios sobre las interacciones bióticas de estos grupos deben realizarse para poder afirmar la teoría propuesta por Schneider y Frost (1996). Probablemente, las diferentes repuestas de los distintos grupos funcionales alimentarios estén reflejando la habilidad para colonizar de los distintos taxones, más que sus requerimientos dietarios (Boulton y Lake 1992).

Las especies características en las distintas fases de colonización.

La colonización es un proceso continuo que ocurre en un sistema acuático nuevo o viejo (Jenkins 1995). Los episodios de inundación y sequía llevan a las especies a abandonar los charcos y causan un proceso de colonización repetido (Ward y Blaustein 1994). En los patrones de colonización, la habilidad para colonizar de las distintas especies puede ser confundida con cambios estacionales en la abundancia y composición de la fauna (Ciborowski y Clifford 1985). Trabajos realizados en ambientes temporarios con tiempos de duración de varios meses, relacionan las fases ecológicas de los charcos temporarios con las variaciones temporales en la dinámica de colonización y sucesión (Kenk 1949, Velasco *et al.* 1993a, Bazanti *et al.* 1996). Sin embargo, estas fases se relacionan estrechamente con las distintas estaciones del año, planteando un problema para distinguir entre las especies con marcada estacionalidad y aquellas con características bionómicas que les permiten colonizar los cuerpos de agua en determinado momento del ciclo de inundación.

Los ciclos de inundación registrados en el presente estudio permiten discernir claramente entre las especies cuyas características bionómicas les permiten colonizar los ambientes en distintos momentos, y aquellas que se caracterizan por tener una marcada estacionalidad. El registro estacional de las especies no implica que no posean características bionómicas que les permitan ser especies pioneras, intermedias o tardías. Algunas especies pueden registrarse en distintas fases de los ciclos de inundación en función de la estación del año, como se observó con muchos adultos de heterópteros que se registraron en las fases intermedias en la mayoría de las estaciones y en la fase inicial durante el verano. Estas diferencias pueden deberse a variaciones en el comportamiento de estos grupos. En este sentido, quizás durante el verano la dispersión por vuelo se realiza en forma más activa, permitiendo la detección temprana de las especies en estos ambientes.

La identificación de períodos o fases en la secuencia de colonización en los charcos temporarios aquí estudiados, se correspondió con las fases identificadas en sistemas acuáticos temporarios de distinta duración y zonas geográficas. Claramente la fase de inicio se corresponde con una gran superficie de inundación, riqueza específica baja y tácticas características de especies pioneras. En estos ambientes, en la fase inicial, se registraron especies con distintas tácticas, principalmente, las que colocan los huevos sobre suelos húmedos y eclosionan inmediatamente luego de ser inundados (por ejemplo *Ochlerotatus* sp.), las que resisten enterradas en el suelo (larvas de Chironominae, y algunas larvas de coleópteros) y adultos de coleópteros y heterópteros con gran capacidad de dispersión por vuelo (*Liodesus* sp., *Tropisternus setiger*, y *Sigara platensis*). Todos estos grupos se caracterizaron también por registrarse a lo largo de todo el año como especies pioneras, aunque con variaciones en sus abundancias relativas. Durante la fase intermedia se registró un gran número de adultos de coleópteros y heterópteros y en la fase final las larvas de la mayoría de estos dos grupos. Excepciones a esta descripción se observaron y fueron discutidas en detalle en el capítulo 5.

Se ha propuesto que la colonización aérea en las aguas temporarias está limitada a los meses de primavera y verano en latitudes templadas, y que puede ocurrir a lo largo de todo el año en los trópicos, si no están controlados por los monzones (Williams 1987). Contrariamente a lo propuesto por Williams, en Buenos Aires, ciudad con clima templado húmedo, se registró la colonización aérea de muchos coleópteros y heterópteros adultos a lo largo de todo el año y en las distintas fases del ciclo de inundación.

¿Cómo se relacionan las comunidades de insectos de ambientes acuáticos temporarios y permanentes próximos?

Varios autores sugirieron que la periódica desecación del hábitat dentro de los cuerpos de agua temporarios determina que: a) exista usualmente una relativamente escasa superposición en la composición específica comparada con la de los ambientes permanentes (Collinson *et al.* 1995, Williams 1997), b) algunas especies que viven en ambientes acuáticos temporarios se encuentran ausentes en los ambientes permanentes (Wiggins *et al.* 1980), c) los ambientes temporarios suelen ser menos biodiversos que los permanentes, debido a las condiciones ambientales más rigurosas de los primeros (Williams 1996).

Los resultados obtenidos en este trabajo no coinciden con lo expresado. 94% de los taxones registrados en las lagunas permanentes se encontraron en los charcos temporarios. Existe una clara superposición taxonómica por lo menos en las comunidades de insectos que

habitan estos cuerpos de agua. En los charcos temporarios estudiados se registró una riqueza específica mucho mayor que en las lagunas permanentes. Otros autores han propuesto que la riqueza de los ambientes temporarios no debe ser considerada menor que la de los ambientes permanentes, y esto es sin tener en cuenta la riqueza de la fauna terrestre durante el período de sequía (Boix *et al.* 2001). Las generalidades propuestas para este tipo de ambientes podrían no ser válidas en un ambiente urbano, donde el manejo antrópico de los ambientes permanentes jugaría un rol importante en la estructuración y composición de las especies. Oertli *et al.* (2002) registraron que un conjunto de charcos de pequeño tamaño posee un mayor número de especies y mayor valor para los intereses de conservación que un cuerpo de agua grande con la misma superficie total. Sin embargo, los grandes cuerpos de agua pueden albergar especies que no se encuentran en los pequeños, y muchas especies habitan ambos tipos de cuerpos de agua. Estos autores proponen que en términos de conservación (protección, restauración y manejo), hay que promover la conservación de todos los cuerpos de agua independientemente de su superficie.

Muchas especies de animales viven en la naturaleza en un conjunto de hábitats de calidad variada (Frouz y Kindlmann 2001). Esta heterogeneidad del hábitat puede ser descripta convencionalmente por el concepto de hábitats que actúan como fuentes (source) y otros como sumideros (sink) de especies: en los “hábitats fuentes” las condiciones locales pueden asegurar el crecimiento poblacional, mientras que en los “hábitats sumideros” la producción no compensa la mortalidad local (Pulliam 1988). Las poblaciones pueden sobrevivir por un tiempo en el hábitat sumidero, pero a largo plazo solo pueden persistir con la inmigración de individuos del hábitat fuente (Pulliam 1988). Pulliam (1988) y Pulliam y Danielson (1991) mostraron que la utilización de un hábitat sumidero puede maximizar el número total de descendientes producidos en un ambiente. La migración a un hábitat sumidero puede reducir la presión de competencia en un hábitat fuente y al mismo tiempo producir algunos descendientes más. Morris (1991) sugirió que el equilibrio entre la fuente y sumidero puede mantenerse como una táctica de selección de hábitat en equilibrio estable solo cuando también ocurre una migración inversa desde el sumidero a la fuente.

