

Tesis Doctoral

Patrones altitudinales en la diversidad de coleópteros y hormigas epígeos del noroeste de la Patagonia argentina

Werenkraut, Victoria

2010

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Werenkraut, Victoria. (2010). Patrones altitudinales en la diversidad de coleópteros y hormigas epígeos del noroeste de la Patagonia argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Werenkraut, Victoria. "Patrones altitudinales en la diversidad de coleópteros y hormigas epígeos del noroeste de la Patagonia argentina". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**PATRONES ALTITUDINALES EN LA DIVERSIDAD DE
COLEÓPTEROS Y HORMIGAS EPÍGEOS
DEL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

Victoria Werenkraut

Directora de tesis: Adriana Ruggiero
Director Asistente: Alejandro Farji-Brener
Consejero de Estudios: Esteban Hasson

Lugar de trabajo: Laboratorio Ecotono, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente.

Buenos Aires, 2010

PATRONES ALTITUDINALES EN LA DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS Y HORMIGAS EPÍGEOS DEL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA

RESUMEN: Se estudió la influencia de factores metodológicos y biológicos sobre los patrones altitudinales en la diversidad de artrópodos, con énfasis en coleópteros y hormigas. A escala global, un meta-análisis de 109 gradientes publicados mostró que el patrón altitudinal en la riqueza de especies de artrópodos tiene múltiples formas, aunque la percepción del patrón puede estar influida por el método empleado para identificar la forma y la calidad de los datos. A escala local, un estudio de campo realizado en cinco montañas, en el noroeste de la Patagonia argentina, mostró cambios altitudinales en la composición de ensambles de especies de coleópteros y hormigas asociados a distintas variables ambientales y una subdivisión fina de los ambientes. Los patrones altitudinales en la riqueza de especies y abundancia de individuos difirieron sustancialmente entre coleópteros y hormigas. Se confirmó la alta diversidad de coleópteros, y la baja diversidad de hormigas. Ambas taxa mostraron la dominancia de pocas especies muy abundantes y muchas especies raras. Distintos factores ambientales explicaron variaciones locales en la diversidad en distintos ambientes del gradiente altitudinal, y afectaron de manera diferencial a coleópteros y hormigas.

PALABRAS CLAVE: GRADIENTES ALTITUDINALES, PATAGONIA, INSECTOS, META-ANÁLISIS, DIVERSIDAD.

ALTITUDINAL DIVERSITY PATTERNS IN EPIGAEIC BEETLES AND ANTS FROM NORTH-WESTERN PATAGONIA, ARGENTINA

ABSTRACT: This study analysed the influence of methodological and biological factors on the altitudinal diversity patterns in arthropods, with emphasis in beetles and ants. At global scale, a meta-analysis of 109 published gradients showed that the altitudinal pattern in arthropod richness has multiple forms, although the perception of the pattern can be influenced by the method used to identify the form and the quality of basic data. At local scale, a field-study developed in five mountains, in north-western Patagonia, Argentina, showed altitudinal changes in the composition of beetle's and ant's species assemblages, associated with different environmental variables, and a fine subdivision of environments. The altitudinal patterns in the species richness and abundance of individuals differed substantially between beetles and ants. The high diversity of beetles and the low diversity of ants were confirmed. Both taxa showed the dominance of a few, very abundant species, and a lot of rare species. Different environmental factors accounted for local variations in diversity in different environments along the altitudinal gradient, and differentially affected beetles and ants.

KEY WORDS: ALTITUDINAL GRADIENTS, PATAGONIA, INSECTS, META-ANALYSIS, DIVERSITY.

AGRADECIMIENTOS

A Adriana Ruggiero por todo.

A los que me ayudaron con las determinaciones taxonómicas: Paula Posadas (Curculionidae), Mario Elgueta (Coleoptera en general), Sergio Roig-Juñet (Carabidae), Gustavo Flores (Tenebrionidae), Federico Ocampo (Scarabaeidae), y a Marcelo Kun, Paula Sackmann y Paula Fergnani.

A los que me ayudaron en el campo: Mercedes Sahores, Francisco Galosi, José Benclowicz, Adriana Ruggiero, Cecilia Ezcurra, Mauro Lacy, Chaco, Mariela Nieves, Carla Terrizzano, Sergio Daicz, Ivana Penna, Valentina, Juan y Lucas Werenkraut, Cecilia Eyzartier, y Charly Galosi.

A los que me ayudaron en la logística: Sergio Daicz, Mariela Nieves, Carla Terrizzano, Ana Silbering, Guido Pastorino, Martín J. Ramírez, Esteban Hasson, Juan José Fanara, familia Ovrum y Sergio Barbagallo.

A los que con sus conocimientos me ayudaron a pensar unas cuantas cosas: Adriana Ruggiero, Alejandro Farji-Brener, Cecilia Ezcurra, Jesica Gurevitch, K. Mergensen, Juan Manuel Morales, David Currie, Thiago Rangel, Paula Fergnani y Mónica Mermoz.

A los secretarios de la Subcomisión de Doctorado, Ana Bondia y Luis Vazquez por haber atendido mis infinitas consultas.

A la Administración de Parques Nacionales por permitir la realización del estudio de campo.

Y a los que me aguantaron y me dieron ánimo: José Benclowicz, Marina Arbetman, Cecilia Carrea, Cristina Acosta, Sergio Daicz, Mariela Nieves, Juan Manuel Morales, Paula Fergnani, Vanina Chalcoff, Gabriela Pirk, Sergio Lambertucci, Karina Speziale, Natalia Lescano, Sofía González y Paula Mathiasen.

Esta tesis se realizó con el financiamiento de los proyectos: PICT-0111826, PICT-38148 (Agencia-FONCYT) y PIP 5113 (CONICET).

ÍNDICE

RESUMEN	- i -
ABSTRACT	- ii-
AGRADECIMIENTOS	- iii-
ÍNDICE	- iv-
INTRODUCCIÓN GENERAL	- 1 -
Los gradientes altitudinales.....	- 2 -
Objetivo general.....	- 6 -
Estructura de la tesis e hipótesis específicas de cada capítulo.....	- 6 -
FIGURA	- 10 -
 CAPÍTULO I: Gradientes altitudinales en la riqueza de especies de artrópodos: factores metodológicos que afectan la percepción del patrón.	
INTRODUCCIÓN	- 12 -
Objetivo general.....	- 15 -
MÉTODOS	- 15 -
Selección de los datos	- 15 -
Criterios utilizados para clasificar los gradientes en distintos subconjuntos	- 16 -
Identificación de patrones	- 18 -
RESULTADOS	- 21 -
DISCUSIÓN	- 23 -
TABLAS	- 28 -
FIGURAS	- 29 -
APÉNDICE I	- 31 -
 CAPÍTULO II: Variación altitudinal en la composición de ensamblajes de coleópteros y hormigas, y su relación con variables ambientales.	
INTRODUCCIÓN	- 48 -
Asociaciones climáticas	- 49 -
Asociaciones con la vegetación	- 50 -
Asociaciones con el suelo	- 51 -
Objetivo general.....	- 52 -
MÉTODOS	- 53 -
Área de estudio.....	- 53 -
Selección de las montañas.....	- 54 -
Selección de los sitios de muestreo.....	- 55 -
Recolección de datos.....	- 56 -
Insectos.....	- 56 -
Identificaciones taxonómicas.....	- 57 -
Confección de colecciones y destino actual de las mismas.	- 58 -
Estimación de variables ambientales.	- 58 -
Análisis de datos	- 62 -
Identificación de los ensamblajes.	- 63 -

Especies indicadoras.	- 64 -
Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.	- 64 -
RESULTADOS.....	- 65 -
<i>Coleópteros</i>	- 65 -
Patrones de variación espacial en la composición de los ensambles.	- 65 -
Especies indicadoras.	- 66 -
Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.	- 67 -
<i>Hormigas</i>	- 67 -
Patrones de variación espacial en la composición de los ensambles.	- 68 -
Especies indicadoras.	- 69 -
Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.	- 69 -
DISCUSIÓN	- 70 -
TABLAS	- 75 -
FIGURAS.....	- 83 -
APÉNDICE II	- 92 -

CAPÍTULO III: Diversidad de coleópteros y hormigas a través del gradiente altitudinal.

INTRODUCCIÓN	- 122 -
Forma del patrón y factores metodológicos	- 123 -
Forma del patrón en montañas “húmedas” y “secas”	- 124 -
Objetivo general.....	- 125 -
MÉTODOS	- 126 -
Análisis de los datos.....	- 126 -
Estimación de la riqueza regional de especies.	- 127 -
Abundancia relativa de las especies.....	- 128 -
Patrones de riqueza y rareza.....	- 129 -
Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.	- 130 -
RESULTADOS.....	- 131 -
<i>Coleópteros</i>	- 131 -
Estimación de la diversidad de especies.	- 131 -
Estimación de la riqueza regional de especies.	- 131 -
Abundancia relativa de las especies.....	- 132 -
Patrones de riqueza y rareza.....	- 132 -
Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.	- 133 -
<i>Hormigas</i>	- 134 -
Estimación de la diversidad de especies.	- 134 -
Estimación de la riqueza regional de especies.	- 134 -
Abundancia relativa de las especies.....	- 134 -
Patrones de riqueza y rareza.....	- 134 -
Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.	- 135 -
DISCUSIÓN	- 135 -
TABLAS	- 142 -
FIGURAS.....	- 149 -
APÉNDICE III.....	- 163 -

CAPÍTULO IV: Variación altitudinal en la riqueza de especies y abundancia de individuos de coleóptera, y su relación con variables ambientales.

INTRODUCCIÓN	- 169 -
Hipótesis de limitación térmica.....	- 170 -
Hipótesis de productividad.....	- 171 -
Hipótesis de heterogeneidad ambiental.....	- 172 -
Influencia de la "aptitud" del suelo.....	- 173 -
Objetivo general	- 174 -
MÉTODOS	- 174 -
Estimación de la riqueza de especies y abundancia de individuos	- 175 -
Selección de las variables ambientales	- 176 -
Análisis de datos	- 177 -
Relación entre la riqueza de especies y la abundancia de individuos con variables ambientales.....	- 177 -
Patrones de autocorrelación espacial	- 181 -
Análisis de la interacción entre la estructura ecológica y la estructura altitudinal .	- 183 -
RESULTADOS	- 183 -
Relación entre la riqueza de especies y abundancia de individuos con variables ambientales.....	- 183 -
Patrones de autocorrelación espacial	- 184 -
Análisis de la interacción entre la estructura ecológica y la estructura altitudinal .	- 185 -
DISCUSIÓN	- 186 -
Asociaciones con la limitación térmica	- 188 -
Asociaciones con la productividad.....	- 189 -
Asociaciones con la heterogeneidad ambiental	- 190 -
Asociaciones con la "aptitud" del suelo.....	- 191 -
TABLAS	- 193 -
FIGURAS	- 200 -
APÉNDICE IV	- 203 -
SUMARIO Y DISCUSIÓN GENERAL	- 210 -
Forma del patrón de riqueza.....	- 213 -
Diversidad de insectos y factores ambientales asociados	- 214 -
Futuros estudios	- 216 -
FIGURAS	- 218 -
BIBLIOGRAFÍA	- 220 -

INTRODUCCIÓN

GENERAL

Los gradientes altitudinales

La diversidad biológica varía a lo largo de gradientes asociada generalmente a cambios sistemáticos en factores ambientales (Brown y Lomolino 1998). Uno de los patrones biogeográficos más generales y discutidos es el incremento en la riqueza de especies desde los polos hacia el ecuador (Pianka 1966, Schall y Pianka 1978, Rohde 1992, Rosenzweig 1992, 1995, Hillebrand 2004, Mittelbach et al. 2007). Otro patrón que llamó la atención de los primeros naturalistas fue la mayor diversidad tanto de plantas como de animales en las tierras bajas respecto de las cimas de las montañas (Willdenow 1805, Darwin 1839, 1859, von Humboldt 1849, Wallace 1876, 1878). Estos naturalistas entendían a la variación en diversidad en los gradientes altitudinal y latitudinal, como una respuesta a los mismos factores ambientales, especialmente a cambios climáticos graduales.

La aparente semejanza entre la variación climática que se produce al pasar del ecuador a los polos y al pasar de tierras bajas a la alta montaña, contribuyó a que tradicionalmente el gradiente altitudinal haya sido visto como un reflejo del gradiente latitudinal (McArthur 1972, Brown y Gibson 1983, Brown 1988, Begon et al. 1990, Stevens 1992, Rhode 1992). Sin embargo, existen importantes diferencias entre ambos gradientes (Rahbek 1995, Körner 2000). Por ejemplo, en el gradiente latitudinal se produce un aumento de la estacionalidad del ecuador hacia los polos. En cambio, en transectas altitudinales el grado de estacionalidad varía con la latitud. En montañas tropicales la temperatura media dentro de una misma banda altitudinal se mantiene relativamente constante a lo largo del año. En dichas montañas, los cambios en la temperatura son principalmente los que se dan a lo largo del día (e.g. Sarmiento 1986). Por otra parte, en montañas situadas en zonas templadas ocurren ambos tipos de variación térmica. Además, en muchas montañas (sobre todo en las tropicales) existe

una “zona de condensación” (“zona nublada”) a una determinada altitud (ver p.ej. MacArthur 1972), que puede causar condiciones favorables a ciertos taxa (e.g. epifitas, Nieder et al. 1999, Kreft et al. 2004, Küper et al. 2004), mientras que en el gradiente latitudinal este “pico de humedad” no está presente. Teniendo en cuenta estas diferencias climáticas entre ambos gradientes, los procesos que determinan el gradiente altitudinal de especies no necesariamente tienen que ser los mismos que determinan la variación en la diversidad a lo largo del gradiente latitudinal (Rahbek 1995).

Las montañas presentan un gran potencial para el estudio de los factores que actúan sobre la variación espacial en la composición de ensambles, riqueza de especies y abundancia de individuos. Las montañas ofrecen “experimentos naturales” donde en distancias relativamente cortas ocurren fuertes cambios en los factores ambientales involucrados en el mantenimiento de la biodiversidad a distintas escalas espaciales. A medida que se asciende la temperatura media del aire disminuye, se reduce la presión parcial de oxígeno, el aire se vuelve menos denso, contiene menos vapor de agua y mayor transparencia (e.g. MacArthur 1972). Dichos aspectos generan condiciones más rigurosas para los organismos que viven en la cima respecto de aquellos que habitan la base de las montañas (ver Hodkinson 2005 para un ejemplo en insectos).

Estos “experimentos naturales” pueden replicarse alrededor del mundo, permitiendo comparar diferentes regiones, climas, regímenes de estacionalidad, e historias geológicas. Sin embargo, se ha advertido sobre la necesidad de separar los efectos de cambios ambientales ligados al incremento de la altitud (como la temperatura, la presión atmosférica y la turbidez del aire) de aquellos no son generalmente altitud-específicos (como la humedad, las horas de sol, el viento) al momento de comparar resultados de diferentes estudios (Körner 2007). Por otra parte, también se ha resaltado la utilidad de comparar la respuesta de diferentes taxa a lo largo

de una misma transecta altitudinal para comprender los factores que gobiernan la variación espacial en la diversidad (Lomolino 2001). En esta tesis se conjugaron dos perspectivas de análisis. Por un lado, se realizó un estudio de meta-análisis donde se investigó la forma del patrón altitudinal en la riqueza de especies de artrópodos a escala global; por otro lado, se estudió la variación altitudinal en la composición, riqueza de especies y abundancia de individuos de dos taxa (coleópteros y hormigas) en montañas del noroeste de la Patagonia argentina, y su relación con variables ambientales. Este enfoque permitió contextualizar el estudio regional (las cinco montañas) dentro de una perspectiva global.

Las montañas de los Andes de Sudamérica se extienden a lo largo de 7200 km, desde Colombia hasta Tierra del Fuego atravesando la mayoría de las eco-regiones que han sido declaradas de máxima prioridad para la conservación en el continente americano. Las características excepcionales de la biodiversidad de los Andes convierten a esta región en representativa de hábitats y biotas de procesos ecológicos únicos y altos niveles de endemismo (Olson y Dinerstein 2002). En consecuencia, documentar los patrones de diversidad y distribución de grupos hiperdiversos y poco conocidos como los insectos es de fundamental valor (e.g. Hammond 1992, 1994), particularmente en zonas poco exploradas como la Patagonia.

Comprender los patrones de diversidad de insectos es de vital importancia ya que estos son mucho más diversos y abundantes que los vertebrados, y son componentes esenciales de los ecosistemas naturales. A pesar de su importancia como grupo funcional, para la mayoría de las especies, no existen datos de su distribución geográfica, ni siquiera a gran escala espacial (Diniz-Filho et al. 2010). Dentro de los insectos, los coleópteros y las hormigas son dos grupos clave por su gran cantidad de especies, el relativo buen conocimiento de su historia natural, la sencillez de su

muestreo, y la gran cantidad de funciones ecológicas que cumplen (Erwin 1982, World Conservation Monitoring Centre 1992). Ambos grupos desarrollan papeles fundamentales en la descomposición de la materia orgánica y formación de suelo, dispersión de semillas, y control de la productividad primaria y secundaria (Folgarait 1998, Smila et al. 2002).

Para la Patagonia existen listas de especies de coleópteros y sus plantas asociadas (e.g. Morrone y Roig-Juñent 1995), y han sido relativamente bien documentados los patrones de distribución históricos de especies (e.g. Crisci et al. 1991, Morrone 1994, Roig-Juñent et al. 2006). Sin embargo, son escasos los análisis ecológicos detallados de los patrones de variación espacial en la composición, riqueza de especies y abundancia de individuos de insectos a escala regional (pero ver Farji-Brener et al. 2002, Ruggiero et al. 2009, Sackmann y Flores 2009, Fergnani et al. 2010). Particularmente, no existen trabajos que analicen la composición, riqueza de especies y abundancia de individuos de insectos a través de gradientes altitudinales, y su asociación con distintas variables ambientales en montañas del noroeste de la Patagonia argentina.

El estudio a escala regional se llevó a cabo en cinco cerros situados dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Este Parque es una gran reserva natural de Argentina (710.000 ha) que alberga una altísima diversidad de paisajes, ambientes, flora y fauna. Presenta un alto grado de endemismos de insectos (abejas: Michener 1979; hormigas: Kusnezov 1953; coleópteros: Morrone y Roig-Juñent 1995) y plantas (Arroyo et al. 1996). A medida que se asciende en las montañas existe un fuerte cambio estructural en la vegetación que se corresponde con el pasaje de la provincia biogeográfica Subantártica a la Altoandina (sensu Cabrera y Willink 1973). En este trabajo se evaluó cómo se estructura la variación espacial de la composición, riqueza de especies y

abundancia de individuos a medida que se asciende en las montañas y cuáles son las variables ambientales asociadas con dicha variación.

Objetivo general

Contribuir a la comprensión de los factores que determinan la variación altitudinal en la diversidad de insectos en regiones templadas del hemisferio sur.

Estructura de la tesis e hipótesis específicas de cada capítulo

Capítulo I: Se presentó una recopilación bibliográfica exhaustiva de trabajos científicos que analizaron gradientes altitudinales en la riqueza de artrópodos en diferentes regiones del mundo. Se puso especial énfasis en el estudio de la influencia de factores metodológicos sobre la percepción de la forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud (relación R-A). Los objetivos de este capítulo fueron: evaluar la existencia de un patrón general en la variación altitudinal de la riqueza de especies de artrópodos; y determinar el grado en que las decisiones tomadas por los investigadores al momento de compilar los datos y asignar gradientes a las diferentes formas puede complicar la detección de patrones robustos en un meta-análisis.

En este capítulo se evaluó la hipótesis de que la identificación de los patrones R-A depende de (i) la calidad de los estudios originales incluidos en el meta-análisis y (ii) de los métodos usados para identificar dicha forma. Se pusieron a prueba dos predicciones: (i) la incertidumbre acerca de la identificación de la forma aumenta a medida que el criterio usado para incluir un estudio en el análisis se vuelve más laxo, y (ii) los estudios que se agrupan según un criterio estricto de selección muestran patrones R-A robustos a la variación en los métodos usados para identificar la forma.

Este capítulo presentó un marco global para la interpretación de los resultados que se obtuvieron en los capítulos subsiguientes.

Capítulo II: En este capítulo se describió el área de estudio, y se analizó la variación altitudinal en la composición de ensambles de coleópteros y hormigas epígeos en cinco montañas del noroeste de la Patagonia argentina. También se analizó la asociación de dichos ensambles con diferentes variables ambientales relacionadas con el clima, la vegetación y los suelos. El objetivo fue conocer la estructura de los ensambles de coleópteros y hormigas en montañas del NO de la Patagonia argentina, y su relación con variables ambientales. Las hipótesis y predicciones específicas de este capítulo fueron:

(i) Distintas especies presentan diferentes niveles de tolerancia a los cambios climáticos que se producen al ascender una montaña. Esto predice un recambio altitudinal en la composición de los ensambles de coleópteros y hormigas.

(ii) La disponibilidad de agua afecta la distribución espacial de los insectos. Esto predice que la composición de los ensambles de coleópteros y hormigas será distinta entre montañas "secas" y "húmedas".

(iii) Distintos insectos se asocian a cambios en la estructura y fisonomía de la vegetación. Esto predice que se encontrarán distintos ensambles de coleópteros y hormigas entre ambientes de matorral, bosque y estepa altoandina.

(iv) Distintas especies se asocian a diferentes características de los suelos. Esto predice que se encontrarán distintos ensambles de especies entre sitios donde las características de los suelos difieran.

Capítulo III: Se confeccionó un inventario de coleópteros y hormigas de la zona estudiada. Se analizó la integridad del muestreo mediante curvas de acumulación de especies. Se describieron los patrones de variación altitudinal en la riqueza de especies y abundancia de individuos de los insectos estudiados. El objetivo fue conocer la diversidad de coleópteros y hormigas en montañas del NO de la Patagonia argentina, y

sus patrones de variación con la altitud. En este capítulo se evaluaron las siguientes hipótesis referentes a la forma de la variación altitudinal en la riqueza de especies de coleópteros y hormigas:

(i) En gradientes “completos” (i.e. que incluyen al menos un 70% de la extensión altitudinal de la montaña) la forma de la relación R-A es la “jorobada” (i.e., con un pico de riqueza de especies a altitudes intermedias). Esto predice encontrar patrones “jorobados” en las montañas donde el muestreo sea “completo”.

(ii) La forma de la relación R-A depende de efectos combinados entre la temperatura y la disponibilidad de agua. Esto predice que en montañas de base “húmeda” el patrón R-A será decreciente; mientras que en montañas de base “seca” el patrón R-A será “jorobado”.

Capítulo IV: Se analizaron las relaciones entre la variación altitudinal en la riqueza de especies y abundancia de individuos de coleópteros, con diversas variables ambientales. Dichas variables se seleccionaron para poner a prueba las predicciones de distintas hipótesis propuestas para explicar la variación espacial de la diversidad a grandes escalas geográficas. Se evaluaron los efectos de la limitación térmica, la productividad, la heterogeneidad espacial y aspectos de los suelos sobre la riqueza de especies y abundancia de coleópteros. El objetivo del capítulo fue comprender los factores que modulan la diversidad de especies de Coleoptera en montañas del noroeste de la Patagonia argentina. Las hipótesis específicas evaluadas en este capítulo fueron:

(i) Hipótesis de limitación térmica: la temperatura afecta de manera directa el desarrollo, crecimiento y comportamiento de los insectos y esto regula la riqueza de especies y abundancia de individuos. Predice mayor riqueza de especies y abundancia de individuos en sitios donde la temperatura diaria sea mayor, y la variación en la temperatura menor.

(ii) Hipótesis de productividad: el incremento en la productividad primaria, al aumentar la disponibilidad de alimentos, favorece una mayor coexistencia tanto de individuos como de especies. Predice mayor riqueza de especies y abundancia de individuos en sitios de mayor productividad.

(iii) Hipótesis de heterogeneidad ambiental: la heterogeneidad espacial facilita la persistencia de una alta riqueza de especies en hábitats más complejos, donde los recursos pueden subdividirse más finamente. Predice mayor riqueza de especies y abundancia de individuos en sitios más heterogéneos.

Además se evaluó el efecto de la variación espacial en distintas características de los suelos (pH, textura, cantidad de gravas, nivel de compactación, materia orgánica y humedad) sobre la variación espacial en la riqueza y abundancia de coleópteros.

Las hormigas no fueron analizadas en este capítulo porque se encontraron muy pocas especies a escala regional, por lo que su variación resultó insuficiente como para buscar relaciones con variables ambientales.

En la Fig. 1 se presenta un diagrama de los distintos aspectos de la diversidad analizados en esta tesis, y se indica el capítulo dónde se abordó cada tema.

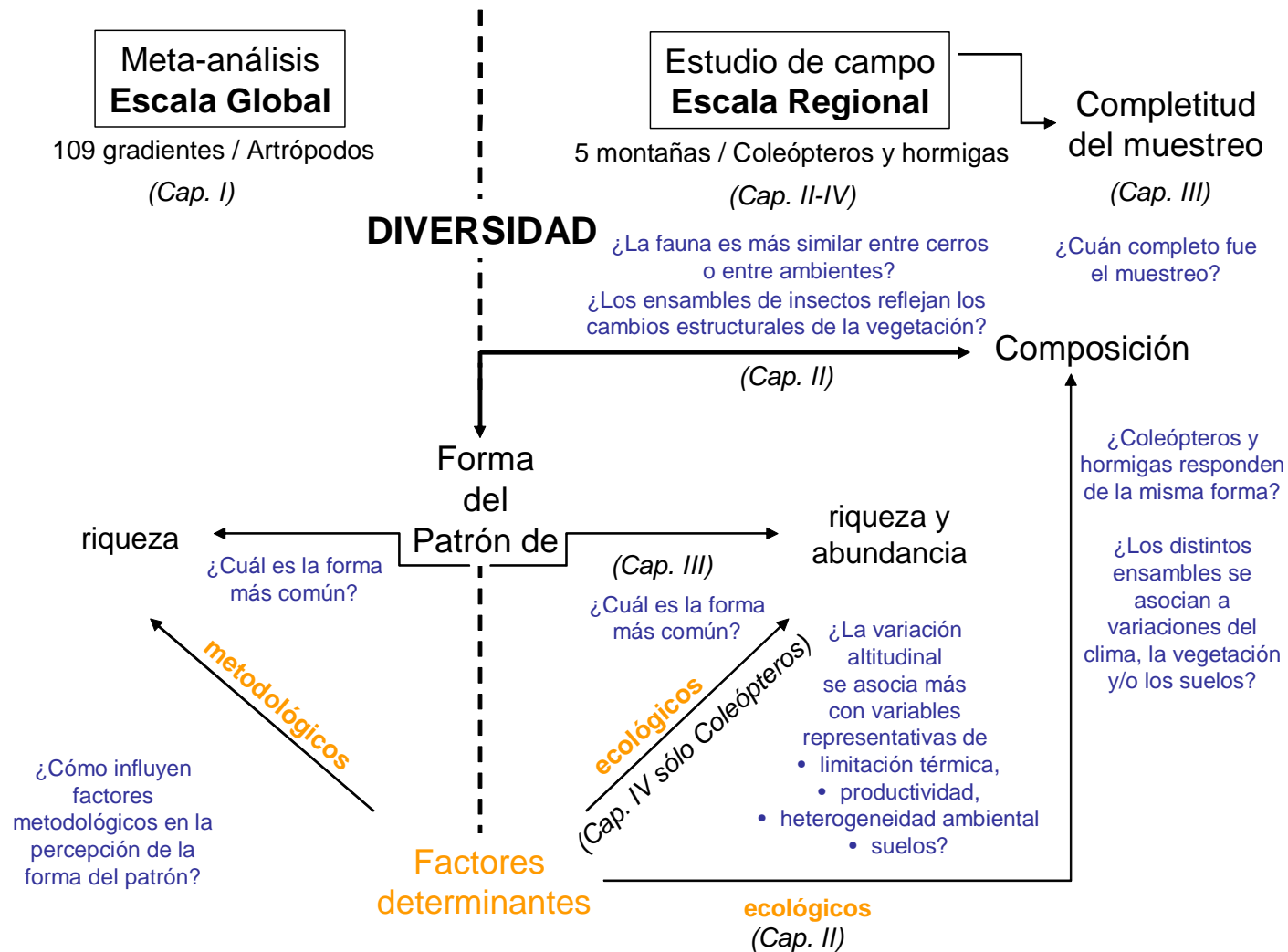


Fig. 1. Diagrama general de la interrelación entre los diferentes aspectos de la diversidad estudiados en esta tesis. Los capítulos en los que se trata cada tema se indican entre paréntesis. En azul se resaltan las principales preguntas abordadas en cada capítulo. La línea punteada indica la separación entre los dos enfoques abordados: el estudio a escala global (meta-análisis) y el estudio a escala regional (de campo).

CAPÍTULO I

**GRADIENTES ALTITUDINALES EN
LA RIQUEZA DE ESPECIES DE
ARTRÓPODOS: FACTORES
METODOLÓGICOS
QUE AFECTAN LA PERCEPCIÓN
DEL PATRÓN**

Capítulo publicado en:
Werenkraut, Victoria, and Adriana Ruggiero. *In press*. Quality of basic data and method to identify shape affect the richness-altitude relationships in meta-analysis. *Ecology*. [doi:10.1890/09-2405.1]

INTRODUCCIÓN

La forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud es controversial. En el pasado, el gradiente altitudinal en la riqueza de especies fue pensado como un patrón monotónico decreciente por homología con el gradiente latitudinal (MacArthur 1972, Lawton et al. 1987, Brown y Lomolino 1998). Sin embargo, datos recientes sugieren que un patrón “jorobado” (i.e. con un pico en la riqueza de especies a altitudes intermedias), o incluso múltiples formas, podrían ser más comunes (Rahbek 1995, 1997, 2005, McCain 2007, 2009, 2010, Nogués-Bravo et al. 2008). En menor frecuencia se han reportado otros patrones como la existencia de una meseta a bajas altitudes (Janzen et al. 1976, Lods-Crozet et al. 2001), un aumento de la riqueza de especies con la altitud (Turner y Broadhead 1974, Sanders et al. 2003), o una relación entre la riqueza de especies y la altitud (relación R-A de aquí en más) en forma de U (Ribeiro et al. 1998). Estas múltiples formas de la relación R-A cuestionan la existencia de un patrón general en la forma del gradiente R-A y sugieren que múltiples factores pueden estar modelando esta relación. En la actualidad, hay cada vez más consenso acerca de que la forma de la relación puede depender de factores climáticos, biológicos, biogeográficos y metodológicos (Lomolino 2001, McCain 2005, 2007, 2009, Rahbek 1995, 2005, Sanders et al. 2007).

Diferencias en los patrones altitudinales pueden surgir entre montañas con distintas condiciones climáticas locales (e.g. en montañas secas vs. húmedas: Brown y Lomolino 1998, McCain, 2007, 2009), y al analizar diferentes grupos taxonómicos (e.g. Lobo y Halffter 2000, Hodkinson 2005). En general, las plantas muestran patrones unimodales (Rahbek 2005). Pequeños mamíferos no voladores revelan patrones “jorobados” (McCain 2005). Los murciélagos muestran el mismo apoyo a los patrones monotónico decreciente y “jorobado” (McCain 2007). Aves y reptiles presentan cuatro

patrones de diversidad: monotónico decreciente, meseta a bajas altitudes, meseta a bajas altitudes con un pico de riqueza a altitudes intermedias, y patrón “jorobado” (McCain 2009, 2010). Los artrópodos han sido menos estudiados, aunque para insectos se ha sugerido un patrón monotónico decreciente (McCoy 1990). No obstante, se ha propuesto que el patrón “jorobado” surge para una amplia variedad de taxa (plantas, aves, mamíferos, insectos) cuando los estudios tienen en cuenta efectos del área y del esfuerzo de muestreo, e incluyen datos que abarcan todo el gradiente o al menos el extremo inferior de las montañas (Rahbek 1995, 2005). De esta manera, aspectos metodológicos pueden también ser responsables de la variación en la percepción de la forma del gradiente altitudinal en la riqueza de especies.

La percepción de patrones ecológicos en un estudio de meta-análisis es susceptible de estar influenciada por la clasificación errónea de los trabajos, o por sesgos en los procedimientos estadísticos utilizados para detectar el patrón (e.g. Whittaker y Heegaard 2003, Whittaker 2010, y referencias allí citadas). El meta-análisis es una aproximación estadística para el análisis de una colección de resultados provenientes de estudios individuales independientes con el objeto de integrar dichos resultados, teniendo en cuenta la heterogeneidad inherente a los estudios individuales (e.g. diferencias en el tamaño de las muestras; Hedges y Olkin 1985). Este tipo de análisis, basado en datos obtenidos por distintos autores, ha aportado conclusiones contradictorias acerca de la forma de patrones relevantes en ecología. Por ejemplo, la manera en que los datos son extraídos, analizados, manipulados y contextualizados en distintos estudios de síntesis puede ser la responsable de la forma de la relación entre la riqueza de especies y la productividad, llevando a veces a sobreestimar la frecuencia de patrones “jorobados” (Whittaker 2010 y referencias allí citadas). Esto ha llevado a la idea de que son necesarios tanto un cambio profundo en los criterios utilizados para

seleccionar los trabajos a incluir en estudios de síntesis en ecología, como una reconsideración de los métodos usados para detectar los patrones (Whittaker 2010). Sin embargo, no ha sido explorado de manera sistemática el grado en el cual los criterios utilizados para seleccionar los trabajos pueden influir sobre la percepción de patrones ecológicos en estudios de meta-análisis. En este trabajo se realizó una recopilación exhaustiva de relaciones R-A en artrópodos para analizar este tema.

Se recopilaron relaciones R-A de diferentes partes del mundo para evaluar la hipótesis de que la identificación de los patrones R-A depende de (1) la calidad de los estudios originales incluidos en el meta-análisis y (2) de los métodos usados para identificar la forma. Se pusieron a prueba dos predicciones: (1) la incertidumbre acerca de la identificación de la forma aumenta a medida que el criterio usado para incluir un estudio en el análisis se vuelve más laxo, y (2) los estudios que se agrupan según un criterio estricto de selección muestran patrones R-A robustos a la variación en los métodos usados para identificar la forma. La selección de trabajos publicados para crear distintos subconjuntos de datos ha sido útil para examinar efectos de escala, muestreo y estandarizaciones del área en patrones R-A (Rahbek 2005). En esta tesis se utilizaron datos de montañas de diferentes partes del mundo para comparar la frecuencia relativa de patrones R-A, sin analizar el papel de los distintos factores ambientales sobre la forma del patrón. Antes de cualquier intento de identificar los conductores subyacentes de la relación R-A, es necesario que la identificación de la forma sea confiable. El trabajo mostró que el uso de distintos métodos para identificar la forma R-A interactúa con la calidad de los datos originales para influir en la distribución relativa de los patrones.

Objetivo general

Evaluar el grado en que las decisiones tomadas por los investigadores al momento de compilar los datos y asignar gradientes a las diferentes formas puede complicar la detección de patrones robustos en un meta-análisis.

MÉTODOS

Selección de los datos

Para obtener los trabajos base de este estudio se realizó una búsqueda bibliográfica en Zoological Record y Scopus. Las palabras clave utilizadas en la búsqueda fueron altitud* o elevation* y richness o diversity. Trabajos adicionales fueron obtenidos a partir de las referencias de los artículos originales. En total, se recopilaron 138 trabajos. Se seleccionaron todos aquellos artículos que reportaron datos de la riqueza de especies de artrópodos en al menos 5 altitudes diferentes. Los artículos con resultados estadísticamente significativos suelen ser más propensos a encontrarse en las búsquedas bibliográficas (Rosenthal 1979, Csada et al. 1996). Para reducir este sesgo se incluyeron tanto estudios que fueron originalmente diseñados para poner a prueba la relación R-A, como otros que no fueron diseñados específicamente con ese propósito, pero reportaron datos de riqueza de especies a diferentes altitudes. Sólo se incluyeron los trabajos que reportaron datos “crudos” de riqueza de especies para cada altitud (ni transformados, ni rarefaccionados). Los trabajos de un mismo autor fueron incluidos sólo cuando fueron realizados a partir de distintos conjuntos de datos. Datos de distintos años en las mismas localidades fueron incluidos cuando se tomaron en diferentes sitios de muestreo. Cuando un estudio combinó datos de riqueza a escala local de varias montañas para describir un patrón regional, se tomaron los datos de riqueza local y se descartaron los valores de riqueza a escala regional. Cuando un

trabajo reportó datos de la variación de la riqueza de especies con la altitud para dos o más taxa subordinados (e.g. subfamilias) dentro de un grupo taxonómico mayor (e.g. familia), se analizaron de manera separada los datos de cada taxón subordinado, y se descartaron los valores reportados para el nivel taxonómico mayor. Luego de la aplicación de estos criterios se obtuvo una lista de 76 artículos con datos de 109 gradientes altitudinales en la riqueza de especies. Los datos publicados en forma gráfica fueron digitalizados usando el software Data Thief II 1.1.0 (Tummers 2006). La última búsqueda bibliográfica se llevó a cabo en diciembre de 2007, por lo que trabajos publicados con posterioridad a esa fecha no fueron incluidos. La lista completa de los trabajos incluidos en este estudio se presenta en el Apéndice IA.

Criterios utilizados para clasificar los gradientes en distintos subconjuntos

Se crearon tres subconjuntos de gradientes de acuerdo con criterios “estricto”, “intermedio” y “laxo” (ver definición de los criterios más abajo). Para esto, se clasificó cada gradiente altitudinal respecto de cuatro variables (que determinaron su inclusión en distintos subconjuntos; los detalles de cada gradiente se dan en el Apéndice IA).

Para cada gradiente se registró:

Diseño del muestreo: (1) Proporción del gradiente muestreado: McCain (2009) propone que los análisis de las relaciones R-A deben basarse en estudios que comprendan al menos el 70% del total de la montaña. (2) Estandarización del muestreo: se tuvo en cuenta si se aplicó el mismo esfuerzo de muestreo a través de los distintos pisos altitudinales. (3) Número de puntos muestreados: Whittaker (2010) adopta un mínimo de 10 puntos como el pertinente para poder discriminar entre las formas lineal y unimodal en la relación entre la riqueza de especies y la productividad, y este criterio fue también aplicado aquí.

Presencia de impacto antrópico: (4) se registró la presencia de disturbio antrópico como posible variable que podría influenciar sobre la forma de la relación R-A. Whittaker (2010) arguye que el diseño de los trabajos no debe incorporar potenciales variables que confundan la relación ecológica estudiada.

Se asignó cada gradiente a un subconjunto de datos de acuerdo con los siguientes criterios:

(1) Estricto: $\geq 70\%$ del gradiente muestreado, mismo esfuerzo de muestreo a través de los distintos pisos altitudinales, y ≥ 10 puntos muestreados;

(2) Intermedio: mismo esfuerzo de muestreo a través de los distintos pisos altitudinales, junto con una de las dos siguientes condiciones: a) proporción del gradiente muestreado mayor a 50%, y número de puntos muestreados menor a 10, o b) número de puntos muestreado ≥ 10 , pero proporción del gradiente muestreado $< 70\%$;

(3) Laxo: diferente esfuerzo de muestreo a través de los distintos pisos altitudinales, y/o evidencia de disturbios antrópicos; si el muestreo fue estandarizado, entonces, < 10 puntos muestreados y $< 50\%$ del gradiente muestreado.

La mayoría de los trabajos incluidos en este meta-análisis fueron estudios de campo que muestrearon artrópodos a escala local mediante distintos métodos. Sólo unos pocos trabajos usaron datos de colecciones de museos o información obtenida de mapas de distribución de especies (ver Apéndice IA). Luego de la clasificación de los trabajos en los distintos subconjuntos, se confirmó que el subconjunto estricto comprendió gradientes con extensión altitudinal media (\pm SD) de ~ 1890 (± 760) m y ~ 129 (± 45) m de resolución media entre sitios (i.e. distancia media entre sitios de muestreo), con una mayor proporción de gradientes a escala de paisaje (i.e. distancia lineal entre los dos sitios más extremos del gradiente > 30 km; 62%) que a escala local (i.e. distancia entre los dos sitios más extremos < 30 km; 38%). El subconjunto

intermedio comprendió gradientes de $\sim 1537 (\pm 668)$ m, $\sim 221 (\pm 134)$ m de resolución media entre sitios, y una mayor proporción de gradientes a escala local (71%) que de paisaje (29%). El subconjunto laxo comprendió gradientes de $\sim 1490 (\pm 808)$ m extensión altitudinal media, $\sim 238 (\pm 137)$ m de resolución media entre sitios, y proporción similar de gradientes a escala local y de paisaje.

Identificación de patrones

Los 109 gradientes R-A fueron analizados mediante dos métodos: (1) Un protocolo estándar que permitió la descripción estadística de los patrones (a partir de aquí referido como “método estadístico”), y (2) Identificación visual de la forma (“método visual”). Aquí el propósito fue principalmente descriptivo, y se utilizaron los métodos visual o estadístico para dar cuenta de la forma de los gradientes R-A (ver Rowe y Lidgard 2009 para un enfoque similar).

Método estadístico: Para cada gradiente se realizó una regresión de la riqueza de especies (y) en función de la altitud (x) para evaluar la verosimilitud (*likelihood*) de los datos dados cuatro modelos. Modelo 1) regresión lineal simple de la relación R-A ($y = a + bx$, donde a = ordenada al origen, b = pendiente) que describió un patrón monotónico decreciente (DEC) o creciente (CRE), dependiendo del signo de la pendiente ($-$ o $+$ respectivamente). Modelo 2) relación R-A no lineal de la forma: $y = a + bx^2$, que describió un patrón de meseta (MES: riqueza alta a bajas altitudes, seguida por una disminución de la riqueza) cuando $b < 0$. Modelo 3) de la forma $y = a + bx + cx^2$, donde a = ordenada al origen, y b y c = coeficientes de regresión, que dependiendo del signo de c , describió un patrón “jorobado” (JOR; $c < 0$), o con forma de U (UPAT; $c > 0$). Modelo 4) incluyó sólo la ordenada al origen ($y = a$), y evaluó la ausencia de patrón altitudinal (= no patrón: NP). Para cada gradiente asignado a JOR, se verificó que el valor de máxima riqueza se encontrara dentro del rango de altitudes

comprendidas por los datos. El método estadístico permitió detectar además otras formas de la relación R-A (e.g. forma de J o L) que fueron mantenidas dentro de una única categoría (OTR).

Para encontrar el mejor modelo explicativo, i.e. para asignar cada gradiente a un patrón, se utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc: Burnham y Anderson 2002, Diniz-Filho et al. 2008). El criterio de AICc se basa en la función estadística de “likelihood, o “verosimilitud estadística”. Los criterios de información suponen la existencia de un “modelo verdadero” que generó los datos, y miden la distancia (cuantificada por ejemplo con AICc) entre un modelo i y el modelo “verdadero”. Dicha distancia es un estimador de la cantidad de información perdida entre un modelo i y el modelo “verdadero” que generó los datos (Burnham y Anderson 2002, Bolker 2008). De esta manera, minimizar el AICc significa maximizar la información extraída de los datos. Por cada parámetro que se agrega al modelo, el AICc aumenta en dos unidades de log-likelihood, por lo que se “penaliza” a los modelos más complejos (Bolker 2008). AICc no provee una media absoluta de la pérdida de información, sino que permite hacer comparaciones entre modelos de manera que es posible ordenarlos jerárquicamente, siendo el de menor AICc, el mejor modelo (i.e., el más apoyado por los datos; Burnham y Anderson 2002)

Se estimó el incremento en la pérdida de información (Δ_i) para cada modelo, comparando el valor de Akaike obtenido para cada modelo (AICc $_i$) con el estimado para el mejor modelo (AICc $_{min}$), esto es $\Delta_i = AICc_i - AICc_{min}$; se consideró que los modelos con $\Delta_i > 2$ respecto del mejor modelo tuvieron considerablemente menos apoyo (Burnham y Anderson 2002, Diniz-Filho et al. 2008). Modelos que presentaron $\Delta_i < 2$ respecto del mejor modelo, fueron considerados como igualmente probables; en

ese caso, se asignó igual apoyo a cada uno de los patrones R-A involucrados, dividiendo 1 por el número de patrones R-A apoyados por los datos.