En la dinámica que ocurre en los charcos temporarios, una porción de la comunidad de insectos adultos se dispersa hacia ambientes acuáticos permanentes cuando los charcos se secan. Podría pensarse que estos ambientes temporarios actúan como hábitats sumideros para estas especies y que las lagunas permanentes actúan como hábitats fuentes. Analizando la dinámica estacional de algunas de las especies registradas en los charcos temporarios y las lagunas permanentes puede sugerirse que algunas de estas especies están utilizando los cuerpos de agua permanentes como refugios, y luego, estos ambientes están actuando como fuente de estas especies para la recolonización de los charcos temporarios. En el conjunto de ambientes permanentes estudiados, solo la laguna del Golf podría considerarse como posible hábitat fuente de insectos para los charcos temporarios próximos. El heteróptero *S. platensis* sería el mejor

indicador de esta situación para todas las lagunas estudiadas. Esta especie podría ser una excelente candidata para evaluar un posible sistema fuente-sumidero en el conjunto de ambientes acuáticos de Buenos Aires.

¿Por qué los charcos temporarios pueden albergar
una comunidad de insectos de gran riqueza?

Una posible explicación puede basarse sobre la teoría del disturbio intermedio. Connell (1978) propone que la composición de especies de una comunidad rara vez alcanza un estado de equilibrio, y que una alta diversidad se mantiene solo cuando la composición de especies cambia continuamente. En particular para cuerpos de agua temporarios, se ha propuesto que a medida que se prolonga el hidropériodo, también aumenta el conjunto potencial de especies. Mientras el número total de especies puede aumentar con el tiempo de permanencia del cuerpo de agua, existe también un reemplazo significativo en la composición de las especies (Wellborn *et al.* 1996). La teoría del disturbio intermedio propone que una alta diversidad es mantenida en una escala intermedia de frecuencia e intensidad del disturbio (Connell 1978), y la mejor evidencia proviene de estudios de sucesión en ecología. Inmediatamente luego del disturbio la diversidad es baja debido a que el tiempo de colonización es corto, y si el disturbio continúa pasando muy frecuentemente, la comunidad consistirá solo en aquellas pocas especies capaces de colonizar y alcanzar la madurez rápidamente. A medida que el intervalo de tiempo entre los disturbios aumenta, la diversidad también puede aumentar, debido a que el ambiente está disponible por más tiempo para ser colonizado. Nuevas especies con menor poder de dispersión y baja tasa de desarrollo, pueden ahora alcanzar la madurez (Connell 1978). Para todos los organismos acuáticos, cuanto más tiempo contenga agua el charco, más especies serán capaces de completar su desarrollo y de mantener una población viable. Para especies con adultos que se dispersan por vuelo, cuanto más permanente sea el charco más tiempo estará disponible para ser colonizado y algunas especies serán capaces de seleccionar charcos de mayor permanencia (Spencer *et al.* 1999). Si la frecuencia continúa disminuyendo y el intervalo entre los disturbios se prolonga, la diversidad puede disminuir por más de una razón a medida que las especies dominantes o longevas monopolizan los recursos (Connell 1978). En este modelo los disturbios interrumpen las interacciones bióticas y retardan la exclusión de especies debido a competidores o predadores (McGrady-Steed y Morin 1996). La interrupción de los procesos bionómicos que ocurren en la comunidad debido a los disturbios, mantiene el conjunto local de especies en un estado de no equilibrio; sin embargo, en una área geográfica mayor la comunidad puede ser

estable, en el sentido de que las especies que se ganan o pierden lo hacen con una tasa imperceptible (Connell 1978).

En los últimos tiempos se ha comprendido que el disturbio puede jugar un papel importante en la dinámica de las comunidades al igual que las interacciones biológicas, como ser la competencia y la predación. La relación entre los disturbios y los procesos biológicos explicaría la mayor parte de la organización y de los patrones espaciales en las comunidades naturales (Sousa 1984). Como se observó en los ambientes aquí estudiados, el tiempo de permanencia del agua (o inversamente, la frecuencia de los disturbios) se correlacionó con la riqueza y diversidad de insectos que habita estos ambientes.

Evidentemente la frecuencia del disturbio debe estar relacionada de manera muy estrecha con los tiempos de desarrollo y las características bionómicas generales de las especies consideradas en cada sistema. Esta teoría parece adaptarse bastante bien a este tipo particular de ambiente temporario. Ahora bien, ¿qué frecuencia de disturbio puede considerarse como intermedia?, ¿qué intensidad es media?, ¿cuáles son las interacciones bióticas afectadas en esos momentos? Estas son solo algunas de las preguntas que restan por responder en este sistema de ambientes temporarios en particular.

Conclusiones generales.

Los estudios realizados en la presente tesis en charcos temporarios y lagunas permanentes de la Ciudad de Buenos Aires sugieren que:

1. Los charcos temporarios urbanos pueden albergar una comunidad rica en especies.
2. La comunidad de insectos detectada en estos charcos es comparable con la comunidad registrada en ambientes temporarios de distintas áreas templadas del mundo.
3. En los ambientes acuáticos temporarios de áreas templadas el hidroperíodo y la estacionalidad climática son factores determinantes en la composición y estructura de la comunidad de insectos que los habita.
4. No siempre un ambiente acuático es rico en especies de insectos por ser estable. Al igual un charco temporario no siempre contiene una baja riqueza específica solo por ser efímero.
5. En un ambiente urbano los charcos temporarios deben ser considerados en las medidas de conservación, protección y manejo de la fauna acuática.
6. Los charcos temporarios urbanos son ambientes propicios para el estudio de procesos ecológicos que involucren al menos la comunidad de insectos.

Agradecimientos

Quiero comenzar agradeciendo a mis padres que me apoyaron desde el momento en que decidí estudiar biología, que me estimularon para formarme profesionalmente y me enseñaron a luchar por los objetivos propuestos.

A mis directores, el “Doctor” y Marta, quiero agradecerles profundamente por acompañarme en estos años, por estar a mi lado y apoyarme, y fundamentalmente por todo lo que contribuyeron a mi formación.

A mis compañeros de laboratorio, por las consultar sobre bichos, por los almuerzos y la grata compañía. Así como a toda la gente con la que trabajé los años previos a esta tesis, que colaboraron con mi experiencia en este tema, y muy particularmente a Cristina.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

A mi bichito Melu por ayudarme, aunque todavía no lo sepa, a poner todo en perspectiva. Y finalmente a mi gran compañero Tato, por brindarme todo su apoyo y muchísimo más, gracias mi amor.

Anexo

Taxa		Grupo funcional alimentario	Referencia bibliográfica
Diptera			Merritt y Cummins 1984, Guía de diversidad y bionomía de insectos acuáticos, curso 1998
Culicidae	<i>Ochlerotatus</i> sp.	Colectores (colector y filtrador)	Darsie 1985, Rossi <i>et al.</i> 2002
	<i>Culex</i> sp.	Colectores-filtradores	
	<i>Psorophora</i> sp.	Predador	
	<i>Anopheles</i> sp.	Colectores-filtradores	
	<i>Uranotaenia</i> sp.	Colectores-filtradores	
Chaoboridae		Predadores	Cook 1981
Chironomidae	Tanypodinae	Predadores	Paggi 2001
	Chironominae	Generalmente colectores (colectores y filtradores)	
	Orthocladinae	Generalmente colectores-colector, raspadores	
Tipulidae	Limoniinae (Limoniini, Eriopterini)	Trituradores	Alexander y Byers 1981, Pritchard 1983
Ceratopogonidae	Ceratopogoninae	Generalmente predadores	Downes y Wirth 1981, Spinelli y Wirth 1993
	Forcipomyiinae	Colectores-colector	
	Dasyheleinae	Colectores-colectores y raspadores	
Psychodidae	Psychodinae	¿?	Quate y Vockeroth 1981,
Stratiomyidae	<i>Odontomia</i> / <i>Hedriodiscus</i> sp.	Generalmente colectores-colectores	James 1981
Sciomyzidae		Predadores	Knutson 1987
Syrphidae		Generalmente colectores-colectores	
Muscidae		Generalmente predadores.	
Ephydridae		Generalmente colectores-colectores, minadores, raspadores y predadores	Lizarralde de Grosso 1998
Coleoptera			Merritt y Cummins 1984, Guía de diversidad y bionomía de insectos acuáticos, curso 1998
Ditiscidae	<i>Macrovatellus</i> sp.	Larvas y adultos predadores	Trémouilles 1995, Archanelsky 2001
	<i>Desmopachria</i> sp.		
	<i>Brachyvatus</i> sp.		
	<i>Anodocheilus</i> sp.		
	<i>Liodessus</i> sp.		
	<i>Copelatus</i> sp.		
	<i>Rhantus</i> sp.		
	<i>Lancetes</i> sp.		
	<i>Laccophilus</i> sp.		
	<i>Thermonectus</i> sp.		
<i>Megadytes</i> sp.			

Taxa		Grupo funcional alimentario	Referencia bibliográfica
Noteridae	<i>Suphisellus</i> sp.	Larvas: predadores, colectores	Archanelsky 2001
	<i>Hydrocanthus</i> sp.	Adultos: predadores	
	<i>Suphis</i> sp.		
Gyrinidae	<i>Neogyrinus</i> sp.	Larvas y adultos predadores	Archanelsky 2001
Haliplidae	<i>Haliphus</i> sp.	Larvas y adultos, trituradores y minadores – Herbívoros.	Archanelsky 2001
Hydrophilidae	Larvas	Generalmente, predador	Archangelsky 1997, Archanelsky 2001
	<i>Derallus</i> sp.	Minador, colector-colector	Archangelsky 1997
	<i>Berosus</i> sp.		Archangelsky 1997
	<i>Tropisternus</i> sp.		Fernández 1989, Fernández 1991, Fernández 1995, Archangelsky 1997
	<i>Enochrus</i> sp.		
	<i>Paracymus</i> sp.	¿?	Archangelsky 1997
<i>Hydrocus</i> sp.	Triturador		
Dryopidae	<i>Pelonomus</i> sp.	Adultos: colectores	Archanelsky 2001
Curculionidae		Adultos: Triturador Larvas: minadoras	Archanelsky 2001
Heteroptera			Merritt y Cummins 1984, Guía de diversidad y bionomía de insectos acuáticos, curso 1998, Bachmann y Mazzucconi 1995
Pleidae	<i>Neoplea</i> sp.	Predadores	Bachmann y López Ruf 1994
Corixidae	<i>Sigara</i> sp.	Predadores, colectores-colectores	Bachmann 1981,
Belostomatidae	<i>Belostoma</i> sp.	Predadores	Schnack 1976
Nepidae	<i>Ranatra</i> sp.	Predadores	De Carlo 1946
Notonectidae	<i>Buenoa</i> sp.	Predadores	Angrisano 1982
	<i>Notonecta</i> sp.	Predadores	
Veliidae	<i>Microvelia</i> sp.	Predadores	
Gerridae	<i>Limnogonus</i> sp.	Predadores	
Hebridae	<i>Lipogomphus</i> sp.	Predadores	
Hydrometridae	<i>Hydrometra</i> sp.	Predadores	
Mesoveliidae	<i>Mesovelia</i> sp.	Predadores	
Odonata			Merritt y Cummins 1984
Coenagrionidae		Predadores	Corbet 1980, Rodríguez Capítulo 1992
Lestidae		Predadores	
Libellulidae		Predadores	
Aeshnidae		Predadores	
Ephemeroptera			Merritt y Cummins 1984
Baetidae	<i>Callibaetis</i> sp.	Colectores	Domínguez <i>et al.</i> 1994, Domínguez <i>et al.</i> 2001
Caenidae	<i>Caenis</i> sp.	Colectores	
Trichoptera			Merritt y Cummins 1984
Hydroptilidae	<i>Oxyethira</i> sp.	Colector	Angrisano y Korob 2001

Tabla A. Bibliografía utilizada para la designación de los grupos funcionales alimentarios de los distintos taxones registrados.