Método visual: Para cada gradiente se elaboró un gráfico de puntos de la variación de la riqueza de especies en función de la altitud, para identificar la forma de manera visual: monotónica decreciente (DEC), monotónica creciente (CRE), jorobada (JOR), forma de U (UPAT) y meseta a bajas altitudes (MES). Para minimizar la subjetividad inherente a este método, se siguió el criterio utilizado por McCain (2009) para asignar relaciones R-A a distintos patrones. Se definieron como patrones DEC y CRE respectivamente a aquellos gradientes en los cuales la riqueza de especies disminuyó o se incrementó de manera monotónica con la altitud. JOR fueron aquellos gradientes unimodales que mostraron un pico de riqueza a altitudes intermedias con 25% o más especies que en la base y la cima de la montaña. Los patrones MES mostraron más de 300 m consecutivos de riqueza elevada en la base de la montaña, y luego una disminución de la riqueza (ver McCain 2009 para más detalles y otras formas posibles). Los gradientes que no mostraron una relación clara R-A fueron asignados a NP, y otras formas diferentes a las mencionadas anteriormente fueron incluidas en la categoría OTR. Para identificar la forma final de cada gradiente se buscó el consenso entre los métodos estadístico y visual; los gradientes que presentaron falta de consenso fueron etiquetados como “contradictorios” (CONT).

Para evaluar en mayor profundidad la incertidumbre en la identificación de la forma de la relación R-A, se realizó un meta-análisis formal (Hedges y Olkin 1985). El meta-análisis permite sintetizar los resultados de un conjunto de estudios primarios sobre un determinado tópico de investigación, calculando una magnitud promedio de la relación entre las variables implicadas (Hedges y Olkin 1985). Para poder integrar los resultados de los estudios es preciso definir una medida común a todos los estudios.

Para esto se calcula un “tamaño del efecto” para cada estudio, cuya varianza es proporcional al tamaño de la muestra del estudio. Luego, los tamaños del efecto de cada estudio, pesados por su varianza se combinan en un estimador común de la magnitud del efecto, de esta manera se obtiene una magnitud promedio de la relación, controlando por el tamaño de la muestra de cada estudio primario (Hedges y Olkin 1985, Arnqvist y Wooster 1995). Para calcular el tamaño del efecto de cada trabajo, se aplicó la raíz cuadrada a los coeficientes de determinación (R^2) de las regresiones para obtener coeficientes de correlación (r ; e.g. Hillebrand 2004), que fueron transformados a un “Zr” (transformación Z de Fisher, Zr; Hedges y Olkin 1985). Este tamaño del efecto provee una medida de la fuerza de la relación R-A. Se estimó una medida común del tamaño del efecto para cada uno de los subconjuntos de datos (estricto, intermedio y laxo). La combinación de términos lineales y cuadráticos en un meta-análisis requiere que todas las regresiones hayan sido ajustadas con el mismo número de términos (Mergensen K. y Gurevitch, J., comunicación personal). Por lo tanto, se realizaron meta-análisis separados para cada patrón R-A (DEC, JOR y MES). Todos los análisis fueron realizados con el programa R (R Development Core Team 2009).

Además, se evaluó el grado en que la taxonomía, el clima y la biogeografía pueden influir sobre los cambios en las proporciones relativas de los patrones R-A en el total de datos analizados y luego de la manipulación de los datos, a fin de poder evaluar mejor el efecto de la manipulación metodológica sobre los resultados. Estos análisis fueron realizados con el programa StatXact-6 (2003).

RESULTADOS

Los 109 gradientes R-A tomados en conjunto mostraron diferencias en la representación proporcional de las distintas formas del patrón entre los dos métodos de

análisis y el consenso (Fig. I.1a-c). El método estadístico sugirió la falta de patrón en aproximadamente el 40% de los gradientes (NP: Fig. I.1a). DEC y MES mostraron una representación proporcional similar (~20%), seguidos por JOR (~13%; Fig. I.1a). El método visual disminuyó a la mitad la representación proporcional de los NP y MES, e incrementó considerablemente la representación proporcional de JOR y DEC (Fig. I.1b). El consenso sugirió que DEC fue la relación R-A más abundante, seguida de JOR, mientras que MES resultó más rara. Aproximadamente un 20% del total de los gradientes se mantuvieron como NP, y cerca de un 25% no mostraron consenso (CONT; Fig. I.1c).

El criterio de selección estricto resultó en un subconjunto de 21 gradientes que mostraron un orden consistente en la importancia relativa de los patrones R-A más abundantes a través de ambos métodos de análisis y el consenso (JOR>DEC>MES; Fig. I.1d-f). La representación proporcional de los JOR se incrementó, mientras que la de los MES disminuyó con el método visual y el consenso, respecto del método estadístico (Fig. I.1d-f). La representación proporcional de los NP, y especialmente la de los CONT, fue menor que para el conjunto completo de los datos (comparar Fig. I.1c y f).

Al relajar los criterios de selección de las relaciones R-A, se obtuvieron dos subconjuntos de 42 (intermedio) y 46 (laxo) sets de datos. La distribución de frecuencias relativas de los distintos patrones R-A en ambos subconjuntos siguió en gran medida a la observada para el conjunto completo de los datos en todos los métodos de análisis (comparar Fig. I.1a-c y g-l). El método estadístico mostró la mayor proporción de NP (Fig. I.1g y j). El método visual disminuyó la proporción de MES y NP, lo que incrementó la proporción de JOR y DEC (Fig. I.1h y k). El consenso confirmó la predominancia de DEC, aunque hubo una alta proporción de NP y CONT

(Fig. I.1i y l). CRE y UPAT fueron raros en todos los casos, especialmente para el subconjunto laxo (Fig. I.1g-l).

Luego de controlar por las diferencias en el tamaño de la muestra, se siguió confirmando que al relajar los criterios de selección de los gradientes R-A, se incrementó la incertidumbre en la estimación de la magnitud de las relaciones R-A (Fig. I.2).

Luego del consenso, la frecuencia relativa de los patrones más abundantes (DEC, JOR y MES) fue independiente de la taxonomía para el conjunto completo de los datos, (permutación basada en la prueba de Fisher-Freeman Halton para muestras pequeñas de datos categóricos ($FI = 20.16$, $gl = 18$, $p = 0.19$), aunque existió una asociación con el clima ($FI = 30.87$, $gl = 24$, $p = 0.02$), y la biogeografía ($FI = 23.03$, $gl = 12$, $p = 0.003$; ver también Fig. IA.1a-c, Apéndice IA). Luego de la manipulación de relaciones R-A en distintos subconjuntos, no se encontró asociación entre la forma de la relación R-A y la taxonomía o el clima (Tabla I.1, Figs. IB.2 y IB.3, Apéndice IB), pero se evidenció una relación con la biogeografía en el subconjunto estricto (Tabla I.1). Esta relación sugirió que los patrones JOR son encontrados solamente en las regiones Neártica y Paleártica, mientras que los DEC se encuentran más frecuentemente en la región Neotropical (Fig. IB.4a, Apéndice IB).

DISCUSIÓN

La “calidad” de los datos originales seleccionados para un meta-análisis es crucial para identificar de manera confiable la forma de la relación R-A (ver Whittaker 2010 para una discusión). En particular, se confirmaron las dos predicciones propuestas en este trabajo: en general, la incertidumbre en la identificación de la forma aumentó a medida que el criterio de inclusión de trabajos en el análisis se volvió más laxo; y los

trabajos que se agruparon mediante el criterio de selección estricto, mostraron mayor robustez en los patrones R-A a la variación en el método utilizado para identificar la forma. Rahbek (2005) demostró que las decisiones concernientes al diseño de los estudios individuales pueden cambiar completamente los resultados de la forma de los patrones R-A (pero ver Rowe y Lidgard 2009). Esta tesis muestra cómo estos efectos pueden también interactuar con los métodos (estadístico y visual) usados para identificar la forma para afectar la distribución de frecuencias relativas de patrones R-A.

Luego del consenso, las relaciones R-A tomadas en conjunto sugirieron la predominancia del patrón monotónico decreciente. Sin embargo, la aplicación del criterio de selección estricto confirmó la predominancia de patrones “jorobados” sobre los monotónicos decrecientes. En general, la frecuencia relativa de patrones en el conjunto completo de los datos fue similar a la encontrada en los subconjuntos intermedio y laxo, que juntos representaron más de un 80% de las relaciones R-A de este trabajo. Los cambios en la representación proporcional de las formas luego de la manipulación, no estuvieron asociados con el clima y la toponomía, aunque se encontró una asociación con la biogeografía en el subconjunto estricto. Esta asociación sugirió una tendencia a encontrar mayor frecuencia de patrones “jorobados” en las regiones Neártica y Paleártica, lo que complica una interpretación general de los resultados sin considerar la biogeografía de los grupos estudiados. Sin embargo, mientras que los patrones “jorobados” representaron un 30% del total de las relaciones R-A paleárticas + neárticas (tomadas en forma conjunta) en el conjunto completo de los datos, su representación ascendió a un 77% en el subconjunto estricto. Además la representación proporcional de las regiones Neártica + Paleártica se incrementó en un factor de 1.25 en el subconjunto estricto, mientras que la representación proporcional de los patrones

“jorobados” se incrementó en un factor de 3. Por lo tanto, a pesar de la asociación con la biogeografía, el cambio sustancial en la representación proporcional de las diferentes formas hallado en el subconjunto estricto, difícilmente pueda considerarse simplemente una consecuencia de la presencia de relaciones R-A neárticas y paleárticas.

Una de las consecuencias de relajar el criterio de inclusión de relaciones R-A de estricto a intermedio y laxo, fue el incremento de la representación proporcional de patrones monotónicos decrecientes. Esto sugiere que reducir el esfuerzo de muestreo en los estudios individuales, i.e. bajando la cantidad de puntos muestreados, o reduciendo la proporción muestreada del gradiente, puede favorecer la percepción de patrones monotónicos decrecientes, lo cual altera la distribución relativa de los distintos patrones R-A. Existen antecedentes acerca de que la variación en el esfuerzo de muestreo afecta otras relaciones macro-ecológicas (e.g. relación entre el tamaño corporal y la abundancia: Griffiths 1998). Dentro del contexto de las relaciones R-A, la reducción del número de puntos del muestreo, o de la proporción del gradiente muestreado, podrían estar asociados con efectos de la escala espacial, que se sabe afectan el análisis de los patrones de diversidad de especies (Lyons y Willig 1999, 2002, Rahbek y Graves 2000, Whittaker et al. 2001), y específicamente los gradientes altitudinales en la riqueza de especies (e.g. Rahbek 2005, Jankowski y Weyhenmeyer 2006, Nogués-Bravo et al. 2008, Sanders et al. 2009). Por ejemplo, disminuir la extensión del gradiente muestreado, especialmente omitiendo la parte inferior de la montaña, puede llevar a que un gradiente “jorobado” sea percibido como uno monotónico decreciente, si el muestreo sólo abarca la parte descendente de la joroba (Rahbek 2005, Nogués-Bravo et al. 2008). Este trabajo reveló mayor frecuencia relativa de patrones “jorobados” en el subconjunto estricto que en los subconjuntos intermedio y laxo, comprendiendo el primer subconjunto estudios con mayor esfuerzo de muestreo y

extensión altitudinal que los otros dos. Por otra parte, todos los patrones “jorobados” del subconjunto estricto, provinieron de estudios realizados a escala de paisaje dentro de las regiones Neártica y Paleártica. Dado el bajo número de observaciones en el subconjunto estricto, todos estos efectos merecen mayor atención en estudios futuros.

Otra consecuencia de la manipulación de los datos fue el incremento de la incertidumbre en la identificación del patrón al utilizar los subconjuntos de datos intermedio y laxo. Además, luego de controlar por las diferencias en el tamaño de la muestra, la incertidumbre en la estimación de la magnitud de las relaciones R-A se incrementó a medida que se relajó el criterio de inclusión de datos. La ausencia de patrón (NP) fue mayor en los subconjuntos intermedio y laxo que en el estricto, especialmente para el método estadístico. Para los subconjuntos intermedio y laxo, el método estadístico fue más conservativo en la detección de patrones, y sugirió una mayor proporción de NP que el método visual. Al aplicar el método visual y el consenso fue posible resolver los conjuntos de datos NP en formas reconocibles; sin embargo, persistió una proporción considerable de conjuntos de datos sugiriendo la falta de patrón o un resultado contradictorio. El subconjunto estricto mostró menor resolución media entre sitios, por lo que un mayor efecto de la autocorrelación espacial en dicho subconjunto podría contribuir a la disminución de la incertidumbre en la detección de la forma. Existen varios atributos del diseño de los estudios que conformaron los subconjuntos intermedio y laxo que podrían complicar la detección de patrón, incluyendo el muestreo no estandarizado y el incremento de la resolución media entre sitios, lo que promueve un aumento en la dispersión de los datos. Sin embargo, en el subconjunto estricto, para una alta proporción (~15%) de conjuntos de datos tampoco fue posible detectar un patrón. Esto sugiere que la presencia de variación idiosincrática en la relación R-A podría ser común en artrópodos.

Este trabajo muestra que el uso de distintos métodos para identificar la forma R-A interactúa con la calidad de los datos de base para influir sobre la distribución relativa de los patrones. Sólo el subconjunto estricto mostró un orden consistente en la importancia relativa de las distintas formas R-A que fue robusto a la variación en el método de análisis utilizado. El subconjunto estricto estuvo conformado por muy pocos gradientes como para inferir conclusiones generales acerca de un grupo tan diverso como los artrópodos. Sin embargo, la consistencia en los resultados dentro del subconjunto estricto hace razonable inferir la existencia de múltiples formas de la relación R-A, con la predominancia de patrones “jorobados” sobre los monotónicos decrecientes, junto con la presencia de una considerable variación idiosincrásica. Si se hubiera basado la interpretación en el conjunto completo de los datos, se habrían obtenido conclusiones diferentes acerca del patrón más predominante en artrópodos. En forma resumida, estos resultados sugieren que las decisiones tomadas al momento de recopilar los trabajos, junto con el método usado para inferir la forma de las relaciones R-A (visual o estadístico) influyen sobre nuestra percepción de la frecuencia relativa de las formas predominantes, y no necesariamente el conjunto con mayor cantidad de datos es el mejor para un meta-análisis.

TABLAS

Tabla I.1. Prueba de asociación entre la distribución de frecuencias relativas luego del consenso de los tres patrones más abundantes (JOR, DEC, MES), y la taxonomía, el clima y la región biogeográfica.

Prueba de asociación	Estricto			Intermedio			Laxo		
	FI	GL	<i>p</i>	FI	GL	<i>p</i>	FI	GL	<i>p</i>
Taxa x patrón R-A	13.65	10	0.12	11.09	12	0.83	14.080	14	0.71
Región climática x patrón R-A	15.43	12	0.18	15.54	14	0.16	14.333	16	0.99
Región biogeográfica x patrón R-A	13.81	6	0.003*	9.36	8	0.27	11.346	12	0.82

FI = Permutación basada en el estadístico de Fisher-Freeman-Halton, GL= grados de libertad, *p* = nivel de probabilidad

FIGURAS

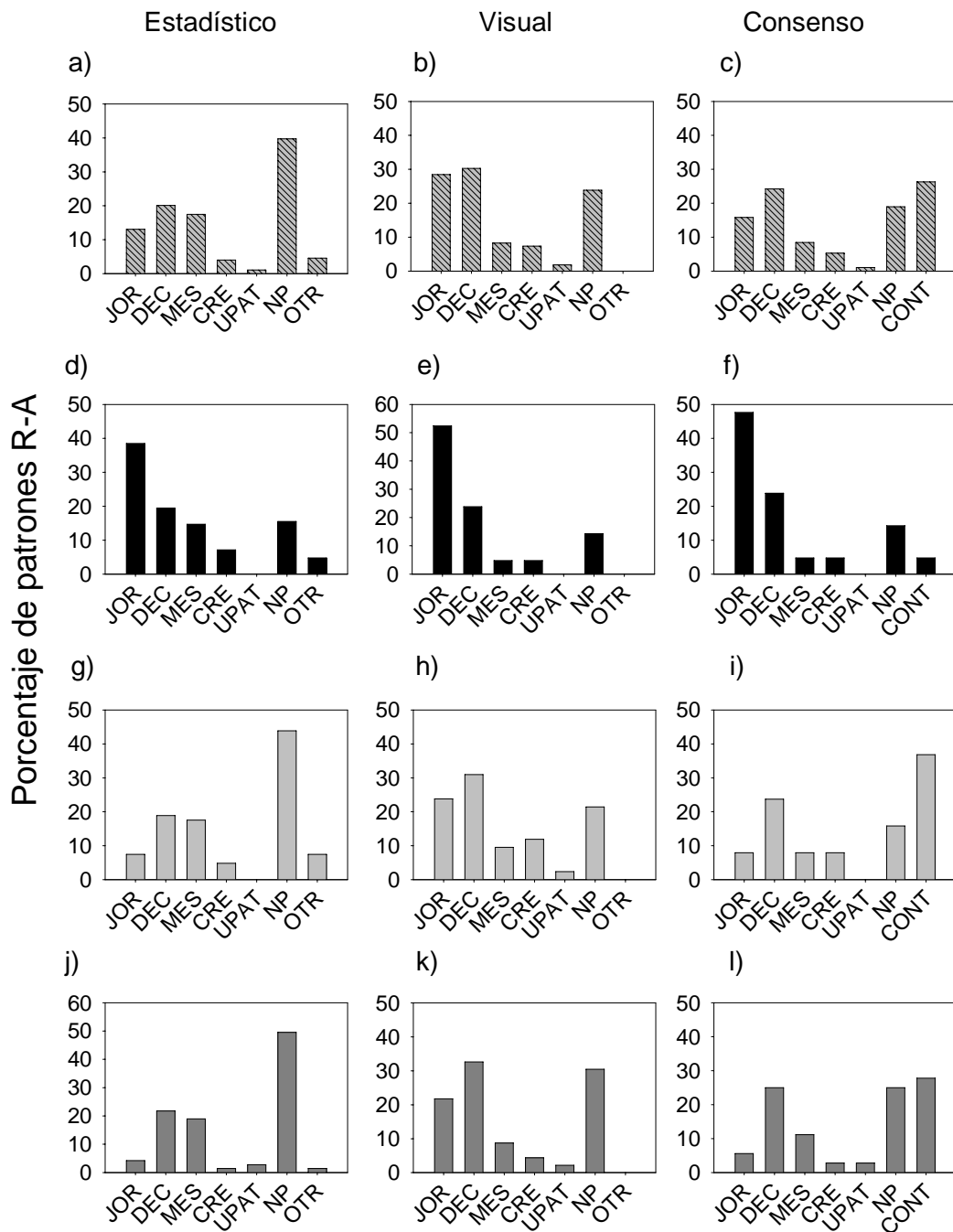


Fig. I.1. Distribución de frecuencias relativas de patrones R-A observados para el conjunto completo de datos (a-c), y los subconjuntos estricto (d-f), intermedio (g-i) y laxo (j-l), analizados con los métodos estadístico y visual, y para el consenso. JOR: “jorobado”, DEC: monótono decreciente, MES: meseta, CRE: monótono creciente, UPAT: forma de U, NP: no patrón, OTR: otros patrones, CONT: contradictorio. Tamaño de la muestra (de abajo hacia arriba): a) 12.4, 19.1, 16.6, 3.8, 1, 37.8, 4.3; b) 31, 33, 9, 8, 2, 26, 0; c) 15, 23, 8, 5, 1, 18, 25; d) 8.1, 4.1, 3.1, 1.5, 0, 3.2, 1; e) 11, 5, 1, 1, 0, 3, 0; f) 10, 5, 1, 1, 0, 3, 1; g) 2.8, 7.2, 6.7, 1.8, 0, 16.7, 2.8; h) 10, 13, 4, 5, 1, 9, 0; i) 3, 9, 3, 3, 0, 6, 14; j) 1.5, 7.8, 6.8, 0.5, 1, 17.8, 0.5; k) 10, 15, 4, 2, 1, 14, 0; l) 2, 9, 4, 1, 1, 9, 10. Trabajos con bajo número de sitios de muestreo (N = 5) no fueron analizados con el método estadístico.

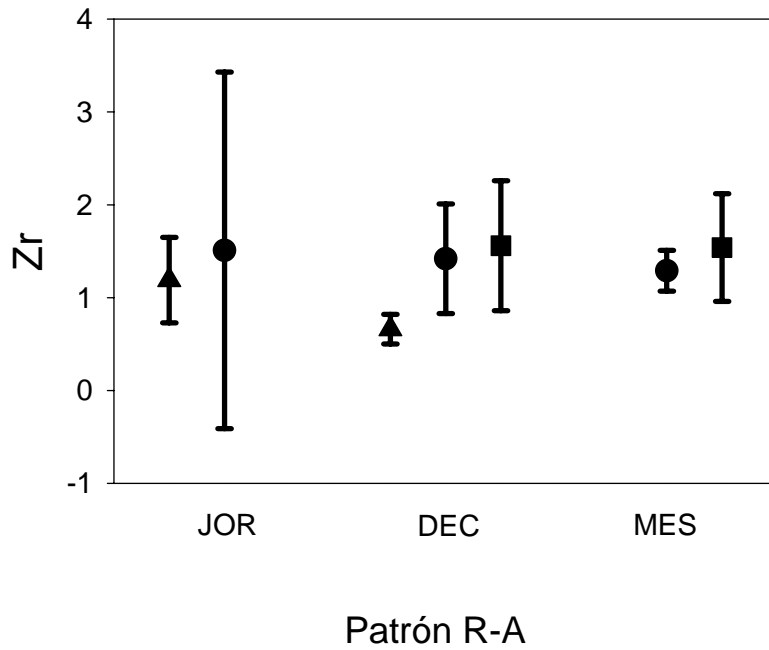


Figura I.2. Efecto de relajar el criterio de selección de los estudios de (▲) estricto, a (●) intermedio y (■) laxo, sobre la incertidumbre (mostrada como intervalos de confianza del 95%) en la estimación de un tamaño del efecto común (Zr: transformación Z de Fisher) para patrón JOR: “jorobado”, DEC: monotónico decreciente, MES: meseta.

APÉNDICE I

Apéndice IA. Detalles de los trabajos usados en el meta-análisis.

Tabla IA.1. Detalles de los 75 artículos usados como datos base del estudio.

Estudio	Proporción muestreada del gradiente (1)	Estandarización del muestreo (2)	N (3)	Extensión altitudinal (m) (4)	Grano Focal o tamaño de la parcela (5)	Resolución entre sitios (6)	Extensión geográfica (7)	Método de muestreo (8)	Tipo de dato (9)	Taxon (10)	Región biogeográfica (11)	Subconjunto (12)	Comentarios (13)
1	59%	NOEST	8	3388	N/A	484	Paisaje	Redes "kite" (3 días)	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Laxo	Parque Nacional
2	76%	NOEST	9	2334	183 m transectas	292	Paisaje	Captura manual	Campo	Orthoptera	Neártica	Laxo	
3	95%	EST	10	850	8 x 8 m parcelas	97	Local	Captura manual activa (6-9 días)	Campo	Arachnida	Neotropical	Estricto	
	77%		11	950									
	83%		11	950									
4	54%	EST	8	700	100 m transecta	100	Local	Cebos y Captura manual (45 min)	Campo	Formicidae	Neotropical	Intermedio	Parque Nacional
5	49%	NOEST	8	1300	N/A	171	Paisaje	Métodos múltiples	Campo	Coleoptera	Neotropical	Laxo	Parque Nacional
6	86%	EST	6	2500	1 ha	500	Local	Muestras de suelo y hojarasca tomadas con "corer"	Campo	Arthropoda	Neotropical	Intermedio	Parque Nacional
7	52%	EST	9	800	Muy local (1 trampa cebada)	100	Local	Trampas Cebadas con carroña (90 días)	Campo	Diptera	Paleártica	Intermedio	Disturbio
8	63%	EST	20	570	Area cubierta por 15' de caminata	30	Paisaje	"captura" sin especificaciones	Campo	Lepidoptera	Paleártica	Intermedio	

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

9	77%	EST	5	1446	100 m ²	362	Paisaje	Captura manual	Campo	Insecta	Neártica	Intermedio	Parque Nacional
10	90%	EST	9	1600	Local	200	Local	Métodos múltiples Trampa de caída (30 días)	Campo	Araneae	Paleártica	Intermedio	
	68%		7	1200				Otros métodos (30 minutos)					
11	99%	EST	11	1900	~1000m	200	Local	Trampas de caída	Campo	Coleoptera	Etiópica	Estricto	Parque Nacional
12	99%	EST	11	1900	~1000m	200	Local	Trampas de caída	Campo	Formicidae	Etiópica	Estricto	Parque Nacional
13	93%	EST	6	<u>2690</u> 2690	25 m	537	Local	Trampas de luz (3 horas)	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Intermedio	Parque Nacional
14	63%	EST	11	1637	25 m	163	Local	Trampas de luz	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Intermedio	Parque Nacional
15	50%	EST	10	2040	30 m ² (hojarasca) 40 m (trampas)	227	Local	Trampas de caída Tamizado de hojarasca de Winkler	Campo	Formicidae	Oriental	Intermedio	Parque Nacional
16	33%	EST	6	1920	N/A (local)	384	Local	Trampas de caída Captura manual	Campo	Coleoptera	Neotropical	Laxo	Parque Nacional (Disturbio)
17	96%	EST	8	1560	30' min local	180	Local	Captura manual Red	Campo	Orthoptera	Paleártica	Intermedio	Disturbio
18	54%	NOEST	9	2134	Local	328	Local	Trampas cebadas	Campo	Drosophila	Neártica	Laxo	Parque Nacional
19	<u>97%</u> <u>90%</u> 71%	NOEST	<u>7</u> <u>11</u> 9	<u>2380</u> <u>2200</u> 1750	N/A	<u>396</u> <u>220</u> 219	Paisaje	Trampas de caída (28-89 días)	Campo	Araneae	Paleártica	Laxo	
20	98%	EST	6	2300	> 100 m	460	Paisaje	Trampas de caída	Campo	Coleoptera	Etiópica	Intermedio	

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

21	38%	EST	24	1160	Local	509	Local	N/A	Campo	Ephemeroptera	Neotropical	Laxo	
22	70%	NOEST	8	2950	~300-500 m ~300 m	421	Local	Trampas de caída cebadas (24-48 hs)	Campo	Coleoptera	Neártica- Neotropical	Laxo	
	69%	EST	7	3250		542					Neotropical	Intermedio	
	41%	EST	7	2050		342					Neotropical	Laxo	
23	42%	NOEST	6	1250	~250-800 m	250	Local	Trampas de caída cebadas (48hs)	Campo	Coleoptera	Neotropical	Laxo	Bosque primario
	33%		5	1000									Disturbio bajo
	42%		6	1250									Bosque primario
24	43%	NOEST	6	1525	1000 hierbas 100 arbustos 45 árboles	305	Paisaje	Captura manual Redes de barrido	Campo	Insecta	Neártica	Laxo	
25	95%	EST	8	1960	250 m	280	Local	Captura manual Trampas de caída (4 días) Wrinkler	Campo	Formicidae	Etiópica	Intermedio	Parque Nacional
26	100%	EST	134	2575	Mapa	100	Paisaje	Datos de mapa	Datos de Colección	Lepidoptera	Neártica	Estricto	
	63%		52	1765	100 m x 100 m			Observación de campo	Campo			Intermedio	
	95%		35	1445					Campo			Estricto	
	62%		22	710					Campo			Intermedio	
27	73%	EST	104	1355	100 m x 100 m	100	Paisaje	Observación de campo	Campo	Lepidoptera	Neártica	Estricto	Bosque nacional
28	55%	EST	49	878	caminando	100	Paisaje	Observación de campo	Campo	Lepidoptera	Neártica	Intermedio	Bosque

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

100 m x 100 m													nacional
29	N/A 2 Very short gradients	NOEST	7	129	Local	22	Paisaje	Captura de red (3 minutes)	Campo	Insecta	Neotropical	Laxo	
			<u>7</u>	<u>820</u>		<u>137</u>							
			<u>5</u>	<u>85</u>		<u>21</u>							
30	29%	EST	7	1210	6-23 m2	202	Paisaje	Fumigación de árboles	Campo	Artrophoda	Oceánica	Laxo	Parque Nacional
31	77%	N/A	7	1800	N/A	300	Paisaje	Técnicas múltiples	Campo	Coleoptera	Paleártica	Laxo	
32	80%	NOEST	17	3038	Local	190	Paisaje	Trampas Malaise (nro de trampas x mes variable)	Campo y otros datos	Hymenoptera	Neotropical	Laxo	
33	42.5%	EST	12	1275	100 m x 2 m	116	Paisaje	Captura manual (1 hora/hombre)	Campo	Isoptera	Oriental	Intermedio	Parque Nacional
34	70%	NOEST	5	1425	Local	356	Local	Malaise Potes amarillos Trampas cebadascon fruta Red de barrido (7-10 días)	Campo	Diptera	Etiópica	Laxo	Parque Nacional
35	<u>56%</u> <u>76%</u>	EST	<u>9</u> <u>8</u>	<u>1360</u> <u>1850</u>	200 m x 5 m	<u>264</u> <u>170</u>	Local	Observación (2 hombres/ caminata 24')	Campo	Lepidoptera	Paleártica	Intermedio	Parque Nacional
36	100%	NOEST	9	2301	Local	275	Local	Trampas Cebadas	Campo	Scarabaeidae	Etiópica	Laxo	Parque Nacional
37	<50%	HOMO	5	620	50 m	155	Local	Trampas de caída	Campo	Coleoptera	Paleártica	Laxo	
38	69%	HOMO	5	750	2 m x 100 m transecta	188	Local	Observación	Campo	Isoptera	Oriental	Intermedio	Parque Nacional
39	64%	HOMO	29	1930	N/A	- - -	Local	Trampas de caída cebadas	Campo	Coleoptera	Paleártica	Intermedio	
40	N/A (130 m) Very short	HOMO	9	229	Local	29	Paisaje	Red de mano	Campo	Arthropods	Paleártica	Laxo	
41	N/A (muestreo solamente 230)	HOMO	5	230	Local	58	Local	Red de barrido	Campo	Orthoptera	Neártica	Laxo	

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

m) Very short													
42	N/A 900-3500	NOEST	10	2600	Local	281	Paisaje	Captura Manual	Campo	Coleoptera	Neotropical	Laxo	Disturbio
43	48%	HOMO	5	565	3 m2	141	Paisaje	Extracción Tullgren	Campo	Acari	Neártica	Laxo	Disturbio bajo
44	52% 68%	HOMO	5 7	1031 1352	100 m	258 225	Local	Trampas de caída cebadas	Campo	Scarabaeoidea	Paleártica	Intermedio	
45	90% 70%	HOMO	19 18	1800 1700	Localidades	100	Paisaje	Datos de mapa (sitios)	Mapa	Scarabaeoidea	Paleártica	Estricto	
46	50%	HOMO	7	2100	50 m	325	Paisaje	Trampas cebadas Captura manual	Campo	Coleoptera	Neártica	Intermedio	Disturbio
47	62%	HOMO	5	800	30 cm x 30 cm	200	Local	Red	Campo	Arthropoda	Paleártica	Intermedio	
48	58%	NOEST	5	1200	Local (cilindro en suelo 15 cm x 10 cm)	300	Local	Cilindro de aluminio	Campo	Hexapoda	Paleártica	Laxo	
49	52%	NOEST	6	1156	10 x 10 m	231	Paisaje	Embudos de colecta	Campo	Formicidae	Australiana	Laxo	
50	54%	NOEST	6	2500	Local (4 trampas de caída)	500	Paisaje	Trampas cebadas	Campo	Scarabaeoidea	Neártica	Laxo	
51	83%	HOMO	12	1600	Local	111	Paisaje	Red de barrido	Campo	Insecta	Neártica	Estricto	Disturbio en la Región, pero sitios no disturbados por 3-40 años
52	83%	HOMO	7	1540	4 muestras de 500 ml	257	Paisaje	Muestras de suelo Vaso de precipitado	Campo	Arachnida	Paleártica	Intermedio	Disturbio
53	58%	HOMO	14	1010	Local	78	Paisaje	Red Surber	Campo	Plecoptera	Neotropical	Laxo	Disturbio
54	55%	NOEST	6	1425	Local	285	Paisaje	Observación Red Areal Van Someren-Rydon	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Laxo	Parque Nacional
55	83%	HOMO	13	2150	Local	179	Paisaje	Red de mano	Campo	Hymenoptera	Paleártica	Estricto	

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

56	66%	HOMO	13	3000	Localidad	250	Paisaje	- - -	Datos de Colección	Homoptera	Neotropical	Intermedio	
57	86%	HOMO	8	1720	90 m2 hojarasca tamizada en transecta de 180 m 40 trampas de caída en transecta de 200 m	246	Local	Tamizado de hojarasca Trampas de caída	Campo	Hymenoptera <hr/> Coleoptera <hr/> Dermaptera <hr/> Arachnida <hr/> Isopoda	Neotropical	Intermedio	Bosque primario
58	40%	HOMO	8	775	Local	100	Local	Red para mariposas	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Laxo	Bosque primario, mencionado Disturbio cerca del Camino. Parque Nacional
59	81%	HOMO	17 <hr/> 15	450	1 m transecta	29 <hr/> 33	Local	Red para Plankton	Campo	Cladocera <hr/> Copepoda	Paleártica <hr/> Paleártica	Laxo	Relativamente prístino. Baja Población
60	100% <hr/> 86%	HOMO	8 <hr/> 7	700 <hr/> 600	30 m transecta	100	Local	Red de barrido	Campo	Insects	Neotropical	Intermedio	Parque Nacional
61	79%	HOMO	9	1080	4 m transecta	135	Paisaje	Trampas de caída cebadas	Campo	Scarabaeoidea	Paleártica	Intermedio	Parque Natural
62	76%	NOEST	7	1500	2 or 10 m	250	Local	Trampas de caída Captura manual	Campo	Formicidae	Oriental	Laxo	Parque Nacional
63	76% <hr/> 97% <hr/> 81%	HOMO	33 <hr/> 20 <hr/> 20	3250 <hr/> 3900 <hr/> 2850	100 m	100	Paisaje	Registros de Colecciones	Mapa	Formicidae	Neártica	Estricto	
64	49% <hr/> 42% <hr/> 30%	HOMO	14 <hr/> 16 <hr/> 13	1300 <hr/> 1500 <hr/> 1200	50x60 m	100	Local	Trampas de caída	Campo	Formicidae	Neártica	Intermedio	Parque de Recreación Nacional
65	83% <hr/> 69%	HOMO	13 <hr/> 14	2150 <hr/> 1550	- - -	179 <hr/> 119	Local	Registros de colecciones	Datos de colección	Araneae	Etiópica	Estricto	

CAPÍTULO I: PERCEPCIÓN DEL PATRÓN

66	$\frac{79\%}{68\%}$ 79%	NOEST	$\frac{5}{5}$ 7	$\frac{1900}{1650}$ 2300	---	$\frac{475}{413}$ 383	Local	Captura manual	Campo	Crustaceae	Paleártica	Laxo	
67	55%	HOMO	13	600	300 m2 observación Trampas locales	50	Local	Captura manual Trampas cebadas	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Intermedio	Disturbio bajo
68	83%	HOMO	17	1435	0.5 m2 (golpeteo)	90	Paisaje	Golpeteo de suelo Barrido aéreo	Campo	Araneae	Neártica	Estricto	Parque Nacional
69	100%	HOMO	11	480	5 m transecta	50	Local	Método de transecta Observación	Campo	Lepidoptera	Oriental	Laxo	Área protegida
70	44%	HOMO	8	1068	1 m2	152	Local	Golpeteo Ramas de árbol	Campo	Psocoptera	Neotropical	Laxo	
71	78%	HOMO	10	2175	Local	242	Paisaje	Red Areal Van Someren-Rydon	Campo	Lepidoptera	Neotropical	Estricto	
72	84%	HOMO	11	1650	50 m x 80 m	165	Paisaje	Red de barridos	Campo	Orthoptera	Neártica	Estricto	Área Natural protegida
73	86%	HOMO	13	1432	Local (caminando por un sendero)	130	Local	Red de barridos Colecta Trampas cilindro	Campo	Artrophoda	Neártica	Estricto	Parque Nacional
74	90%	HOMO	6	1715	200 m band	200	Paisaje	Conteos en transectas	Campo	Lepidoptera	Paleártica	Intermedio	Área Natural
75	63%	NOEST	5	2200	> 25 m	---	Paisaje	Trampas de luz	Campo	Homoptera	Neotropical	Laxo	Muestreo en sitios con y sin disturbio

(1) Proporción muestreada del gradiente; (2) Estandarización del muestreo: estudios con esfuerzo de muestreo a través de las distintas altitudes estandarizado (EST) o no estandarizado (no sistemático) (NOEST); (3) Número de puntos del gradiente; (4) Extensión altitudinal: diferencia de altitud entre el sitio de muestreo más alto y el más bajo; (5) Grano Focal o tamaño de la parcela: tamaño físico de la unidad usada para muestrear la biota, o al cual los datos fueron agregados para el análisis; se utilizó el término “Local” para referirse a aquellos estudios que no hicieron referencia explícita del

tamaño de la parcela, pero para los que fue posible inferir que los datos fueron tomados dentro de una distancia corta; (6) Resolución entre sitios: distancia media entre puntos adyacentes dentro de cada gradiente individual; (7) Extensión geográfica: distancia máxima entre los dos puntos más extremos del gradiente fue menor (Local) o mayor (Paisaje) que 30 km; (8) Método de muestreo; (9) Tipo de dato: se distinguió entre mapa, datos de colección y datos de campo; (10) Taxon; (11) Región Biogeográfica; (12) Subconjunto: se asignó cada gradiente a un subconjunto de datos, siguiendo el siguiente criterio: (1) Estricto: $\geq 70\%$ del gradiente muestreado, muestreo estandarizado o mismo esfuerzo de muestreo a través de las distintas altitudes, y ≥ 10 sitios de muestreo, (2) Intermedio: muestreo estandarizado o mismo esfuerzo de muestreo a través de las distintas altitudes junto con una de estas dos condiciones: a) proporción muestreada del gradiente mayor a 50%, número de puntos muestreados menor que 10, o b) número de puntos muestreados ≥ 10 , pero proporción muestreada del gradiente menor a 70%, (3) Laxo: estudios con muestreo no estandarizado o con distinto esfuerzo de muestreo a través de las distintas altitudes, y/o que mostraron evidencias de disturbio antrópico como potencial variable confundidora; si el muestreo fue estandarizado, entonces menos de 10 puntos de muestreo, y $<50\%$ del gradiente muestreado; (13) Comentarios adicionales.

Publicaciones utilizadas en el meta-análisis

1. Adams, M. J. 1973. Ecological zonation and the butterflies of the Sierra Nevada de Santa Marta. *Journal of Natural History* 7:699-718.
2. Alexander, G. y J. R. Hilliard. 1969. Altitudinal and seasonal distribution of orthoptera in the Rocky Mountains of Northern Colorado. *Ecological Monographs* 39:385-432.
3. Almeida-Neto, M., G. Machado, R. Pinto-da-Rocha y A. A. Giaretta. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography* 33:361-375.
4. Araujo, L. M. y G. W. Fernandes. 2003. Altitudinal patterns in a tropical ant assemblage and variation in species richness between habitats. *Lundiana* 4:103-109.
5. Ashworth, A. y J. Hoganson. 1987. Coleoptera bioassociations along an elevational gradient in the lake region of southern Chile, and comments on the postglacial development of the fauna. *Annals of the Entomological Society of America* 80:865-895.
6. Atkin, L. y J. Proctor. 1988. Invertebrates in the litter and soil on Volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4:307-310.
7. Baz, A., B. Cifrián, L. M. Díaz-Aranda, y D. Martín-Vega. 2007. The distribution of adult blow-flies (Diptera: Calliphoridae) along an altitudinal gradient in Central Spain. *Annales de la Société Entomologique de France* 43:289-296.
8. Baz Ramos, A. 1987. Abundancia y riqueza de las comunidades forestales de mariposas (Lepidoptera: Ropalocera) y su relación con la altitud en el Sistema Ibérico meridional. *Graellsia* 43:179-192.
9. Blanche, K. R. y J. A. Ludwing. 2001. Species richness of gall-inducing insects and host plants along an altitudinal gradient in Big Bend National Park, Texas. *The American Midland Naturalist* 145:219-232.
10. Bosmans, R., Maelfait, J. P. y de Kimpe, A. 1986. Analysis of the spider communities in an altitudinal gradient in the French and Spanish Pyrénées. *Bulletin of the British arachnological Society* 7:69-76.
11. Botes, A., M. A. McGeoch y S. L. Chown. 2007. Ground-dwelling beetle assemblages in the northern Cape Floristic Region: patterns, correlates and implications. *Austral Ecology* 32:224.
12. Botes, A., M. A. McGeoch, H. G. Robertson, A. van Niekerk, H. P. Davids y S. L. Chown. 2006. Ants, altitude and change in the northern Cape Floristic Region. *Journal of Biogeography* 33:71-90.
13. Brehm, G., R. K. Colwell y K. Jürgen. 2006. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography* 16:205-219.
14. Brehm, G., D. Süssenbach, y C. Fiedler. 2003. Unique elevational diversity patterns of geometrid moths in an Andean montane rainforest. *Ecography* 26:456-466.
15. Brühl, C. A., M. Mohamed, y K. E. Linsenmair. 1999. Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 15:265-277.
16. Camero, E. R. 2003. Caracterización de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27:491-516.
17. Claridge, M. F. y J. S. Singhrao. 1978. Diversity and altitudinal distribution of grasshoppers (Acridoidea) on a Mediterranean mountain. *Journal of Biogeography* 5:239-250.
18. Cooper, D. M. y T. Dobzhansky. 1956. Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite region of California. The occurrence of species of *Drosophila* in different life zones and at different seasons. *Ecology* 37:526-533.
19. Chatzaki, M., P. Lymberakis, G. Markakis y M. Mylonas. 2005. The distribution of ground spiders (Araneae, Gnaphosidae) along the altitudinal gradient of Crete, Greece: species richness, activity and altitudinal range. *Journal of Biogeography* 32:813-831.
20. Davis, A. L. V., C. H. Scholtz y S. L. Chown. 1999. Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *Journal of Biogeography* 26:1039-1055.
21. Dominguez, E. y J. M. Ballesteros Valdez. 1992. Altitudinal replacement of Ephemeroptera in a subtropical river. *Hydrobiologia* 246:83-88.
22. Escobar, F., G. Halfpeter y L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30:193-208.
23. Escobar, F., L. J. M. y H. Gonzalo. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography* 14:327-337.
24. Fernandes, G. W. y P. W. Price. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia* 76:161-167.