<u>Taxón</u>	<u>sigla</u>
<i>Ochlerotatus albifasciatus</i> (L4)	d
<i>Ochlerotatus</i> sp. (P)	i
<i>Culex</i> sp. (L1)	j
<i>Culex</i> sp. (L2)	k
<i>Culex eduardoi</i> (L3)	m
<i>Culex eduardoi</i> (L4)	o
<i>Culex dolosus</i> (L3)	ñ
<i>Culex maxi</i> (L3)	p
<i>Culex maxi</i> (L4)	q
Tanypodinae (L)	ai
Tanypodinae (P)	aj
Chironominae (L)	ak
Orthoclaudiinae (L)	am
Forcypomyiinae (L)	au
Dasyheleinae (L)	aw
Sciomyzidae (L)	bb
Muscidae (L)	be
Muscidae (P)	bf
Ephydriidae (L)	bg
<i>Macrovatellus haagi</i> (L)	bi
<i>Desmopachria</i> sp. (L)	bk
<i>Desmopachria</i> (N.) sp. (A)	bl
Bidessini (L)	bo
<i>Liodesus</i> sp. (A)	bp
<i>Rhantus</i> sp. (L)	br
<i>Lancetes</i> sp. (L)	bu
<i>Laccophilus</i> sp. (L)	bv
<i>Laccophilus</i> sp. (A1)	bw
<i>Thermonectus</i> sp. (L)	by
Noterini (L)	cd
<i>Suphisellus</i> sp. (A)	cg
<i>Berosus</i> sp. (L)	cñ
<i>Berosus</i> sp. (A)	co
<i>Paracymus</i> sp. (A)	cq
<i>Enochrus</i> sp. (L)	cr
<i>Tropisternus</i> sp. (L)	cu
<i>Pelonomus</i> sp. (L)	df
<i>Neoplea maculosa</i> (A)	dk
<i>Sigara</i> sp. (L)	dl
<i>Sigara platensis</i> (Ah)	dm
<i>Sigara platensis</i> (Am)	dn
<i>Belostoma</i> sp. (L)	dw
<i>Buenoa</i> sp. (L)	ee
<i>Buenoa fuscipennis</i> (Ah)	ef
<i>Buenoa fuscipennis</i> (Am)	eg
<i>Notonecta</i> sp. (L)	ej
<i>Microvelia</i> sp. (L)	em
<i>Hydrometra argentina</i> (L)	er
Zygoptera (L)	ex
Coenagrionidae (L)	ey
Anisoptera (L)	fa
Baetidae (L)	fd
<i>Callibaetis</i> sp. (L)	fe

Tabla B. Siglas utilizadas para identificar las especies graficadas en los análisis multivariados del capítulo 5. Cuando fue posible se discriminó según el estado de desarrollo (L: larva, P: pupa, A: adulto), así como el estadio larval correspondiente y el sexo del adulto (h: hembra, m: macho).

Bibliografía

- Angrisano E.B. 1982. Biología de algunas Notonectidae argentinas (Insecta, Heteroptera). *Physis*, Buenos Aires, Secc. B., 40(99): 121-132.
- Angrisano E.B. y Korob P.G. 2001. Trichoptera. En: *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Eds.: Fernández H.R. y Domínguez E., Editorial Universitaria de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina. pp: 55-92.
- Albarracín M.A., Burroni N., Michat M., Fontanarrosa M.S., Marinone M.C., Fischer S., Torres P., Sánchez V. y Schweigmann N. 2000. *Evaluación de criaderos naturales de mosquitos en ambientes temporarios de los espacios verdes de la Capital Federal (período: enero-mayo de 2000)*. Informe técnico a la Dirección General de Política y Control Ambiental. Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires. 15 pp.
- Alexander C.P. y Byers G.W. 1981. Tipulidae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. I. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada. pp: 153-190.
- Almirón W.R. y Brewer M. 1995. Distribución estacional de Culicidae (Diptera) en áreas periféricas de Córdoba (Argentina). *Ecología austral* 5: 81-86.
- Archangelsky M. 1994. Description of the immature stages of three species of the genus *Berosus* Leach (Coleoptera: Hydrophilidae). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 79(3): 357-372.
- Archangelsky M. 1997. Studies on the biology, ecology, & systematics of the immature stages of New World Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia). *Bulletin of the Ohio Biological Survey* 12(1): 1-207.
- Archangelsky M. 2001. Coleoptera. En: *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Eds.: Fernández H.R. y Domínguez E., Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. pp: 131-153.

- Archangelsky M., Torres L.M. y Michat M.C. 2004. Immature stages of *Hydrobiomorpha spinosa* (Orchymont, 1928) (Coleoptera: Hydrophilidae). *Aquatic Insects* 26(3/4): 253-264.
- Bachmann A.O. 1981. Insecta, Hemiptera, Corixidae. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Ed.: Ringuelet R.A., Buenos Aires, Argentina. 35 (2): 1-305.
- Bachmann A.O. 1998. Heteroptera acuáticos. En: *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Dirs.: Morrone J.J. y Coscarón S., Ediciones SUR, La Plata, Argentina. pp: 163-180.
- Bachmann A.O. y López Ruf M. L. 1994. Los Pleoidea de la Argentina (Insecta: Hemiptera). En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Ed.: Castellanos Z.A. de, Buenos Aires, Argentina. 35 (3): 1-32.
- Bachmann A.O. y Mazzucconi S.A. 1995. Insecta Heteroptera (=Hemiptera s. str.). En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Vol. III*. Dir.: Lopretto E.C. y Tell G., Ediciones Sur, La Plata, Argentina. pp: 1291-1325.
- Barman E.H. 1996. Life history analysis of dytiscids in selected habitats. *Entomologica basiliensia* 19: 31-42.
- Batzer D.P. y Resh V.H. 1992. Wetland management strategies that enhance waterfowl habitats can also control mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* 8(2): 117-125.
- Bazzanti M., Baldoni S. y Seminara M. 1996. Invertebrate macrofauna of a temporary pond in central Italy: composition, community parameters and temporal succession. *Archiv für Hydrobiologie* 137(1): 77-94.
- Bazzanti M., Seminara M. y Baldoni S. 1997. Chironomids (Diptera: Chironomidae) from three temporary ponds of different wet phase duration in Central Italy. *Journal of Freshwater Ecology* 12(1): 89-99.
- Berner L. 1941. Ovoviviparous mayflies in Florida. *Florida Entomologist* 24(2): 32-34.

- Biggs J., Williams P., Whitfield M., Fox G. y Nicolet P. 2000. *Ponds, pools and lochans. Guidance on good practice in the management and creation of small waterbodies in Scotland*. Scottish Environment Protection Agency, Pond Action, pp: 80. Disponible en internet: www.sepa.org.uk
- Bilton D.T., Freeland J.R., y Okamura B. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology & Systematics* 32: 159-181.
- Blaustein L., Garb J.E., Shebitz D. y Nevo E. 1999. Microclimate, developmental plasticity and community structure in artificial temporary pools. *Hydrobiologia* 392: 187-196.
- Blaustein L. y Schwartz S.S. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47: 303-312.
- Boix D. y Sala J. 2002. Riqueza y rareza de los insectos acuáticos de la laguna temporal de Espolla (Pla de l'Estany, Cataluña). *Boletín de la Asociación española de Entomología* 26(1-2): 45-57.
- Boix D., Sala J. y Moreno-Amich R. 2001. The faunal composition of Espolla pond (NE Iberian Peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. *Wetlands* 21(4): 577-592.
- Boulton A.J. 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48: 1173-1185.
- Boulton A.J. y Lake P.S. 1992. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* 27: 123-138.
- Brittain J.E. 1982. Biology of mayflies. *Annual Review of Entomology*. 27: 119-147.
- Butler M.G. 1984. Life histories of aquatic insects. En: *The ecology of aquatic insects*. Eds: Resh V.H. y Rosenberg D.M., Praeger Publishers, New York, USA. pp: 24-55.
- Campos R.E., Fernández L.A. y Sy V.E. 2004. Study of the insects associated with the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and their possible predators in Buenos Aires Province, Argentina. *Hydrobiologia* 524: 91-102.

- Campos R.E., Maciá A. y García J.J. 1993. Fluctuaciones estacionales de culícidos (Diptera) y sus enemigos naturales en zonas urbanas de los alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires. *Neotrópica* 39(101-102): 55-66.
- Cantrell M.A. y McLachlan A.J. 1982. Habitat duration and dipteran larvae in tropical rain pools. *Oikos* 38: 343-348.
- Ciborowski J.J.H. y Clifford H.F. 1985. Short-term colonizing pattern of lotic macroinvertebrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 1626–1633. Citado en Miyake *et al.* 2003
- Collinson N.H., Biggs J., Corfield A., Hodson M.J., Walker D., Whitfield M. y Williams P.J. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effect of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74: 125-133.
- Connell J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: *Ecology and evolution of communities*. Eds.: Cody M.L. y Diamond J.M., Belknap Press of the Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. pp: 460-490.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell J.H. y Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1110-1144.
- Cook E.F. 1981. Chaoboridae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. I. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada. pp: 335-339.
- Corbet P.S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25: 189-217.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 183-206.

- Darsie J. 1985. Mosquitoes of Argentina. Part I, Keys for Identification of adult females and fourth stage larvae in English and Spanish (Diptera, Culicidae). *Mosquito Systematics* 17: 153-253.
- De Carlo J.A. 1939. I) Metamorfosis de *Belostoma elegans* Mayr-- II) *Belostoma ellipticum* Latreille= *Belostoma impavidum* Torre Bueno. *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 10(2): 231-235.
- De Carlo J.A. 1946. Los Ranatridae de Sud América. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Entomología* 42: 1-38.
- Diets-Brantley S.E., Taylor B.E., Batzer D.P. y DeBiase A.E. 2002. Invertebrates that aestivate in dry basins of Carolina Bay wetlands. *Wetlands* 22(4): 767-775.
- Diserud O.H. y Odegaard R. 2000. The beta-binomial model for host specificity among organisms in trophic interactions. *Biometrics* 56: 855-861.
- Domínguez E. 1998. Ephemeroptera. En: *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Dirs.: Morrone J.J. y Coscarón S., Ediciones SUR, La Plata, Argentina. pp: 7-13.
- Domínguez E., Hubbard M. D. y Pescador M. L. 1994. Los Ephemeroptera de la Argentina. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Ed.: Castellanos, Z.A. de, Buenos Aires, Argentina. 33 (1): 1-142.
- Domínguez E., Hubbard M. D., Pescador M. L. y Molineri C. 2001. Ephemeroptera. En: *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Eds.: Fernández H.R. y Domínguez E., Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. pp: 17-53.
- Domínguez E., Hubbard M.D. y Peters W.L. 1995. Insecta Ephemeroptera. En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Vol. III*. Dirs.: Lopretto E.C. y Tell G., Ediciones Sur, La Plata, Argentina. pp: 1069-1089.
- Domizi E.A., Estévez A.L., Schnack J.A. y Spinelli G.R. 1978. Ecología y estrategia de una población de *Belostoma oxyurum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae). *Ecosur* 5(10): 157-168.

- Downes J.A. y Wirth W.W. 1981. Ceratopogonidae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. I. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada. pp: 393-421.
- Ebert T.A. y Balko M.L. 1987. Temporary pools as islands in space and in time: The biota of vernal pools in San Diego, Southern California, USA. *Archiv für Hydrobiologie* 110(1): 101-123.
- von Ellenrieder N. y Fernández L.A. 2000. Aquatic Coleoptera in the subtropical-pampasic ecotone (Argentina, Buenos Aires): species composition and temporal changes. *The Coleopterist's Bulletin* 54(1): 23-35.
- von Ellenrieder N. y Perez Goodwyn P.J. 2000. Species composition and temporal variation of aquatic Heteroptera (Insecta) in the subtropical-pampasic ecotone in Argentina. *Revista brasileira de Entomologia* 44(1/2): 43-50.
- Estévez A.L. y Polhemus, J.T. 2001. The small species of *Belostoma* (Heteroptera, Belostomatidae). I. Key to species groups and a revision of the denticolle group. *Iheringia, Série Zoologia* 91: 151-158.
- Estévez A.L. y Schnack J.A. 1980. Las ninfas de *Merragata lacunifera* (Berg) (Hemiptera, Hebridae). *Neotrópica* 26 (75): 29-33.
- Eyre M.D., Carr R., McBlane R.P. y Foster G.N. 1992. The effects of varying site water duration on the distribution of water beetle assemblages, adult and larvae (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Hydrophilidae). *Archiv für Hydrobiologie* 124: 281-291.
- Faeth S.H. y Kane T.C. 1978. Urban biogeography. *Oecologia* 32: 127-133.
- Fernández L.A. 1980. Descripción de las formas preimaginales de *Tropisternus* (*Pristoternus*) *ignoratus* Knisch 1919 (Coleoptera: Hydrophilidae). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 39(1-2): 127-133.
- Fernández L.A. 1989 (1987). Las especies de *Enochrus* descritas por Bruch. Redescripción basada sobre material tipo. *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 45(1-4): 121-128.