25. Fisher, B. L. 1998. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Reserve Speciale d'Anjanaharibe-Sud and on the western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology* 90:39-67.
26. Fleishman, E., G. T. Austin y D. D. Murphy. 2001. Biogeography of Great Basin butterflies: revisiting patterns, paradigms, and climate change scenarios. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:501-515.
27. Fleishman, E., G. T. Austin y A. D. Weiss. 1998. An empirical test of Rapaport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79:2482-2493.
28. Fleishman, E., J. P. Fay y D. D. Murphy. 2000. Upsides and downsides: contrasting topographic gradients in species richness and associated scenarios for climate change. *Journal of Biogeography* 27:1209-1219.
29. Flowers, R. W. 1991. Diversity of stream-living insects in Northwestern Panamá. *Journal of the North American Benthological Society* 10:322-334.
30. Gagne, W. C. 1979. Canopy-associated arthropods in *Acacia koa* and *Metrosideros* tree communities along an altitudinal transect on Hawaii Island. *Pacific Insects* 21:56-82.
31. Garrido Gonzalez, J., M. Fernandez Alaez y J. A. Regil Cueto. 1994. Geographical distribution of Adepfaga and Polyphaga (Coleoptera) in the Cantabrian Mountains (Spain): specific richness and analysis of the altitude factor. *Archiv fuer Hydrobiologie* 131:353-380.
32. Gaston, K. J. y I. D. Gauld. 1993. How many species of pimplines (Hymenoptera: Ichneumonidae) are there in Costa Rica? *Journal of Tropical Ecology* 9:491-499.
33. Gathorne-Hardy, F., Syaukani y P. Eggleton. 2001. The effects of altitude and rainfall on the composition of the termites (Isoptera) of the Leuser Ecosystem (Sumatra, Indonesia). *Journal of Tropical Ecology* 17:379-393.
34. Grimaldi, D. A., E. L. Quinter y T. Nguyen. 2000. Fruit flies as ecological indicators: species diversity and abundance of drosophilidae (Diptera) along an altitudinal transect in the Parc National de Marojejy, Madagascar. *Fieldiana Zoology* 97:123-135.
35. Gutiérrez, D. 1997. Importance of historical factors on species richness and composition of butterfly assemblages (Lepidoptera: Rhopalocera) in northern Iberian mountain range. *Journal of Biogeography* 24:77-88.
36. Hanski, I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles Scarabaeidae in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zoologica Fennica* 46:873-879.
37. Hosoda, H. 1999. Altitudinal occurrence of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on Mt. Kurobi, central Japan, with special reference to forest vegetation and soil characteristics. *Pedobiologia* 43:364-371.
38. Inoue, T., Y. Takematsu, A. Yamada, Y. Hongoh, T. Johjima, S. Moriya, Y. Sornnuwat, C. Vongkaluang, M. Ohkuma y T. Kudo. 2006. Diversity and abundance of termites along an altitudinal gradient in Khao Kitchagoot National Park, Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22:609-612.
39. Jay-Robert, P., J. M. Lobo y J. P. Lumaret. 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research* 29:196-205.
40. Jenkins, R. A., K. R. Wade y E. Pugh. 1984. Macroinvertebrate-habitat relationships in the river Teifi Wales catchment and the significance to conservation. *Freshwater Biology* 14:23-42.
41. Kemp, W. P., S. J. Harvey y K. M. O'Neill. 1990. Patterns of vegetation and grasshopper community composition. *Oecologia* 83:299-308.
42. Krysan, J. L., T. F. Branson, R. F. W. Schroeder y W. E. J. Steiner. 1984. Elevation of *Diabrotica sicuanica* (Coleoptera : Chrysomelidae) to the species level with notes on the altitudinal distribution of *Diabrotica* species in the Cuzco Department of Peru. *Entomological News* 95:91-98.
43. Lamoncha, K. L. y D. A. Crossley. 1998. Oribatid mite diversity along an elevation gradient in a southeastern appalachian forest. *Pedobiologia* 42:43-55.
44. Lobo, J. M., E. Chehlarov y B. Guéorguiev. 2007. Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages with altitude in the Bulgarian Rhodopes Mountains: a comparison. *European Journal of Entomology* 104:489-495.
45. Lobo, J. M., Guéorguiev, B. y Chehlarov, E. 2007. Convergences and divergences between two European mountain dung beetle assemblages (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Animal Biodiversity and Conservation* 30:83-96.
46. Lobo, J. M. y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93:115-126.
47. Lods-Crozet, B., E. Castella, D. Cambin, C. Ilg, S. Knispel y H. Mayor-Simeant. 2001. Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology* 46:1641-1661.
48. Loranger, G., I. Bandyopadhyaya, B. Razaka y J. F. Ponge. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology & Biochemistry* 33:381-393.

49. Majer, J. D., R. L. Kitching, B. E. Heterick, K. Hurley y K. E. C. Brennan. 2001. North-south patterns within arboreal ant assemblages from rain forests in eastern Australia. *Biotropica* 33:643-661.
50. Martin Piera, F. y J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin* 47:321-334.
51. McCoy, E. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58:313-322.
52. Migliorini, M. y F. Bernini. 1999. Oribatid mite coenoses in the Nebrodi Mountains (northern Sicily). *Pedobiologia* 43:372-383.
53. Miserendino, M. L. 2000. Distribución y variación estacional de Plecoptera en un sistema fluvial de la cordillera patagónica. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 59:149-160.
54. Monteagudo Sabate, D., A. Luis Martinez, I. Vargas Fernandez y J. Llorente Bousquets. 2001. Patrones altitudinales de diversidad de mariposas en la Sierra Madre del Sur (Mexico) (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP Revista de Lepidopterología* 29:207-237.
55. Obeso, J. R. 1992. Geographic distribution and community structure of bumblebees in northern Iberian peninsula. *Oecologia* 89:244-252.
56. Olmstead, K. L. y T. K. Wood. 1990. Altitudinal patterns in species richness of Neotropical treehoppers (Homoptera: Membracidae): the role of ants. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 92:552-560.
57. Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10:129-150.
58. Pyrcz, T. W. y J. Wojtusiak. 2002. The vertical distribution of pronophiline butterflies (Nymphalidae, Satyrinae) along an elevational transect in Monte Zerpa (Cordillera de Mérida, Venezuela) with remarks on their diversity and parapatric distribution. *Global Ecology and Biogeography* 11:211-221.
59. Rautio, M. 2001. Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in treeline ponds in Finnish Lapland. *Arctic and Alpine Research* 33:289-298.
60. Ribeiro, S. P., M. A. A. Carneiro y G. W. Fernandes. 1998. Free-feeding insect herbivores along environmental gradients in Serra do Cipó: basis for a management plan. *Journal of Insect Conservation* 2:107-118.
61. Romero-Alcaraz, E. y J. M. Avila. 2000. Effect of elevation and type of habitat on the abundance and diversity of Scarabaeoid dung beetle (Scarabaeoidea) assemblages in a Mediterranean area from Southern Iberian Peninsula. *Zoological Studies* 39:351-359.
62. Samson, D. A., E. A. Rickart y P. C. Gonzales. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29:349-363.
63. Sanders, N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25:25-32.
64. Sanders, N. J., J. Moss y D. Wagner. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography* 12:93-102.
65. Scharff, N. 1993. The Linyphiid spider fauna (Araneae: Linyphiidae) of mountain forests in Eastern Arc mountains. Pages 115-132 in J. C. Lovett and S. K. Wasser, editors. *Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
66. Sfenthourakis, S. 1992. Altitudinal effect on species richness of Oniscidea (Crustacea; Isopoda) on three mountains in Greece. *Global Ecology and Biogeography Letters* 2:157-164.
67. Sparrow, H. R., T. D. Sisk, P. R. Ehrlich y D. D. Murphy. 1994. Techniques and guidelines for monitoring neotropical butterflies. *Conservation Biology* 8:800-809.
68. Stiles, G. J. y F. A. Coyle. 2001. Habitat distribution and life history of species in the spider genera Theridion, Rugathodes, and Wamba in the Great Smoky Mountains National Park (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 29:396-412.
69. Tati-Subahar, S. S., A. F. Amasya y D. N. Choesin. 2007. Butterfly (Lepidoptera: Rhopalocera) distribution along an altitudinal gradient on Mount Tangkuban Parahu, West Java, Indonesia. *The Raffles Bulletin of Zoology* 55:175-178.
70. Turner, B. D. y E. Broadhead. 1974. The diversity and distribution of psocid populations on *Mangifera indica* L. in Jamaica and their relationship to altitude and micro-epiphyte diversity. *Journal of Animal Ecology* 43:173-190.
71. Vargas Fernandez, I., J. Llorente Bousquets y A. Luis-Martinez. 1992. Listado lepidopterofaunístico de la Sierra de Atoyac de Alvarez en el estado de Guerrero: notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). *Folia Entomologica Mexicana* 86:41-178.
72. Wachter, D. H., K. M. O'Neill y W. P. Kemp. 1998. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities on an elevational gradient in southwestern Montana. *Journal of the Kansas Entomological Society* 71:35-43.
73. Whittaker, R. H. 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 22:1-144.

74. Wilson, R. J., D. Gutiérrez, J. Gutiérrez y V. J. Monserrat. 2007. An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13:1873-1887.
75. Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 30:313-323.

Apéndice IB. Distribución de frecuencias relativas de patrones R-A observados en diferentes taxa, regiones climáticas y biogeográficas.

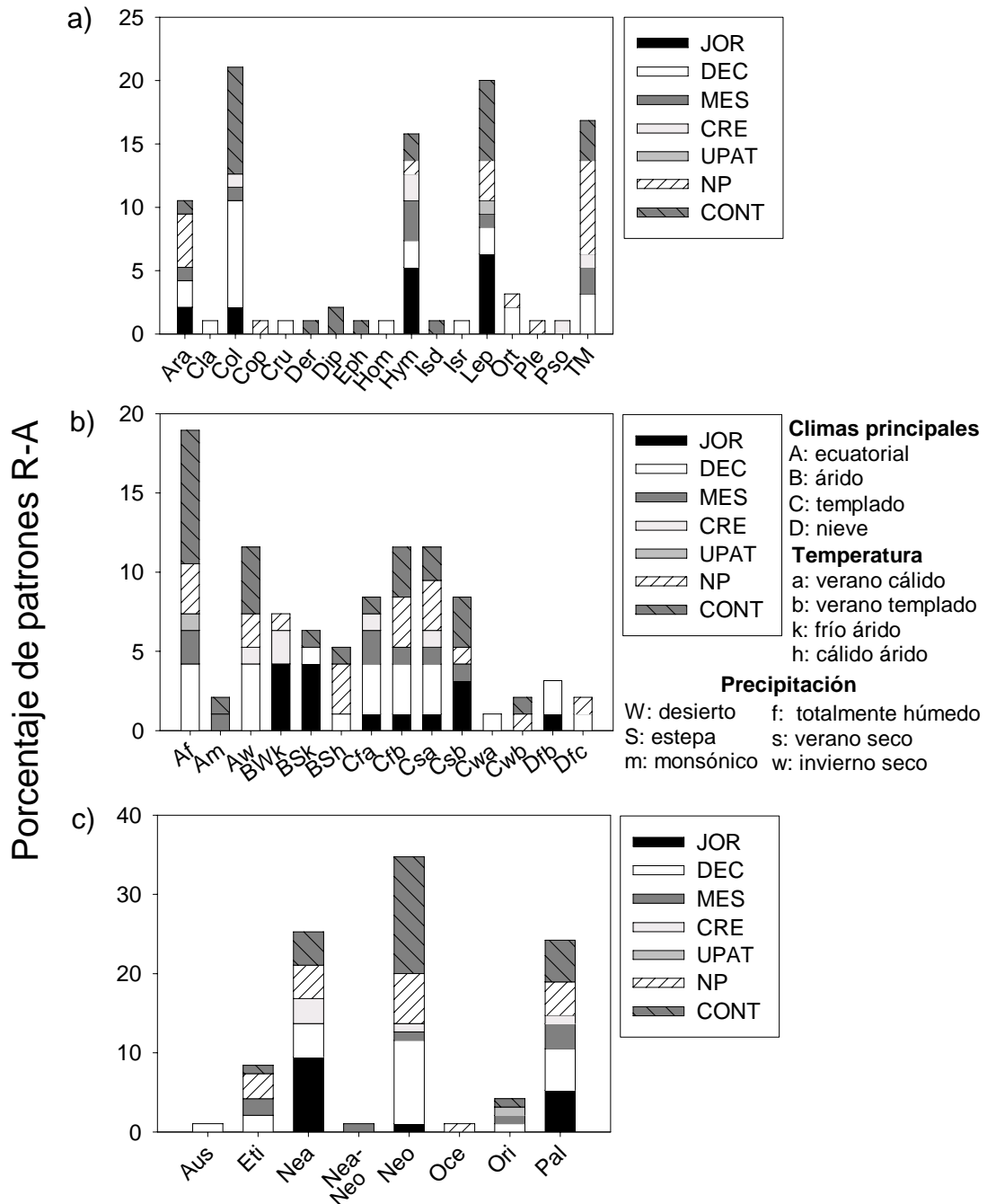
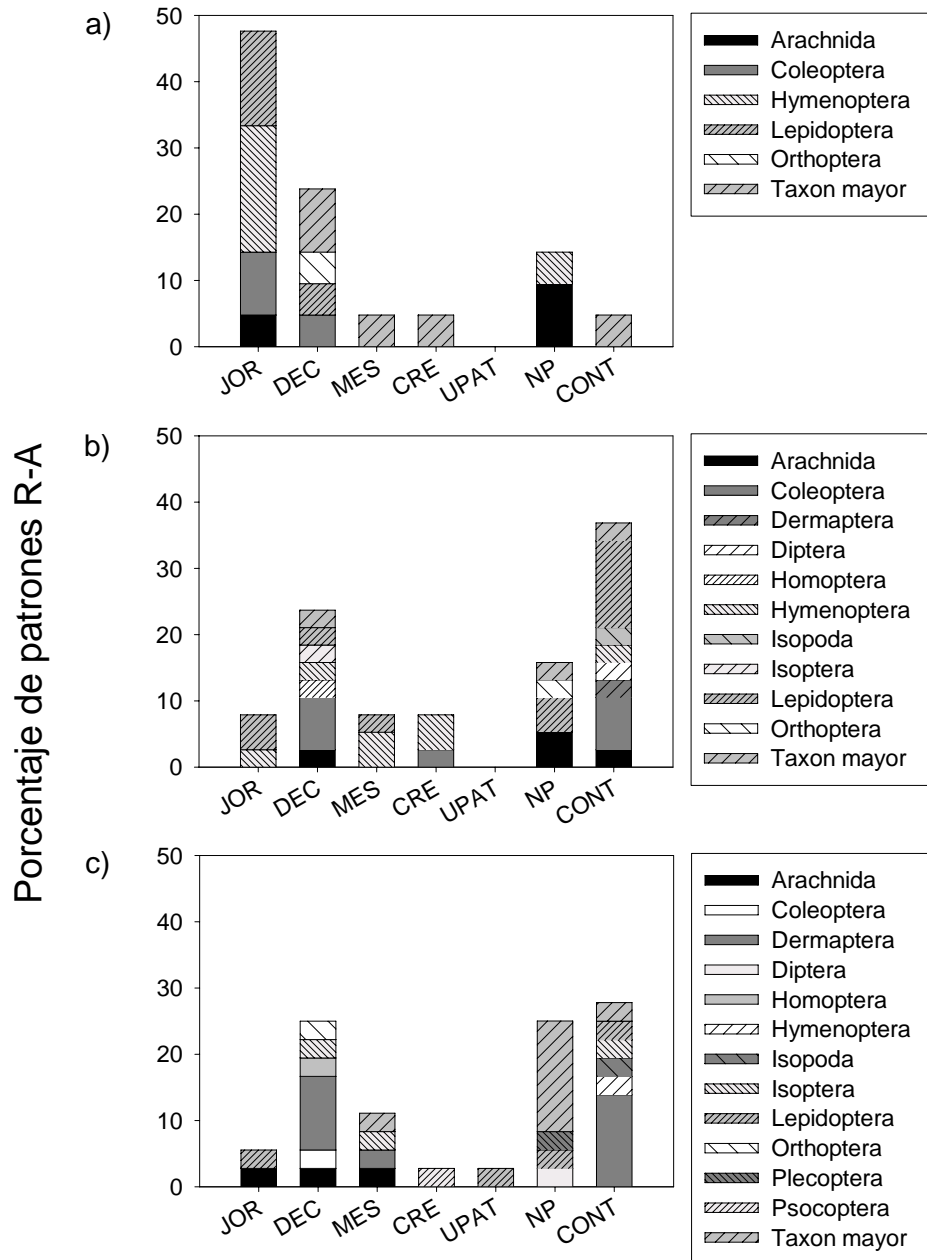


Fig. IB.1. Distribución de frecuencias relativas de relaciones R-A observadas luego del consenso en distintos: (a) taxa, (b) regiones climáticas usando la clasificación climática de Köppen–Geiger (Kottek et al. 2006), y (c) regiones biogeográficas (Wallace 1876). Tamaño de la muestra (de abajo hacia arriba): (a) Ara: 2, 2, 1, 4, 1; Cla: 1; Col: 2, 8, 1, 1, 8; Cop: 1; Cru: 1; Der: 1; Dip: 2; Eph: 1; Hom: 1; Hym: 5, 2, 3, 2, 1, 2; Isd: 1; Isr: 1; Lep: 6, 2, 1, 1, 3, 6; Ort: 2, 1; Ple: 1; Pso: 1; HT: 3, 2, 1, 7, 3; (b) Af: 4, 2, 1, 3, 8; Am: 1, 1; Aw: 4, 1, 2, 4; BWk: 4, 2, 1; BSk: 4, 1, 1; BSh: 1, 3, 1; Cfa: 1, 3, 2, 1, 1; Cfb: 1, 3, 1, 3, 3; Csa: 1, 3, 1, 1, 3, 2; Csb: 3, 1, 1, 3; Cwa: 1; Cwb: 1, 1; Dfb: 1, 2; Dfc: 1, 1; (c) Aus: 1; Eti: 2, 2, 3, 1; Nea: 9, 4, 3, 4, 4; Nea-Neo: 1; Neo: 1, 10, 1, 1, 6, 14; Oce: 1; Ori: 1, 1, 1, 1; Pal: 5, 5, 3, 1, 4, 5. Taxa: Ara: Arachnida; Cla: Cladocera; Col: Coleoptera; Cop: Copepoda; Cru: Crustaceae; Der: Dermaptera; Dip: Diptera; Eph: Ephemeroptera; Hom: Homoptera; Hym: Hymenoptera; Isd: Isopoda; Isr: Isoptera; Lep: Lepidoptera; Ort: Orthoptera; Ple: Plecoptera; Pso: Psocoptera; HT: Higher Taxa. Regiones biogeográficas: Aus: Australiana; Eti: Etiópica; Nea: Neártica; Nea-Neo: Neártica-Neotropical; Neo: Neotropical; Oce: Oceánica; Ori: Oriental; Pal: Paleártica.



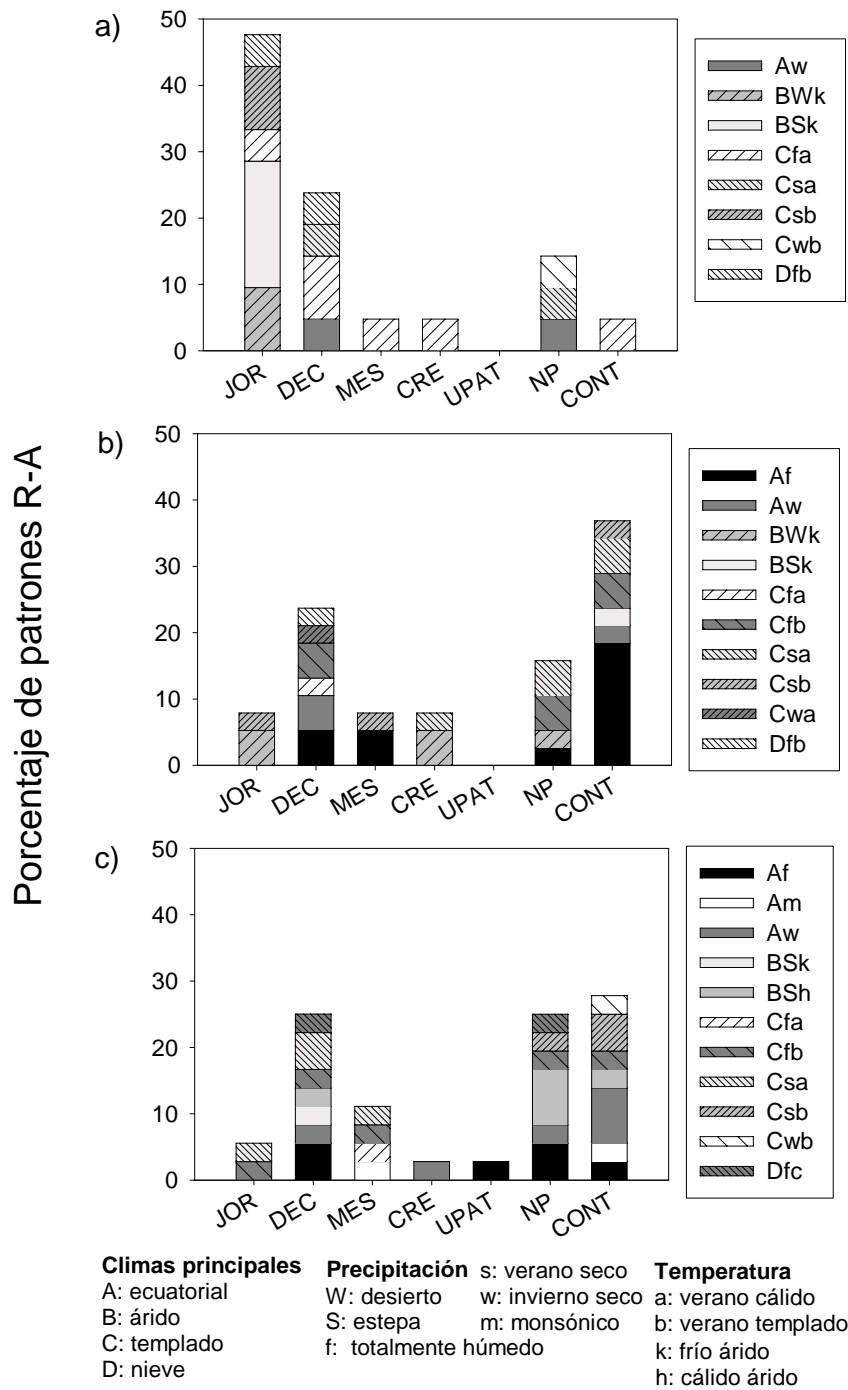


Fig. IB.3. Distribución de frecuencias relativas de relaciones R-A observadas luego del consenso en distintas regiones climáticas, usando la clasificación climática de Köppen–Geiger (Kottek et al. 2006); subconjunto (a) estricto, (b) intermedio, y (c) laxo. Tamaño de la muestra (de abajo hacia arriba): (a) JOR: 2, 4, 1, 2, 1; DEC: 1, 2, 1, 1; MES: 1; CRE: 1; UPAT: 0; NP: 1, 1, 1; CONT: 1; (b) JOR: 2, 1; DEC: 2, 2, 1, 2, 1, 1; MES: 2, 1; CRE: 2, 1; UPAT: 0; NP: 1, 1, 2, 2; CONT: 7, 1, 1, 2, 2, 1; (c) JOR: 1, 1; DEC: 2, 1, 1, 1, 1, 2, 1; MES: 1, 1, 1, 1; CRE: 1; U: 1; NP: 2, 1, 3, 1, 1, 1; CONT: 1, 1, 3, 1, 1, 2, 1.

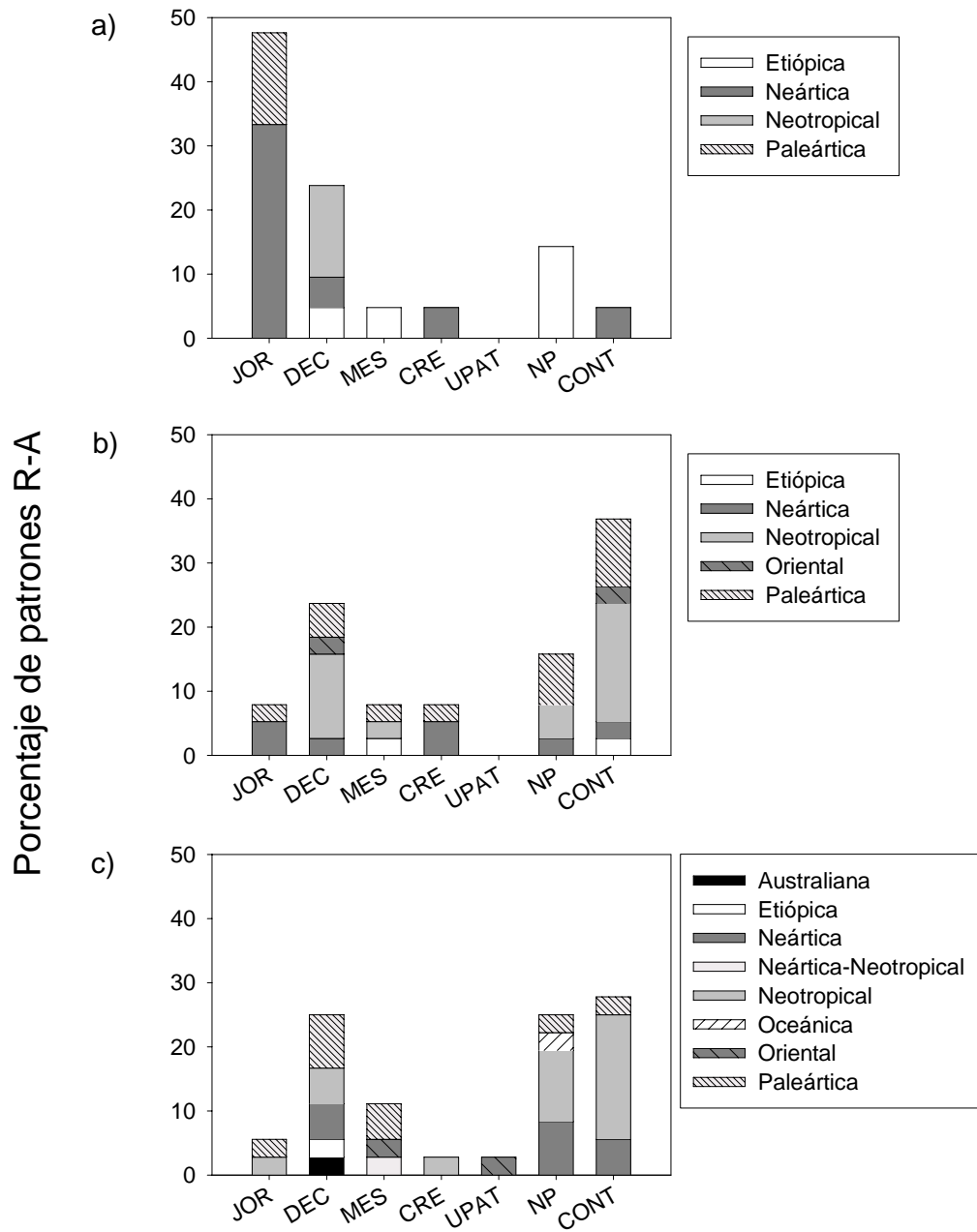


Fig. IB.4. Distribución de frecuencias relativas de relaciones R-A observadas luego del consenso en distintas regiones biogeográficas (Wallace 1876); subconjunto (a) estricto, (b) intermedio, y (c) laxo.

Tamaño de la muestra (de abajo hacia arriba): (a) JOR: 7, 3; DEC: 3, 1, 1; MES: 1; CRE: 1; UPAT: 0; NP: 3; CONT: 1; (b) JOR: 2, 1; DEC: 1, 5, 1, 2; MES: 1, 1, 1; CRE: 2, 1; UPAT: 0; NP: 1, 2, 3; CONT: 1, 1, 7, 1, 4; (c) JOR: 1, 1; DEC: 1, 1, 2, 2, 3; MES: 1, 1, 2; CRE: 1; UPAT: 1; NP: 3, 4, 1, 1; CONT: 2, 7, 1.

CAPÍTULO II

VARIACIÓN ALTITUDINAL EN LA COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES DE COLEÓPTEROS Y HORMIGAS, Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES

INTRODUCCIÓN

Los insectos poseen una rápida respuesta a variaciones ambientales (McGeoch 1998, Andersen et al. 2002), son el componente cuantitativamente más importante de los ecosistemas terrestres, y son muy sensibles a los cambios climáticos (Wilson 1987, Schowalter 2006). En consecuencia, la composición de los ensambles de artrópodos puede variar a través de gradientes altitudinales donde ocurren cambios en el clima y la vegetación (e.g Davis et al. 1999, escarabajos en Sudáfrica, Brehm y Fiedler 2003, polillas en Ecuador, Errouissi et al. 2004, escarabajos en los Alpes, González-Megías 2008, escarabajos en España, Chatzaki et al. 2005, arañas en Grecia). En el NO de la Patagonia argentina se ha analizado el cambio en la composición de ensambles de insectos en respuesta a la invasión de una avispa exótica (*Vespula germanica*; Sackmann 2005), a la presencia de fuego y ganado (Farji-Brener et al. 2002, Sasal 2009), y a través del gradiente de precipitación oeste-este (Sackmann y Flores 2009), pero no existen trabajos que analicen cambios en la composición taxonómica y su asociación con variables ambientales a través de gradientes altitudinales.

En las montañas del noroeste de la Patagonia argentina ocurren fuertes cambios ambientales con la altitud, que implican un incremento de la rigurosidad climática, y el pasaje de biomas boscosos a esteparios con el paso de la provincia biogeográfica Subantártica a la Altoandina (sensu Cabrera y Willink 1973). El fuerte gradiente oeste-este de precipitación es uno de los principales controles ecológicos de los cambios en la vegetación observados en la región (Paruelo et al. 1998), y explica la existencia de montañas más húmedas, próximas a la cordillera de Los Andes, y más secas hacia el este. Por otra parte, también existen cambios evidentes en la vegetación asociados al gradiente altitudinal. Entre las especies leñosas, *Nothofagus dombeyi* (coihue) es una de las preponderantes en las zonas más bajas de las montañas, pero a medida que se

asciende, *Nothofagus pumilio* (lenga) se torna dominante. Alrededor de los 1500-1600 m, la lenga toma forma achaparrada, y arriba de este límite se encuentra la estepa altoandina. Además, en las zonas más bajas de algunas montañas se encuentran ambientes de matorral, y muchos de ellos posiblemente surgieron luego de severos incendios que eliminaron el bosque (Mónica Mermoz, Thomas Kitzberger, comunicación personal; ver Cabrera y Willink 1973 para una descripción más detallada de la flora y vegetación regional). De esta manera, de la base a la cima de una “montaña tipo” del NO de la Patagonia, además de percibirse cambios climáticos, se presentan dos o tres zonas de vegetación fisonómicamente bien diferenciadas: matorral (en algunas de ellas), bosque y estepa altoandina (Fig. II.1).

En este capítulo se analizaron los cambios en la composición de los ensambles de coleópteros y hormigas en cinco montañas del NO de la Patagonia. Específicamente, se analizó si las zonas de vegetación fisonómicamente diferentes que se distinguen a lo largo del gradiente altitudinal, se asociaron con cambios en la composición de los ensambles de insectos estudiados. También, se investigó cuán compartida es la fauna entre las distintas montañas (¿en qué medida las montañas estudiadas comparten una fauna regional?), y cuáles variables ambientales (clima, vegetación, suelo) se encuentran más asociadas con los cambios en la composición de ensambles de insectos. Los análisis se hicieron para coleópteros y hormigas de manera independiente, para evaluar si ambas taxa se asocian de la misma manera con los cambios ambientales observados en el clima, la vegetación y distintos aspectos de los suelos.

Asociaciones climáticas

El incremento de la rigurosidad climática hacia la cima de las montañas impone restricciones fisiológicas para los insectos (Mani 1968, Chown y Nicolson 2004, Hodkinson 2005). Dado que distintas especies pueden presentar diferentes niveles de

tolerancia y adaptaciones a los cambios climáticos (Terborgh 1971, 1973), esto predice un recambio altitudinal en la composición de especies en las cinco montañas estudiadas.

Por otra parte, la disponibilidad de agua es un factor que afecta la diversidad y distribución de insectos (Gullan y Cranston 2005, Hodkinson 2005). Distintas especies pueden tener diferentes requerimientos y/o adaptaciones para subsistir en climas áridos o húmedos (Gullan y Cranston 2005). Por ejemplo, dentro de los coleópteros, alrededor del 50% de las especies de Tenebrionidae están restringidas a ambientes áridos y poseen adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas para regular el balance hídrico (Watt 1974, Flores 1997). Dado que las cinco montañas estudiadas se encuentran en un gradiente de precipitación oeste-este, es esperable que la fauna también difiera entre montañas “más secas” y “más húmedas”.

Asociaciones con la vegetación

Los patrones de distribución geográfica de insectos y plantas pueden ser congruentes. Por ejemplo, a escala continental, las regiones biogeográficas para América Latina que fueron definidas principalmente en base a la vegetación (Cabrera y Willink 1973), coinciden con aquellas regiones zoogeográficas propuestas más tarde basándose exclusivamente en la distribución de insectos (Willink 1985, 1991). En general, dicha congruencia usualmente se interpreta como la manifestación de un historia única signada por procesos de especiación causados por factores comunes; sin embargo, a escalas de tiempo ecológico, la integridad de las asociaciones biogeográficas puede mantenerse por efecto de presiones de selección asociadas a la existencia de gradientes ambientales (ver Ruggiero y Ezcurra 2003 para una discusión y ejemplos). En la transición entre distintas unidades biogeográficas pueden sucederse cambios ecológicos importantes (e.g. gradientes climáticos, cambios en la estructura y

fisonomía de la vegetación) que se superponen a los efectos históricos y actúan como barreras ecológicas para mantener la identidad y diferenciación de las unidades biogeográficas (Ruggiero y Ezcurra, 2003).

Los cambios climáticos y en el tipo de suelos que se suceden en la transición subantártica-patagónica se asocian a cambios en la estructura y fisonomía de la vegetación (e.g. Paruelo et al. 1998) que podrían reflejarse en los patrones de distribución geográfica de insectos. Si esto es así, se espera encontrar diferentes ensambles de insectos en el bosque y la estepa altoandina. Además, si los insectos responden más a las variaciones en la vegetación que a los cambios climáticos que se dan en el gradiente altitudinal, se espera que los cambios en la estructura de la vegetación que se dan en la base de algunas montañas (i.e., paso de matorral a bosque) también afecten los ensambles de insectos. De esta forma, si los insectos “siguen a la vegetación”, se espera encontrar ensambles diferenciados entre los distintos ambientes (matorral, bosque y estepa altoandina), y especies características de cada uno de ellos.

Asociaciones con el suelo

Distintas características de los suelos se asocian con diferencias en la composición de ensambles de insectos. Por ejemplo, en regiones de alta montaña de Israel, la textura y el nivel de compactación de los suelos afectan la composición de especies de tenebriónidos (Krasnov y Shenbrot 1996). Diferencias en la composición de carábidos entre distintos hábitats se atribuyen a preferencias por ciertos tipos de suelos y grados de acidez en suelo (Hosoda 1999, Imler 2003). En pastizales del norte de California, la estructura del suelo determina la composición de especies de hormigas (Boulton et al. 2005). De esta manera, características químicas y estructurales del suelo afectan la capacidad de distintas especies de insectos para establecerse y sobrevivir (Schowalter 2006). Suelos muy ácidos pueden afectar las funciones del exoesqueleto y

otros procesos fisiológicos, por lo que los insectos que los habitan requieren de adaptaciones especiales (Chown y Nicolson 2004, Schowalter 2006). La presencia de ceniza volcánica en los suelos aumenta su permeabilidad lo que motiva grandes fluctuaciones en la humedad de los mismos, y esto podría requerir de un grado elevado de adaptabilidad por parte de los insectos que los habitan (Kusnezov 1959). Sin embargo, las cenizas volcánicas también aumentan la fertilidad de los suelos (Warkentin y Maeda, 1980), lo que podría favorecer de manera indirecta a los insectos a través de su efecto benéfico sobre las plantas. Por otra parte, la textura, salinidad y humedad del suelo afectan las preferencias de oviposición de las hembras de distintos insectos; mientras que diferencias en la textura de los suelos pueden limitar la capacidad de muchas especies para excavarlos (Schowalter 2006). A lo largo de una montaña se perciben diferencias en las características de los suelos (no necesariamente ligados a la altitud) por lo que se exploró su relación con los cambios en la composición de ensambles de coleópteros y hormigas.

Objetivo general

Conocer la estructura de los ensambles de coleópteros y hormigas en montañas del noroeste de la Patagonia argentina, y determinar su asociación con factores ambientales.

Objetivos particulares:

- 1) Describir los cambios en la composición de los ensambles de coleópteros y hormigas a lo largo del gradiente altitudinal entre las distintas montañas y ambientes (matorral, bosque y estepa altoandina).
- 2) Explorar la asociación de los ensambles con cambios en diferentes variables ambientales.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en cinco montañas situadas en el noroeste de la Patagonia argentina, en el oeste de las provincias de Neuquén y Río Negro, aproximadamente entre 40° 30' - 41° 20' S, y 71° 15' - 71° 45' W, dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Fig. II.2). Dicho Parque Nacional abarca 712.160 ha en una franja de unos 60 km de ancho por 170 km de largo, sobre la cordillera de los Andes.

El área de estudio se encuentra en la transición entre la provincia biogeográfica Subantártica y la Altoandina. En la provincia Subantártica (dominio Subantártico, Región Antártica; Cabrera y Willink 1973) el clima es templado, con lluvias en invierno, abundante nieve, y heladas casi todo el año. La temperatura media es de aprox. 9,5 °C, y la precipitación disminuye fuertemente de oeste a este (Cabrera y Willink 1973). En el límite con Chile la precipitación media anual asciende a los 4000 mm aprox., mientras que en la ciudad de San Carlos de Bariloche ronda los 1000 mm (Cabrera 1994). El bosque está generalmente dominado por especies del género *Nothofagus*. Especies perennifolias como *N. dombeyi* (coihue) y coníferas como *Fitzroya cupressoides* (alerce) caracterizan la zona más lluviosa del oeste, y especies caducifolias como *N. antarctica* (ñire), *N. nervosa* (raulí) y *N. obliqua* (roble pellín), y coníferas como *Araucaria araucana* (araucaria) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés) caracterizan la zona más seca del este. Por encima de esta vegetación en las montañas se encuentran bosques y matorrales de altura de *N. pumilio* (lenga) y *N. antarctica*. Alrededor de los 1500/1600 m, la lenga toma forma achaparrada, marcando el límite superior del bosque. El estrato arbustivo es pobre, donde generalmente están presentes *Chasquea culeou* (caña coligüe) y varias especies del género *Berberis*, entre otras. Dentro del estrato herbáceo, son frecuentes por ejemplo *Alstroemeria aurea* (amancay),

Osmorrhiza chilensis, *Codonorchis lessonii*, *Mutisia spinosa* y *M. decurrens* (Cabrera 1994). En esta área existe tanto una gran cantidad de endemismos como una alta riqueza de insectos fitófagos asociados a plantas endémicas de los bosques australes (Roig-Juñent et al. 2008), reflejada por ejemplo en la gran diversidad de Curculionoidea de la región (Morrone y Roig-Juñent 1995).

A partir de los 1600 m de altitud aproximadamente, la provincia Altoandina (dominio Andino- Patagónico, región Neotropical; Cabrera y Willink 1973) aparece como islotes dentro de la provincia Subantártica. El clima es de alta montaña, frío y seco, con precipitaciones en forma de nieve o granizo en cualquier estación del año. Su baja temperatura media está compensada en los días claros por la intensa radiación solar. Los vientos son muy fuertes, y el suelo es rocoso, pedregoso o arenoso, generalmente suelto e inmaduro (Cabrera 1994). La vegetación dominante es la estepa herbácea o arbustiva, y presenta adaptaciones a condiciones xéricas extremas y a la defensa contra el frío y el viento. Son frecuentes las hierbas perennes con hojas en roseta, y los arbustos rastreros y las plantas en cojín o en placas adosadas al suelo. Los géneros más comunes son *Senecio*, *Nasauvia*, *Acaena*, *Perezia*, *Adesmia* y *Valeriana* (Ferreyra y Ezcurra 1998). Hasta el momento no se han registrado endemismos de insectos en esta región (Roig-Juñent et al. 2008).

Selección de las montañas

Para abarcar la variabilidad regional, los cerros se seleccionaron en tres posiciones diferentes del gradiente precipitación oeste-este. Con el objeto de incluir gradientes con al menos 10 sitios de muestreo (recomendado por Whittaker 2010) y que abarcaran no menos del 70% de su extensión altitudinal (criterio adoptado por McCain 2009), los cerros fueron elegidos de acuerdo a su altura máxima (al menos 1700 msnm), teniendo en cuenta también sus condiciones de accesibilidad. Las montañas

seleccionadas fueron: Cerro Pelado (40°56'S, 71°20'O, precipitación media anual en la base: ~1220 mm, altitud de la cumbre: ~1800 m) y Co. Challhuaco (41°13'S, 71°19'O, 1100 mm, ~2000 m) en el extremo este; Co. Bayo (40°45'S, 71°36'O, 1650 mm, 1782 m) y Co. López (41°05'S, 71°33'O, 1730 mm, 2076 m) en el centro del gradiente de precipitación; y Co. La Mona (40°34'S, 71°42'O, 1930 mm, ~1800 m) en el extremo oeste (Fig. II.2).

Selección de los sitios de muestreo

Los sitios de muestreo (estaciones) fueron dispuestos cada 100 m de altitud desde la base hasta aproximadamente la cima de cada cerro en lugares accesibles y representativos de la vegetación circundante. El área de cada estación fue estandarizada como una superficie de 10 x 10 m. Los cerros Pelado, La Mona y Challhuaco fueron muestreados desde la base hasta la cumbre (~100% de su extensión altitudinal). En los dos primeros se instalaron 11 estaciones de muestreo, y en el último 12. En las proximidades del cerro Bayo, el piso altitudinal más bajo (800 m) se situó dentro un barrio privado parqueizado y con fuertes disturbios antrópicos. Por este motivo, se decidió comenzar el muestreo a partir de los 900 msnm., donde el disturbio es mucho menor. Así, se abarcó el ~80% de su extensión altitudinal, con 9 estaciones de muestreo. En la primera visita al cerro López las condiciones climáticas no permitieron acceder a altitudes mayores a 1800 m. Debido a esto, se decidió tomar ese límite como el superior en los muestreos subsiguientes, abarcando el ~78% de su extensión altitudinal con 11 estaciones de muestreo. En total se dispusieron 54 estaciones, cuya ubicación permaneció constante a lo largo de todo el estudio (enero de 2005 a marzo de 2007). La posición geográfica y la altitud de cada estación fueron registradas utilizando un GPS (ver Apéndice IIA para más detalles).

Recolección de datos

Insectos.

En cada estación de muestreo se instalaron 9 trampas de caída ('pitfall') conformando un arreglo del tipo "ta-te-ti": 4 trampas en los vértices de un cuadrado, otras 4 en la mitad de cada lado, y una última en el centro (Fig. II.3a). Las trampas de caída han sido ampliamente utilizadas para estudiar la fauna epigea (e.g. Koivula et al. 1999, Gotelli y Ellison 2002, Sanders et al. 2003, Sackmann 2005, Botes et al. 2006, 2007, Ruggiero et al. 2009). La cantidad de capturas con este tipo de trampas depende de la abundancia y del grado de movilidad de los individuos, por lo que resultan más efectivas para coleccionar especies activas (Spence y Niemelä 1994). Sin embargo, cuando el objetivo es comparar la fauna de distintos sitios, como en el caso de esta tesis, el uso de trampas pasivas de caída resulta adecuado (Scudder 2000).

Cada trampa consistió en un envase plástico enterrado al ras del suelo, de 9 cm. de diámetro por 12 cm. de profundidad que contuvo una mezcla de agua con propilenglicol diluido al 40%, y unas gotas de detergente (Fig. II.3b). El primero actúa como conservante y retarda la evaporación de la mezcla, y el segundo disminuye la tensión superficial, con lo que evita que los insectos capturados escapen de la trampa. Dado que al sacar el vaso enterrado se origina disturbio en el suelo –lo cual puede afectar la posterior captura de insectos (e.g. carábidos: Digweed et al. 1995)-, por cada trampa se colocó una pote plástico dentro de otro. De esta forma, en el momento de la recolección sólo fue necesario remover el pote superior, quedando el de abajo intacto y reduciendo al mínimo los potenciales disturbios sobre el suelo circundante. En cada cerro, transcurrida una semana de la instalación de las trampas se procedió a recolectar el material capturado. Los potes plásticos permanecieron en el campo hasta la próxima temporada de muestreo, pero fueron tapados para evitar la caída de insectos en el

período de no recolección de los mismos. El contenido de las 9 trampas de cada sitio fue colado en el campo con un colador de malla fina, guardado en un frasco con alcohol etílico al 80%, que fue rotulado y trasladado al laboratorio para su posterior procesamiento. Las trampas fueron activadas en 4 períodos: enero y marzo de 2005, y enero y febrero/marzo de 2006 (referido de ahora en más como marzo de 2006). En total se instalaron 1944 trampas (486 por período).

Identificaciones taxonómicas.

Todas las muestras se procesaron bajo lupa (Leica MZ 7.5). En una primera instancia, se separaron los coleópteros y las hormigas del resto del material colectado en las trampas. Luego, las hormigas fueron identificadas a nivel de especie utilizando las claves de Kusnezov (1953, 1959), junto con las colecciones de referencia disponibles en el Laboratorio Ecotono. Los coleópteros fueron separados en familias utilizando las claves de Borror et al. (1992) y White (1983), y luego en morfoespecies a partir los caracteres morfológicos típicamente usados para la determinación de cada grupo. La estimación de la biodiversidad a partir de la utilización de morfoespecies ha sido puesta a prueba con resultados satisfactorios en estudios de invertebrados terrestres (Oliver y Beattie 1993, 1996 a, 1996b, Beattie y Oliver 1994, Pik et al. 1999). Una vez separado el material en morfoespecies, se recurrió al asesoramiento de varios especialistas para identificar el material a nivel de especie, y/o para la confirmación de la correcta separación en morfoespecies (ver agradecimientos). Debido a la enorme abundancia de Staphylinidae (ver *Capítulo III*), la complejidad de su clasificación debido a su pequeñísimo tamaño (la mayoría menor a 1 mm de ancho y 4 mm de largo), la ausencia de especialistas en el país, y la dificultad para contactar especialistas de otros países, estos coleópteros no pudieron ser identificados a nivel de

especie/morfoespecie. Por lo tanto, en los análisis de composición de especies de Coleoptera que se describen en este capítulo se excluyó a los individuos de este grupo.

Confección de colecciones y destino actual de las mismas.

A partir del material identificado de hormigas y coleópteros se confeccionó una colección de referencia que actualmente se encuentra en el Laboratorio Ecotono del Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. La gran mayoría de los ejemplares de Curculionidae fueron donados a la colección de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata. Parte de los Tenebrionidae, Scarabaeidae y Carabidae, fueron donados a la colección del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA) del Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Mendoza (CRICYT).

Estimación de variables ambientales.

En las mismas estaciones de muestreo donde se colectaron los insectos, se estimaron los valores para distintas variables ambientales:

Variables climáticas. Las variables estimadas fueron temperatura mínima diaria (TMIN), variación en la temperatura diaria (TVAR) y grado de insolación de la ladera (INSOL).

Temperatura — En el centro de cada estación de muestreo se colocó un sensor de temperatura (HOBBO H8 logger Onset Computer Corporation, MA, USA) que tomó registros cada 2 horas. Cada sensor se montó sobre un soporte fijo de madera a aproximadamente 2 cm del suelo. Para evitar que los aparatos se dañaran con la lluvia, en el extremo superior del soporte se colocó una bandeja plástica a modo de “techo” (Fig. II.4). Durante el verano del primer año (2005) los sensores permanecieron en el campo desde la primera a la última visita a cada cerro (aproximadamente 2 meses). Los sensores fueron retirados del campo en el otoño-invierno para evitar su daño, ya que en

el otoño suelen caer fuertes lluvias y en el invierno la mayoría de las estaciones de muestreo quedan cubiertas por la nieve. A pesar de estos recaudos, algunos sensores sufrieron daños, ocasionando la pérdida parcial o total de registros de temperatura en las estaciones donde fueron instalados. Debido a esto, para minimizar la probabilidad de ausencia completa de datos por estación, el segundo año de muestreo (2006) se optó por colocar los sensores el día de apertura de las trampas, y retirarlos al momento de la colecta de las muestras (1 semana más tarde). De esta manera se obtuvieron registros de temperatura para todas las estaciones, pero sólo de las 2 semanas concordantes con los períodos de captura en cada cerro. Para mejorar los registros de temperatura se decidió volver a colocar sensores al año siguiente (2007). En esta oportunidad para maximizar la toma de datos y minimizar la ruptura de los sensores, estos últimos fueron retirados del campo cada aproximadamente 15 días, momento en el cual fueron reemplazados por otros sensores. Este sistema de “rotación de sensores” permitió obtener registros de temperatura de aproximadamente un mes y medio para cada estación de muestreo. La cantidad total de días por estación de muestreo en que se registró la temperatura a lo largo de los tres años se presenta en el Apéndice IIB. De los datos registrados por los sensores durante los tres años se extrajeron, para cada estación de muestreo, la temperatura máxima y mínima de cada día. A partir del promedio de las temperaturas mínimas se calculó la temperatura mínima media (T.MIN). La variación de la temperatura diaria (T.VAR) fue calculada sustrayendo día a día la temperatura mínima de la máxima, y promediando esos valores.

Insolación — Se registró con un GPS la orientación geográfica de la ladera de cada estación de muestreo. A partir de ésta se creó una variable ordinal INSOL donde insolación N>NO>NE>W>E>SO>SE>S.

Variables de la vegetación. Se estimó la cobertura vegetal, la biomasa de hojarasca y la riqueza de especies de plantas.

Cobertura vegetal — Debido a que hierbas, arbustos y árboles pueden representar recursos diferentes para los insectos, la cobertura vegetal fue discriminada en esas tres formas de vida. Para estimar la cobertura de hierbas se dividió la parcela en 4 cuadrantes. En cada uno de ellos se lanzó al azar un marco de 50 cm por 50 cm grillado en 25 celdas y se contó el número de grillas ocupadas por hierbas. El valor de la variable (COB.HIERB) se calculó como el porcentaje de cobertura de hierbas por metro cuadrado a partir de la suma de las grillas ocupadas en las 4 tiradas. La cobertura del estrato arbustivo (COB.ARBUS) se calculó mediante estimación visual. La medida de esta variable fue ajustada cada vez que se visitaron las estaciones de muestreo a fin de mejorar su estimación. Para estimar la cobertura arbórea se dividió la parcela en 4 cuadrantes; en cada uno de ellos se tomó un punto al azar y se midió la cobertura del dosel utilizando un esferodensiómetro. El valor de la variable (COB.ARBO) se tomó como el promedio de los 4 puntos.

Biomasa de hojarasca — En cada estación de muestreo se instalaron 9 trampas de caída para capturar los insectos. Para esto fue necesario remover la hojarasca del lugar donde se instaló cada trampa. Dicha hojarasca fue transportada al laboratorio en bolsas de papel, secada en una estufa a 60 ° C por 3 días, y pesada para estimar el peso seco de hojarasca (HOJAR).

Riqueza de especies de plantas — Se registró la identidad de plantas vasculares, y se las clasificó como árboles, arbustos o hierbas según la descripción de su hábito en Ezcurra y Brion (2005). Cuando no fue posible determinar las especies a campo, se tomaron muestras para su posterior determinación en el laboratorio. Para cada sitio se

computó el total de especies de hierbas (RIQ.HIERB), arbustos (RIQ.ARBU) y árboles (RIQ.ARBO).

Variables del suelo. Los suelos fueron caracterizados según su pH, nivel de vulcanismo, textura, cantidad de materia orgánica, humedad, densidad aparente y porcentaje de gravas.

Para determinar el pH, la textura, cantidad de materia orgánica y la humedad, en cada estación de muestreo se extrajeron muestras de los primeros 10 cm del suelo en tres puntos al azar. Con estas tres muestras se formó una única muestra compuesta, de la cual se tomaron porciones que fueron sometidas a diferentes análisis.

pH y nivel de vulcanismo — Los análisis de pH fueron realizados en el laboratorio de Química de la Universidad Nacional del Comahue. Para cada estación, se calculó el pH en agua (PH.H₂O) por determinación potenciométrica, relación suelo: agua - 1: 2,5 (Thomas 1996), y el pH en fluoruro de sodio por determinación potenciométrica, relación suelo: solución NaF- 1:50 (Blakemore et al. 1987a y b). A partir de los valores de pH en NaF se pudo determinar si se trataba de suelos volcánicos. De esta manera, se clasificó a los suelos en tres tipos (PH.VOLC): *volcánico* (cuando a los 2 minutos el phmetro indicó valores mayores o iguales a 9.3), *volcánico leve* (cuando no se registraron valores mayores o iguales a 9.3 a los 2 minutos, pero si luego de 60 minutos) y *no volcánico* (cuando aún luego de 60 minutos, los valores de pH en NaF fueron menores a 9.3).

Textura y materia orgánica — Los análisis de textura y materia orgánica fueron realizados en el Laboratorio de suelos del INTA, Bariloche. Para cada sitio se determinó por sedimentación el porcentaje de arena, limo y arcilla, utilizando el método de la pipeta (Klute 1986) y según su proporción relativa se asignó la clase textural del

suelo (TEXTURA). El porcentaje de materia orgánica (%MO) se calculó por el método de diferencia de peso y ataque con agua oxigenada (Klute 1986).

Humedad — La humedad del suelo se estimó mediante el método gravimétrico. Primero se pesaron las muestras colectadas en el campo para obtener su peso húmedo, luego se secaron en una estufa a 105°C por 24 horas. Estando secas y frías, se volvieron a pesar para obtener su peso seco. La humedad porcentual se calculó como: %HUM= [(Peso Humedo-Peso Seco)/Peso seco] x 100.

Densidad aparente y porcentaje de gravas — En tres puntos al azar dentro de cada estación, se introdujo un cilindro de volumen conocido y se extrajo la cantidad de suelo que se alojó en el mismo. Las muestras se conservaron separadas en bolsas herméticas dentro de la heladera hasta que fueron secadas en una estufa a 105°C por 24 horas. Una vez secas fueron tamizadas (poro de 2mm) para separar las gravas de las partículas más pequeñas. Se determinó el peso de la porción de partículas más pequeñas, y se utilizó para calcular la densidad aparente como: $DA = \text{Peso seco} / \text{Volumen del cilindro}$. De esta manera, valores más altos de DA se relacionan con suelos de mayor compactación. El valor de la variable (DA) se tomó como el promedio de las 3 muestras. A partir de las partículas más grandes se calculó el porcentaje de gravas = peso de gravas/peso total de la muestra. La variable (%GRAVA) se calculó como el promedio de las tres muestras.

Pendiente topográfica — Se midió la pendiente (PEND) utilizando un clinómetro de manufacturación casera.

Análisis de datos

Coleópteros y hormigas fueron estudiados de manera independiente. Para cada uno de los grupos, a partir de los individuos identificados en las trampas, se confeccionó una matriz básica de datos en la que se registró por estación de muestreo la

identidad de las especies presentes y la abundancia de individuos por especie. La abundancia de cada especie se calculó sumando sus individuos capturados a lo largo de los cuatro muestreos.

Identificación de los ensambles.

A partir de la matriz de abundancia de individuos por especie y sitio, se realizó un análisis multivariado de comunidades utilizando el programa PRIMER v5.0 (Clarke y Warwick 2001). Previo a los análisis, la abundancia fue transformada con raíz cuarta, para pesar de manera equitativa la influencia tanto de especies muy abundantes como raras (Clarke y Warwick 2001). Con los datos transformados se construyó una matriz de índices de similitud de Bray Curtis (Bray y Curtis 1957) que se utilizó para los análisis que se detallan a continuación. Se realizó un análisis de agrupamiento (“Cluster Analysis”), donde los sitios más similares entre sí en cuanto a la identidad y abundancia relativa de las especies se unen de a pares en forma secuencial para formar grupos. Este procedimiento continúa hasta que todos los sitios se encuentran agrupados jerárquicamente en un único dendograma. Además, se condujo un análisis de similitud (ANOSIM), para determinar la existencia de diferencias significativas en la composición de los ensambles, tanto entre cerros como entre hábitats. ANOSIM produce un estadístico R, que es una medida de la distancia absoluta entre grupos. Un R positivo y cercano a 1 implica disimilitud entre grupos; mientras que un R cercano a cero indica alta similitud entre grupos. Para examinar gráficamente las relaciones entre los sitios y el análisis de ordenamiento, se realizó un escalamiento multidimensional amétrico (MDS). Esta técnica de ordenamiento no paramétrica representa los sitios como puntos en un espacio de dos dimensiones, donde sus distancias relativas están en la misma secuencia de ordenamiento que sus similitudes relativas.

Especies indicadoras.

Se identificaron las especies características (especies indicadoras) para cada hábitat y cerro, utilizando el Método del Valor Indicador (IndVal; Dufrêne y Legendre 1997). Este método evalúa el grado (medido en porcentaje) con el cuál cada especie cumple con el criterio de especificidad (especie encontrada únicamente en un grupo de sitios en particular) y fidelidad (frecuencia de aparición de la especie dentro de ese grupo de sitios) para cada agrupamiento de sitios, comparado con todos los sitios. Cuanto mayor es el IndVal de una especie, mayor es la especificidad, la fidelidad y representatividad de dicha especie para un determinado grupo de sitios. Utilizando la matriz de abundancia de las especies para cada sitio, se calculó para cada especie el IndVal y su significancia estadística mediante un procedimiento de 999 aleatorizaciones (Dufrêne y Legendre 1997). Una especie fue indicadora de un hábitat/cerro cuando su IndVal fue mayor a 25% (corte arbitrario utilizado por Dufrêne y Legendre 1997) y significativo cuando presentó una $p < 0.05$.

Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.

La relación entre la composición de las especies con variables ambientales se evaluó mediante un análisis de correspondencia canónica (CCA) con el programa CANOCO v4.5 (ter Braak y Šmilauer 2002). Para estos análisis se construyó una matriz (especies x sitios) donde se registró la abundancia de cada especie en cada uno de los sitios (siendo cero en los sitios donde la especie no estuvo presente); además, se elaboró una matriz de variables ambientales, con los valores de cada variable por sitio. Siguiendo las recomendaciones de Lepš y Šmilauer (2003), para minimizar el efecto de las especies muy abundantes, la matriz de especies fue transformada aplicando logaritmo ($y' = \log(y+1)$). La significancia de la variación explicada por cada variable ambiental fue analizada con el método de selección “stepwise”, utilizando la prueba de

permutación de Monte Carlo (999 permutaciones). Las variables ambientales que se incluyeron en el modelo fueron: T.VAR, T.MIN, INSOL, COB.HIERB, COB.ARBU, COB.ARBO, HOJAR, RIQ.HIERB, RIQ.ARBU, RIQ.ARBO, PH.H2O, PH.VOLC, TEXTURA, %MO, %HUM, DA, %GRAVA, PEND. Dado que las variables ambientales fueron medidas en distintas unidades, previo a los análisis todas ellas fueron centradas y estandarizadas.

RESULTADOS

COLEÓPTEROS

En total se colectaron 12.365 coleópteros (sin considerar a los Staphylinidae) pertenecientes a 52 familias y 321 especies/morfoespecies (para una descripción más detallada ver *Capítulo III*, y para el listado de las especies/morfoespecies ver Apéndice IIC).

Patrones de variación espacial en la composición de los ensambles.

El análisis de agrupamiento de sitios (Cluster) de acuerdo al grado de similitud de sus ensambles reveló que los coleópteros se asocian al macro-hábitat, pero de una manera diferente a la planteada al inicio de este trabajo. Un primer grupo estuvo compuesto por los sitios pertenecientes a la estepa altoandina de los cerros más húmedos (La Mona, Bayo y López). El siguiente grupo lo conformaron sitios de la base de los cerros Challhuaco y Pelado (matorral seco) y los ambientes altoandinos de esos mismos cerros. El grupo restante reunió a los sitios de bosque de todas las montañas, junto con los matorrales de las montañas más húmedas. Estos ensambles de coleópteros permitieron identificar los siguientes sitios indicadores de cambios en la vegetación: altoandino húmedo (AaH, N=8), altoandino + matorral secos (AaS+MS, N=10), y bosque + matorral húmedo (B+MH, N=36; Fig. II.5).

El análisis de similitud (ANOSIM) corroboró los resultados anteriores (Tabla II.1a). Se encontraron diferencias significativas en la composición taxonómica de los ensambles de coleópteros entre algunos cerros “húmedos” y “secos”, pero los valores de R fueron bajos. En cambio, la disimilitud fue muy alta entre hábitats (Tabla II.1b), encontrándose la mayor diferencia entre el B+MH y AaH. Estos resultados también se reflejaron en el escalamiento multidimensional amétrico (MDS). No se distinguieron agrupamientos a nivel de cerro (Fig. II.6a), mientras que se observaron tres grupos bien definidos correspondientes con los diferentes hábitats (Fig. II.6b).

Especies indicadoras.

No se encontraron especies características del cerro López, unas pocas caracterizaron a los cerros Pelado, Bayo y Challhuaco, mientras que el cerro La Mona mostró una fauna más distintiva representada por una mayor cantidad de especies características y altos valores de IndVal (Tabla II.2). Puede advertirse la ausencia total o parcial de especies indicadoras del cerro Challhuaco en los cerros más húmedos (valores 0/0 de la Tabla II.2). A su vez, varias de las especies más características de los cerros Bayo y La Mona, no fueron encontradas en los cerros más secos. Estos resultados refuerzan lo sugerido por los resultados anteriores que distinguen la fauna entre “cerros húmedos” y “cerros secos”, aunque no puede descartarse que la ausencia de registros de alguna especie se deba a efectos del muestreo. En general, los valores indicadores fueron bajos (<50%) para todos los cerros, denotando una baja especificidad y fidelidad de las especies a los cerros.

Los altos valores indicadores de las especies características de los distintos hábitats (>50%) revelan la presencia de una fauna distintiva de cada uno de ellos (Tabla II.3). Aproximadamente un 20%, 15% y 8% de las especies totales presentes en el AaH, AaS+MS, y B+MH respectivamente, fueron características de dichos ambientes. Las

especies más características del AaS+MS y del B+MH prácticamente no fueron registradas en el AaH. Por otra parte, varias especies indicadoras del AaH no se encontraron en los otros dos ambientes. Difícilmente estos resultados podrían deberse a efectos de muestreo, dados los altos valores indicadores de las especies respecto de los hábitats.

Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.

En el análisis de correspondencia canónica (CCA) los dos primeros ejes en conjunto explicaron aproximadamente un tercio de la variación en la relación entre las variables ambientales y las especies (Tabla II.4a). El primer eje representó principalmente un gradiente ambiental de aumento de la DA, el %GRAVA, y la T.VAR, y de disminución en la COB.ARBO, separando los ambientes de B+MH, de los de estepa altoandina y matorral seco. El segundo eje estuvo asociado principalmente con la disminución de la RIQ.ARBO (Tabla II.4b y Fig. II.7). Los sitios en el AaH, se asociaron a baja T.MIN. Aquellos en AaS+MS se caracterizaron por altos T.VAR y PH.H2O. Los sitios en B+MH presentaron menor DA y %GRAVA, y mayor COB.ARBO que los dos grupos anteriores (Fig. II.7).

Los patrones de variación altitudinal de las variables ambientales analizadas se presentan en el Apéndice IID.

HORMIGAS

En total se colectaron 35.056 hormigas obreras, pertenecientes a 8 géneros y 15 especies (para una descripción más detallada ver *Capítulo III*, y para el listado de las especies ver Apéndice IIE).

En 4 estaciones de muestreo: Co. López 1500 m y Co. Pelado 1400-1600 m, no se registró la presencia de hormigas, de modo que estos sitios fueron excluidos de los análisis de composición. Cabe destacar además, que en altitudes similares de los cerros

La Mona y Challhuaco, se encontraron muy pocos individuos los cuales pertenecieron, en cada caso, a una sola especie (La Mona 1500m, 3 indiv. de *Camponotus distinguendus*; Challhuaco 1500m, 1 indiv. de *Dorymyrmex tener*).

Patrones de variación espacial en la composición de los ensambles.

El análisis de agrupamiento mostró ensambles diferentes en el bosque y la estepa altoandina, mientras que los ensambles de matorral no fueron homogéneos, agrupándose con los otros ambientes (Fig. II.8). Además, los ensambles de montañas “secas” no se separaron de los de montañas “húmedas”. Nuevamente, los hábitats planteados al inicio del trabajo no se reflejaron exactamente en la composición de las especies, por lo que los análisis que siguen que impliquen comparaciones entre hábitats serán realizados teniendo en cuenta los grupos evidenciados en el análisis de Cluster. Estos fueron el grupo Aa+M (N = 16; Fig. II.8) que reunió todos los sitios de ambientes altoandinos con dos sitios de matorral del Cerro Pelado; el grupo B+1M (N=25), que reunió casi todos los sitios de bosque de los 5 cerros, más un sitio de matorral del Co. Challhuaco; el grupo M+B (N=8): sitios de matorral de los cerros López y Challhuaco, y los de bosque de esos mismos cerros, que no se incluyeron en el grupo B+1M. El “grupo” S correspondió a una estación de muestreo donde se registró una sola hormiga, por lo que fue descartado de los análisis.

El ANOSIM corroboró la alta similitud en la composición faunística de los cerros (Tabla II.5a); sólo se encontraron diferencias significativas –aunque relativamente bajas- entre el cerro López, y los cerros Bayo y La Mona (Tabla II.5a). Por el contrario, la similitud faunística entre los grupos de sitios (Aa+M,B+1M,M+B) sugeridos por el análisis de Cluster fue baja (Tabla II.5b). Estos resultados se reflejaron gráficamente en el escalamiento multidimensional amétrico (MDS), donde no se

distinguen agrupamientos a nivel de cerro (Fig. II.9a), mientras que se advierten diferencias entre los grupos Aa+M, B+1M y M+B (Fig. II.9b).

Especies indicadoras.

El análisis de especies indicadoras mostró que tanto la cantidad de las mismas como sus IndVal fueron mayores para los grupos (Aa+M, B+1M y M+B) que para los cerros (Tablas II.6 y II.7) denotando una mayor especificidad y fidelidad de las especies respecto de los ambientes que de los cerros. No se encontraron especies características del cerro Challhuaco, mientras que la especie indicadora del cerro Pelado no estuvo presente en los cerros “más húmedos” (López, Bayo y La Mona; Tabla III.6). Las especies indicadoras del grupo B+1M formado casi exclusivamente por sitios de bosque, no estuvieron presentes en los sitios que conformaron el grupo Aa+M, mayoritariamente compuesto por ambientes de estepa altoandina (Tabla II.7).

Asociaciones entre la composición taxonómica y variables ambientales.

En el análisis de correspondencia canónica (CCA) los dos primeros ejes explicaron en conjunto casi un 60% de variación en la relación entre las variables ambientales y las especies (Tabla II.8a). El primer eje representó principalmente un aumento de la COB.ARBO y %MO, y una disminución del DA y PH.VOLC, y separó el grupo B+1M de los otros dos (Tabla II.8b y Fig. II.10). El segundo eje se asoció mayoritariamente a una disminución en la INSOL y T.MIN. Las estaciones de muestreo que conformaron el grupo B+1M se asociaron a ambientes de baja DA, PH.VOLC e INSOL, y alto %MO, COB.ARBO, %HUM y T.MIN. La separación entre los otros dos grupos fue más difusa. La mayoría de los sitios pertenecientes al grupo Aa+M se asociaron a baja T.MIN y alta DA. El resto de los sitios del grupo Aa+M, junto con los del grupo M+B, presentaron mayor T.MIN e INSOL que los anteriores.

DISCUSIÓN

Tanto para coleópteros como para hormigas, la composición de los ensambles estuvo más asociada a los diferentes ambientes que a los cerros. Estos ensambles se asociaron a cambios ambientales finos, y no fueron simplemente una respuesta a cambios fisonómicos de la vegetación. Los resultados muestran que distintos ensambles de coleópteros y hormigas se asocian con diferentes características de los suelos, condiciones de temperatura y cobertura vegetal que exceden a las zonas de vegetación típicas de Patagonia (matorral, bosque, estepa) que son fácilmente distinguibles por el ojo humano.

La fauna de bosque de coleópteros fue similar entre los cerros, pero existieron diferencias entre la fauna altoandina de montañas “húmedas” y “secas”. De esta manera, el ambiente altoandino no puede considerarse como una zona de vegetación homogénea para los coleópteros. Resultados similares fueron hallados al estudiar la composición de la flora altoandina en montañas de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi (Ferreyra et al. 1998). Hacia el este (más árido) la riqueza de especies de plantas fue mayor que hacia el oeste (más húmedo), y la identidad de las especies también varió. Las autoras sugieren factores históricos, orográficos y climáticos actuales como determinantes de las diferencias encontradas en la flora (ver Ferreyra et al. 1998). De esta forma, los coleópteros podrían estar respondiendo a los mismos factores que las plantas, o las diferencias en la composición de sus ensambles podrían deberse a asociaciones con la identidad de la flora.

Los ensambles de coleópteros fueron diferentes entre el bosque y la estepa altoandina. Sin embargo, las diferencias en la composición de las especies de dichos tipos de vegetación respecto del matorral fueron más difusas. Los ensambles de matorral se asemejaron a los de estepa altoandina o bosque dependiendo de la

ubicación de la montaña en el gradiente de precipitación. En las montañas “secas” (Pelado y Challhuaco), la composición faunística de los matorrales situados en la base fue similar a la de la estepa altoandina situada en la cima. En cambio, ensambles de matorrales del cerro López (único cerro “húmedo” con presencia de matorral), resultaron más similares a ensambles de bosque. Es probable que los matorrales que se encuentran en la base de las montañas estudiadas hayan surgido luego de severos incendios que eliminaron el bosque (Mermoz, M y Kitzberger T., comunicación personal). Después de un incendio, los cambios que se producen en el hábitat modifican recursos y condiciones fundamentales para los insectos como las características del alimento, los sitios para forrajear y anidar, los refugios, etc. (Andersen 1991, Swengel 2001). De modo que las nuevas condiciones pueden ser más aptas para insectos diferentes a los habitantes pre-fuego. De hecho, la composición de ensambles de insectos pre- y post-fuego difiere (e.g. Farji-Brener et al. 2002, Sackmann y Farji-Brener 2006). Es posible que la similitud estructural entre un bosque quemado y un área de estepa (e.g. en la cobertura de la vegetación), sumada a la buena capacidad colonizadora de los coleópteros (Borrer et al. 1992), hayan permitido a la fauna altoandina invadir el nuevo hábitat, tanto en montañas “secas” como “húmedas”. Dado que la recuperación del bosque es menos probable en sitios donde las condiciones de humedad son bajas (Veblen et al. 2003, Mermoz 2006), el distinto grado de recuperación en montañas “secas” y “húmedas” podría ser la causa de las diferencias encontradas entre los ensambles de ambos tipos de matorral. La mayor persistencia de ambientes de matorral en montañas más secas, explicaría la similitud de su fauna con la altoandina. Si esta fuera la historia de colonización, entonces los coleópteros estarían respondiendo a cambios estructurales en la vegetación. Sin embargo, esta interpretación

es altamente especulativa y debe tomarse con cautela. Son necesarios futuros trabajos para poner a prueba estas ideas.

La composición de ensambles de hormigas no reflejó los mismos ambientes que la de coleópteros. Los ensambles de hormigas fueron diferentes entre el bosque y la estepa altoandina. Sin embargo, no se encontraron diferencias consistentes en la composición de los ensambles entre ambientes de matorral y estepa altoandina respecto de la ubicación de las montañas en el gradiente de precipitación. En el noroeste de la Patagonia, coleópteros y hormigas han mostrado diferencias en su respuesta al fuego (Sackmann y Farji-Brenner 2006), y en sus patrones de variación en la diversidad a través de gradientes ambientales (ver Sackmann et al. 2006, Ruggiero et al. 2009, Fergnani et al. 2010). Este trabajo aporta más evidencias acerca de la respuesta diferencial de ambas taxa a variaciones ambientales. Hormigas y coleópteros no deberían incluirse entonces en un solo grupo indicador de cambios ambientales, sino que deberían emplearse por separado. Esta información complementaria puede eventualmente ser útil para desarrollar estrategias de conservación en el noroeste de la Patagonia.

La diferenciación de los ensambles de Coleoptera se asoció con cambios en diferentes variables ambientales. Las especies de ambientes altoandinos de montañas “húmedas” se asociaron con temperaturas mínimas diarias más extremas que aquellas de los mismos ambientes y los matorrales de montañas “secas”. A su vez, en estos últimos, la variación en la temperatura diaria fue mayor. Estas diferencias en la temperatura podrían ser las responsables de las diferencias en la composición de los ensambles entre ambos “tipos de altoandino”. Por ejemplo, en Sudáfrica la estructuración de los ensambles de Scarabaeinae estuvo determinada principalmente por variaciones climáticas (Davis et al. 2008). Los ensambles de Coleoptera en

ambientes de bosque y matorral húmedo se asociaron con menores niveles de compactación, porcentaje de gravas y pH del suelo que los de ambientes altoandinos y de matorral seco. Dado que muchos de los estadios inmaduros de Coleoptera presentan vida subterránea (Gullan y Cranston 2005), suelos más compactos, con mayor pH y cantidad de gravas podrían complicar la construcción y el mantenimiento de nidos y/o la supervivencia de las larvas de diversas especies de coleópteros, llevando a una distinción de los ensambles de insectos. Por otra parte, dichas características podrían afectar a los insectos por medio de su efecto sobre las comunidades de plantas (Hodkinson 2005). De todos modos, una gran parte de la variación en la composición de los ensambles de Coleoptera no pudo ser explicada por las variables ambientales medidas, por lo que deben existir otros factores -no medidos en este estudio-, que son importantes en determinar la composición de estos ensambles.

Para las hormigas, las asociaciones entre las variables ambientales y los distintos grupos fueron más complejas. Las especies de bosque que conformaron el grupo B+1M se asociaron a sitios con menor insolación y mayor humedad que aquellas especies del grupo M+B (i.e., especies de algunos matorrales y bosques de los cerros Pelado y Challhuaco). Altos niveles de humedad en el suelo en sitios de baja insolación impiden el desarrollo de muchas especies de hormigas y limitan su actividad forrajera (Brown, 1973). Una posibilidad es que las especies del grupo M+B sean altamente sensibles a dichas características del ambiente, y que esa sea la causa de la segregación espacial.

La ausencia de ensambles de especies característicos de cada cerro permite hablar de una fauna regional de montaña tanto para coleópteros como para hormigas, y avala el análisis conjunto de los datos registrados para cada gradiente local. Los diferentes ensambles se asociaron a cambios ambientales relacionados con la cobertura

vegetal, la temperatura y ciertas características de los suelos, mostrando que los insectos perciben ambientes a un nivel de detalle más alto que el ojo humano (Kaspari y Wieser 1999, Farji-Brener et al. 2004). Esto advierte sobre la necesidad de tener en cuenta variaciones a escalas menores que aquellas reflejadas por el macro-hábitat en futuras estrategias de conservación de estos grupos. Por otra parte, la diferencia en la composición de especies de Coleoptera hallada entre ambientes altoandinos de montañas “secas” y “húmedas”, sumado a resultados similares encontrados en la flora altoandina (Ferreya et al. 1998), plantea el interrogante sobre si en el noroeste de la Patagonia argentina se puede identificar un único ambiente altoandino. Futuros estudios en otros taxa que abarquen distintos puntos en el gradiente de precipitación oeste-este serían un gran aporte en este sentido.

TABLAS

Tabla II.1. Análisis de similitud (ANOSIM) de ensambles de coleópteros, (a) factor: cerro; (b) factor: hábitat. En la diagonal superior se muestran los valores de R, que reflejan el grado de separación de los ensambles en base a la composición de las especies de coleópteros. Valores de R cercanos a 1 indican baja similitud. En la diagonal inferior se muestran los valores de p (los significativos se resaltan en negritas). AaH: altoandino húmedo, AaS+MS: altoandino y matorral secos, B+MH bosque y matorral húmedo.

a)

	López	Pelado	Bayo	La Mona	Challhuaco
López		0.037	0.088	0.155	0.211
Pelado	0.217		0.205	0.294	0.061
Bayo	0.107	0.011		0.063	0.368
La Mona	0.018	0.001	0.143		0.425
Challhuaco	0.005	0.138	0.003	0.001	

Cerro global R=0.197, **p=0.001**

b)

	AaH	AaS+MS	B+MH
AaH		0.854	0.952
AaS+MS	0.001		0.893
B+MH	0.001	0.001	

Habitat global R=0.919, **p=0.001**

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Tabla II.2. Detalle de las 5 especies de coleópteros (cuando presentes) más características de cada cerro. Los valores de IndVal (valor indicador) se expresan en porcentaje, y representan el grado de especificidad y fidelidad de la especie al cerro. Para cada cerro se especifica el total de especies indicadoras encontradas (TOT). Para cada especie se reporta su abundancia dentro de los distintos cerros y el número de sitios por cerro en los que estuvo presente (e.g., se encontraron 25 individuos de *Cylydrorhinus sp. M2* en 4 sitios dentro del cerro Pelado). Todos los valores de IndVal resultaron significativos con un $p < 0.05$. Especies totales registradas por cerro: López: 130; Pelado: 131; Bayo: 129; La Mona: 166; Challhuaco: 99.

	IndVal (%)	Abundancia de la sp./ # de sitios en los que se la encontró				
		M1	M2	M3	M4	M5
Co. López (M1) TOT=0						
<i>sin especies indicadoras</i>						
Co. Pelado (M2) TOT=2						
<i>Cylydrorhinus sp. M2</i> (Curculionidae)	29.35	2/ 1	25/ 4	1/ 1	0/ 0	3/ 2
<i>Frykius variolosus</i> (Geotrupidae)	26.27	0/ 0	14/ 5	1/ 1	9/ 2	0/ 0
Co. Bayo (M3) TOT=7						
<i>Salagosa sp. 1</i> (Pselaphidae)	50.89	0/ 0	0/ 0	66/ 6	25/ 3	0/ 0
<i>Abropus carnifex</i> (Carabidae)	44.44	0/ 0	0/ 0	36/ 5	11/ 3	0/ 0
<i>Chiliopelates ventricosus</i> (Leiodidae)	37.56	35/ 1	5/ 3	172/ 6	122/ 8	1/ 1
<i>Salagosa sp. 2</i> (Pselaphidae)	33.95	8/ 3	0/ 0	45/ 4	9/ 3	0/ 0
<i>Pyractonema sp. A1</i> (Lampyridae)	30.73	1/ 1	0/ 0	11/ 4	5/ 3	0/ 0
Co. La Mona (M4) TOT=18						
<i>Neohydnobius sp.</i> (Leiodidae)	56.76	28/ 2	6/ 3	23/ 5	237/ 8	5/ 2
<i>Creobius eudoxi</i> (Carabidae)	51.91	58/ 6	0/ 0	85/ 6	281/ 9	0/ 0
<i>Sericoides sp. 6</i> (Scarabaeidae)	49.59	1/ 1	0/ 0	0/ 0	10/ 6	0/ 0
<i>Pselaphidae gen. sp. 2c</i> (Pselaphidae)	46.07	28/ 4	4/ 2	6/ 1	108/ 7	2/ 1
<i>Camiarinae sp.</i> (Leiodidae)	45.31	0/ 0	0/ 0	10/ 4	60/ 6	0/ 0
Co. Challhuaco (M5) TOT=4						
<i>Baripus gjaii</i> (Carabidae)	35.73	1/ 1	39/ 4	0/ 0	0/ 0	69/ 7
<i>Amecocerus sp.</i> (Melyridae)	33.33	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	6/ 4
<i>Arthrobrachus sp.</i> (Melyridae)	30.05	0/ 0	2/ 1	0/ 0	0/ 0	20/ 4
<i>Cylydrorhinus sp. M5</i> (Curculionidae)	25	0/ 0	0/ 0	0/ 0	0/ 0	28/ 3

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Tabla II.3. Detalle de las 5 especies de coleópteros más características de cada hábitat. Los valores de IndVal (valor indicador) se expresan en porcentaje, y representan el grado de especificidad y fidelidad de la especie al hábitat. Para cada hábitat se especifica el total de especies indicadoras encontradas (TOT). Para cada especie se reporta su abundancia dentro de los distintos hábitats y el número de sitios por hábitat en los que estuvo presente (e.g., se encontraron 79 individuos de *Margaiostus magellanicus* en 7 sitios dentro del hábitat altoandino húmedo). Todos los valores de IndVal resultaron significativos con un $p < 0.05$. Especies totales registradas por hábitat: AaH: 51; AaS+MS: 79; B+MH: 267.

	IndVal (%)	Abundancia de la sp./ # de sitios en los que se la encontró		
		AaH	Aa+MS	B+MH
AaH TOT=10				
<i>Margaiostus magellanicus</i> (Elateridae)	84.69	79/ 7	3/ 2	1/ 1
<i>Berberidicola ater?</i> (Cuculionidae)	62.5	25/ 5	0/ 0	0/ 0
<i>Cyldrorhinus sp. 1</i> (Curculionidae)	62.5	32/ 5	0/ 0	0/ 0
<i>Sericoides faminaei</i> (Scarabaeidae)	59.69	39/ 6	0/ 0	45/ 9
<i>Pseudomeloe porteri</i> (Meloidea)	58.25	14/ 5	1/ 1	1/ 1
Aa+MS (B) TOT=12				
<i>Baripus gjaii</i> (Carabidae)	78.05	0/ 0	100/ 8	9/ 4
<i>Nyctelia rotundipennis</i> (Tenebrionidae)	73.97	0/ 0	75/ 8	22/ 2
<i>Emmalodellara obesa costata</i> (Tenebrionidae)	59.81	0/ 0	87/ 6	1/ 1
<i>Arthrobrachus sp.</i> (Melyridae)	50	0/ 0	22/ 5	0/ 0
<i>Nyctopetus argentinus</i> (Tenebrionidae)	47.6	0/ 0	11/ 5	2/ 1
B+MH (C) TOT=22				
<i>Scaphidiidae gen. spp.</i> (Scaphidiidae)	86.05	0/ 0	11/ 2	305/35
<i>Newtoniopsis malleatus</i> (Leiodidae)	76.74	0/ 0	1/ 1	265/28
<i>Trechisibus nigripennis?</i> (Carabidae)	65.61	2/ 2	2/ 1	1004/24
<i>Ceroglossus valdiviae</i> (Carabidae)	61.11	0/ 0	0/ 0	2270/22
<i>Mimodromites nigrotesticatus</i> (Carabidae)	59.87	0/ 0	3/ 1	521/22

Tabla II.4. Resultados del modelo de CCA. Se muestran sólo las variables significativas ($p < 0.05$).

a)			
Ejes	1	2	Inercia total
Autovalores	0.678	0.512	9.275
Correlaciones especie-ambiente	0.962	0.92	
Porcentaje acumulado de la variación en			
datos de las especies	7.30	12.80	
relación especie-ambiente	17.10	30.10	
Suma de todos los autovalores			9.275
Suma de todos los autovalores canónicos			3.953

b)					
Variable	Autovalor	P	F	R	
				Eje 1	Eje 2
DA	0.58	0.001	3.47	0.8665	0.0088
RIQ.ARBO	0.35	0.001	2.11	-0.2772	-0.5159
COB.ARBO	0.31	0.001	1.93	-0.7898	-0.1995
PH.H2O	0.25	0.001	1.62	0.3584	-0.2432
%GRAVA	0.25	0.005	1.55	0.6895	0.0314
T.MIN	0.23	0.006	1.50	-0.5522	-0.3547
T.VAR	0.22	0.027	1.39	0.5357	-0.1879

VARIABLES DEFINIDAS EN EL TEXTO. DA: densidad aparente; RIQ.ARBO: riqueza de especies de árboles; COB.ARBO: cobertura del canopy; PH.H2O: pH en agua; %GRAVA: % de gravas; T.MIN: temperatura mínima diaria; T.VAR: variación de la temperatura diaria.

Tabla II.5. Análisis de similitud (ANOSIM) de ensambles de hormigas, (a) factor: cerro; (b) factor: grupo. En la diagonal superior se muestran los valores de R, que reflejan el grado de separación de los ensambles en base a la composición de las especies de hormigas. Valores de R cercanos a 1 indican baja similitud. En la diagonal inferior se muestran los valores de p (los significativos se resaltan en negritas). Para la definición de los grupos, ver texto.

(a)

	López	Pelado	Bayo	La Mona	Challhuaco
López		0.184	0.255	0.301	0.056
Pelado	0.056		0.020	0.082	-0.085
Bayo	0.014	0.303		0.011	0.046
La Mona	0.003	0.130	0.333		0.052
Challhuaco	0.188	0.900	0.215	0.140	

Prueba global R=0.081, **p=0.032**

(b)

	Aa+M	B+1M	M+B
Aa+M		0.816	0.745
B+1M	0.001		0.745
M+B	0.001	0.001	

Prueba global R=0.779, **p=0.001**

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Tabla II.6. Detalle de las especies de hormigas características de cada cerro. Los valores de IndVal (valor indicador) se expresan en porcentaje, y representan el grado de especificidad y fidelidad de la especie al cerro. Para cada especie se reporta su abundancia dentro de los distintos cerros y el número de sitios por cerro en los que estuvo presente (e.g., se encontraron 1153 individuos de *Camponotus chilensis* en 6 sitios dentro del cerro López). Todos los valores de IndVal resultaron significativos con un $p < 0.05$. Especies totales registradas por cerro: López: 11; Pelado: 14; Bayo: 7; La Mona: 8; Challhuaco: 10.

	IndVal (%)	Abundancia de la sp./ # de sitios en los que se la encontró				
		M1	M2	M3	M4	M5
Co. López (M1)						
<i>Camponotus chilensis</i>	48.48	1153./ 6	206./ 2	9./ 2	0./ 0	7./ 1
Co. Pelado (M2)						
<i>Dorymyrmex antarcticus</i>	40.98	0./ 0	2761./ 4	0./ 0	0./ 0	836./ 4
Co. Bayo (M3)						
<i>Lasiophanes picinus</i>	44.29	45./ 4	106./ 4	1152./ 6	474./ 7	42./ 4
Co. La Mona (M4)						
<i>Camponotus punctulatus</i>	33.09	28./ 2	3./ 2	0./ 0	155./ 5	23./ 4
Co. Challhuaco (M5)						
sin especies indicadoras						

Tabla II.7. Detalle de las especies de hormigas características de cada grupo. Los valores de IndVal (valor indicador) se expresan en porcentaje, y representan el grado de especificidad y fidelidad de la especie al hábitat. Para cada especie se reporta su abundancia dentro de los distintos grupos y el número de sitios por grupo en los que estuvo presente (e.g., se encontraron 10482 individuos de *Camponotus distinguendus* en 15 sitios dentro del grupo A). Todos los valores de IndVal resultaron significativos con un $p < 0.05$. Ver texto para la definición de los grupos. Especies totales registradas por grupo: Aa+M: 12; B+1M: 12; M+B: 12.