- Fenández L.A. 1994 (1991). Contribución al conocimiento del género *Enochrus* Thomson. (Coleoptera: Hydrophilidae) II. El subgénero *Hugoscottia* en la Argentina. *Physis*, Buenos Aires, Secc.B, 49 (116-117): 37-45.
- Fenández L.A. 1997 (1995). Nuevos aportes para el conocimiento del género *Enochrus* Thomson (Coleoptera: Hydrophilidae). *Physis*, Buenos Aires, Secc.B, 53 (124-125): 21-29.
- Fernández L.A. y Campos R.E. 2005. Developmental biology of the aquatic beetle *Berosus alternans* Brullé (Coleoptera: Hydrophilidae) in the laboratory. *The Coleopterist's Bulletin* 59(1): 1-6.
- Fernández L.A. y Domizi E.A. 1983. Estudio preliminar sobre la biología de *Tropisternus (Pristoternus) setiger* Germar (Coleoptera, Hydrophilidae). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 42(1-4): 261-265.
- Fernando C.H. y Galbraith D. 1973. Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen* 18: 1564-1575.
- Fischer S., Marinone M.C., Fontanarrosa M.S., Nieves M. y Schweigmann N. 2000. Urban rain pools: seasonal dynamics and entomofauna in a park of Buenos Aires. *Hydrobiologia* 441: 45-53.
- Fischer S., Marinone M.C. y Schweigmann N. 2002. *Ochlerotatus albifasciatus* in rain pools of Buenos Aires: Seasonal dynamics and relation to environmental variables. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97(6): 767-773.
- Fischer S. y Schweigmann N. 2004. *Culex* mosquitoes in temporary urban rain pools: Seasonal dynamics and relation to environmental variables. *Journal of Vector Ecology* 29(2): 365-373.
- Fontanarrosa M.S., Marinone M.C., Fischer S., Orellano P.W. y Schweigmann N. 2000. Effects of flooding and temperature on *Aedes albifasciatus* development time and larval density in two rain pools at Buenos Aires University City. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 95(6): 787-793.

- Fontanarrosa M.S., Marinone M.C., Zelenay S., Fischer S., Benítez A., Sánchez V., Weyland F., Nieves M., Orellano P. y Schweigmann N. 1999b. *Evaluación de criaderos naturales de mosquitos en los espacios verdes de la capital federal (Período: marzo de 1998 a mayo de 1999)*. Informe técnico a la Dirección General de Política y Control Ambiental. Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires. 10 pp.
- Fontanarrosa M.S., Marinone M.C., Zelenay S., Fischer S., Nieves M., Weyland F., Benítez A., Sánchez V., Orellano P. y Schweigmann N. 1999a. *Estudio de la dinámica de charcos como criaderos de mosquitos en la Ciudad Universitaria de la UBA*. Informe técnico a la Dirección General de Política y Control Ambiental. Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires. 11 pp.
- Fontanarrosa M.S., Torres P.L.M. y Michat M.C. 2004. Comunidades de insectos acuáticos de charcos temporarios y lagunas en la ciudad de Buenos Aires (Argentina). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 63(3-4): 55-65.
- Forattini O.P. 2002. *Culicidologia Médica, Vol 2: Identificação, Biologia, Epidemiologia*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo.
- Frankie G.W. y Ehler L.E. 1978. Ecology of insects in urban environments. *Annual Review of Entomology* 23: 367-387.
- Freimuth P. y Bass D. 1994. Physicochemical conditions and larval Chironomidae (Diptera) of an Urban Pond. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Sciences* 74: 11-16.
- Friday L.E. 1987. The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology* 18: 87-104.
- Frouz J. y Kindlmann P. 2001. The role of sink to source re-colonisation in the population dynamics of insects living in unstable habitats: an example of terrestrial chironomids. *Oikos* 93: 50-58.
- García J.J., Campos R.E. y Macía A. 1995. Observaciones ecológicas sobre *Mansonia indubitans* y *Ma. titillans* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Argentina. *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 54 (1-4): 43-50.

- Gleiser R.M. y Gorla D.E. 1997. Abundancia de *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en el sur de la laguna Mar Chiquita. *Ecología austral* 7: 20-27.
- Graham T.B. 2002. Survey of aquatic macroinvertebrates and amphibians at Wupatki National Monument, Arizona, USA: an evaluation of selected factors affecting species richness in ephemeral pools. *Hydrobiologia* 486: 215-224.
- Grosso L.E. 1993. Revisión de las especies neotropicales del género *Suphis* Aubé, con la descripción de *S. ticky* n. sp. (Coleoptera - Noteridae). *Acta zoológica lilloana* 42(2): 225-238.
- Guía de diversidad y bionomía de insectos acuáticos. Curso 1998, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, U.B.A (manuscrito) 267 págs. y fig.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Eds.: May R.M. y Harvey P.H., Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski I. y Gilpin M.E. (Eds.) 1997. *Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, California, USA.
- Hartland-Rowe R. 1966. The fauna and ecoloy of temporary pools in Western Canada. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen* 16: 577-584.
- Hilsenhoff W.L. 1992. Dytiscidae and Noteridae of Wisconsin (Coleoptera). I. Distribution, habitat, life cycle, and identifiction of species of Agabetinae, Laccophilinae and Noteridae. *The Great Lakes Entomologist* 25(2): 57-69.
- Hilsenhoff W.L. 1993a. Dytiscidae and Noteridae of Wisconsin (Coleoptera). II. Distribution, habitat, life cycle, and identifiction of species of Dytiscinae. *The Great Lakes Entomologist* 26(1): 35-53.
- Hilsenhoff W.L. 1993b. Dytiscidae and Noteridae of Wisconsin (Coleoptera). III. Distribution, habitat, life cycle, and identifiction of species of Colymbetinae, exept Agabini. *The Great Lakes Entomologist* 26(2): 121-136.

- Hilsenhoff W.L. 1994. Dytiscidae and Noteridae of Wisconsin (Coleoptera). V. Distribution, habitat, life cycle, and identification of species of Hydroporinae, except *Hydroporus Clairville* sensu lato. *The Great Lakes Entomologist* 26(4): 275-295.
- Holland T.A. y Jenkins D.G. 1998. Comparison of processes regulating zooplankton assemblages in new freshwater pools. *Hydrobiologia* 387/388: 207-214.
- INDEC 2001. Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2001. Instituto Nacional de Estadísticas y Censos (INDEC), Ministerio de Economía y Producción, República Argentina.
- Instituto Geográfico Militar. 1998. *Atlas geográfico de la República Argentina*. Instituto Geográfico Militar. Buenos Aires.
- James M.T. 1981. Stratiomyidae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. I. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada. pp: 497-511.
- Jeffries M. 1994. Invertebrate communities and turnover in wetland ponds affected by drought. *Freshwater Biology* 32: 603-612.
- Jenkins D.G. 1995. Dispersal-limited zooplankton distribution and community composition in new ponds. *Hydrobiologia* 313/314: 15-20.
- Kehr A.I. y Armúa A.C. 1997. Demografía experimental en hemípteros acuáticos: supervivencia y expectativa de vida de *Belostoma elegans* (Mayr) de una población local de Corrientes, Argentina. *Facena* 13: 15-20.
- Kenk R. 1949. The animal life of temporary and permanent ponds in southern Michigan. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan* 71: 1-65.
- King J.L., Smovich M.A. y Brusca R.C. 1996. Species richness, endemism and ecology of crustacean assemblages in northern California vernal pools. *Hydrobiologia* 328: 85-116.
- Knutson L.V. 1987. Sciomyzidae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. II. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M. Quebec, Canada. pp: 927-940.