	IndVal (%)	Abundancia de la sp./ # de sitios en los que se la encontró		
		Aa+M	B+1M	M+B
Grupo Aa+M				
<i>Camponotus distinguendus</i>	82.74	10482./ 15	334./ 15	578./ 5
<i>Camponotus punctulatus</i>	50.09	186./ 9	17./ 3	6./ 1
<i>Dorymyrmex antarcticus</i>	43.3	3539./ 7	58./ 1	0./ 0
<i>Pogonomyrmex angustus</i>	40.69	848./ 8	0./ 0	97./ 2
Grupo B+1M				
<i>Lasiophanes picinus</i>	90.13	0./ 0	1807./ 23	12./ 2
<i>Antichtonidris sp</i>	54.35	0./ 0	421./ 15	14./ 1
Grupo M+B				
<i>Dorymyrmex tener</i>	98.7	357./ 1	3./ 2	13615./ 8
<i>Solenopsis patagonica</i>	48.8	81./ 8	5./ 4	150./ 5
<i>Camponotus chilensis</i>	44.62	206./ 2	86./ 5	1083./ 4

Tabla II.8. Resultados del modelo de CCA para hormigas. Se muestran sólo las variables significativas ($p < 0.05$).

a)

Ejes	1	2	Inercia total
Autovalores	0.60	0.39	2.68
Correlaciones especie-ambiente	0.94	0.96	
Porcentaje acumulado de la variación en			
datos de las especies	22.40	37.00	
relación especie-ambiente	36.30	59.90	
Suma de todos los autovalores			2.68
Suma de todos los autovalores canónicos			1.65

b)

Variable	Autovalor	P	F	R	
				Eje 1	Eje 2
COB.ARBO	0.48	0.001	10.39	0.8055	-0.2802
INSOL	0.25	0.001	6.00	-0.4333	-0.5546
%HUM	0.13	0.001	3.47	0.4324	0.2961
DA	0.10	0.011	2.44	-0.6875	0.2508
PH.VOLC	0.08	0.007	2.34	-0.6026	-0.2651
T.MIN	0.08	0.030	2.11	0.5476	-0.4721
%MO	0.07	0.024	2.09	0.6514	-0.1646
COB.ARBUS	0.07	0.023	1.98	0.3994	-0.2861

VARIABLES DEFINIDAS EN EL TEXTO. COB.ARBO: cobertura del canopeo; INSOL: insolación de la ladera; %HUM: porcentaje de humedad del suelo; PH.VOLC: pH en NaF; T.MIN: temperatura mínima diaria; %MO: % de materia orgánica; COB.ARBUS: cobertura de arbustos.

FIGURAS

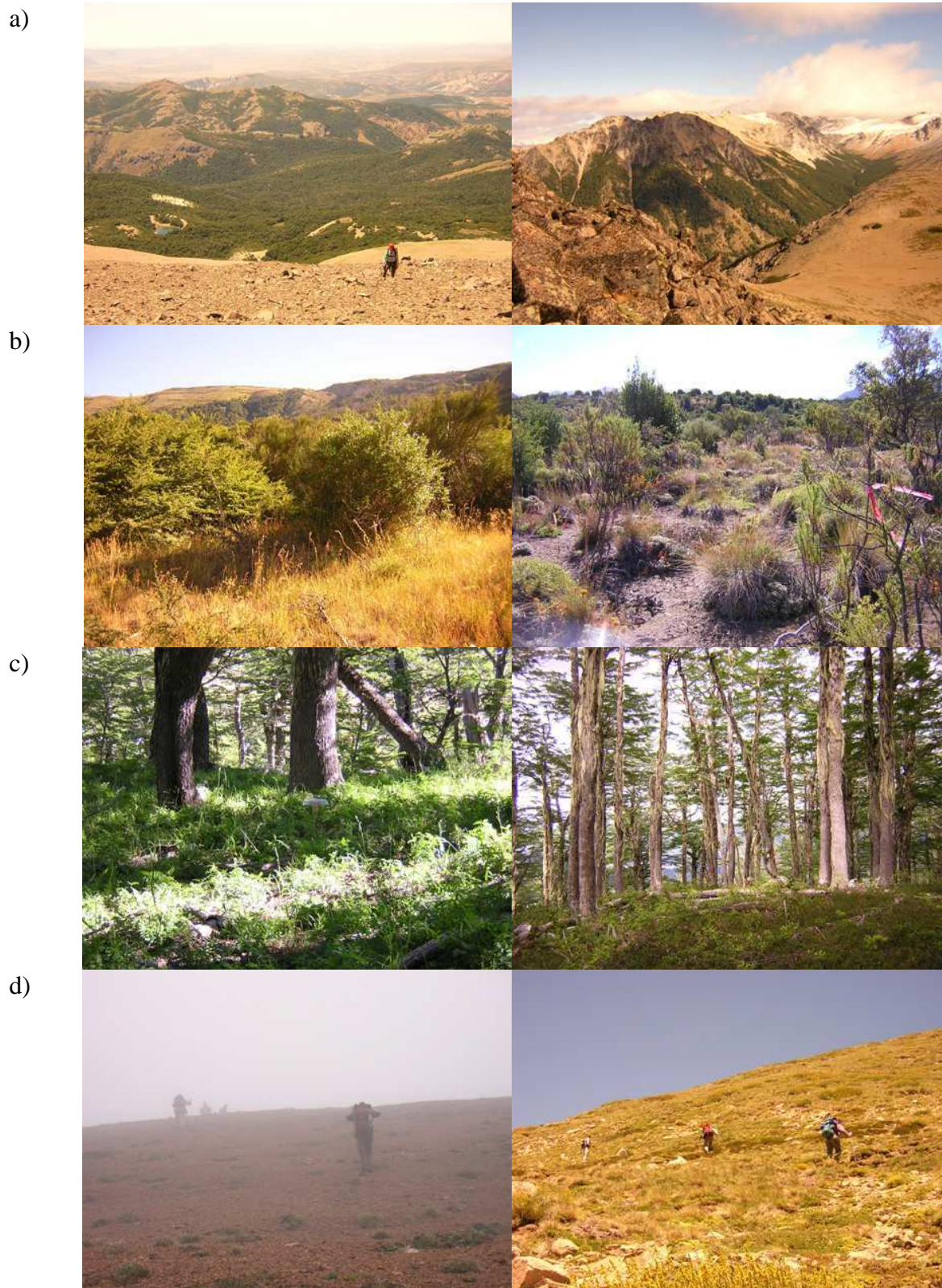


Fig. II.1. a) Vista panorámica de una montaña donde se observa el límite superior del bosque; b) ambientes de matorral; c) bosque; d) estepa altoandina.

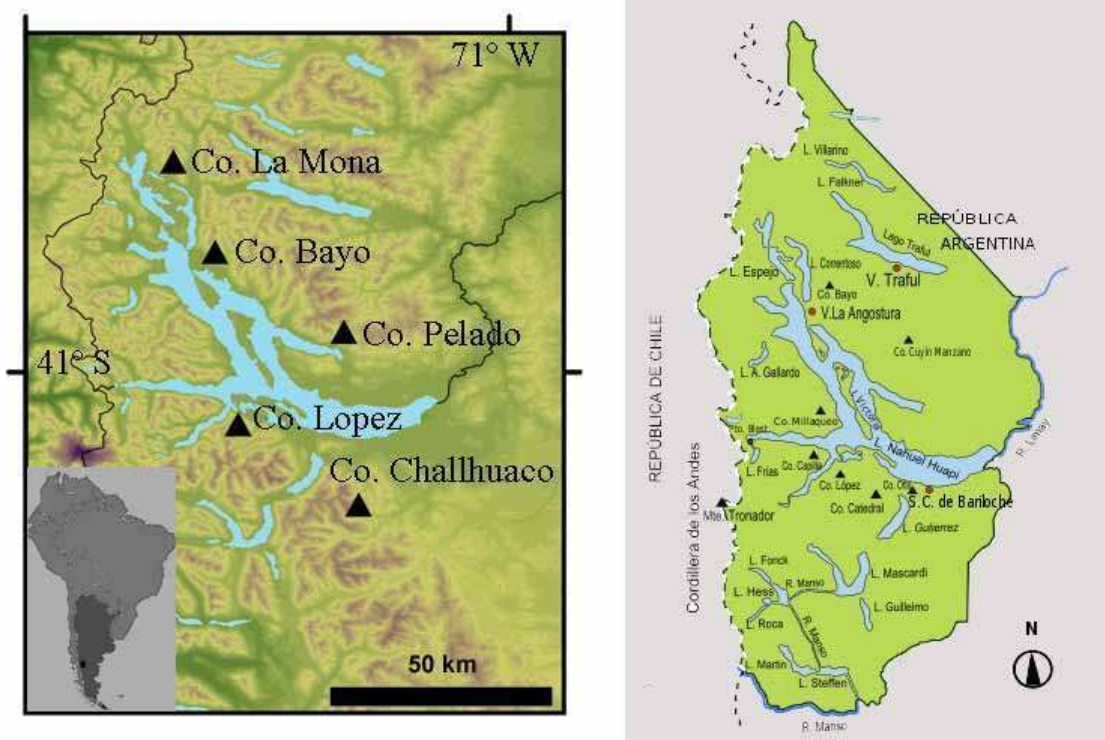


Fig. II.2. Derecha: Parque Nacional Nahuel Huapi. Izquierda: detalle de la ubicación de los cerros estudiados.

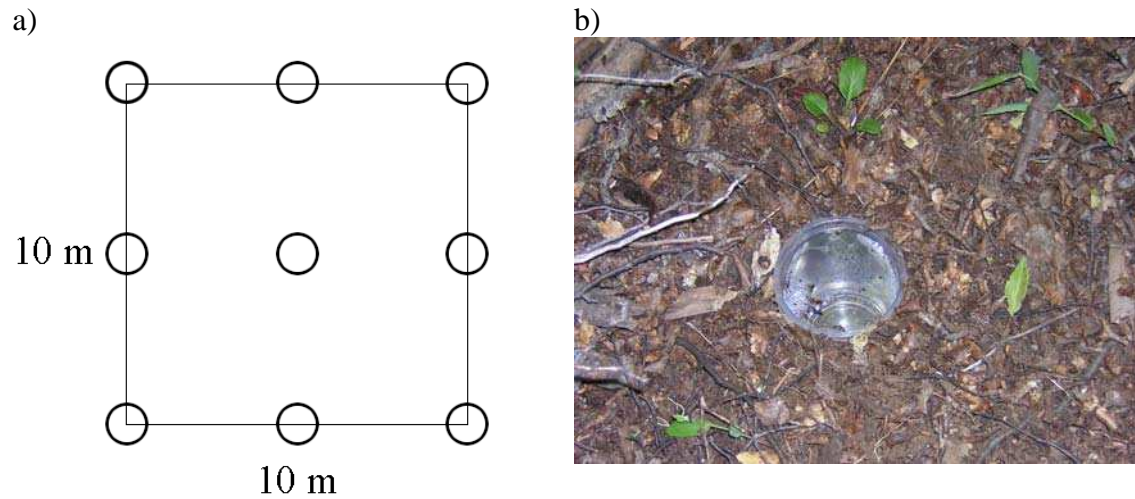


Fig. II.3. a) Arreglo espacial de las trampas. Los círculos indican la disposición de las trampas en la parcela de 10m x 10m; b) Trampa de caída colocada en el campo.



Fig. II.4. Sistema utilizado para colocar el sensor de temperatura en el campo. La flecha indica la posición del sensor en el soporte de madera.

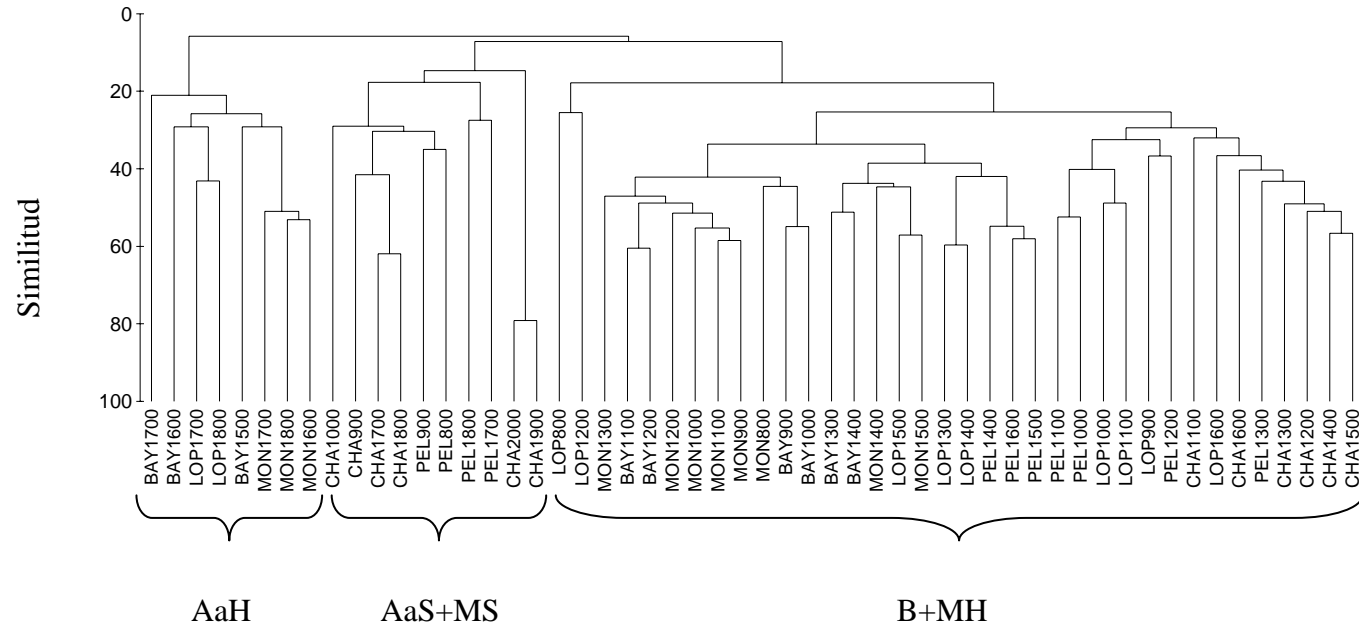


Fig. II.5. Dendrograma mostrando el agrupamiento entre los sitios de acuerdo al grado de similitud de los ensambles de coleópteros. Se evidencia la existencia de tres grandes grupos: AaH, sitios de estepa altoandina de montañas más húmedas; AaS+MS, sitios de estepa altoandina y matorral de montañas más secas; B+MH, sitios de matorral húmedo junto con sitios de bosque. Los sitios se indican con las primeras tres letras del cerro seguidas de la altitud. Cerros LOP: López; PEL: Pelado; BAY: Bayo; MON: La Mona; CHA: Challhuaco. El macro-hábitat de cada estación de muestreo se detalla en el Apéndice IIA.

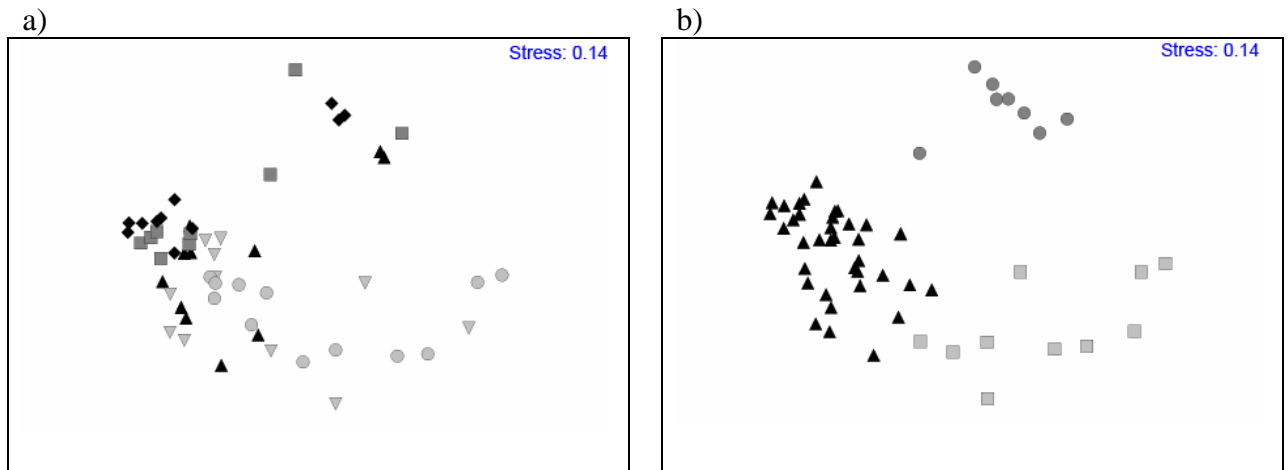


Fig. II.6. Variación espacial en la composición de especies de coleópteros epígeos. MDS basado en la composición de especies de cada sitio. La distancia entre cada par de puntos representa una medida relativa de su similitud. a) ordenamiento de los distintos cerros: López (▲); Pelado (▼); Bayo (■); La Mona (◆) y Challhuaco (●); b) ordenamiento de los hábitats: B+MH (▲); AaH (●) y AaS+MS(■). Ver referencias en el texto.

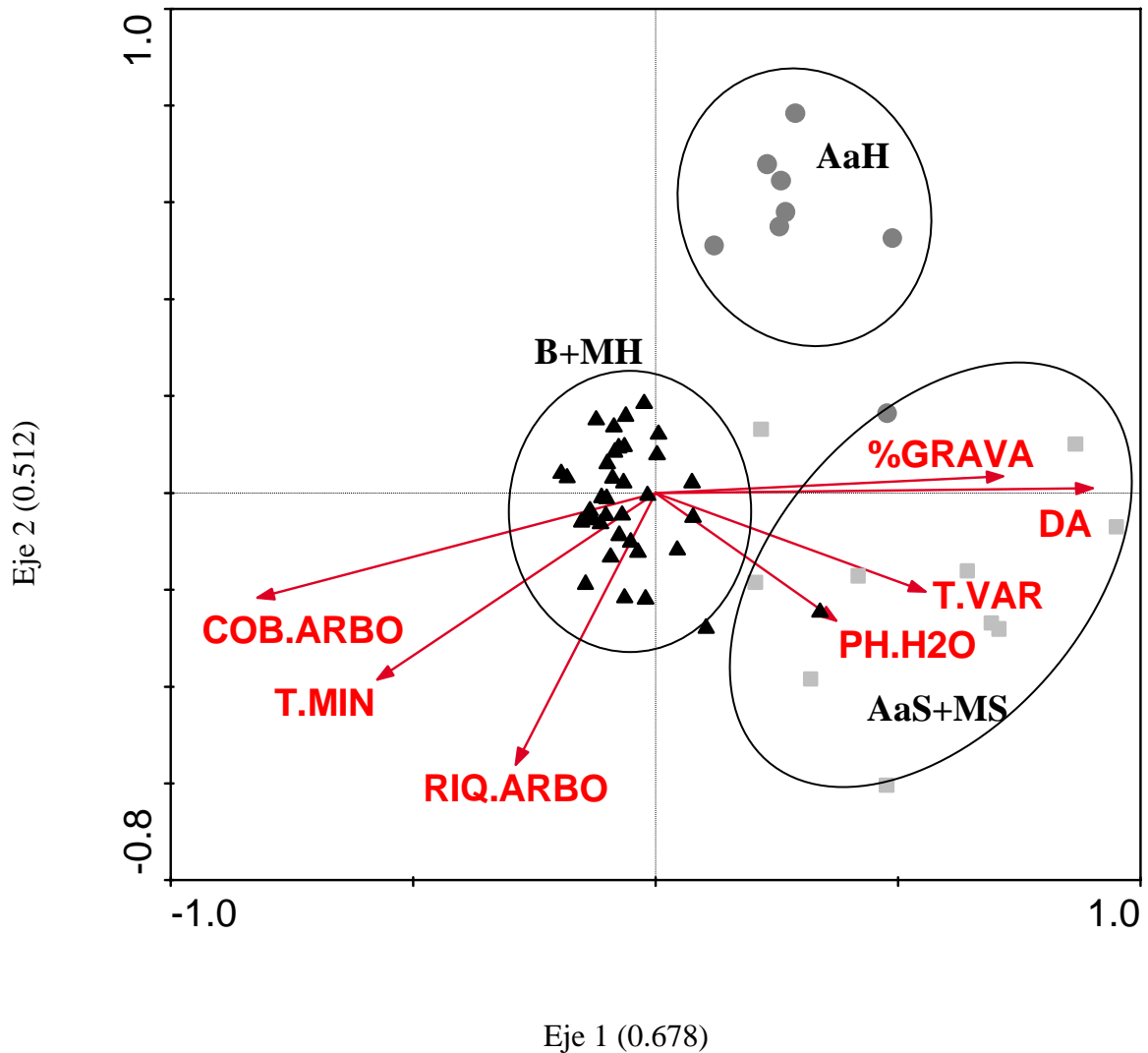


Fig. II.7. Gráfico “biplot” de los dos primeros ejes de ordenamiento obtenidos por el análisis de CCA, incluyendo flechas que indican la magnitud y dirección de cambio de las variables ambientales que explican significativamente ($p < 0.05$) la composición de los ensambles de coleópteros. Para cada eje se muestran entre paréntesis los autovalores asociados. Los triángulos negros (\blacktriangle) corresponden a los sitios de B+MH, los círculos gris oscuro (\bullet) a los sitios de AaH y los cuadrados gris claro (\blacksquare) a los de AaS+MS. Variables definidas en el texto.

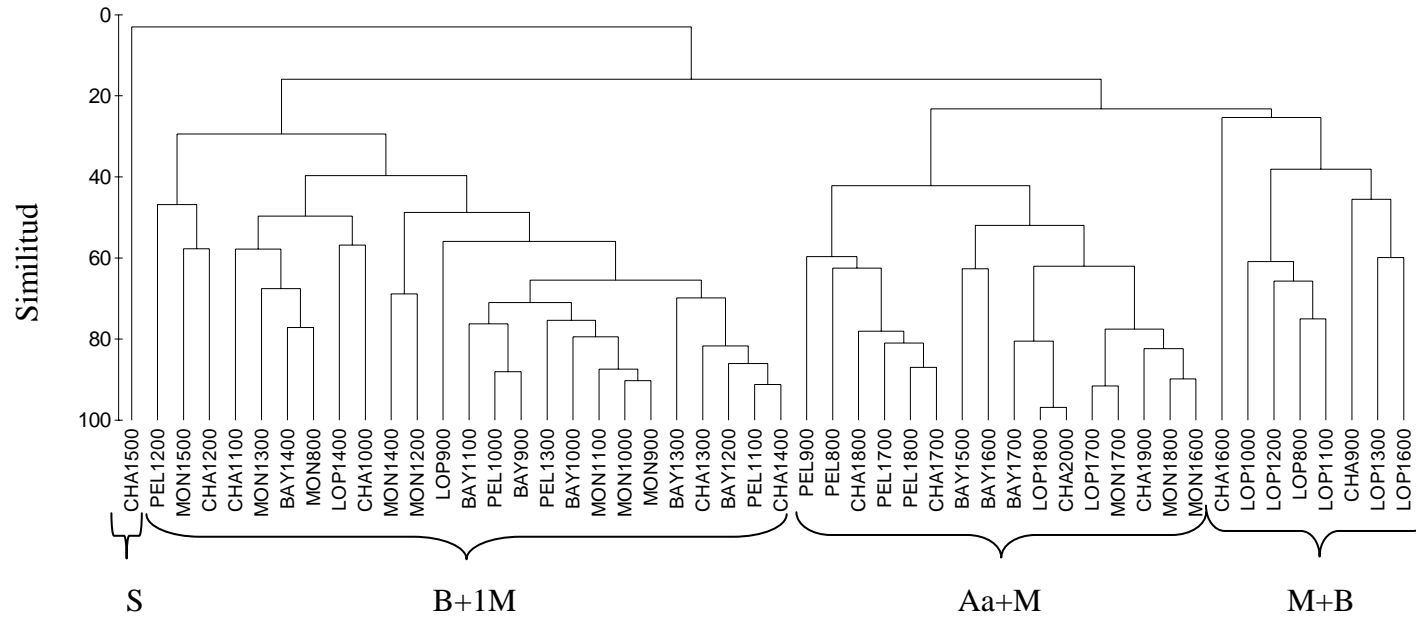


Fig. II.8. Dendrograma mostrando el agrupamiento entre los sitios de acuerdo al grado de similitud de los ensambles de hormigas. Se evidencia la existencia de tres grandes grupos y un sitio individual. S: sitio solitario; Aa+M: todas las estaciones de muestreo de estepa altoandina de las 5 montañas, más 2 sitios de matorral del Co Pelado; B+1M: sitios de bosque de las 5 montañas + 1 sitio de matorral del Co. Challhuaco; M+B: sitios de bosque y matorral de los cerros López y Challhuaco. Los sitios se indican con las primeras tres letras del cerro seguidas de la altitud. Cerros LOP: López; PEL: Pelado; BAY: Bayo; MON: La Mona; CHA: Challhuaco. El macro-hábitat de cada estación de muestreo se detalla en el Apéndice IIA.

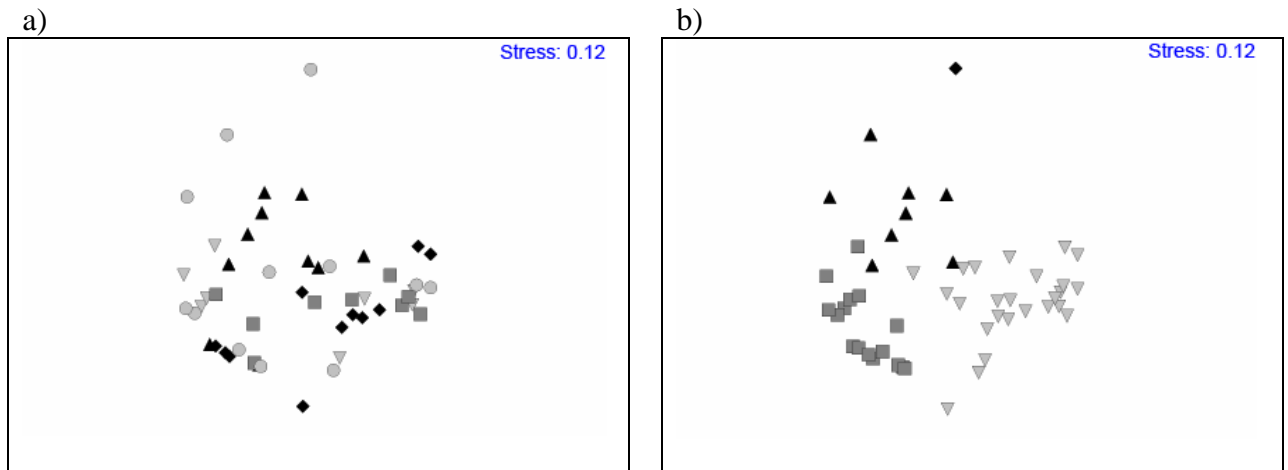


Fig. II.9. Variación espacial en la composición de especies de hormigas. MDS basado en la composición de especies de cada sitio. La distancia entre cada par de puntos representa una medida relativa de su similitud. a) ordenamiento de los distintos cerros: López (▲); Pelado (▼); Bayo (■); La Mona (◆) y Challhuaco (●); b) ordenamiento de los grupos (definidos en el texto): Aa+M (■); B+1M (▼); M+B (▲) y S (◆)

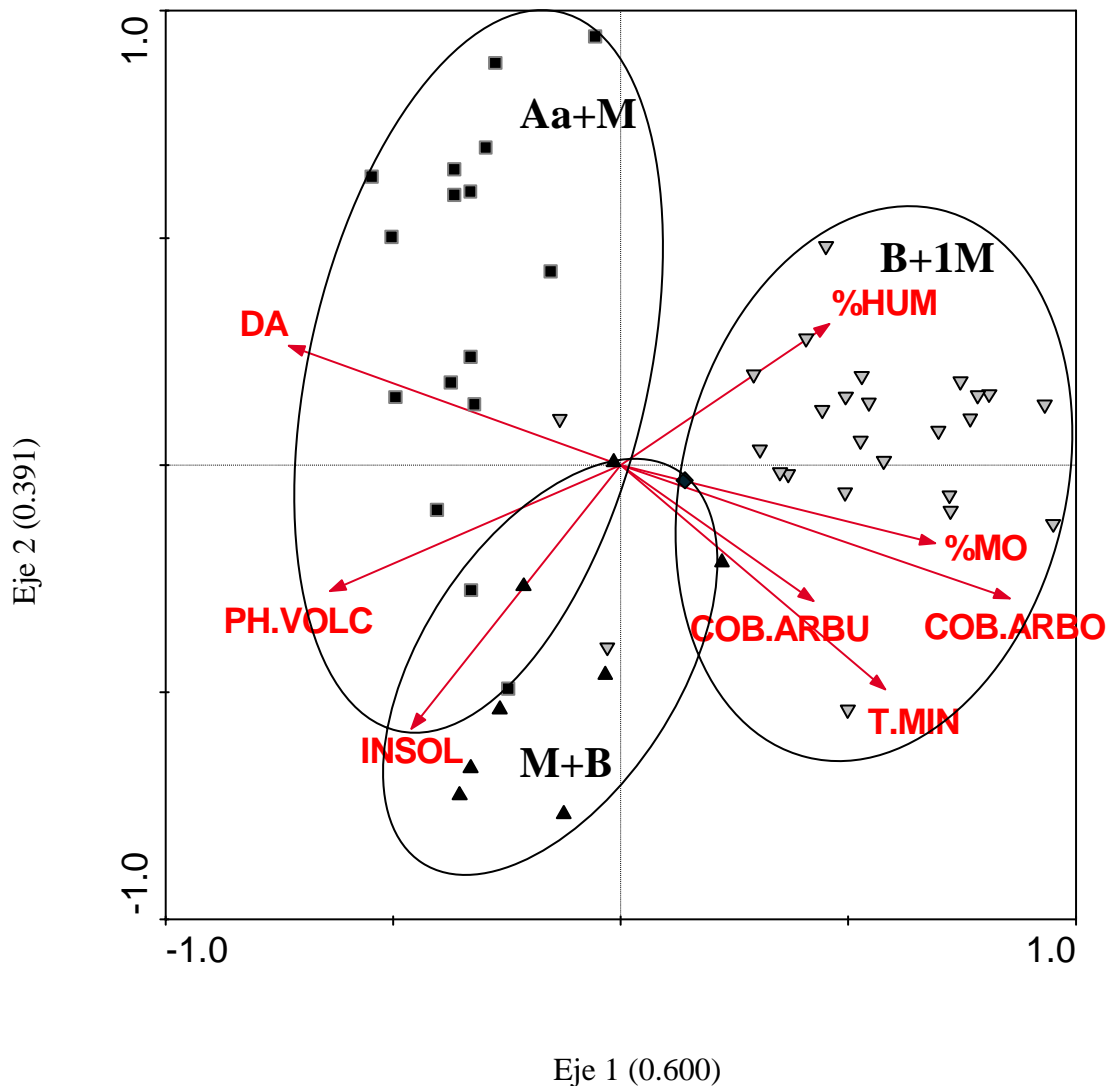


Fig. II.10. Gráfico “biplot” de los dos primeros ejes de ordenamiento obtenidos por el análisis de CCA, incluyendo flechas que indican la magnitud y dirección de cambio de las variables ambientales que explican significativamente ($p < 0.05$) la composición de los ensambles de hormigas. Para cada eje se muestran entre paréntesis los autovalores asociados. Grupos: Aa+M (■) cuadrados negros; B+1M (▼) triángulos grises hacia abajo; M+C (▲) triángulos negros hacia arriba; S (◆) diamante negro. Variables definidas en el texto.

APÉNDICE II

Apéndice. IIA. Listado de las estaciones de muestreo indicando su altitud, ubicación y tipo de hábitat.

Cerro	Sigla	Altitud	Latitud	Longitud	Macro-hábitat
López	LOP800	800	-41.082	-71.546	Matorral
	LOP900	899	-41.088	-71.546	Bosque
	LOP1000	1003	-41.089	-71.547	Bosque
	LOP1100	1104	-41.092	-71.548	Bosque
	LOP1200	1204	-41.094	-71.549	Matorral
	LOP1300	1318	-41.097	-71.550	Bosque
	LOP1400	1398	-41.098	-71.550	Bosque
	LOP1500	1502	-41.099	-71.558	Bosque
	LOP1600	1594	-41.102	-71.559	Bosque achaparrado
	LOP1700	1700	-41.103	-71.562	Estepa altoandina
LOP1800	1800	-41.103	-71.564	Estepa altoandina	
Pelado	PEL800	801	-40.956	-71.350	Matorral
	PEL900	893	-40.958	-71.345	Matorral
	PEL1000	997	-40.948	-71.341	Bosque
	PEL1100	1115	-40.945	-71.340	Bosque
	PEL1200	1193	-40.941	-71.337	Bosque
	PEL1300	1318	-40.931	-71.335	Bosque
	PEL1400	1393	-40.925	-71.331	Bosque
	PEL1500	1497	-40.917	-71.332	Bosque
	PEL1600	1616	-40.912	-71.336	Bosque
	PEL1700	1706	-40.910	-71.342	Estepa altoandina
PEL1800	1810	-40.911	-71.345	Estepa altoandina	
Bayo	BAY900	911	-40.778	-71.604	Bosque
	BAY1000	1021	-40.759	-71.595	Bosque
	BAY1100	1096	-40.752	-71.593	Bosque
	BAY1200	1191	-40.751	-71.596	Bosque
	BAY1300	1304	-40.748	-71.598	Bosque
	BAY1400	1404	-40.746	-71.600	Bosque
	BAY1500	1510	-40.749	-71.608	Estepa altoandina
	BAY1600	1601	-40.748	-71.611	Estepa altoandina
BAY1700	1700	-40.745	-71.612	Estepa altoandina	
La Mona	MON800	807	-40.593	-71.709	Bosque
	MON900	900	-40.580	-71.703	Bosque
	MON1000	1004	-40.578	-71.702	Bosque
	MON1100	1095	-40.576	-71.699	Bosque
	MON1200	1200	-40.573	-71.698	Bosque
	MON1300	1300	-40.572	-71.698	Bosque
	MON1400	1397	-40.570	-71.696	Bosque
	MON1500	1500	-40.568	-71.697	Bosque achaparrado
	MON1600	1602	-40.566	-71.698	Estepa altoandina
	MON1700	1693	-40.563	-71.699	Estepa altoandina
MON1800	1803	-40.558	-71.698	Estepa altoandina	
Challhuaco	CHA900	908	-41.180	-71.324	Matorral
	CHA1000	1006	-41.215	-71.305	Matorral
	CHA1100	1123	-41.240	-71.288	Bosque
	CHA1200	1203	-41.249	-71.283	Bosque
	CHA1300	1300	-41.257	-71.283	Bosque
	CHA1400	1404	-41.260	-71.291	Bosque
	CHA1500	1509	-41.262	-71.297	Bosque
	CHA1600	1605	-41.267	-71.300	Bosque achaparrado
	CHA1700	1711	-41.268	-71.304	Estepa altoandina
	CHA1800	1805	-41.269	-71.307	Estepa altoandina
	CHA1900	1906	-41.269	-71.311	Estepa altoandina
	CHA2000	2003	-41.270	-71.315	Estepa altoandina

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Apéndice II.B. Número de días para cada sitio en que se registraron datos de temperatura.

<u>Sitio</u>	<u>Días</u>	<u>Sitio</u>	<u>Días</u>	<u>Sitio</u>	<u>Días</u>	<u>Sitio</u>	<u>Días</u>	<u>Sitio</u>	<u>Días</u>
LOP800	153	PEL800	152	BAY900	124	MON800	131	CHA900	145
LOP900	140	PEL900	152	BAY1000	161	MON900	135	CHA1000	145
LOP1000	179	PEL1000	146	BAY1100	130	MON1000	95	CHA1100	145
LOP1100	140	PEL1100	138	BAY1200	155	MON1100	77	CHA1200	133
LOP1200	102	PEL1200	152	BAY1300	147	MON1200	101	CHA1300	146
LOP1300	179	PEL1300	126	BAY1400	161	MON1300	135	CHA1400	145
LOP1400	142	PEL1400	152	BAY1500	96	MON1400	92	CHA1500	86
LOP1500	140	PEL1500	147	BAY1600	146	MON1500	135	CHA1600	116
LOP1600	103	PEL1600	78	BAY1700	100	MON1600	100	CHA1700	83
LOP1700	110	PEL1700	87			MON1700	100	CHA1800	77
LOP1800	111	PEL1800	149			MON1800	66	CHA1900	139
								CHA2000	144

Apéndice IIC. Listado de especies/morfoespecies de coleópteros colectadas durante el estudio.

Familia	Especie/morfoespecie
Aderidae	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Anobiidae	<i>Caenocara nigra</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 4</i>
	<i>sp. 3</i>
Anthicidae	<i>Copobaenus nobilis</i>
	<i>Copobaenus tristis</i>
Archeocrypticidae	<i>Enneboeus patagonicus</i>
Biphyllidae	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
Buprestidae	<i>Epistomentis pictus</i>
Cantharidae	<i>Discodon magellanicum</i>
	<i>Hyponotum sp. 1</i>
	<i>Hyponotum sp. 2</i>
	<i>Micronotus nodicorne</i>
	<i>Plectocephalon testacem</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
	<i>sp. 4</i>
	<i>sp. 5</i>
	<i>sp. 6</i>
Carabidae	<i>Abropus carnifex</i>
	<i>Anisostichus amoenus</i>
	<i>Antarctonomus complanatus</i>
	<i>Baripus gjaai</i>
	<i>Baripus neuquensis</i>
	<i>Bembidini spp</i>
	<i>Cascellius septentrionalis</i>
	<i>Ceroglossus chilensis</i>
	<i>Ceroglossus valdiviae</i>
	<i>Cnemalobus deplanatus</i>
	<i>Creobius eudoxi</i>
	<i>Metius annulicornis</i>
	<i>Metius blandus</i>
	<i>Metius femoratus</i>
	<i>Metius flavipleuris</i>
	<i>Metius malachiticus</i>
	<i>Metius sp. 1</i>
	<i>Mimodromites nigrotestaceus</i>
	<i>Mimodromius cyanipennis</i>
	<i>Plagiotelum irinum</i>
	<i>Systolosoma brevis</i>
	<i>Systolosoma lateritium</i>
	<i>Tetragonoderus viridis</i>
	<i>Trechisibus nigripennis?</i>
	<i>Trirammatius unistriatus</i>

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
Chrysomelidae	<i>Alticinae sp. 1</i>
	<i>Alticinae sp. 2</i>
	<i>Alticinae sp. 3</i>
	<i>Alticinae sp. 4</i>
	<i>Alticinae sp. 5</i>
	<i>Alticinae sp. 6</i>
	<i>Ambrotodes aurantipennis</i>
	<i>Aulonodera darwini</i>
	<i>Mylassa crassicollis</i>
	<i>Pachibrachis mixtus</i>
	<i>Protopsilapa sp. 1</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>Strichosa eburata</i>
Cleridae	<i>Eurimetopum modestum</i>
	<i>Eurymetopum iridescens</i>
	<i>Silviella nudatum</i>
	<i>sp. 1</i>
Coccinelidae	<i>sp. 2</i>
	<i>Adalia deficiens</i>
	<i>Hyperaspis sphaeridioides?</i>
	<i>Parasidis? sp. 1</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Colydiidae	<i>sp. 3</i>
	<i>sp. 4</i>
	<i>sp. 5</i>
	<i>Pristoderus sp. 1</i>
	<i>sp. 1</i>
Cryptophagidae	<i>sp. 2</i>
	<i>Chiliotis sp</i>
Curculionidae	<i>?Scolytinae sp. 1</i>
	<i>?Scolytinae sp. 2</i>
	<i>Aegorhinus bulbifer</i>
	<i>Aegorhinus nodipennis</i>
	<i>Aegorhinus oculatus</i>
	<i>Aegorhinus silvicola</i>
	<i>Anaballus sp. 1</i>
	<i>Antarctobius sp. 1</i>
	<i>Apioninae sp. 1</i>
	<i>Apioninae sp. 2</i>
	<i>Apioninae sp. 3</i>
	<i>Berberidicola (ater?)</i>
	<i>Caneorhinus sp. 2</i>
	<i>Caneorhinus? sp. 1</i>
	<i>Coniderinae sp. 1</i>
	<i>Cossoninae sp. 1</i>
	<i>Cossoninae sp. 2</i>
	<i>Cryptorrhynchinae sp. 1</i>
	<i>Cryptorrhynchinae sp. 2</i>
	<i>Cryptorrhynchinae sp. 3</i>
	<i>Cryptorrhynchinae sp. 4</i>
	<i>Cryptorrhynchinae sp. 5</i>

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 6
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 7
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 8
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 9
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 10
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 11
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 12
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 13
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 14
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 15
	<i>Cryptorrhynchinae</i> sp. 16
	<i>Curculioninae?</i> sp. 1
	<i>Cyclominae</i> sp. 1
	<i>Cyldrorhinus caudiculatus</i>
	<i>Cyldrorhinus farinosus?</i>
	<i>Cyldrorhinus lineiger</i>
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 1
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 2
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 3
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 4
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 5
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 6
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 7
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 8
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 9
	<i>Cyldrorhinus</i> sp. 10
	<i>Dasydema hirtella</i>
	<i>Entiminae</i> sp. 1
	<i>Entiminae</i> sp. 2
	<i>Entiminae</i> sp. 3
	<i>Entiminae</i> sp. 4
	<i>Entiminae</i> sp. 5
	<i>Germainiellus dentipennis</i>
	<i>Hybreoleptops tuberculifer</i>
	<i>Molytinae</i> sp. 1
	<i>Molytinae?</i> sp. 2
	<i>Nothofagobius?</i> sp.
	<i>Otiorhynchus ovatus</i>
	<i>Puranius?</i> sp. 1
	<i>Rhyephenes goureai</i>
	<i>Rhyephenes maillei</i>
	<i>Rhynorhynchinae</i> sp. 1
	<i>Scolytinae</i>
	sp. 1
Dermestidae	sp. 1
Derodontidae	<i>Nothoderodontus dentatus</i>
Elateridae	<i>Deromecus</i> sp. 1
	<i>Dilobitarsus sulcicollis</i>
	<i>Hemicrepidus</i> sp. 1
	<i>Ischnodes</i> sp. 1
	<i>Lacon chilensis</i>
	<i>Margaiostus magellanicus</i>
	<i>Paradonus</i> sp. 1

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
Erotilidae	<i>Xalpirta valdviana</i>
Flia 1	<i>sp. 1</i>
Flia 2	<i>sp. 2</i>
Flia 3	<i>sp. 3</i>
Flia 4	<i>sp. 4</i>
Flia 5	<i>sp. 5</i>
Flia 6	<i>sp. 6</i>
Geotrupidae	<i>Frykius variolosus</i>
Lampyridae	<i>Pyractonema sp. 1</i>
	<i>Pyractonema sp. 2</i>
	<i>Pyractonema sp. 3</i>
	<i>Pyractonema sp. 4</i>
	<i>Pyractonema sp. 5</i>
	<i>Pyractonema sp. 6</i>
Lathridiidae	<i>Aridius sp. 1</i>
	<i>Aridius subfasciatus</i>
	<i>Corticaria? sp. 1</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Leiodidae	<i>Camiarinae sp. 1</i>
	<i>Chiliopelates kuscheli</i>
	<i>Chiliopelates ornatus</i>
	<i>Chiliopelates transversestrigosus</i>
	<i>Chiliopelates ventricosus</i>
	<i>Colon sp. 1</i>
	<i>Colon sp. 2</i>
	<i>Colon sp. 3</i>
	<i>Colon sp. 4</i>
	<i>Dasypelates gracilis</i>
	<i>Eunemadus chilensis</i>
	<i>Hydnodiaetus brunneus</i>
	<i>Leiodinae sp. 1</i>
	<i>Metahydnobius forticornis</i>
	<i>Metahydnobius sp. 1</i>
	<i>Nemadiolus kuscheli</i>
	<i>Nemadotropis stenosoma</i>
	<i>Neocamiarus kuscheli</i>
	<i>Neohydnobius sp. 1</i>
	<i>Newtoniopsis malleatus</i>
	<i>Ragitodina tuberculosa</i>
Lucanidae	<i>Erichius darwinii</i>
	<i>Erichius femoralis</i>
Melandryidae	<i>Laderia oblonga</i>
	<i>Orchesia picta</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
Meloidae	<i>Pseudomeloe porteri</i>
Melyridae	<i>Amecocerus sp. 1</i>
	<i>Arthrobrachus nigromaculatus</i>

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
	<i>Arthrobrachus sp. 1</i>
	<i>Hylodanacea germaini</i>
	<i>Hylodanacea haemorrhoidalis</i>
	<i>Listrocerus sp. 1</i>
	<i>Listrocerus? sp. 2</i>
Mordellidae	<i>Mordella sp. 1</i>
	<i>Mordella sp. 2</i>
Mycetophagidae	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
	<i>sp. 4</i>
Nitidulidae	<i>Cryptarcha lineola</i>
	<i>Cryptarcha? opaca</i>
	<i>Epuraeopsis maculipennis</i>
	<i>Nitidula complanata</i>
	<i>Perilopis flava</i>
	<i>Pocadionta dentipes</i>
	<i>Somatoxus chilensis</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Oedemeridae	<i>Sisenecantharis chilensis</i>
Peltidae	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
Protocucujidae	<i>Erichmodes</i>
Pselaphidae	<i>Auxenocerus</i>
	<i>Salagosa sp. 1</i>
	<i>Salagosa sp. 2</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>sp. 3</i>
	<i>sp. 4</i>
	<i>sp. 5</i>
	<i>sp. 6</i>
	<i>sp. 7</i>
	<i>sp. 8</i>
	<i>sp. 9</i>
	<i>sp. 10</i>
	<i>sp. 11</i>
	<i>sp. 12</i>
	<i>sp. 13</i>
	<i>sp. 14</i>
	<i>sp. 15</i>
	<i>sp. 16</i>
	<i>sp. 17</i>
	<i>sp. 18</i>
	<i>sp. 19</i>
	<i>sp. 20</i>
	<i>sp. 21</i>
	<i>sp. 22</i>
	<i>sp. 23</i>
	<i>sp. 24</i>
	<i>sp. 25</i>

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
	<i>sp. 26</i>
	<i>sp. 27</i>
	<i>sp. 28</i>
	<i>sp. 29</i>
	<i>sp. 30</i>
	<i>sp. 31</i>
	<i>sp. 32</i>
	<i>spp.</i>
	<i>Tyropsis sp. 1</i>
Ptilidae	<i>Acrotrichis ?chilensis?</i>
	<i>Acrotrichis aubaei</i>
	<i>Acrotrichis mostchulski</i>
	<i>Acrotrichis sp 1.</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>Throscidium sp. 1</i>
Ptinidae	<i>Ptinidae sp. 1</i>
	<i>Ptinus sp. 1</i>
	<i>Ptinus sp. 2</i>
Salpingidae	<i>Lissodema sp. 1</i>
	<i>Vincenzellus? sp. 1</i>
Scaphidiidae	<i>Scaphidiidae sp.1</i>
Scarabaeidae	<i>Acanthaphodius bruchi</i>
	<i>Brachisternus angustus</i>
	<i>Macrodactylus sp. 1</i>
	<i>Pristerophora sp. 1</i>
	<i>Sericoides faminaei</i>
	<i>Sericoides pubescens</i>
	<i>Sericoides similis</i>
	<i>Sericoides sp. 1</i>
	<i>Sericoides sp. 2</i>
	<i>Sericoides sp. 3</i>
	<i>Sericoides sp. 4</i>
	<i>Sericoides sp. 5</i>
	<i>Sericoides sp. 6</i>
	<i>Sericoides sp. 7</i>
	<i>Sericoides sp. 8</i>
	<i>Sericoides sp. 9</i>
	<i>Sericoides sp. 10</i>
	<i>Sericoides spp.</i>
	<i>Sericoides viridis</i>
Scirtidae	<i>sp. 1</i>
Scolytidae	<i>sp. 1</i>
Scraptiidae	<i>Scraptia sp. 1</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Scydmaenidae	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
Staphylinidae	<i>Glypholoma pustuliferum</i>
	<i>spp.</i>
Tenebrionidae	<i>Blapstinus punctulatus</i>
	<i>Emmalodellara obesa costata</i>
	<i>Nyctelia rotundipennis</i>
	<i>Nyctopetus argentinus</i>

CAPÍTULO II: COMPOSICIÓN DE ENSAMBLES

Familia	Especie/morfoespecie
Trogidae	<i>Patagonogenius kulzeri</i>
Zoopheridae	<i>Patagonopraocis puncticolis</i>
	<i>Platesthes pilosa</i>
	<i>Plathestes kuscheli</i>
	<i>Polinoncus aeger?</i>
	<i>sp. 1</i>
	<i>sp. 2</i>
	<i>Synchita? sp. 1 (Colydiinae)</i>

Apéndice IID Variación altitudinal de las variables ambientales medidas en el estudio

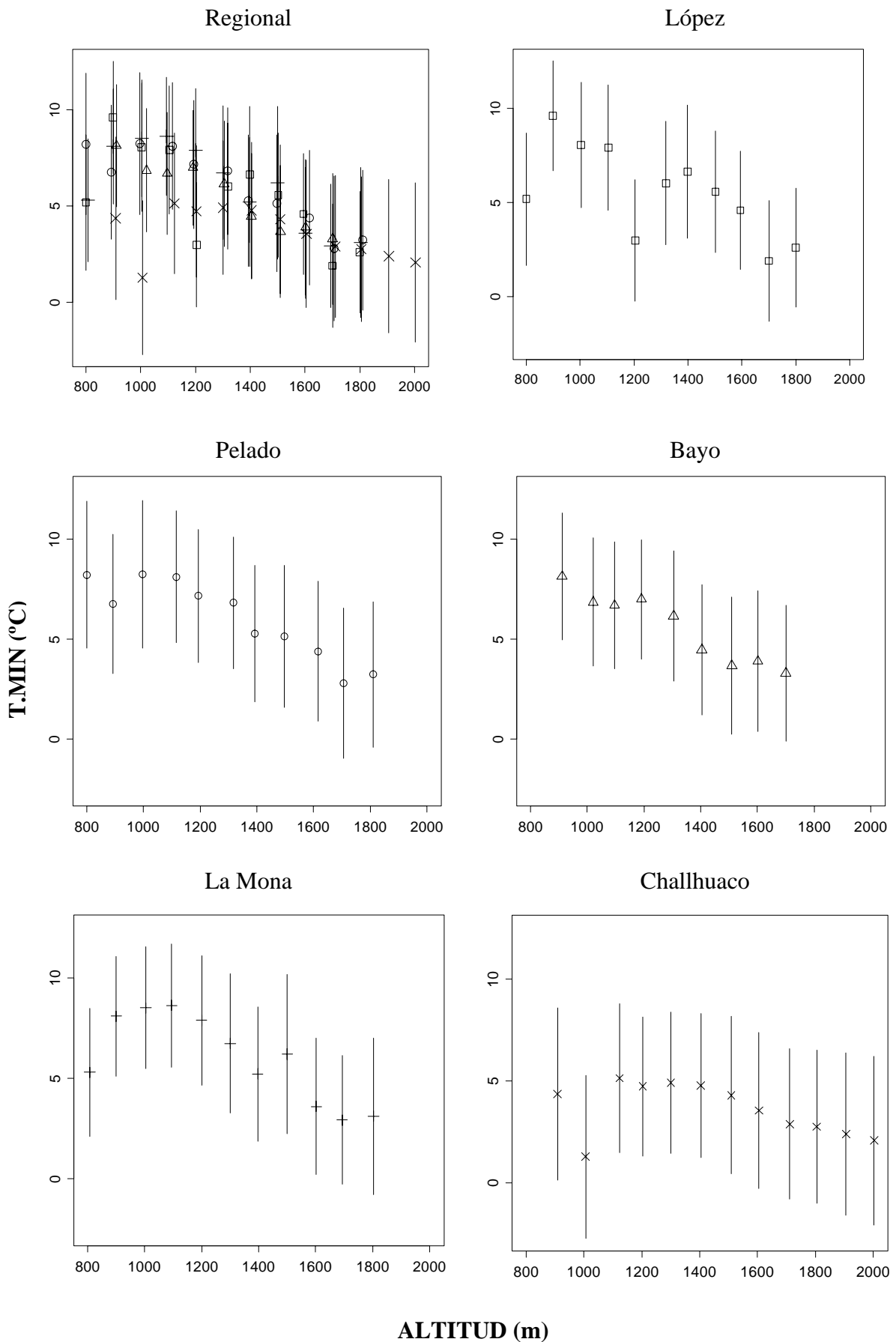


Fig. IID.1. Variación altitudinal de la temperatura mínima diaria (T.MIN). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

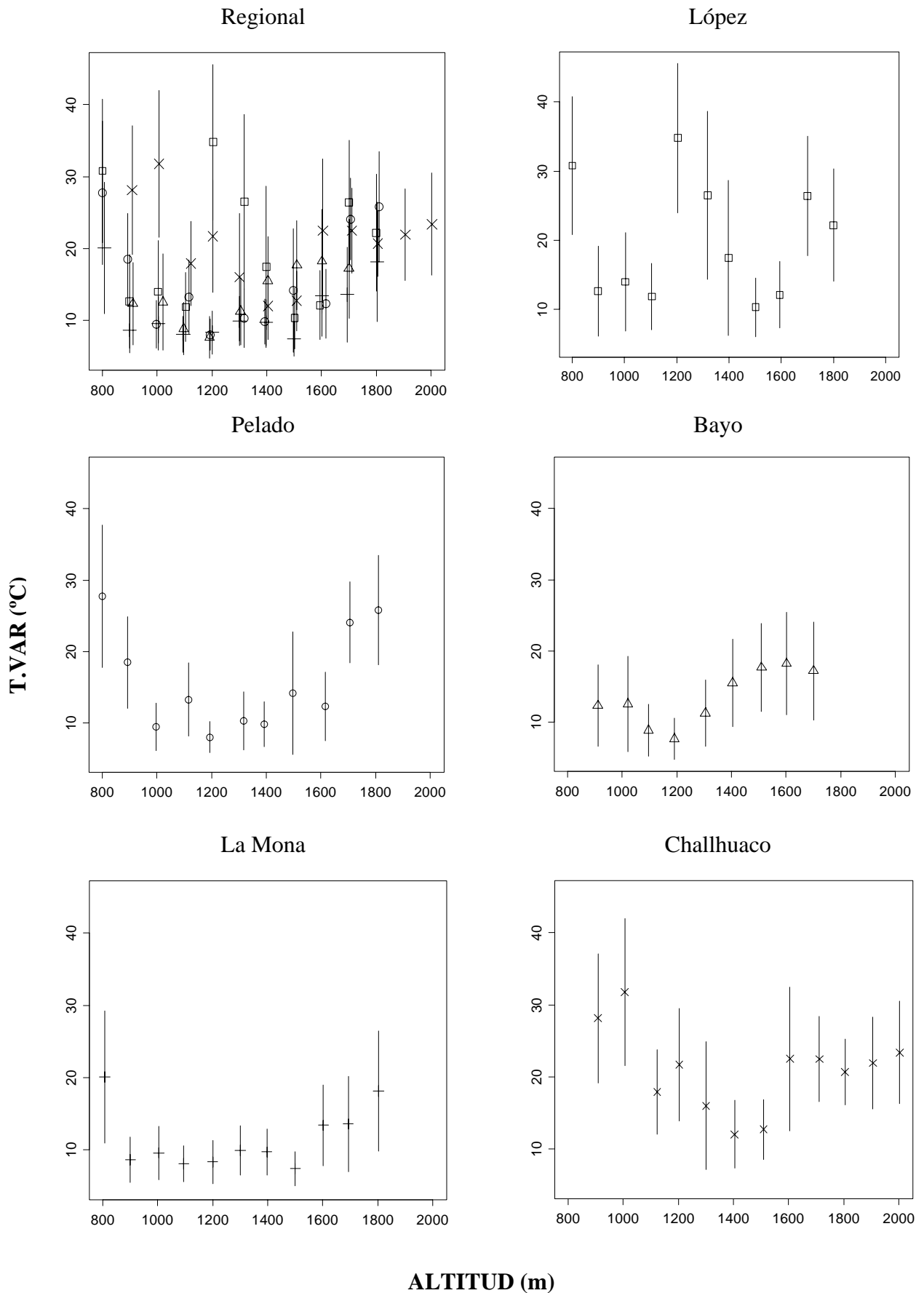


Fig. IID.2. Variación altitudinal de la variación de la temperatura diaria (T.VAR). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

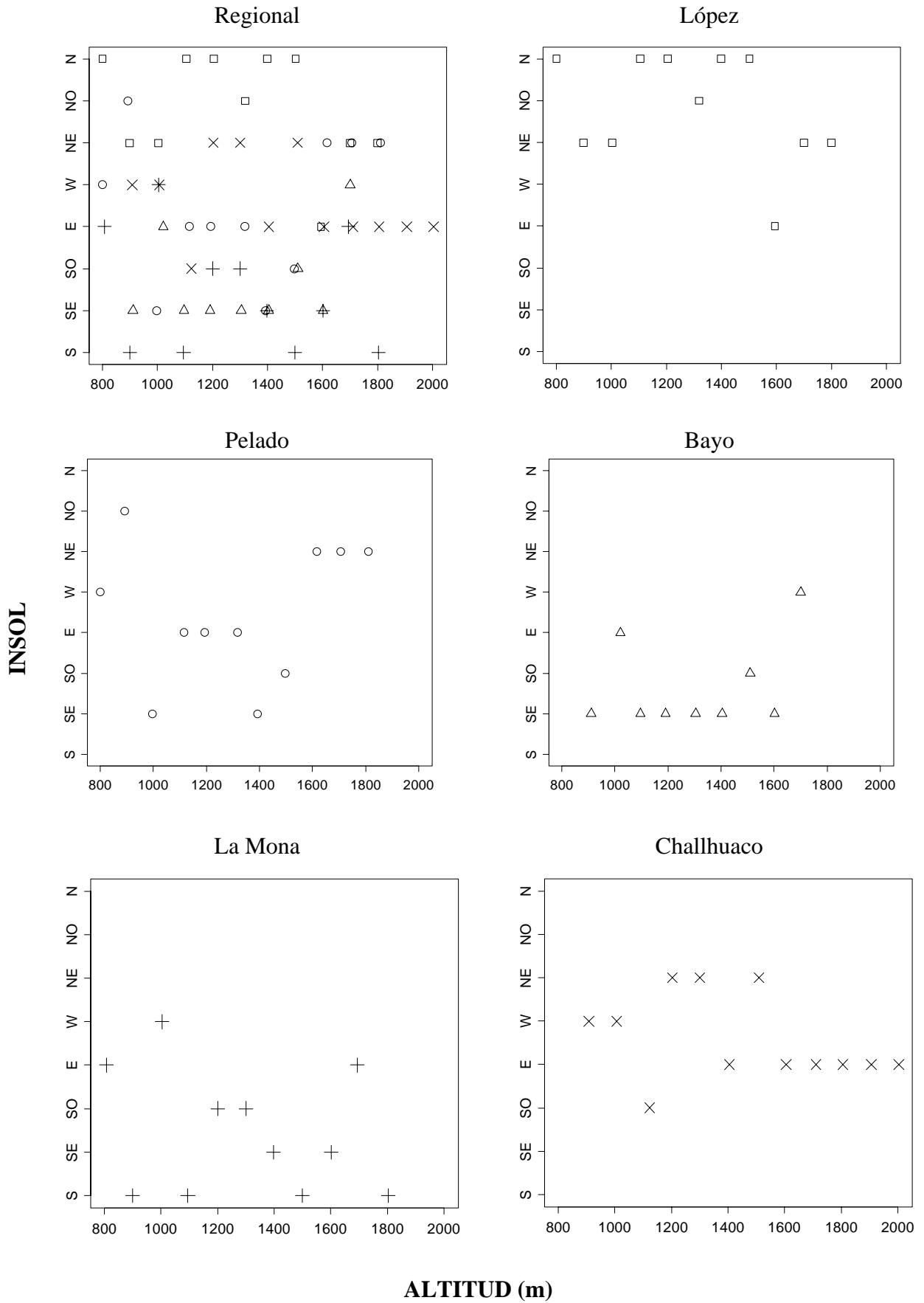


Fig. IID.3. Variación altitudinal en la insolación (INSOL) según la orientación de la ladera. Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

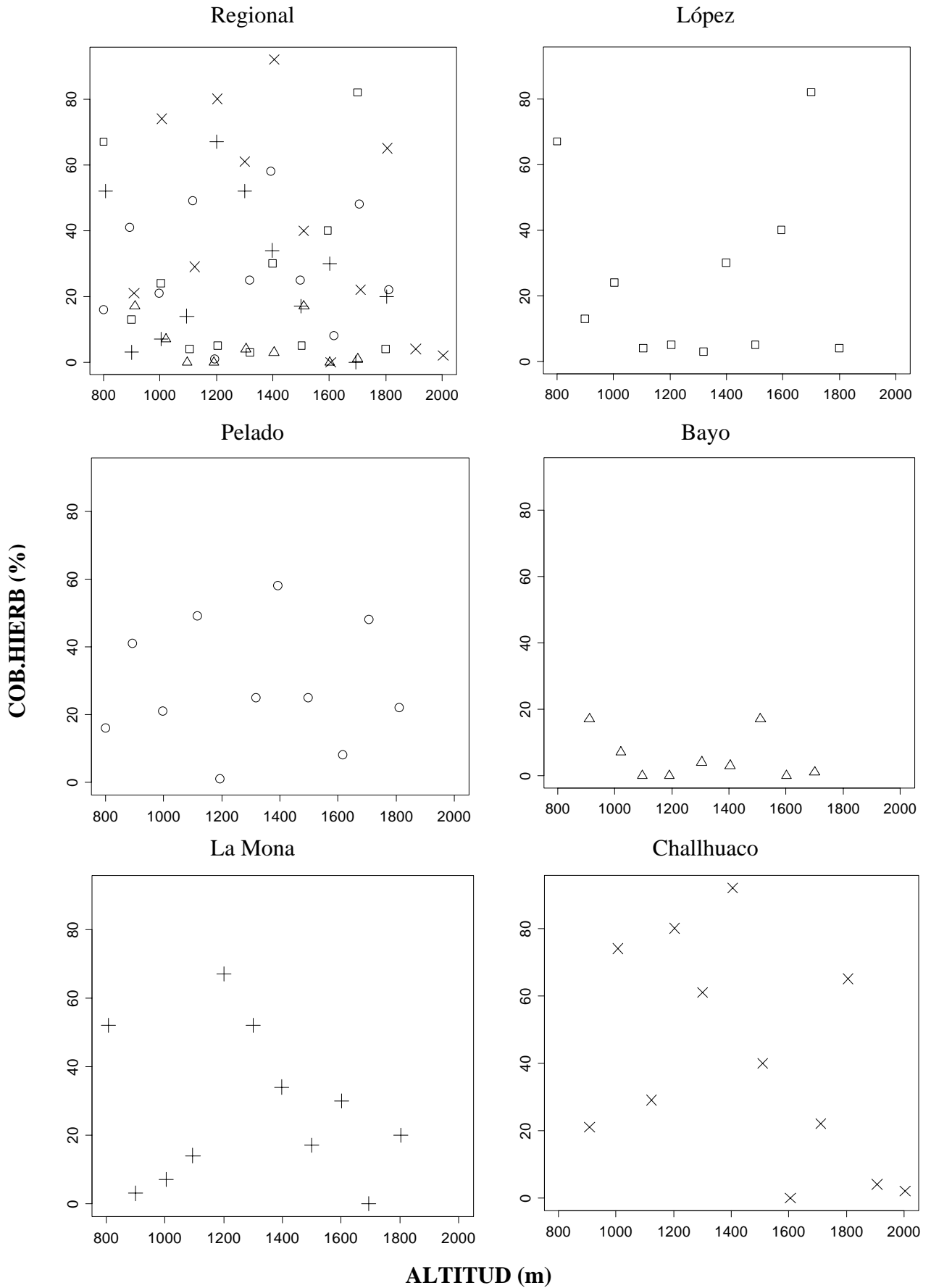


Fig. IID.4. Variación altitudinal de la cobertura de hierbas (COB.HIERB). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: ×.

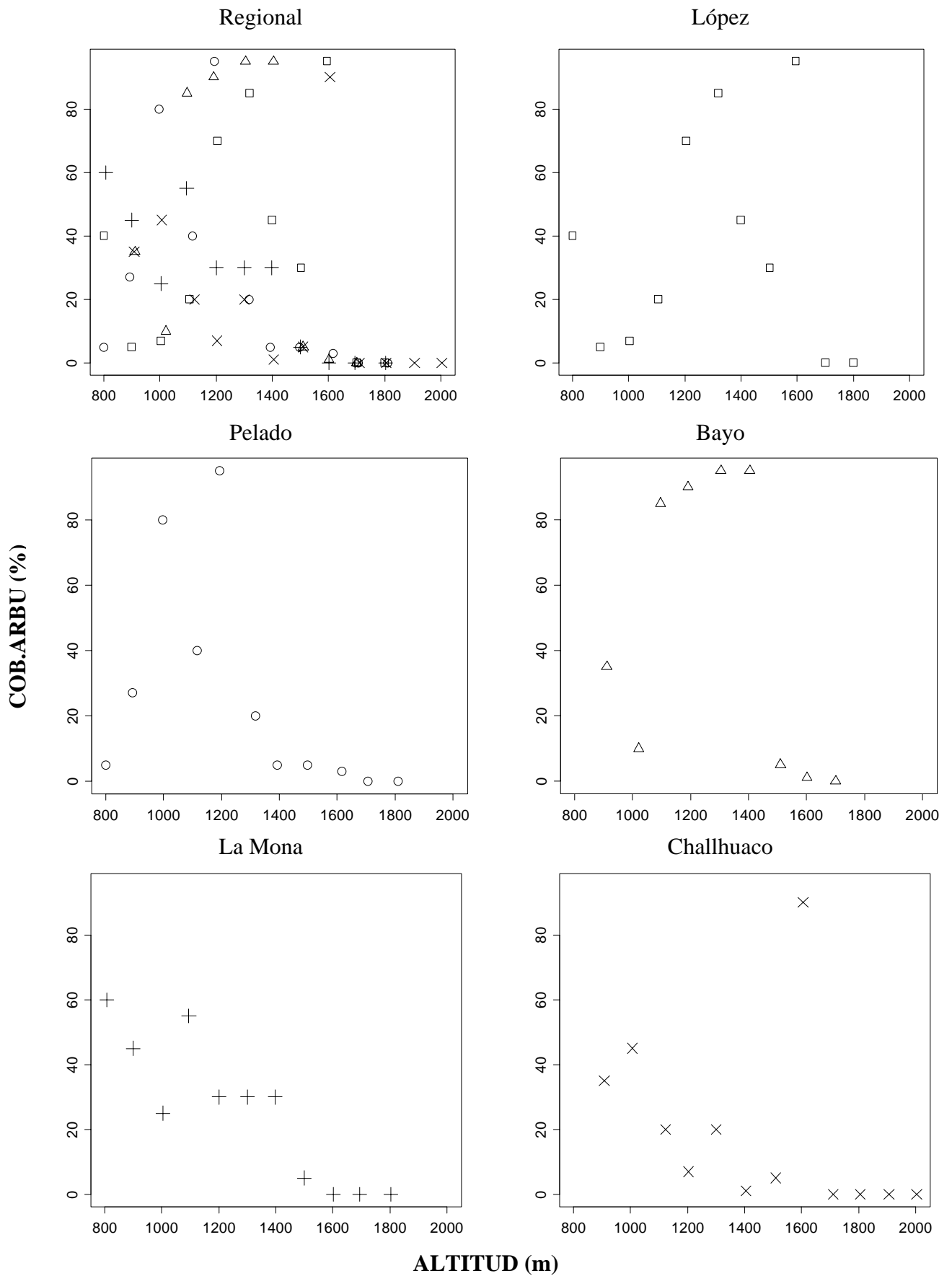


Fig. IID.5. Variación altitudinal de la cobertura de arbustos (COB.ARBU). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

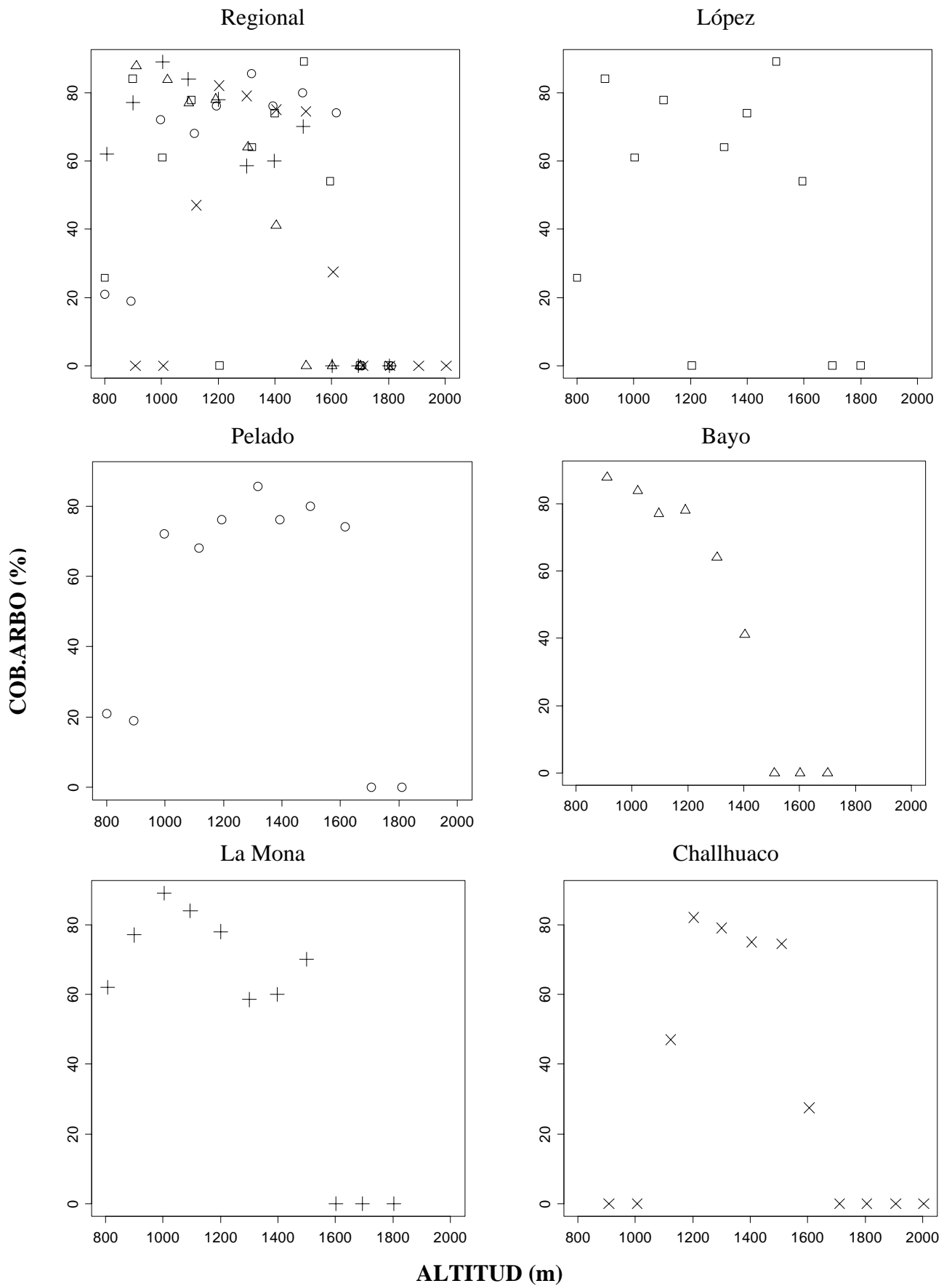


Fig. IID.6. Variación altitudinal de la cobertura de árboles (COB.ARBO). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

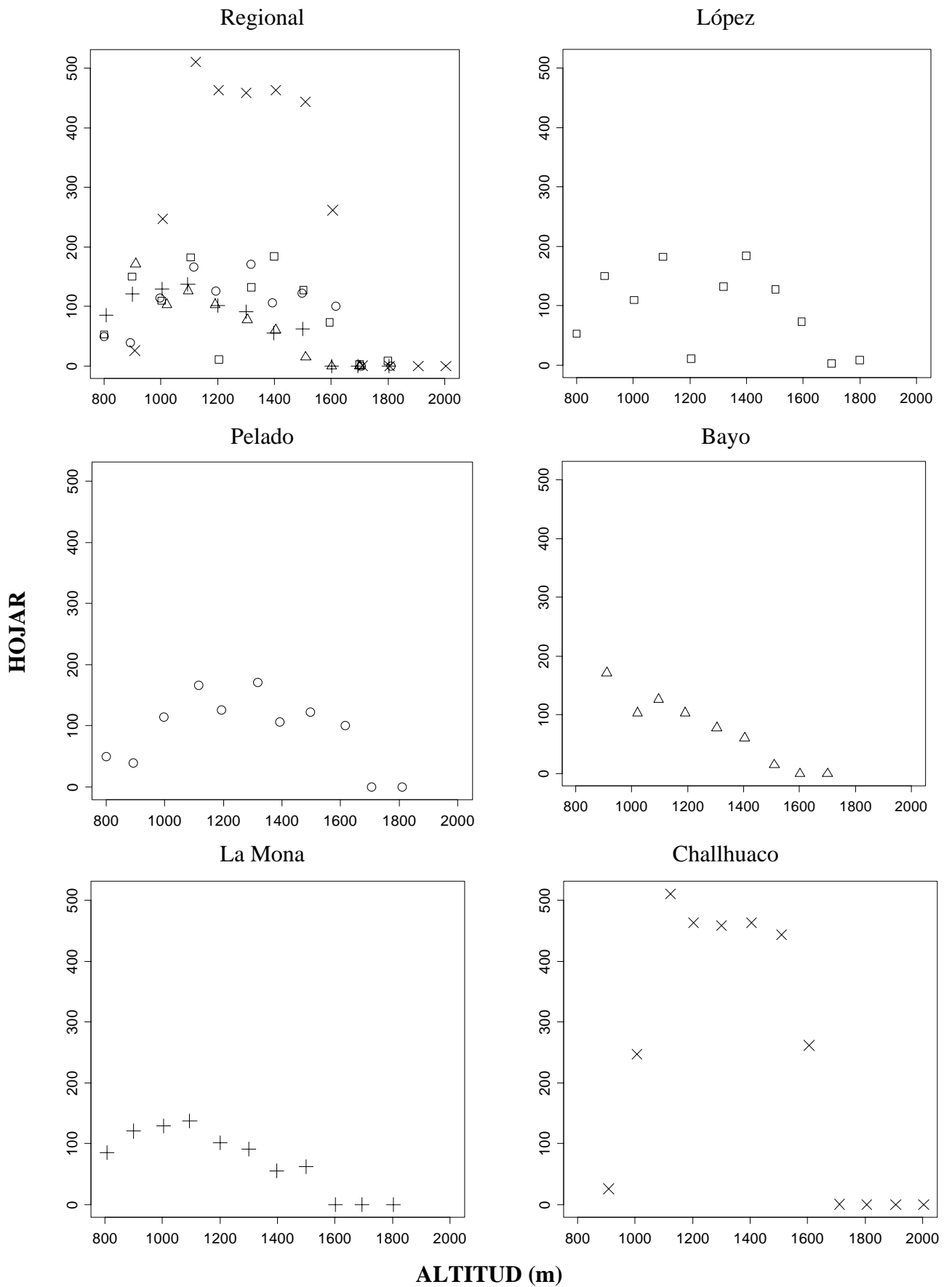


Fig. IID.7. Variación altitudinal de la biomasa de hojarasca (HOJAR). Regional: López: □; Pelado: o; Bayo: Δ; La Mona: +; Challhuaco: x.

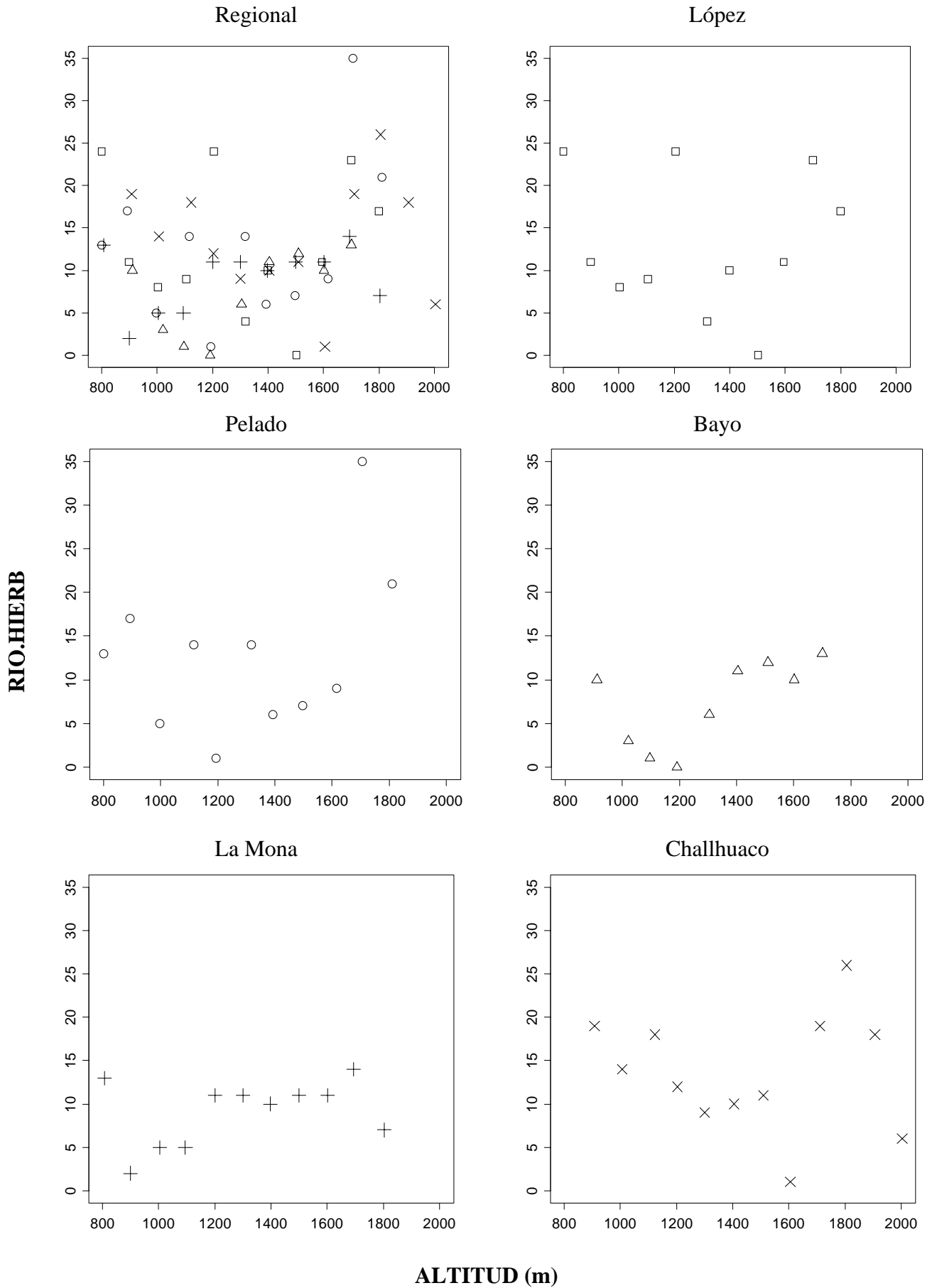


Fig. IID.8. Variación altitudinal de la riqueza de especies de hierbas (RIQ.HIERB). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

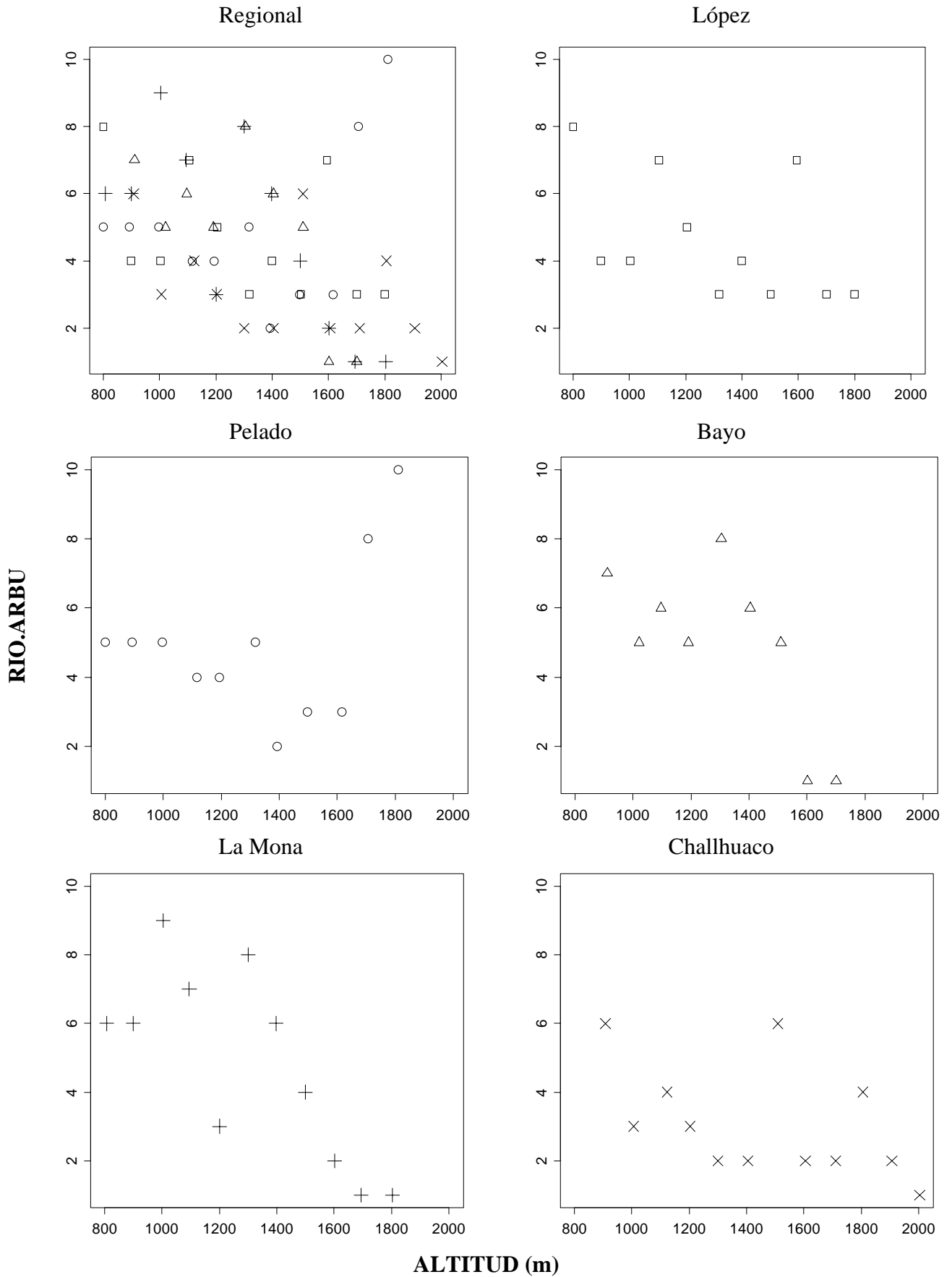


Fig. IID.9. Variación altitudinal de la riqueza de especies de arbustos (RIQ.ARBU). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

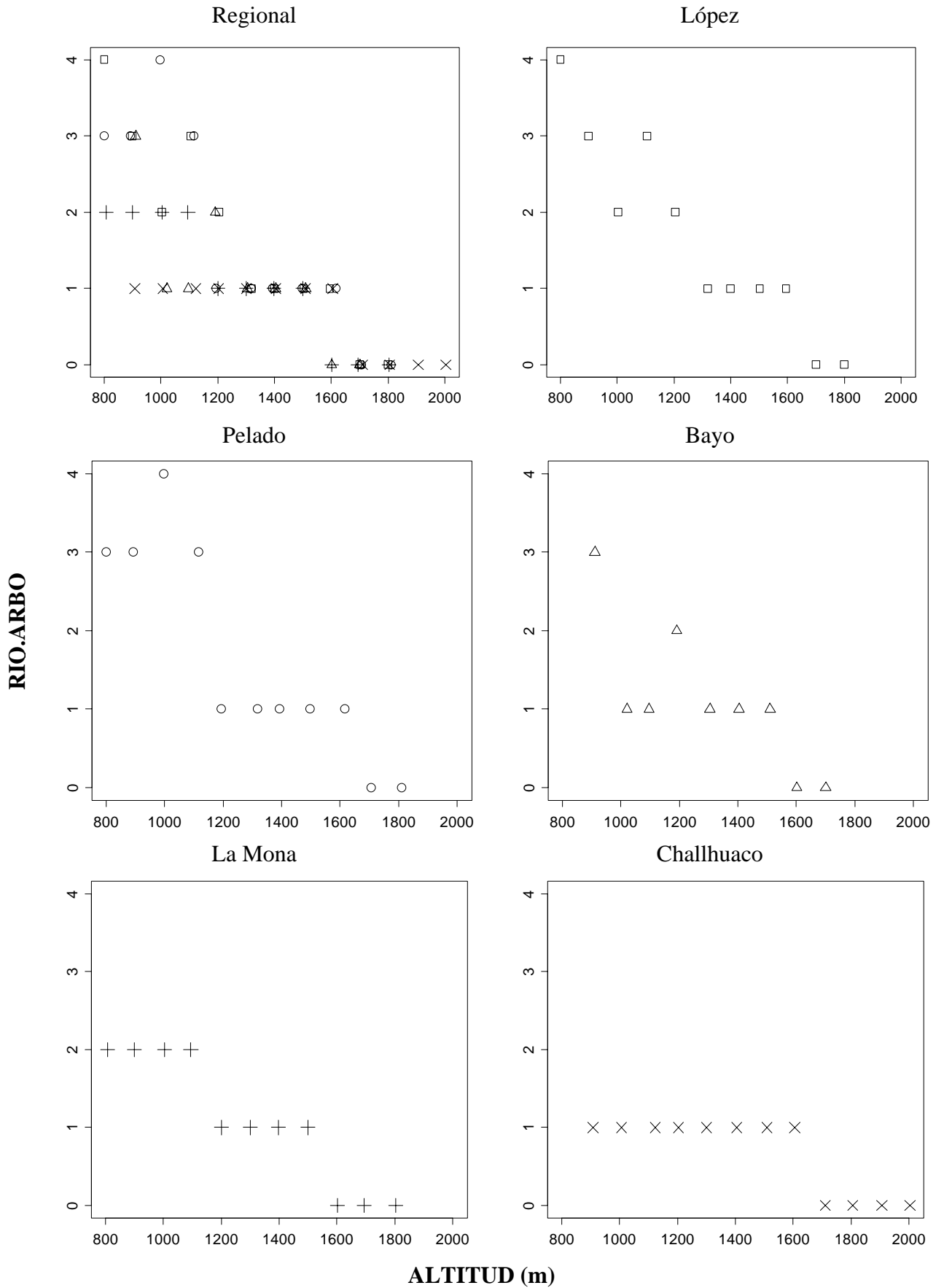


Fig. IID.10. Variación altitudinal de la riqueza de especies de árboles (RIQ.ARBO). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

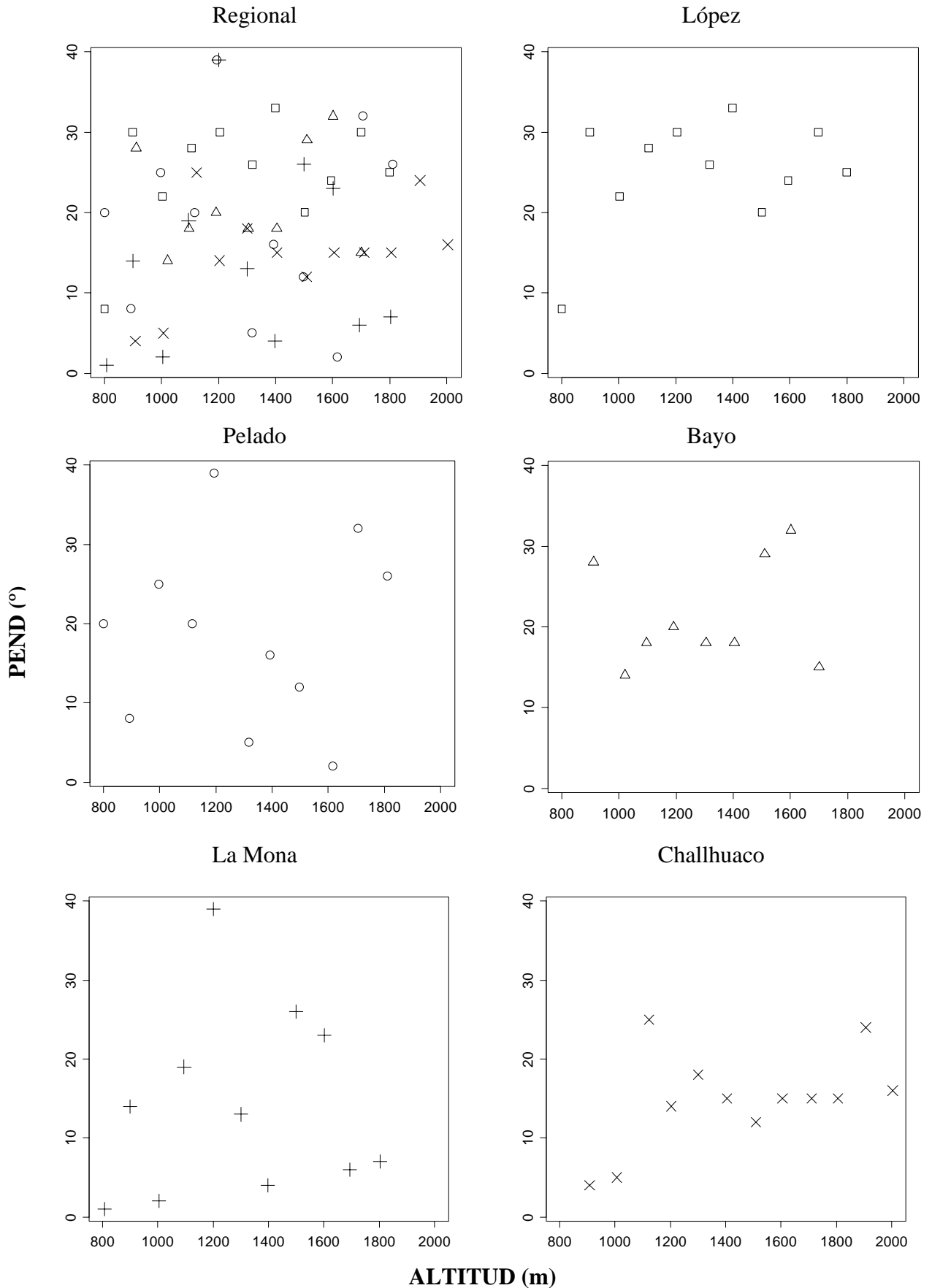


Fig. IID.11. Variación altitudinal de la pendiente topográfica (PEND). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: ×.