- Krebs C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2° edición. Addison-Welsey Educational Publishers Inc., California, U.S.A.
- Lake P.S., Bayly I.A.E. y Moton D.W. 1989. The phenology of a temporary pond in western Victoria, Australia, with special reference to invertebrate succession. *Archiv für Hydrobiologie* 115(2): 171-202.
- Lane R.P. y Crosskey R.W. (Eds.) 1995. *Medical insects and arachnids*. Chapman y Hall, London, U.K.
- Lizarralde de Grosso M. 1998. Ephydriidae. En: *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Dirs.: Morrone J.J. y Coscarón S., Ediciones SUR, La Plata, Argentina. pp: 365-373.
- López Ruf M.L. y Bachmann A.O. 1994. Descripción de las ninfas de *Neoplea obsona* (Drake y Chapman) y *Neoplea maculosa* (Berg) (Heteroptera: Pleidae). *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 53(1-4): 25-31.
- Lopretto E.C. y Tell G. 1995 *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Vol. III*. Ediciones Sur, La Plata.
- Ludueña Almeida F.F. y Gorla D.E. 1995. The biology of *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* Macquart, 1838 (Diptera:Culicidae) in Central Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 90(4): 463-468.
- Maciá A., García J.J. y Campos R.E. 1995. Bionomía de *Aedes albifasciatus* y *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Buenos Aires. *Neotrópica* 41(105-106): 43-50.
- Maciá A., García J.J. y Campos R.E. 1997. Variaciones estacionales de tres especies de *Culex* (Diptera: Culicidae) y sus parásitos y patógenos en Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de Biología tropical* 44(3)/45(1): 367-275.
- March F. y Bass D. 1995. Application of island biogeography theory to temporary pools. *Journal of Freshwater Ecology* 10(1): 83-85.

- McGrady-Steed J. y Morin P.J. 1996. Disturbance and the species composition of rain pool microbial communities. *Oikos* 76: 93-102.
- McIntyre N.E. 2000. Ecology of urban arthropods: A review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America* 93(4): 825-835.
- McIntyre N.E., Rango J., Fanga W.F. y Faeth S.H. 2001. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. *Landscape and urban Planning* 52: 257-274.
- McLachlan A.J. 1983. Life-history tactics of rain-pool dwellers. *Journal of Animal Ecology* 52: 545-561.
- McLachlan A.J. 1985. What determines the species in a rain-pool? *Oikos* 45: 1-7.
- McLachlan A.J. 1988. Refugia and habitat partitioning among midges (Diptera: Chironomidae) in rain-pools. *Ecological Entomology* 13: 185-193.
- McLachlan A.J. y Cantrell M.A. 1980. Survival strategies in tropical rain pools. *Oecologia* 47: 344-351
- Merritt R.W. y Cummins K.W. (Eds.) 1984. *An introduccion to the aquatic insects of North America*. Kendal/Hunt Publishers, Dubuque, Iowa.
- Michat M.C., Archangelsky M. y Torres P.L.M. 2005. Descriptions of the preimaginal stages of *Lancetes marginatus* (Steinheil) and *L. biremis* Riha (Coleoptera: Dytiscidae), and comparative notes with other *Lancetes* larvae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(2): 129-142.
- Michat M.C. y Torres P.L.M. 2005. Larval morphology of *Macrovatellus haagi* (Wehncke) and phylogeny of Hydroporinae (Coleoptera: Dytiscidae). *Insect Systematics and Evolution* 36 (2): 199-217.
- Miyake Y., Hiura T., Kuhara, N. y Nakano S. 2003. Succession in a stream invertebrate community: A transition in species dominance through colonization. *Ecological Research* 18: 493-501.

- Morris D.W. 1991. On the evolutionary stability of dispersal to sink habitats. *American Naturalist* 137: 907-911.
- Nilsson A.N. y Svensson B.W. 1994. Dytiscid predators and culicid prey in two boreal snowmelt pools differing in temperature and duration. *Annales zoologici Fennici* 31: 365-376.
- Oertli B., Audersert Joye D., Castella E., Juge R., Cambin D. y Lachavanne J.B. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104: 59-70.
- Oliva A., Fernández L.A. y Bachmann A.O. 2002. Sinopsis de los Hydrophiloidea acuáticos de la Argentina (Insecta, Coleoptera). *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 2: 1-67.
- OMS 2004. *Erradicación de la dracunculosis*. 57° Asamblea mundial de la salud. Organización Mundial de la Salud. Informe de la secretaria A57/33: 1-4.
- Paggi A.C. 1998. Chironomidae. En: *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Dirs.: Morrone J.J. y Coscarón S., Ediciones SUR, La Plata, Argentina. pp: 327-337.
- Paggi A.C. 2001. Chironomidae. En: *Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Eds.: Fernández H.R. y Domínguez E., Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. pp: 167-193.
- Pichler W. 1939. Unsere derzeitige Kenntnis van der Thermik kleiner Gewasser Thermische Kleingewässertypen. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 38: 231-242. Citado en Williams D.D. 1987
- Pinder L.C.V. 1986. Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology* 31: 1-23.
- Popham E.J. 1952. Observations on behavior of aquatic insects during the drying up of a small moorland pond. *Entomological monthly Magazine* 180-181.