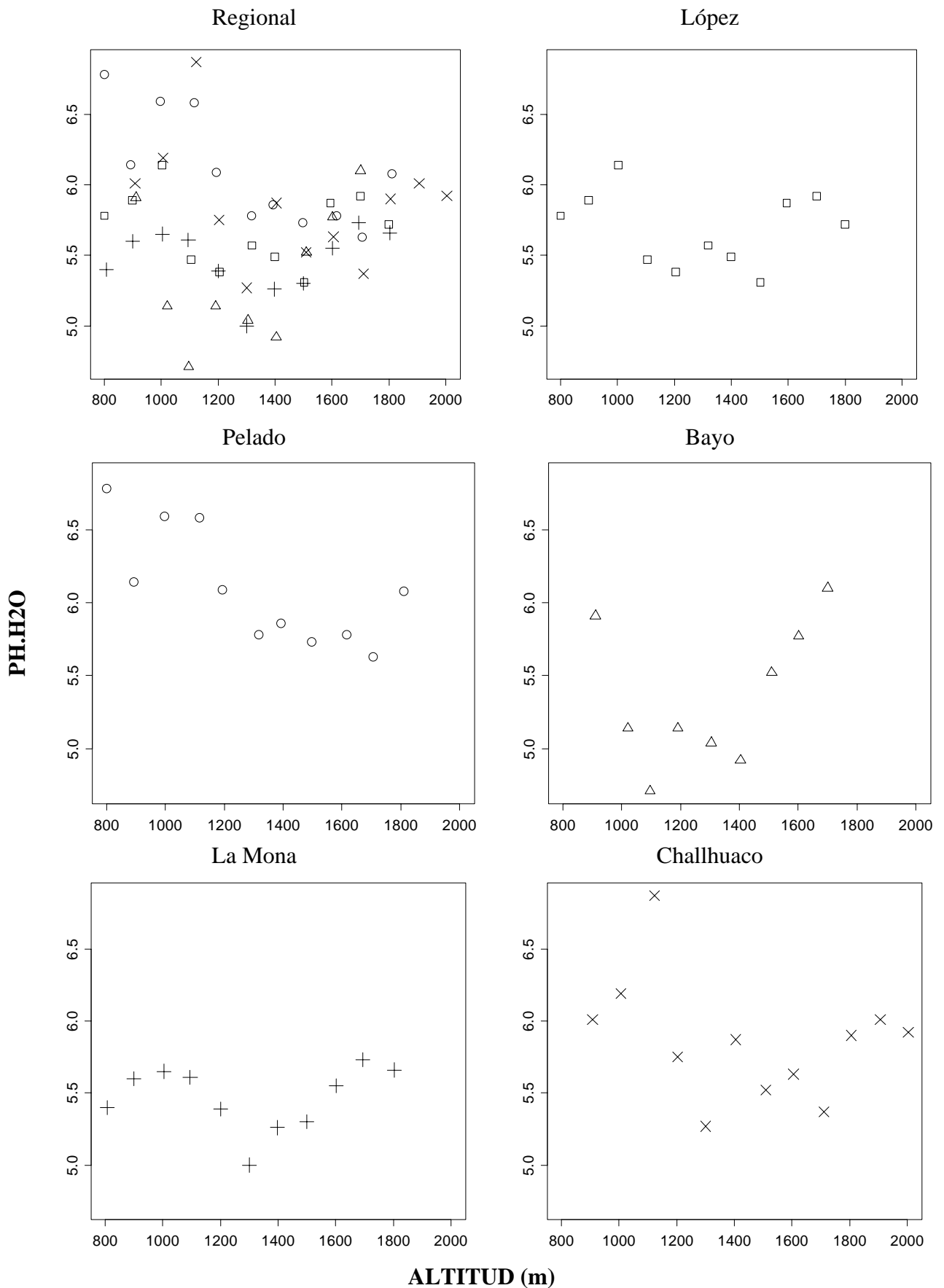


Fig. IID.12. Variación altitudinal del pH en agua (PH.H2O). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

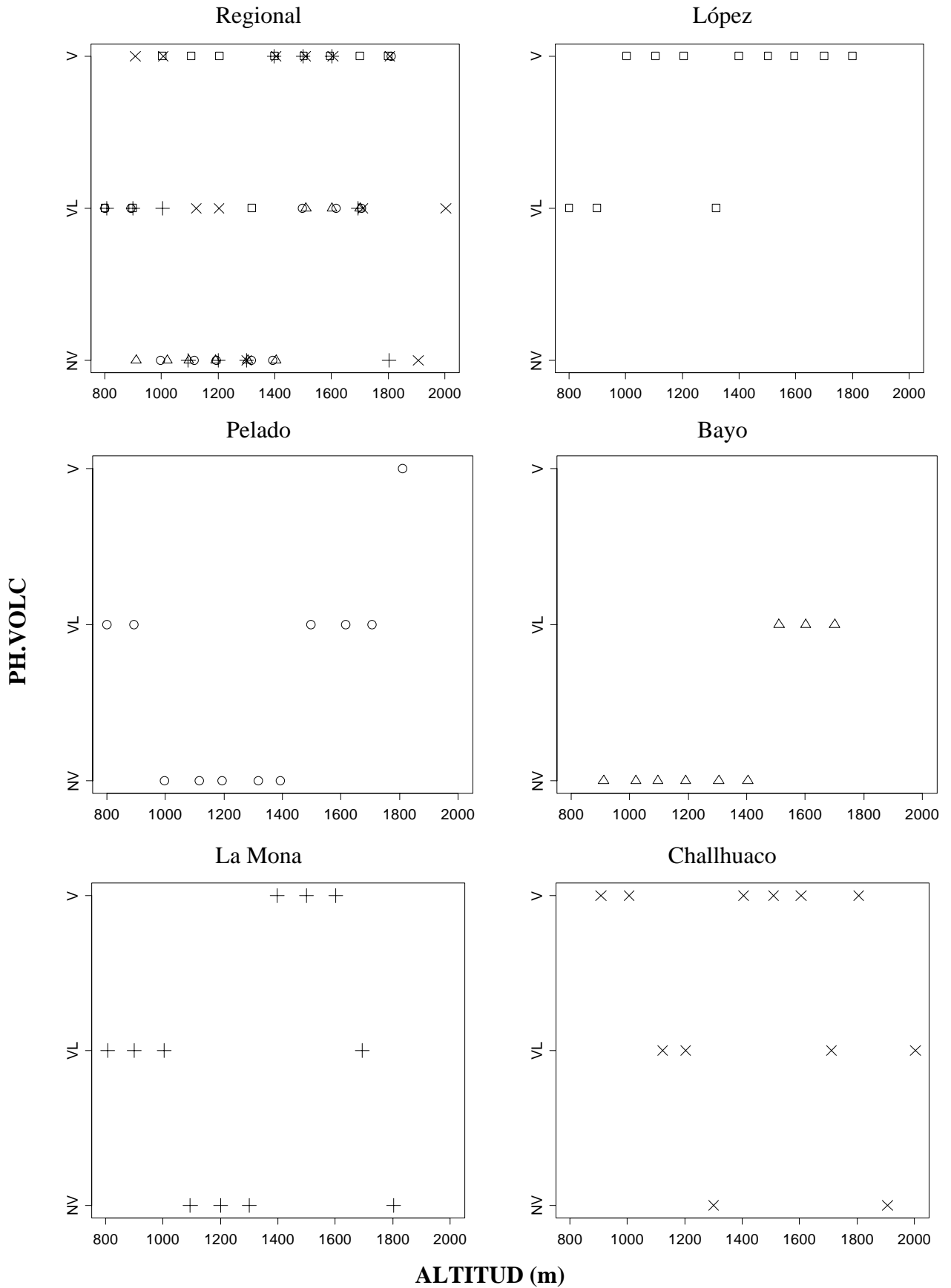


Fig. IID.13. Variación altitudinal del nivel de vulcanismo del suelo según su pH en NaF (PH.VOLC). NV: no volcánico; VL: volcánico leve; V: volcánico. Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: ×

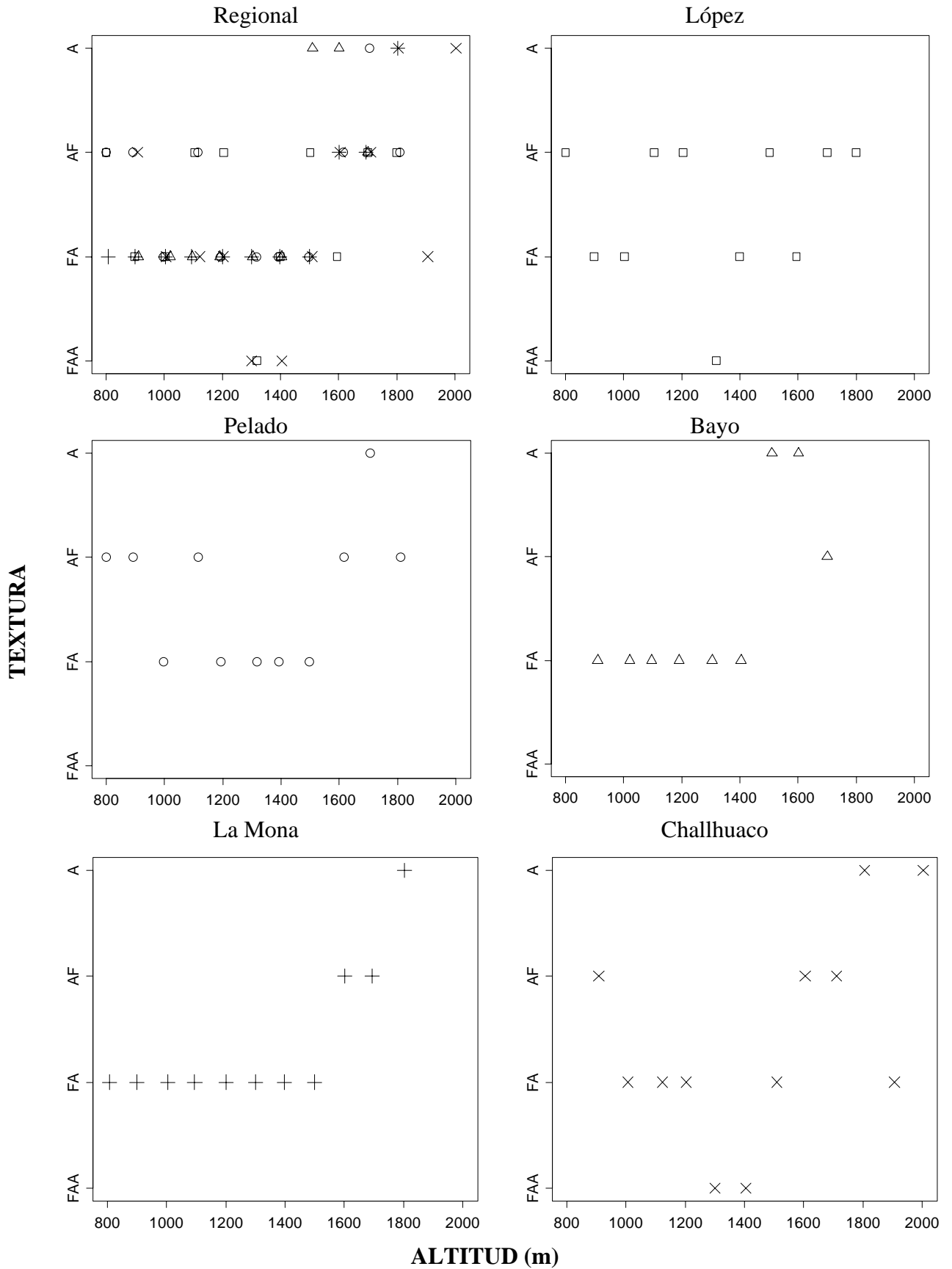


Fig. IID.14. Variación altitudinal en la textura del suelo. FAA: Franco arcillo arenoso; FA: Franco Arenoso; AF: Arenoso Franco; A: Arenoso. Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

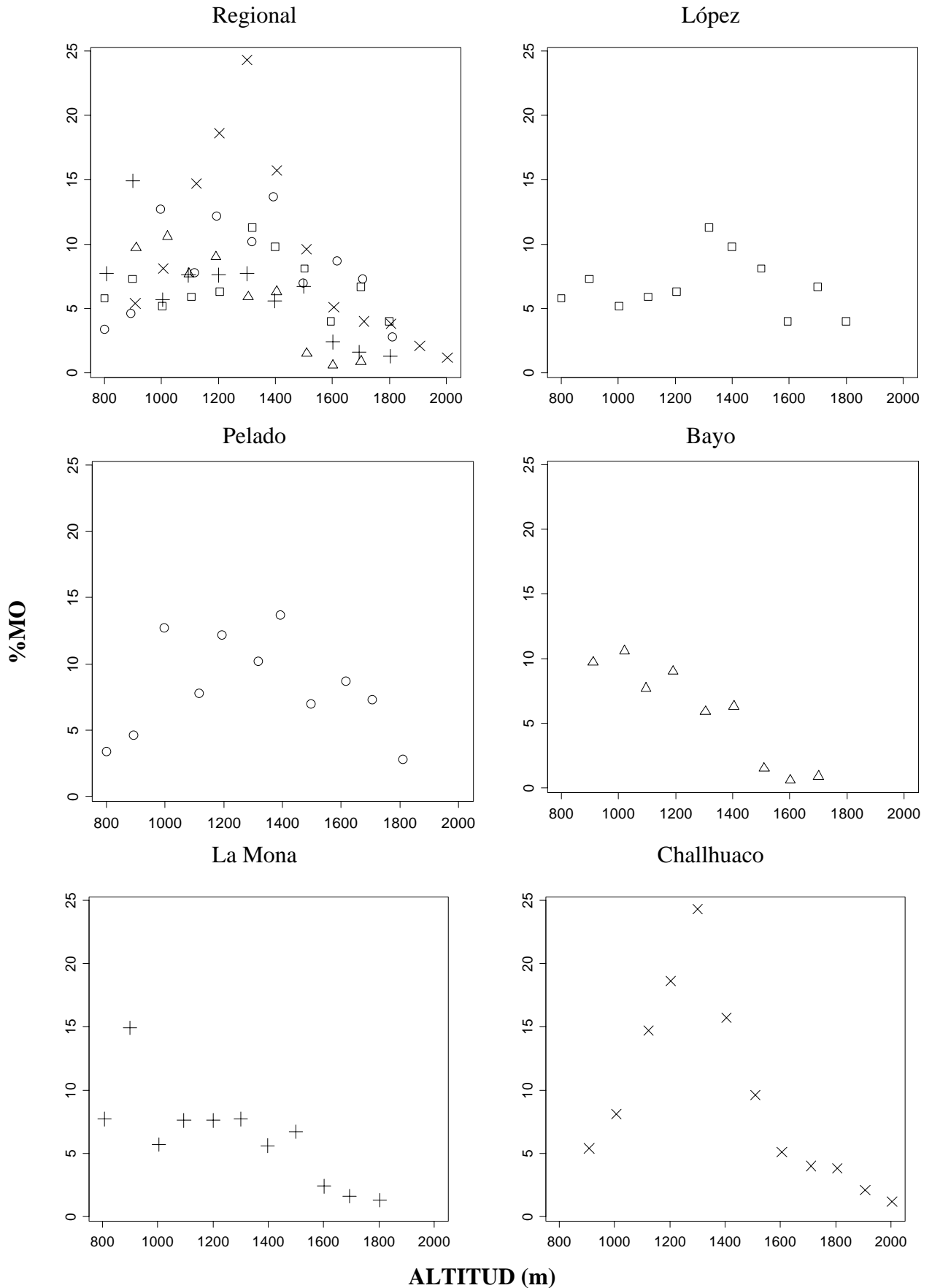


Fig. IID.15. Variación altitudinal del porcentaje de materia orgánica del suelo (%MO).
 Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

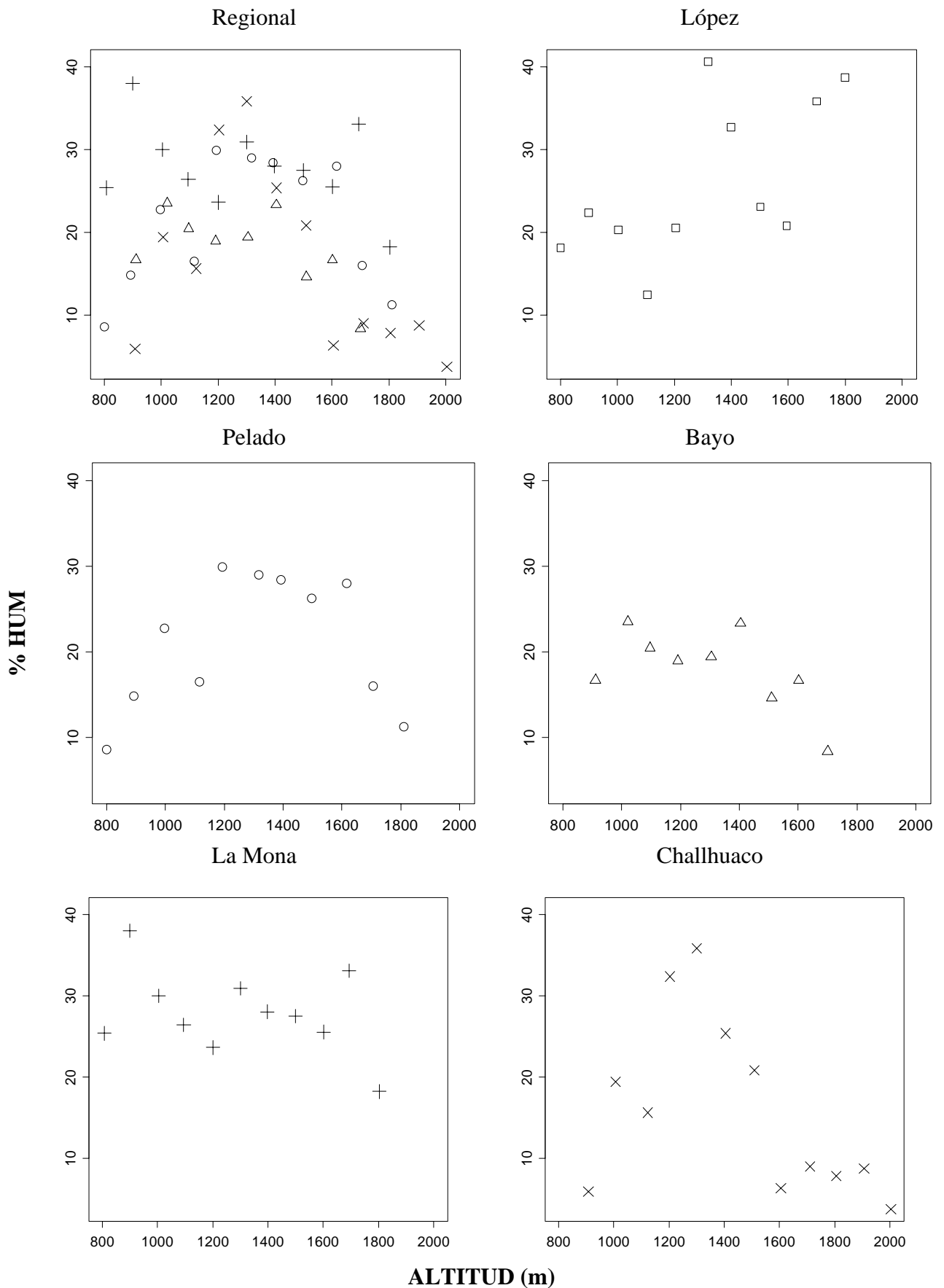


Fig. IID.16. Variación altitudinal del porcentaje de humedad del suelo (%HUM). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

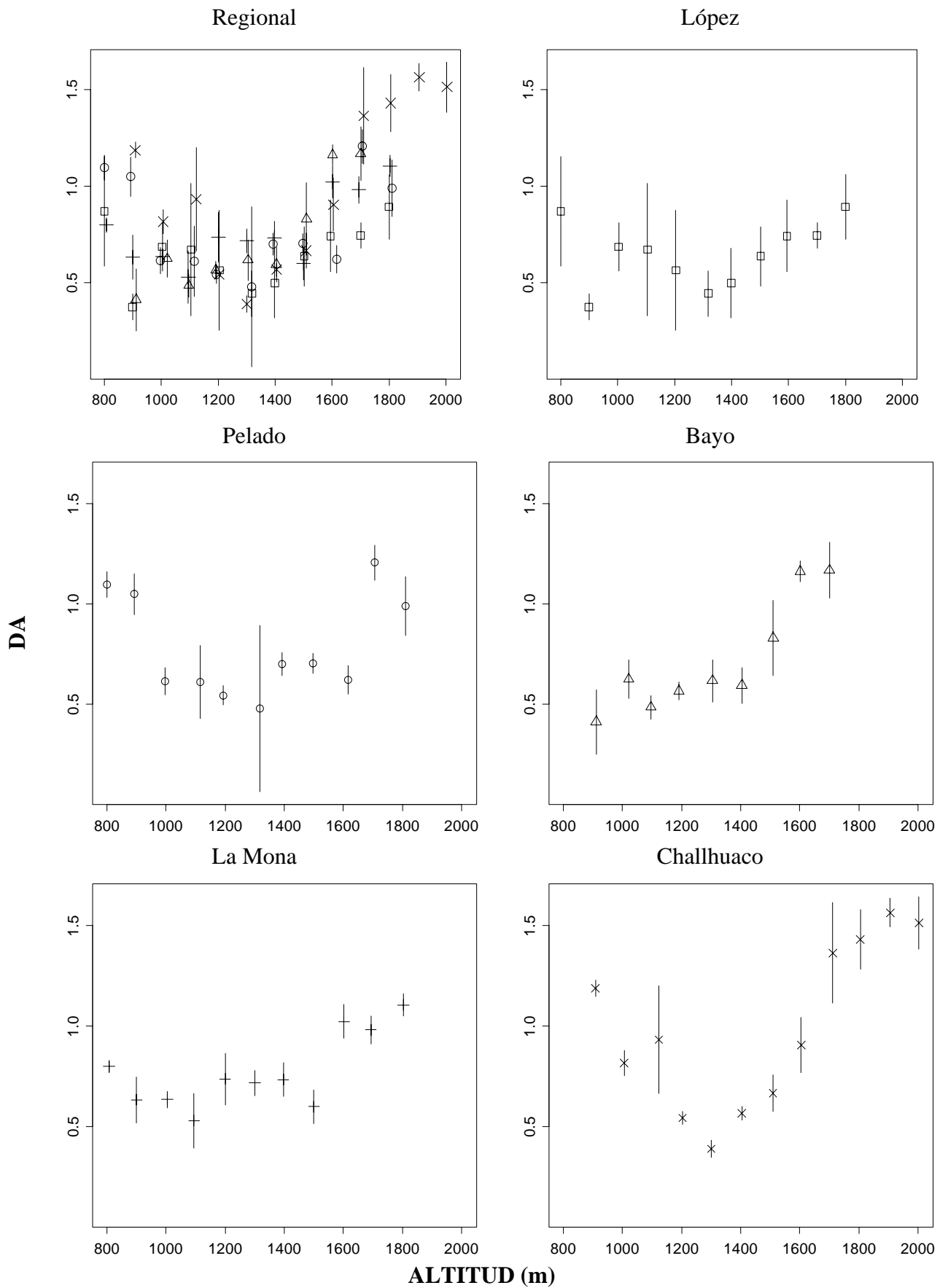


Fig. IID.17. Variación altitudinal del nivel de compactación del suelo medido a través de la densidad aparente (DA). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

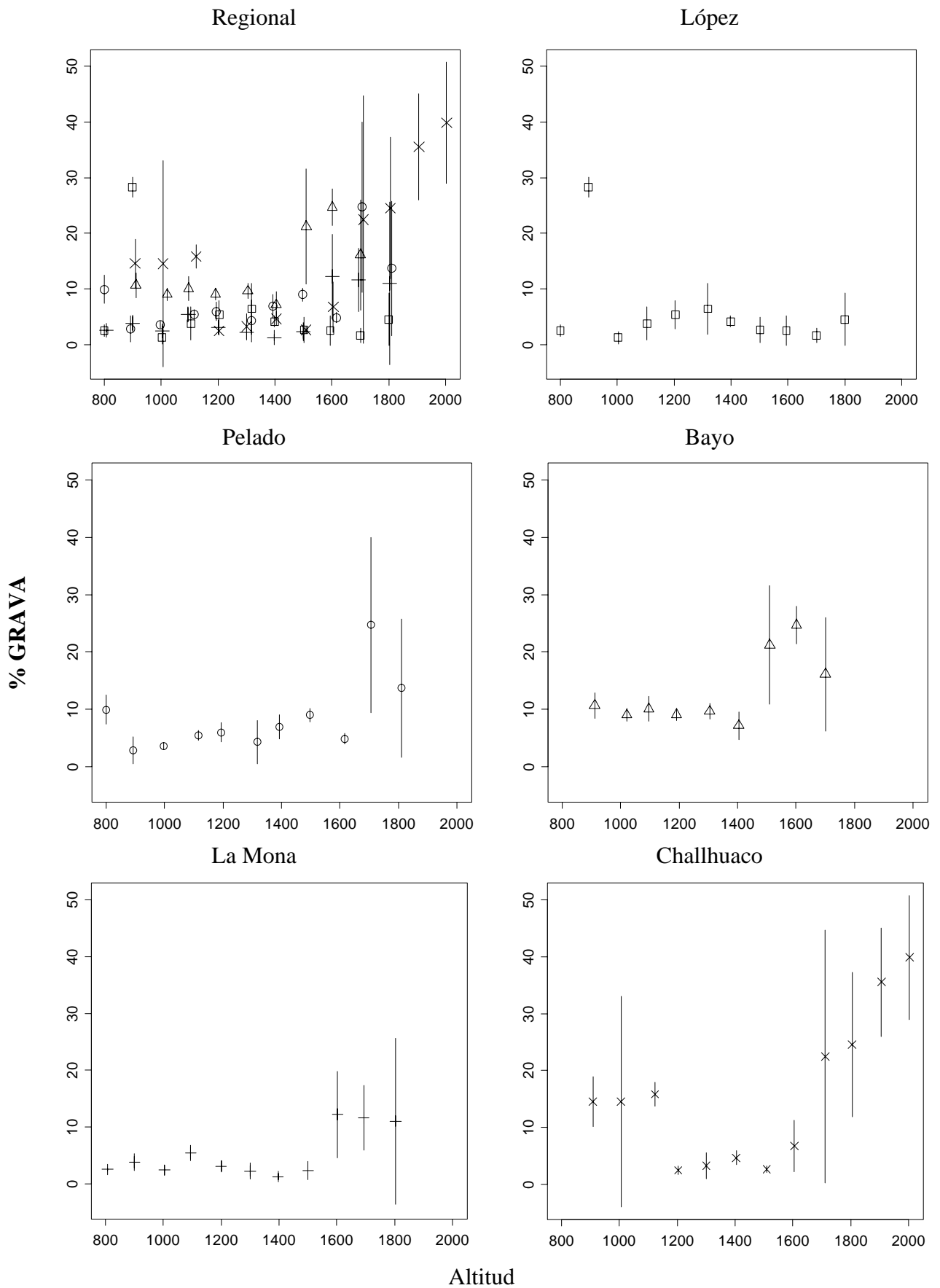


Fig. IID.18. Variación altitudinal del porcentaje de gravas del suelo (GRAVA). Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

Apéndice III. Listado de especies de hormigas colectadas durante el estudio.

Subfamilia	Especie	
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i> Mayr	
	<i>Camponotus chilensis</i> Spinola	
	<i>Camponotus distinguendus</i> Spinola	
	<i>Camponotus punctulatus</i> Mayr	
	<i>Lasiophanes picinus</i> Roger	
	<i>Lasiophanes valdiviensis</i> Forel	
	<i>Myrmelachista shachovskoi</i> Kusnezov	
	<i>Myrmelachista vicina</i> Kusnezov	
	Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex antarcticus</i> Forel
		<i>Dorymyrmex tener</i> Mayr
Myrmicinae	<i>Antichtonidris</i> sp	
	<i>Pogonomyrmex angustus</i> Mayr	
	<i>Pogonomyrmex odoratus</i> Kusnezov	
	<i>Pogonomyrmex vermiculatus</i> Emery	
	<i>Solenopsis patagonica</i> Emery	

CAPÍTULO III

DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS Y HORMIGAS A TRAVÉS DEL GRADIENTE ALTITUDINAL

INTRODUCCIÓN

Documentar la diversidad y distribución de grupos hiperdiversos y poco conocidos como los insectos (e.g. Hammond 1992, 1994) en zonas poco exploradas como la Patagonia es de vital importancia. Conocer la diversidad taxonómica, tanto a nivel local como regional, es fundamental para la planificación de estrategias de conservación. Las montañas del NO de la Patagonia poseen un marcado gradiente ambiental, que combinado con la extrema variación longitudinal en las precipitaciones de la región, ofrecen una oportunidad única para el estudio de la diversidad de insectos, ya que éstos son muy sensibles a los cambios ambientales (McGeoch 1998, Andersen et al. 2002).

La manera más sencilla de describir la diversidad es a través de la riqueza de especies (i.e. número de especies; Magurran 2004), pero su estimación conlleva dos problemas principales. Por un lado, es casi imposible contar todos los individuos, o muestrear en todos los ambientes (ver Rosenzweig et al. 2003). Por otra parte, la estimación de la riqueza de especies depende del tamaño de la muestra. A medida que se muestrean más individuos, es probable que se registren más especies (Fisher et al. 1943, Gaston 1996), y si un mismo sitio se explora con mayor intensidad, o si se examinan áreas más grandes, las estimaciones se incrementan (Fisher 1943, Rosenzweig 1995, Magurran 2004). De esta manera, la cantidad de especies colectadas en el campo es siempre menor que la real, y existe un efecto de la abundancia y el esfuerzo de muestreo en la medición de la riqueza de especies que complica la comparaciones entre sitios (Gotelli y Colwell 2001).

Afortunadamente, existen diversas técnicas que permiten, a partir de datos de muestreo, evaluar la completitud y eficiencia de las estimaciones de la riqueza de especies, y realizar comparaciones válidas entre distintos sitios (ver Colwell y

Coddington 1994, Chazdon et al. 1998, Magurran 2004). Entre ellas, las curvas de acumulación de especies muestran el número acumulado de especies registradas en función de alguna medida del esfuerzo de muestreo (e.g., número de muestras, abundancia de individuos capturados: Colwell y Coddington 1994), e ilustran la tasa a la que se registran nuevas especies con el incremento en el esfuerzo de muestreo. De esta manera, a partir de las curvas de acumulación de especies es posible realizar comparaciones válidas entre la riqueza de especies de distintos sitios para un mismo esfuerzo de muestreo. Por otra parte, se han desarrollado varios índices no paramétricos, a partir de los cuales es posible estimar la riqueza esperada de una determinada región por extrapolación de un número limitado de muestras tomadas en dicha región (ver Magurran 2004). En este capítulo se utilizaron varios índices no paramétricos, junto con curvas de acumulación de especies, para estimar el número de especies de hormigas y coleópteros de montañas del noroeste de la Patagonia. Además se comparó la riqueza de especies entre distintos cerros y hábitats para un mismo número de individuos capturados, y se analizó la forma del gradiente altitudinal en la riqueza “cruda” de especies a escala regional, y en cada una de las montañas estudiadas.

En este capítulo sólo se analizó la forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud (relación R-A). La relación de dicha forma con factores ambientales medidos a escala local es la temática del capítulo que sigue. Aquí sólo se investigó si las formas encontradas de la relación R-A siguieron las tendencias sugeridas en el *Capítulo I* en función de las características del muestreo; y se exploró la asociación de la forma de la relación R-A con la ubicación de las montañas en el gradiente de precipitación oeste-este (ver más abajo).

Forma del patrón y factores metodológicos

En el *Capítulo I* se mostró la influencia de los factores metodológicos sobre la percepción de los patrones de diversidad (ver bibliografía allí citada). Si el número de puntos es bajo puede que no sea suficiente para discernir entre un patrón jorobado y uno monótonico decreciente (Whittaker 2010 toma 10 puntos como número mínimo arbitrario para efectuar comparaciones). Gradientes altitudinales incompletos pueden enmascarar la presencia de un patrón por no contener partes fundamentales donde se dan las mayores variaciones en la diversidad, especialmente si excluyen la parte más baja de las montañas (Rahbek 2005). También se ha propuesto que sólo los trabajos que incluyen al menos un 70% del gradiente altitudinal, son confiables para el análisis de la variación de la riqueza de especies con la altitud (McCain 2009, 2010). Cuatro de los cinco gradientes que se analizan en esta tesis abarcan más del 70% de la extensión altitudinal de la montaña, e incluyen más de 10 sitios de muestreo. En el *Capítulo I* se halló que para gradientes con esas características la forma más común de la relación R-A es la “jorobada”. Si las formas “jorobadas” son las típicas para gradientes altitudinales “completos”, bajo el supuesto de que este muestreo lo es, se espera una predominancia de patrones “jorobados” por sobre las otras formas en las montañas estudiadas

Forma del patrón en montañas “húmedas” y “secas”

Dado que el aumento en la rigurosidad climática hacia la cima de las montañas impone restricciones fisiológicas para los insectos (Mani 1968, Chown y Nicolson 2004, Hodkinson 2005), se espera encontrar más especies en la base que en la cumbre tanto a nivel local como regional. Por otra parte, se ha propuesto que las formas monótonica decreciente y jorobada surgen, en parte, por las diferencias en la disponibilidad de agua y su interacción con la temperatura a través del gradiente altitudinal (Brown y Lomolino 1998, McCain 2007). En montañas de base “húmeda”

tanto la disponibilidad de agua como la temperatura disminuyen de manera lineal con la altitud, y se sugiere que esto conduce a un patrón de riqueza monotónico decreciente. Por su parte, en montañas de base seca, la temperatura disminuye de manera lineal con la altitud, pero la disponibilidad de agua es máxima a altitudes intermedias, lo que se traduciría en un patrón “jorobado” en la riqueza de especies. Esta relación entre el nivel de disponibilidad de agua en la base de las montañas y el patrón de variación entre la altitud y la riqueza de especies (de aquí en más “modelo climático”) ha sido verificada para murciélagos (McCain 2007) y aves (McCain 2009), pero no para reptiles (McCain 2010). Esto último sugiere que los patrones altitudinales de endotermos y ectotermos podrían manifestarse y asociarse con variables ambientales de manera diferente. Dado que en esta tesis se analizaron los patrones de variación de la riqueza de especies con la altitud en montañas “secas” (Pelado y Challhuaco) y “húmedas” (López, Bayo y La Mona), se esperó encontrar un patrón monotónico decreciente en montañas de base húmeda y “jorobado” en aquellas de base seca.

Objetivo general

Conocer la biodiversidad de coleópteros y hormigas en montañas del NO de la Patagonia argentina, y sus patrones de variación con la altitud.

Objetivos particulares:

- 1) Realizar el primer inventario sistemático de la fauna de coleópteros y hormigas en montañas seleccionadas del noroeste de la Patagonia argentina.
- 2) Evaluar el grado de integridad del muestreo.
- 3) Describir la forma de los patrones altitudinales en la riqueza de especies y abundancia individuos de coleópteros y hormigas, a escala local (i.e. dentro de cada montaña), y regional (para el conjunto de las mismas).

4) Evaluar si las formas de los patrones R-A difieren entre montañas con bases húmedas y secas.

MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en 5 montañas del noroeste de la Patagonia argentina. Tanto los detalles del área de estudio como de las estaciones de muestreo y de los procedimientos para la recolección e identificaciones taxonómicas de los insectos se describen en el *Capítulo II* de esta tesis.

Análisis de los datos

Coleópteros y hormigas fueron estudiados de manera independiente. Para cada uno de los grupos, a partir de los individuos identificados en las trampas, se confeccionó una matriz básica de datos en la que se registró por estación de muestreo la identidad y abundancia de cada especie presente. En base a esta matriz se calculó la riqueza de especies y abundancia de individuos por estación de muestreo como se describe a continuación. Una práctica común es asumir que una especie dada se encuentra presente en todas las elevaciones entre la más baja y la más alta en las que se la registra (interpolación geográfica). Sin embargo, esta interpolación puede crear un pico artificial de especies a altitudes intermedias, especialmente cuando el muestreo es incompleto (Grytnes y Vetaas 2002). Para cada estación de muestreo la riqueza de especies (RIQ.OBS) fue calculada como la totalidad de especies colectadas en la estación a los largo de los cuatro períodos de captura, sin interpolar. Debido a la altísima abundancia de individuos capturados de la familia Staphylinidae y las dificultades para su identificación, este grupo fue excluido del análisis de los patrones de riqueza de Coleoptera. Los patrones de abundancia fueron estudiados por un lado para la totalidad de los coleópteros (ABUN.TOT), y por otro excluyendo a la familia

Staphylinidae (ABUN). La abundancia total (ABUN y ABUN.TOT) fue calculada sumando los individuos capturados en cada período de muestreo.

La pérdida de trampas a lo largo de los 4 muestreos fue muy baja: 20 en total (1% de las trampas colocadas). De todos modos, para evaluar el grado de influencia de las trampas perdidas sobre los patrones de diversidad, en cada sitio se dividieron las estimaciones de riqueza y abundancia (con y sin Staphylinidae) por el total de trampas del sitio que permanecieron activas al final del estudio. Estas nuevas variables se correlacionaron con las medidas crudas de riqueza y abundancia, obteniéndose en todos los casos un r de correlación de Spearman >0.98 , $p < 0.0001$. Por otra parte se comparó visualmente la forma de los patrones de diversidad (tanto a nivel local como regional) al utilizar las variables corregidas por el número de trampas y las variables sin corregir, y no se encontraron diferencias. Dada la alta correlación entre variables corregidas y sin corregir, y la falta de influencia de la pérdida de trampas sobre los patrones de diversidad, se optó por trabajar a lo largo de toda la tesis con los valores “crudos” tanto de riqueza como de abundancia, i.e. sin corregir por el número de trampas activas por sitio.

Estimación de la riqueza regional de especies.

Para cuantificar la riqueza de especies de la región estudiada se calculó el estimador MMMeans computado a partir de curvas de acumulación de especies generadas con la ecuación de Michaelis-Menten, método que ha sido ampliamente utilizado (de Caprariis et al. 1976, Soberon y Llorente 1993, Colwell y Coddington 1994, Chazdon et al. 1998, Keating y Quinn 1998). El orden en que las muestras (o los individuos) son incluidos en una curva de acumulación influye en la forma final de la misma. Por ejemplo, una muestra con alta riqueza de especies tendrá mayor influencia en la forma de la curva si es computada más hacia el inicio que hacia el final de la

secuencia. Por esto, las curvas se construyen aleatorizando el orden en que se van sumando las muestras, y este procedimiento se repite varias veces. En este trabajo se usaron 50 reordenamientos. Este número de reordenamientos resulta suficiente para lograr curvas “suavizadas” que no son afectadas por sucesivos reordenamientos (Colwell y Coddington 1994, Gotelli y Colwell 2001). Además, se calcularon varios estimadores no paramétricos que difieren en la forma en que computan las especies raras (Chao1, Chao2, ACE, ICE, Jack1, Jack2 y Bootstrap). Algunos de ellos fueron desarrollados específicamente con el propósito de estimar la riqueza de especies a partir de muestras (Heltsh y Forester 1983, Chao 1984, Smith y van Belle 1984), mientras que otros fueron adaptados a partir de los métodos de marcado-recaptura (Burnham y Overton 1978, 1979, Chao 1987, Chao y Lee 1992, Chao y Yang 1993, Lee y Chao 1994). Mientras que unos requieren datos de abundancia relativa de las especies (e.g. Chao1, ACE), para otros sólo son necesarios datos de presencia/ausencia (e.g. Chao2, ICE; ver *Apéndice IIIA* para la definición de los estimadores).