- Popham E.J. 1962. Migration and flight range of water bugs with special reference to the corixidae. *Verhandlungen des XI. Internationalen Kongresses der Entomologie*, Wien 1960: 41-43.
- Pritchard G. 1983. Biology of Tipulidae. *Annual Review of Entomology* 28: 1-22.
- Prosen A.F., Martínez A. y Carcavallo R.U. 1960. La familia Culicidae (Diptera) en la ribera fluvial de provincia de Buenos Aires. *Anales del Instituto de Medicina regional* 5: 101-113.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulations. *The American Naturalist* 132(5): 652-661.
- Pulliam H.R. y Danielson 1991. Source, sink and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist, Supplement* 137: 50-66. Citado en Frouz y Kindlmann 2001.
- Pyle R., Bentzien M. y Opler P. 1981. Insect conservation. *Annual Review of Entomology* 26: 233-258.
- Quate L.W. y Vockeroth J.R. 1981. Psychodidae. En: *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. I. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada. pp: 293-300.
- Richardson B.A. y Hull G.A. 2000. Insect colonization sequences in bracts of *Heliconia caribaea* in Puerto Rico. *Ecological Entomology* 25: 460-466.
- Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Robertson A.L. 2000. Lotic meiofaunal community dynamics: colonisation, resilience and persistence in a spatially and temporally heterogeneous environment. *Freshwater Biology* 44: 135-147.
- Rodriguez Capítulo A. 1992. Los Odonata de la República Argentina (Insecta). En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Dir.: Castellanos Z. A. de, La Plata, Buenos Aires, Argentina. 34(1): 1-91.

- Ross H.H. 1982. *Introducción a la entomología general y aplicada*. 5ta. Edición. Barcelona, Omega.
- Rossi G.C. 2000. Las especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad entomológica Argentina* 59(1-4): 141-145.
- Rossi G.C., Mariluis J., Schnack J.A. y Spinelli G.R. 2002. *Dípteros Vectores (Culicidae y Calliphoridae) de la Provincia de Buenos Aires*. Secretaría de Política Ambiental y Universidad de la Plata, Buenos Aires.
- Roth A.H. y Jackson J.F. 1987. The effect of pool size on recruitment of predatory insects and on mortality in a larval anuran. *Herpetologica* 43(2): 224-232.
- Samways M.J. 1995. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, London.
- Schnack J.A. 1976. Insecta, Hemiptera, Belostomatidae. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Ed.: Ringuelet, R.A., Buenos Aires, Argentina. 35(1): 1-66.
- Schneider D.W. y Frost T.M. 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society* 15(1): 64-86.
- Schwartz S.S. y Jenkins D.G. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34: 3-8.
- Sharma S. 1996. *Applied multivariate techniques*. Ed.: Kent, T. y Sellers P., New York, U.S.A.
- Sheldon A.L. 1984. Colonization dynamics of aquatic insects. En: *The ecology of aquatic Insect*. Eds.: Resh V.H. y Rosenberg D.M., Praeger Publishers, New York, U.S.A. pp: 401-429.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology & Systematics* 15: 353-391.
- Southwood T.R.E. 1987. The concept and nature of the community. En: *Organization of Communities: Past and Present*. Eds.: Gee J.H.R. y Giller P.S., Blackwell, Oxford, U.K. pp: 3-27. Citado en Diserud y Odegaard 2000.

- Spencer M., Blaustein L., Schwartz S.S. y Cohen J.E. 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters* 2: 157-166.
- Spinelli G.R. 1998. Ceratopogonidae. En: *Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*. Dirs.: Morrone J.J. y Coscarón S., Ediciones SUR, La Plata, Argentina. pp: 314-326.
- Spinelli G.R. y Wirth W.W. 1993. Los Ceratopogonidae de la Argentina (Insecta: Diptera). En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Ed. Castellanos Z.A. de, Buenos Aires, Argentina. Vol. 38(3): 1-124.
- Stout V.M. 1964. Studies on temporary ponds in Canterbury, New Zealand. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen* 15: 209-214.
- Street M. y Titmus G. 1979. The colonisation of experimental ponds by Chironomidae (Diptera). *Aquatic Insects* 1(4): 233-244.
- Styczynska-Jurewicz E. 1966. Astatic water bodies as a characteristic habitat of some parasites of men and animals. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen* 16: 604-611.
- Sweeney B.W. 1984. Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. En: *The ecology of aquatic insects*. Eds: Resh V.H. y Rosenberg D.M. Praeger Publishers, New York, USA. pp: 56-100.
- ter Braak C.J.F. y Smilauer P. 1998. CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer power. Ithaca, New York, U.S.A.
- ter Braak C.J.F. y Verdonschot P.F.M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57(3): 255-289.
- Trémouilles E.R. 1995. Insecta, Coleoptera, Dytiscidae. En: *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Dir. Castellanos Z.A. de, Buenos Aires, Argentina. 37(1): 1-82.

- Velasco J., Millán A. y Ramírez-Díaz L. 1993a. Colonización y sucesión de nuevos medios acuáticos II. Variación temporal de la composición y estructura de las comunidades de insectos. *Limnética* 9: 87-98.
- Velasco J., Millán A. y Ramírez-Díaz L. 1993b. Estructura trófica de las comunidades de insectos en nuevos medios acuáticos. *Anales de Biología* 19: 7-18.
- Wallace J.B. y Merritt R.W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 25: 103-132.
- Ward D. y Blaustein L. 1994. The overriding influence of flash floods on species-area curves in ephemeral Negev Desert pools: a consideration of the value of island biogeography theory. *Journal of Biogeography* 1994(21): 595-603.
- Ward J.V. y Stanford J.D. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 27: 97-117.
- Wellborn G.A., Skelly D.K. y Werner E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology & Systematics* 27: 337-363.
- Wiggins G.B., Mackay R.J. y Smith I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 58: 97-206.
- Wiggins G.B. 1998. *Larvae of the North American caddisfly genera (Trichoptera)*. 2nd edition. University of Toronto Press. Canada.
- Wilbur H.M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78(8): 2279-2302.
- Williams D.D. 1987. *The ecology of temporary waters*. Timber press, Oregon.
- Williams D.D. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society* 15(4): 634-650.

- Williams D.D. 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquatic Conservation: marine and freshwater Ecosystems* 7(2): 105-117.
- Williams D.D. 1998. The role of dormancy in the evolution and structure of temporary water invertebrate communities. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues of Advanced Limnology* 52: 109-124.
- Williams D.D. y Feltmate B.W. 1992. *Aquatic insects*. CAB International, United Kingdom.
- Wirth W.W., Mathis W.N. y Vockeroth J.R. 1987. Ephydriidae. En: *Manual of nearctic Diptera*. Vol. 2. Eds.: McAlpine J.F., Peterson B.V., Shewell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R. y Wood D.M., Quebec, Canada, pp: 1027-1047.
- Wu J. y Vankat J.L. 1995. Island biogeography: theory and applications. En: *Encyclopedia of Environmental Biology*. Vol. 2. Ed. Nierenberg W.A., Academic Press, San Diego. pp: 371-379.
- Zar J.R. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, U.S.A.