Las diferentes técnicas han mostrado variaciones en su desempeño (Baltanas 1992, Colwell y Coddington 1994, Chazdon et al. 1998), y actualmente no hay consenso acerca de cuál método resulta mejor para la estimación de la riqueza de especies ante determinadas situaciones en particular (i.e., diferentes taxa, tamaños de muestra, tipos de agrupamiento, ver Magurran 2004). En esta tesis, se tomaron el mayor y menor valor calculado entre los distintos estimadores para dar un rango esperado para la riqueza de la región. Todas las estimaciones se realizaron con el programa EstimateS 8.2.0 (Colwell 2009).

Abundancia relativa de las especies.

La diversidad depende no sólo de la riqueza de especies sino también de la abundancia relativa de ellas. En general en las comunidades se encuentran muchas

especies raras (i.e. con baja abundancia de individuos o de rango geográfico muy restringido), unas cuantas de abundancia intermedia, y unas pocas muy abundantes. El hecho de que la abundancia de las especies difiera, impone la necesidad de recurrir a otra medida para permitir discriminar entre comunidades ecológicas. La equitatividad es una medida del grado en el que las diferentes especies son similares en cuanto a su abundancia. Un ensamble en el cual la mayoría de las especies sean similarmente abundantes, tendrá una alta equitatividad. Por el contrario, un ensamble con alta abundancia de individuos en una o unas pocas especies, y baja abundancia en muchas otras, tendrá una alta dominancia y una baja equitatividad. Cuando unas pocas especies dominan por sobre las demás, la diversidad disminuye. En este sentido, las especies raras juegan un rol fundamental en el mantenimiento de la diversidad y en su estimación, y resultan muy importantes desde el punto de vista de la conservación (Rabinowitz et al. 1986). Se han desarrollado varios índices de diversidad, que combinan la riqueza de especies con la abundancia de individuos de cada una de ellas (Shannon y Weaver 1949, Simpson 1949). Pero estos índices pierden información (como la identidad de las especies) y son fuertemente dependientes del tamaño de la muestra. Una manera gráfica, sencilla e informativa de evaluar el grado de dominancia en un ensamble es a partir del uso de curvas de “rango/abundancia” o “secuencia/abundancia” (rank/abundance; Whittaker 1965). En ellas, las especies se grafican de manera secuencial en el eje de las X en orden decreciente de abundancia. En esta tesis los patrones de equitatividad/dominancia se evaluaron gráficamente mediante el uso de estas curvas, tanto a nivel de especie como de familia.

Patrones de riqueza y rareza.

Dado que la riqueza de especies dentro de un área es altamente dependiente del tamaño de la muestra, para comparar la riqueza de especies entre diferentes hábitats

(los evidenciados en el *Capítulo II*) y entre los cinco cerros estudiados, se usaron curvas de acumulación de especies (Gotelli y Colwell 2001, Colwell y Coddington 1994). Estas técnicas proveen una medida de riqueza basada en medidas estandarizadas del esfuerzo de muestreo, por lo que permiten hacer comparaciones válidas entre distintas áreas (hábitats y cerros en este caso). Por otra parte, a partir del patrón de acumulación de especies raras es posible evaluar el grado de integridad del muestreo. Se analizó el patrón de acumulación de cuatro tipos de especies raras, de acuerdo con Colwell (2009): a) singletons: especies para las cuales se capturó un solo individuo en total, b) doubletons: especies para las que se capturaron solo dos individuos en total, c) uniques: especies que aparecieron en una sola muestra del total y d) duplicates: especies que aparecieron solo en dos muestras del total. En todos los gráficos de curvas de acumulación de especies, se utilizó la escala logarítmica para el eje de las abscisas. Esta escala permite distinguir curvas asintóticas de curvas logarítmicas (Longino et al. 2002). A altos esfuerzos de muestreo, una pendiente positiva indica que el esfuerzo no fue suficiente para obtener muestras representativas de la totalidad del ensamble, mientras que pendientes negativas o cero indican lo contrario. Los cálculos se realizaron con el programa EstimateS 8.2 (Colwell 2009)

Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.

La forma de la variación de la riqueza de especies con la altitud (relación SRA), tanto a nivel regional como local, fue analizada mediante los métodos estadístico y visual descritos en el *Capítulo I* de esta tesis, y la forma final se obtuvo por consenso entre ambos métodos. Para que los resultados sean comparables con los obtenidos en el *Capítulo I*, no se realizaron estandarizaciones a las medidas de riqueza. Por otra parte, se analizó la variación de la abundancia de individuos con la altitud. Esta relación se

evaluó de manera gráfica a partir del método de "suavizado" (en inglés, "smoother"); que permite elucidar la relación empírica entre dos variables de forma gráfica, sin modelar formalmente la relación estimando parámetros (Legendre y Legendre 1998). La técnica de suavizado ajusta a los datos de manera local (i.e., en pequeñas "ventanas") en lugar de usar un único set de parámetros para ajustar la misma función a todos los datos (ajuste global); de esta manera es menos sensible a valores extremos y "outliers" que las técnicas de regresión (Legendre y Legendre 1998).

RESULTADOS

COLEOPTEROS

Estimación de la diversidad de especies.

En total se colectaron 24.783 coleópteros. Casi la mitad de ellos (12.365) fueron clasificados en 321 especies/morfoespecies y 52 familias. Aproximadamente el ~73% de estos individuos fueron identificados a nivel de especie (113 especies), el ~21% se ubicaron dentro de géneros conocidos (115 morfoespecies), el ~6% dentro de familias conocidas (87 morfoespecies), y el ~0.05% (6 individuos) no pudieron ser asignados a ninguna familia conocida (para el listado completo de especies ver *Apéndice IIC*). La otra mitad de los individuos (12.418) pertenecieron a la familia Staphylinidae. Debido a la enorme cantidad colectada de Staphylinidae, y a la complejidad de su taxonomía, estos insectos no pudieron ser identificados más allá del nivel de familia. Por este motivo a lo largo de toda la tesis, los individuos de dicha familia sólo fueron incluidos en los análisis de abundancia.

Estimación de la riqueza regional de especies.

El mayor valor esperado de riqueza se obtuvo por el estimador Chao2, y fue de 605 especies. El valor menor fue 378 especies, estimado por Bootstrap, siendo este

muy cercano al valor de MMMean (Tabla III.1). A partir de estos estimadores, se concluyó que el muestreo logró detectar entre un 53% y un 85% de la riqueza esperada para la región.

Abundancia relativa de las especies.

La abundancia de individuos de las distintas especies reflejó un fuerte patrón de dominancia, tanto a nivel regional como local, encontrándose unas pocas especies muy abundantes, y muchas especies con pocos o un solo individuo (Fig. III.1). Este patrón también se reflejó a nivel de familia (Fig. III.2, Tabla III.2). Usualmente, más del 75% de los individuos pertenecieron a las dos o tres familias más abundantes. Staphylinidae fue siempre la familia más abundante, generalmente seguida por Carabidae y Leiodidae. Curculionidae fue frecuentemente la familia con mayor cantidad de especies dentro de las distintas montañas y para el gradiente regional, seguida por Pselaphidae o Carabidae (Tabla III.2). Los individuos de Staphylinidae no pudieron ser determinados a nivel de especie (ver arriba), pero juzgando por la altísima variedad de morfoespecies encontradas al intentar su identificación, probablemente ésta habría sido la familia más especiosa.

Patrones de riqueza y rareza.

La mayor cantidad de especies e individuos se colectó en el Co. La Mona y la menor en el Co. Challuaco (Tabla III.2). Sin embargo, las curvas de acumulación de especies muestran que para un mismo número de individuos colectados ($N \sim 1170$, Fig. III.3a) la riqueza de especies de todos los cerros es similar (excepto para el Co. Pelado, donde la riqueza es aproximadamente un 10% menor a la de los otros cerros). En los sitios de bosque y matorral húmedo se capturó la mayor cantidad de especies/morfoespecies (267), seguidos por altoandino y matorral secos (79), siendo los sitios de altoandino húmedo los menos ricos (51). Esta relación no se mantuvo al

analizar la riqueza de especies para un mismo número de individuos colectados (~590 individuos), sino que los tres ambientes presentaron aproximadamente la misma cantidad de especies (Fig. III.3b). A valores altos de abundancia, la pendiente positiva de las curvas tanto para los distintos cerros como ambientes, indica que el muestreo no llegó a capturar la totalidad de las especies. Esto se explica fundamentalmente por la continua aparición de especies representadas por un único individuo (singletons) y de aquellas que se encontraron en una sola muestra (uniques; Fig. III.4 y III.5).

Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.

Luego del consenso entre los métodos visual y estadístico, la riqueza de especies mostró un patrón jorobado para el gradiente regional y para cuatro de los cinco cerros. Este pico de riqueza se ubicó entre los 1200 m y 1400 m. En el cerro Bayo la forma de la relación fue monótonica decreciente (Fig. III.6 y Tabla III.3). Excluyendo los Staphylinidae del análisis, la abundancia mostró una tendencia a la forma jorobada (nuevamente, exceptuando el cerro Bayo; Fig. III.7), pero en los sitios cercanos a la base fue muy variable. La mayor abundancia en general se registró entre los 1400 m y 1500 m (excepto en los cerros Bayo y La Mona, donde se dio a los 900 m y 1200 m respectivamente). En los cerros La Mona, Challhuaco y Bayo el pico de riqueza de especies coincidió con el de abundancia, sin embargo, para el resto de las estaciones de muestreo, no siempre mayor abundancia de individuos se tradujo en una mayor riqueza de especies (comparar Figs. III.6 y III.7). Al incluir los Staphylinidae en el análisis, la forma de la relación entre la abundancia y la altitud mantuvo la misma tendencia que cuando se los excluyó (Fig. III.8); la posición del pico de abundancia se conservó para todos los gradientes menos para La Mona, donde la adición de Staphylinidae llevó el pico de abundancia 300 m más arriba (comparar Figs. III.7 y III.8).

HORMIGAS

Estimación de la diversidad de especies.

En total se colectaron 35.056 hormigas obreras, pertenecientes a 8 géneros y 15 especies. El 99% de los individuos fueron identificados a nivel de especie, y el 1% restante a nivel de género (para el listado completo de especies ver *Apéndice IID*).

Estimación de la riqueza regional de especies.

Todos los estimadores sugirieron que la riqueza de especies regional estimada fue muy cercana a la observada (Tabla III.4). El mayor valor estimado fue ~16 especies (Jack1, Jack2 y MMMean). De este modo se concluye que se muestreó al menos un 96% de las especies presentes.

Abundancia relativa de las especies.

En general, se encontraron una o dos especies dominantes, una o dos de abundancia intermedia, y el resto raras (Fig. III.9), siendo los géneros *Dorymyrmex* y *Camponotus* los más abundantes.

Patrones de riqueza y rareza.

La mayor cantidad de especies se encontró en el cerro Pelado, mientras que la mayor abundancia de obreras se registró en el Co. Challhuaco. Los cerros Bayo y La Mona presentaron la menor cantidad tanto de especies como de individuos (Tabla III.5). Al comparar para un mismo número de individuos colectados (~2350), los cerros Pelado, López y La Mona presentaron la mayor cantidad de especies, mientras que la menor cantidad de especies se obtuvo en el Co. Challhuaco (Fig. III.10a). Los grupos de sitios definidos en el *Capítulo II* (Fig. II.8): Aa+M (sitios de altoandino más dos sitios de matorral del Co. Pelado), B+1M (sitios de bosque de los cinco cerros, más un sitio de matorral del Co. Challhuaco) y M+B (algunos sitios de matorral y bosque de los cerros López y Challhuaco), presentaron una riqueza de especies de hormigas

semejante. Se encontraron 12 especies en los grupos Aa+M y B+1M, y 11 en el grupo M+B. Al comparar los grupos para un mismo esfuerzo de muestreo (~2700), el B+1M resultó más especioso (Fig. III.10b). Las pendientes de las curvas de acumulación de especies para los distintos cerros tendieron a estabilizarse al aumentar la cantidad de individuos colectados (Fig. III.10a); mientras que para los distintos grupos de sitios estas siguieron aumentando (Fig. III.10b). Los patrones de acumulación de especies raras en general disminuyeron a altos esfuerzos de muestreo tanto para los cerros como para los grupos (Fig. III.11 y III.12).

Forma de la variación de la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud.

El modelo estadístico nulo ($y = a$) fue el que más veces ajustó a los datos de riqueza de especies en función de la altitud. Al analizar dicha relación visualmente, 4 de 6 veces no pudo detectarse un patrón (Tabla III.6 y Fig. III.13). Luego del consenso, no fue posible asignar una forma a ninguno de los gradientes (Tabla III.6). La forma de la relación entre la abundancia de individuos y la altitud fue muy variable (Fig. III.14). Dependiendo del gradiente estudiado, el pico de abundancia se encontró más cerca de la base, del medio, o de la cima de la montaña (Fig. III.14).

DISCUSIÓN

Este trabajo provee el primer inventario de la fauna de coleópteros y hormigas epígeos que habitan las montañas del NO de la Patagonia argentina. Se encontraron 52 familias de Coleoptera siendo Staphylinidae, Carabidae y Leiodidae las más abundantes. Estos resultados concuerdan con los hallados en la misma región (39°S-42°S, 70°O-72°O) a través del gradiente longitudinal utilizando la misma metodología de captura; allí se registraron 48 familias con el mismo patrón de dominancia (Ruggiero

et al. 2009). En cuanto a las hormigas, las especies encontradas (15 especies) representaron un subconjunto de las halladas para la región a través del gradiente longitudinal (32 especies; Fergnani et al. 2010).

Según la riqueza de especies estimada por los índices de diversidad, para los coleópteros el muestreo resultó incompleto. Estos índices se basan en el número de especies raras presentes en las muestras, y suponen que estas especies disminuyen a medida que aumenta el esfuerzo de muestreo (Collwel y Coddington 1994). Sin embargo, en todas las montañas y ambientes, especialmente los “singletons” y “uniques”, continuaron incrementándose a medida que se incrementaba la abundancia. Es esperable que para grupos hiperdiversos como los coleópteros no se logre obtener una disminución en la acumulación de especies raras (Longino et al. 2002). La elevada cantidad de especies raras colectadas (más del 50% del total de las especies) manifiesta el valor de estos ambientes montañosos para la conservación, dado que este tipo de especies juega un papel fundamental en la diversidad total de una región (e.g. Rabinowitz et al. 1986).

Aunque la riqueza de especies observada de coleópteros fue mucho menor a la predicha, las estimaciones resultan válidas para hacer comparaciones siempre que la riqueza observada esté positivamente correlacionada con la estimada (Palmer 1990), lo cual ocurrió para todos los estimadores calculados (datos no mostrados). La riqueza de especies para un mismo esfuerzo de muestreo, fue similar en ambientes altoandinos y boscosos, lo que advierte sobre la necesidad de considerar los ambientes de alta montaña en las estrategias de conservación de la biodiversidad. La importancia de estos ambientes para la conservación fue anteriormente resaltada al estudiar la flora altoandina del Parque Nacional Nahuel Huapi, encontrándose una alta diversidad de plantas y varios endemismos (Ferreyra et al. 1998).

La riqueza estimada de hormigas fue muy cercana a la observada. El bajo número de especies y la gran cantidad de individuos colectados permitieron que para el gradiente regional la acumulación de especies raras se estabilizara. Si bien la familia Formicidae es altamente diversa, en el NO de la Patagonia argentina sólo se han registrado alrededor de 30 especies, siendo más comunes en ambientes de matorral y estepa, que en bosques (Kusnezov 1953, Sackmann 2005, Fergnani et al. 2008, 2010). La mayoría de las estaciones de muestreo en este trabajo se situaron dentro de ambientes boscosos, donde la riqueza de especies observada fue baja. Estos resultados son contrarios a los encontrados en la amazonia brasilera, donde la riqueza local de hormigas del bosque lluvioso duplica la hallada en la sabana (Vasconcelos y Villena 2006). Estas diferencias podrían deberse, en parte, a que en las selvas tropicales existe una gran diversidad de especies arborícolas (e.g., Ryder Wilkie et al. 2010), mientras que en zonas templadas, y particularmente en la región muestreada, ese tipo de especies es poco abundante (Kusnezov 1959). Por otra parte, el tipo de muestreo utilizado captura principalmente insectos epígeos, de modo que rara vez se registran las especies arborícolas, que podrían elevar la riqueza de especies del bosque. En zonas tropicales de Australia, también se ha registrado mayor riqueza de especies de hormigas en ambientes abiertos que en bosques (van Ingen et al. 2008). Esto sugiere la necesidad de analizar otras variables además del nivel de cobertura vegetal para comprender los factores que gobiernan la cantidad de especies de hormigas a través de gradientes ambientales.

Coleópteros y hormigas mostraron patrones diferentes de variación altitudinal en la riqueza de especies. Otros estudios que examinaron múltiples taxa de artrópodos a través de un mismo gradiente altitudinal, también encontraron que el patrón difería entre taxa (Olson 1994, Botes et al. 2006, 2007, Sanders et al. 2009). Esta multiplicidad

de respuestas sugiere que los factores que influyen sobre la diversidad de especies afectan de diferente manera a los distintos taxa de insectos. Por otra parte, esta discrepancia en los patrones de variación de la diversidad de coleópteros y hormigas a través de gradientes ambientales, fue anteriormente documentada en el noroeste de la Patagonia (ver Farji-Brener et al. 2002, Sackmann et al., 2006, Ruggiero et al. 2009, Fergnani et al. 2010) y en el capítulo anterior para la composición de los ensambles de estos insectos. Los resultados de esta tesis refuerzan la idea de que ambos taxa no pueden ser considerados como “sustitutos” en estrategias de conservación para el área mencionada.

Para los coleópteros, en cuatro de las cinco montañas, y para el gradiente regional, la forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud mostró un patrón jorobado. Los cuatro gradientes (López, Pelado, La Mona y Challhuaco) abarcaron más del 70% de la extensión altitudinal de la montaña, e incluyeron más de diez estaciones de muestreo, por lo que se situarían en el grupo “estricto” definido en el *Capítulo I*. Estos resultados contribuyen a la predominancia encontrada de patrones jorobados por sobre las otras formas cuando se aplica un criterio estricto de selección de trabajos para estudiar la forma general del gradiente. En el Bayo, la relación entre la riqueza de especies y la altitud mostró un patrón monotónico decreciente. Este gradiente abarcó más de un 70% de la extensión de la montaña, pero incluyó sólo nueve estaciones de muestreo que no incluyeron a la base de la montaña. Así, la asociación entre características del diseño de muestreo y forma del patrón señaladas en el *Capítulo I*, también se sugiere en los resultados obtenidos con datos de muestreo de campo a escala regional.

Los patrones de variación de la abundancia de coleópteros con la altitud en general coincidieron con los de riqueza de especies. Sin embargo, sitios de mayor

riqueza no siempre se correspondieron con sitios de mayor abundancia. Esto sugiere que las variables ambientales que determinan ambos aspectos de la diversidad podrían no ser las mismas. Por ejemplo, en cerros de Sudáfrica la abundancia de coleópteros estuvo positivamente relacionada con la cantidad de carbono orgánico del suelo, mientras que la riqueza de especies se asoció a la temperatura media mensual (Botes et al. 2007). Asimismo, la abundancia de individuos en comunidades de invertebrados de la hojarasca en bosques de montañas de Puerto Rico (Richardson et al. 2005) se asoció a la cantidad de nutrientes en la hojarasca, mientras que la riqueza de especies se relacionó con el tipo de bosque. En el capítulo que sigue, se analizará la relación entre ambas variables de diversidad y factores ambientales. De todos modos, es importante recordar, que dado el fuerte patrón de dominancia hallado en el presente estudio, el patrón de abundancia de individuos refleja principalmente la abundancia de individuos de las especies dominantes.

No pudo determinarse la forma de la variación altitudinal en la riqueza de especies de hormigas en ninguno de los cinco cerros estudiados, ni a escala regional. La disminución drástica y/o ausencia de especies de hormigas cerca del límite superior del bosque, generó formas complejas para la relación. La ausencia o fuerte disminución de hormigas en bosques fríos y sombríos, podría deberse a que el calor recibido por radiación sea insuficiente como para permitir el forrajeo eficiente de las obreras y/o el desarrollo de las larvas (Brown 1973).

La forma de la relación entre la abundancia de hormigas obreras y la altitud fue muy variable. De todos modos, al tratarse de organismos sociales, la manera recomendada de medir la abundancia es contabilizando las colonias más que los individuos (Kaspari 2000). Otra aproximación es cuantificar el grado de incidencia de la especie en el total de las trampas puestas en una estación de muestreo (i.e., ¿en

cuántas trampas del total se encuentra a la especie?). Lamentablemente no fue posible contar con ninguna de esas medidas, por lo que la interpretación de los resultados de la variación de la abundancia de hormigas con la altitud debe tomarse con precaución. Además, como en el caso de los coleópteros, el patrón de abundancia refleja principalmente la abundancia de individuos de las especies dominantes.

Los patrones de variación de la riqueza de especies con la altitud tanto para coleópteros como para hormigas, no fueron los predichos por el “modelo climático” (i.e., patrón “jorobado” en montañas “secas” y monotónico decreciente en montañas “húmedas”; Brown y Lomolino 1998, McCain 2007). En el caso de los coleópteros, si bien en los dos cerros “secos” el patrón de variación fue “jorobado” como lo esperado, sólo en una de las tres montañas “húmedas” el patrón fue decreciente. Para las hormigas no fue posible asignar un patrón en ninguno de los cerros, pero la tendencia fue la ausencia de especies a altitudes intermedias. Esto probablemente refleja que la respuesta de los insectos a la variación altitudinal en las condiciones ambientales difiere de la de aves y mamíferos. En general, los insectos están mejor adaptados que los vertebrados endotermos a tolerar bajas temperaturas atmosféricas, aumentos en la deficiencia de oxígeno en el aire y alteraciones rápidas de la presión atmosférica a altas altitudes; el frío atmosférico ha sido sugerido como uno de los factores ecológicos más favorables para la supervivencia de insectos de alta montaña, ya que tiende a contrarrestar los efectos deletéreos del incremento en la aridez, retarda la evaporación y favorece la precipitación de humedad atmosférica, entre otros efectos (e.g. Mani, 1968). Por esto, la relación entre la riqueza de insectos y la temperatura y disponibilidad de agua a través de gradientes altitudinales puede ser distinta de la predicha para vertebrados endotermos (e.g. McCain, 2007, 2009). Además, estos resultados, sumados a la falta de evidencia en favor del “modelo climático” encontrada en reptiles (McCain

2010), sugieren que dicho modelo podría no ser válido para organismos ectotermos en general.

Debido a la inexistencia de una “montaña estándar”, cada conjunto de datos colectado a través de un gradiente altitudinal, refleja los efectos combinados de las peculiaridades regionales, junto con los que tienen que ver estrictamente con el gradiente físico generado por la distancia altitudinal al nivel del mar, como cambios en la presión atmosférica, la temperatura y la turbidez del aire (Körner 2007). En este capítulo sólo se describió la forma de la relación entre la riqueza de especies y la abundancia de individuos con la altitud, sin tener en cuenta los factores que podrían estar determinándola a escala local. En el capítulo que sigue, se analizarán las asociaciones entre los cambios en la diversidad y en factores directamente ligados a la altitud, junto con otros que no varían de manera específica con la misma, pero que surgen de distintas hipótesis para explicar la variación en la diversidad de especies. Dada la baja variabilidad en la riqueza de especies de hormigas observada a escala local, y las pocas especies presentes en las montañas estudiadas, los análisis que siguen sólo se harán para los coleópteros.

TABLAS

Tabla III.1. Valor medio de riqueza (S est) y desviación estándar (SD) de los distintos estimadores de la riqueza de especies de coleópteros. En negrita se indican los estimadores de valores más extremos.

Estimador	S est	SD
Chao1	557.16	64.56
Chao2	605.13	70.58
ACE	482.83	0
ICE	503.36	0
Jack1	457.43	15.83
Jack2	559.15	0
Bootstrap	377.81	0
MMMean*	381.09	--

*El estimador no tiene desviación estándar ya que se calcula una sola vez para la curva de acumulación aleatorizada.

CAPÍTULO III: ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

Tabla III.2. Abundancia de individuos y número de especies entre () para las distintas familias de coleópteros. Datos por cerro y total regional. Los casilleros grises enfatizan la ausencia de la familia en el cerro correspondiente.

Familia/Cerro	<i>Regional</i>	<i>López</i>	<i>Pelado</i>	<i>Bayo</i>	<i>La Mona</i>	<i>Challhuaco</i>
Staphylinidae	12418 (?)	2087 (?)	3230 (?)	1051 (?)	4486 (?)	1564 (?)
		1301	2043		1790	
Carabidae	6213 (25)	(17)	(14)	789 (12)	(13)	290 (13)
Leiodidae	1947 (21)	201 (8)	197 (9)	604 (11)	866 (14)	79 (7)
Pselaphidae	816 (37)	172 (24)	21 (10)	264 (25)	309 (25)	50 (7)
Curculionidae	670 (66)	62 (17)	200 (24)	87 (28)	179 (35)	142 (19)
Cryptophagidae	607 (1)	32 (1)	154 (1)	51 (1)	38 (1)	332 (1)
Scarabaeidae	479 (19)	133 (11)	95 (9)	40 (6)	170 (17)	41 (11)
Scaphidiidae	316 (1)	38 (1)	57 (1)	84 (1)	90 (1)	47 (1)
Tenebrionidae	226 (8)	23 (2)	131 (6)	0 (0)	0 (0)	72 (5)
Lampyridae	134 (6)	24 (5)	52 (3)	35 (5)	15 (4)	8 (2)
Elateridae	133 (10)	31 (3)	6 (3)	22 (4)	54 (3)	20 (4)
Cantharidae	128 (11)	21 (4)	34 (4)	24 (5)	24 (7)	25 (5)
Melandryidae	114 (5)	22 (1)	10 (1)	34 (3)	48 (5)	0 (0)
Ptiliidae	112 (6)	0 (0)	0 (0)	23 (5)	89 (5)	0 (0)
Nitidulidae	106 (9)	26 (5)	24 (4)	15 (4)	36 (3)	5 (3)
Melyridae	76 (7)	3 (2)	37 (4)	4 (2)	2 (1)	30 (5)
Chrysomelidae	32 (14)	1 (1)	6 (4)	13 (4)	10 (5)	2 (2)
Anthicidae	31 (2)	1 (1)	5 (1)	14 (1)	7 (2)	4 (2)
Scydmaenidae	28 (2)	7 (1)	9 (1)	4 (2)	7 (2)	1 (1)
Geotrupidae	24 (1)	0 (0)	14 (1)	1 (1)	9 (1)	0 (0)
Biphyllidae	16 (3)	0 (0)	5 (3)	0 (0)	10 (2)	1 (1)
Meloidae	16 (1)	4 (1)	1 (1)	8 (1)	3 (1)	0 (0)
Lucanidae	15 (2)	3 (1)	6 (1)	2 (1)	4 (2)	0 (0)
Mycetophagidae	14 (4)	1 (1)	10 (4)	0 (0)	3 (1)	0 (0)
Coccinelidae	11 (8)	4 (4)	2 (2)	2 (2)	1 (1)	2 (2)
Erotilidae	11 (1)	1 (1)	3 (1)	1 (1)	3 (1)	3 (1)
Ptinidae	11 (3)	2 (2)	8 (2)	0 (0)	0 (0)	1 (1)
Peltidae	10 (3)	0 (0)	7 (3)	0 (0)	0 (0)	3 (1)
Lathridiidae	9 (5)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	5 (1)	2 (2)
Zoopheridae	8 (3)	2 (1)	1 (1)	0 (0)	4 (2)	1 (1)
Scraptiidae	7 (3)	1 (1)	5 (3)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
Anobiidae	5 (5)	1 (1)	2 (2)	0 (0)	1 (1)	1 (1)
Cleridae	5 (5)	4 (4)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Colydiidae	5 (3)	1 (1)	1 (1)	1 (1)	2 (1)	0 (0)
Aderidae	4 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	3 (1)	0 (0)
Salpingidae	4 (2)	1 (1)	1 (1)	0 (0)	2 (1)	0 (0)
Trogidae	4 (1)	0 (0)	3 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Archeocrypticidae	3 (1)	1 (1)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Mordellidae	2 (2)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
Buprestidae	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Dermestidae	1 (1)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)
Derodontidae	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Oedemeridae	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)

CAPÍTULO III: ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

Protocucujidae	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Scirtidae	1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Scolytidae	1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Flia 1? Gen 1 sp 1	1 (1)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Flia 2? Gen 2 sp 2	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Flia 3? Gen 3 sp 3	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Flia 4? Gen 4 sp 4	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Flia 5? Gen 5 sp 5	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Flia 6? Gen 6 sp 6	1 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (1)
Total	24783	4217	6386	3176	8277	2727
	(321)	(130)	(131)	(129)	(166)	(99)

Tabla III.3. Forma de la variación altitudinal en la riqueza de especies de coleópteros sugerida por los distintos métodos y el consenso. AIC: Valor de Akaike de cada modelo. Dos modelos se consideran con igual apoyo si su diferencia de AIC es menor a 2. Para cada gradiente se indica en negritas el o los modelos apoyados por los datos.

Gradiente	Método estadístico: AIC del modelo				Forma	Forma
	Nulo	Lineal	Meseta	Cuadrático	Método Visual	Consenso
Regional	438.02	421.63	418.33	413.21	JOR	JOR
Co. López	86.18	87.62	86.57	81.41	MES- JOR	JOR
Co. Pelado	84.81	88.31	87.89	85.34	JOR	JOR
Co. Bayo	78.43	70.44	68.97	73.96	DEC	DEC
Co. La Mona	98.26	90.94	88.84	89.58	JOR	JOR
Co. Challhuaco	82.00	81.71	80.41	75.42	JOR	JOR

Patrones: JOR: jorobado; MES: Meseta; DEC: monotónico decreciente.

Tabla III.4. Valor medio de riqueza (S est) y desviación estándar (SD) de los distintos estimadores de la riqueza de especies de hormigas.

Estimador	S est	SD
Chao1	15.00	0
Chao2	15.00	0.25
ACE	15.00	0
ICE	15.62	0
Jack1	15.98	0.98
Jack2	16.00	0
Bootstrap	15.63	0
MMMean*	16.04	--

*El estimador no tiene desviación estándar ya que se calcula una sola vez para la curva de acumulación aleatorizada.

Tabla III.5. Total de especies de hormigas y abundancia de obreras capturadas en cada cerro y para el conjunto regional.

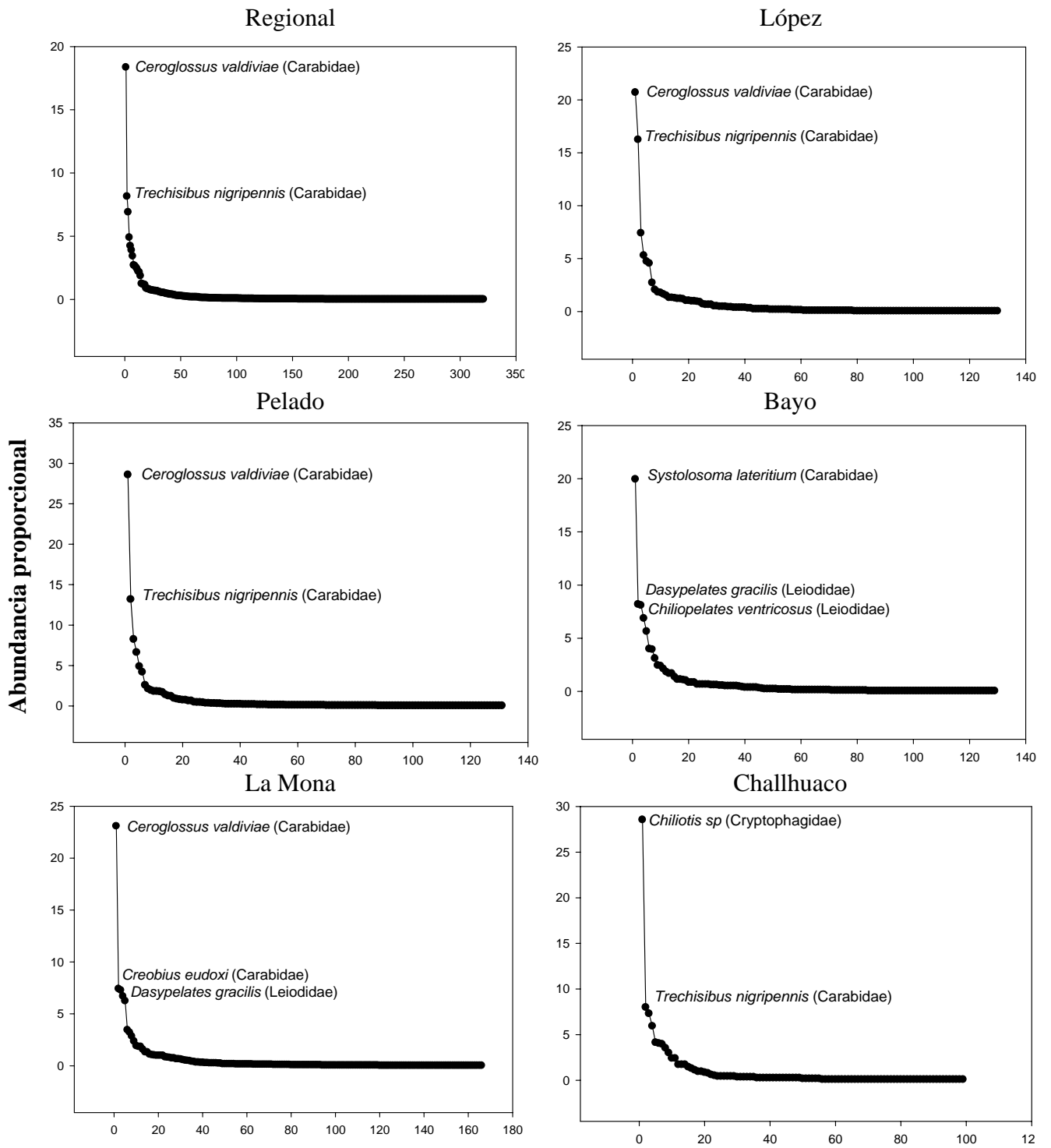
	# de especies	Abundancia
Regional	15	35056
Co. López	11	7682
Co. Pelado	14	7722
Co. Bayo	7	3637
Co. La Mona	8	2428
Co. Challhuaco	10	13587

Tabla III.6. Forma de la variación altitudinal en la riqueza de especies de hormigas sugerida por los distintos métodos y el consenso. AIC: Valor de Akaike de cada modelo. Dos modelos se consideran con igual apoyo si su diferencia de AIC es menor a 2. Para cada gradiente se indica en negritas el o los modelos apoyados por los datos.

Gradiente	Método estadístico: AIC del modelo				Forma	Forma
	Nulo	Lineal	Meseta	Cuadrático	Método Visual	Consenso
Regional	230.13	222.94	224.56	220.51	NP	CONT
Co. López	50.69	46.59	46.29	51.49	NP	CONT
Co. Pelado	59.86	61.29	62.01	60.61	Otros "W"	CONT
Co. Bayo	27.72	32.51	32.52	39.63	Otros "M"	CONT
Co. La Mona	37.91	38.08	38.95	38.14	NP	NP
Co. Challhuaco	55.75	58.66	58.72	63.30	NP	NP

Patrones: NP: no patrón; CONT: contradictorio.

FIGURAS



Secuencia de las especies

Fig. III.1. Curvas de secuencia-abundancia de especies de coleópteros, donde se especifican las 2 ó 3 especies más abundantes. En cada gráfico, la abundancia se muestra como porcentaje del total para el grupo representado.

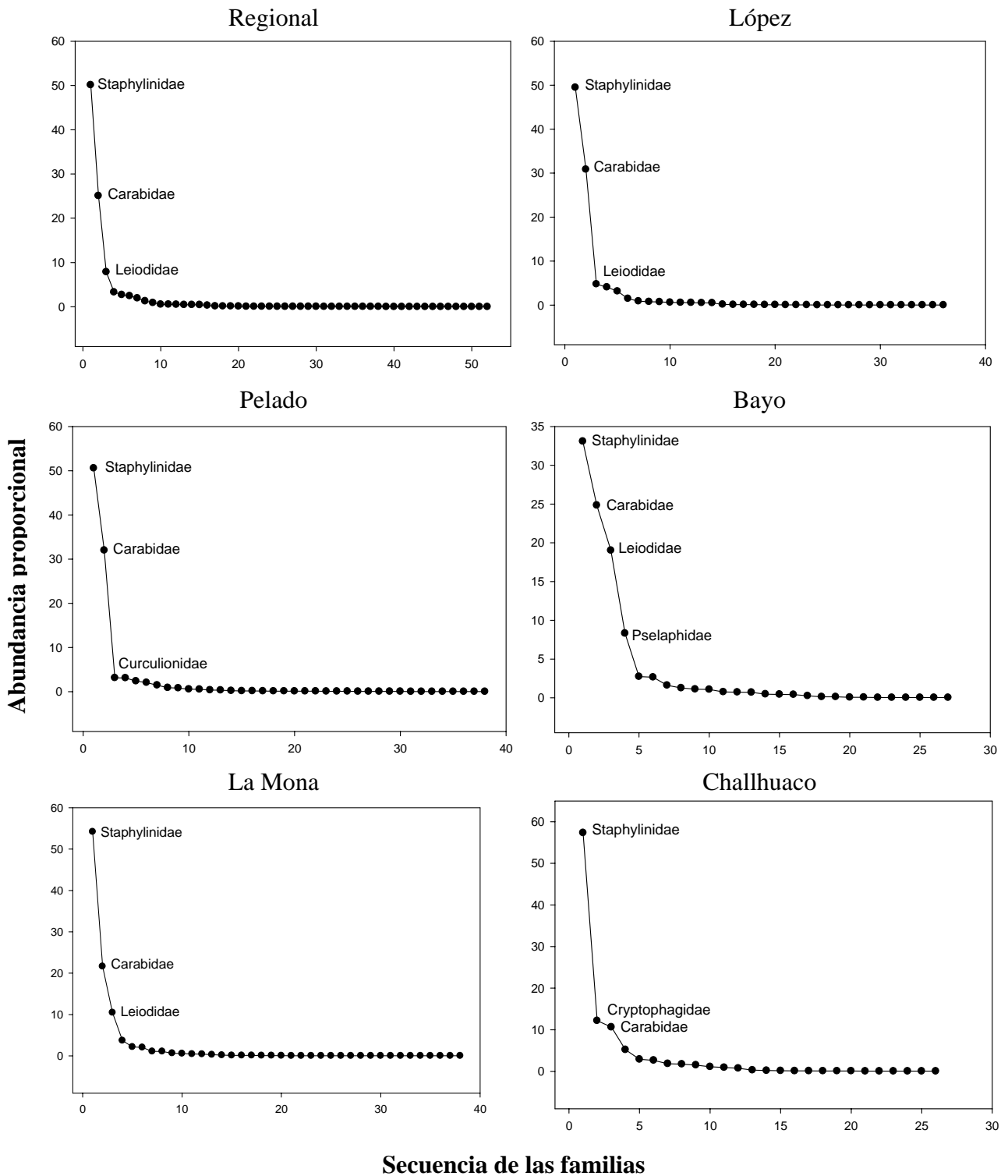


Fig. III.2. Curvas de secuencia-abundancia de familias de coleópteros, donde se especifican las 2 ó 3 familias más abundantes. En cada gráfico, la abundancia se muestra como porcentaje del total para el grupo representado.

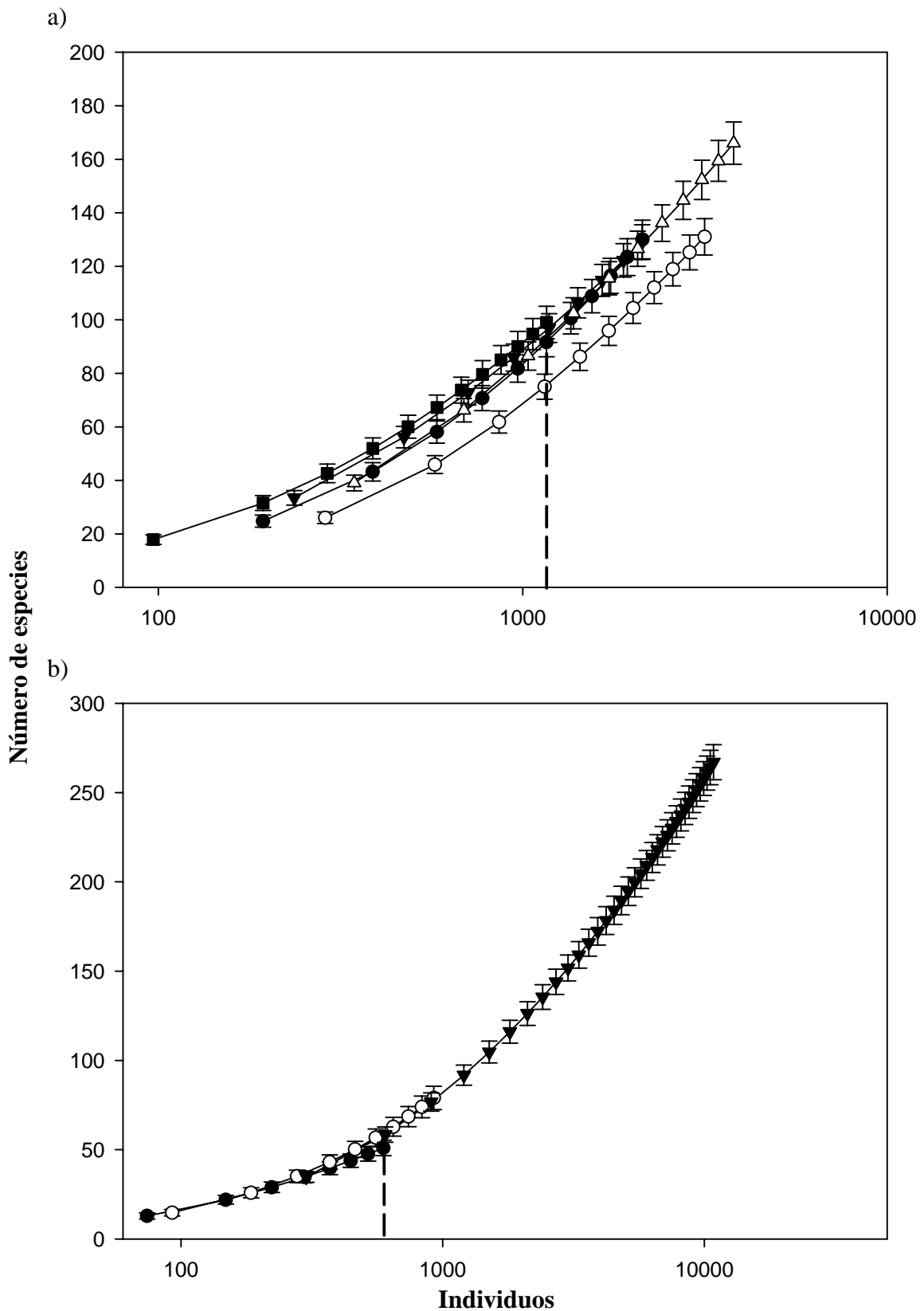


Fig. III.3. Curvas de acumulación de especies de coleópteros basadas en muestras y reescaladas a individuos para a) los diferentes cerros: ● López, ○ Pelado, ▼ Bayo, △ La Mona y ■ Challhuaco; y b) los distintos hábitats: ● Altoandino húmedo, ○ Altoandino + matorral secos, ▼ Bosque + matorral húmedo. La línea vertical punteada de cada gráfico muestra la cantidad de individuos para los cuales la riqueza es comparable entre a) cerros, b) ambientes. En ambos casos el eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica.

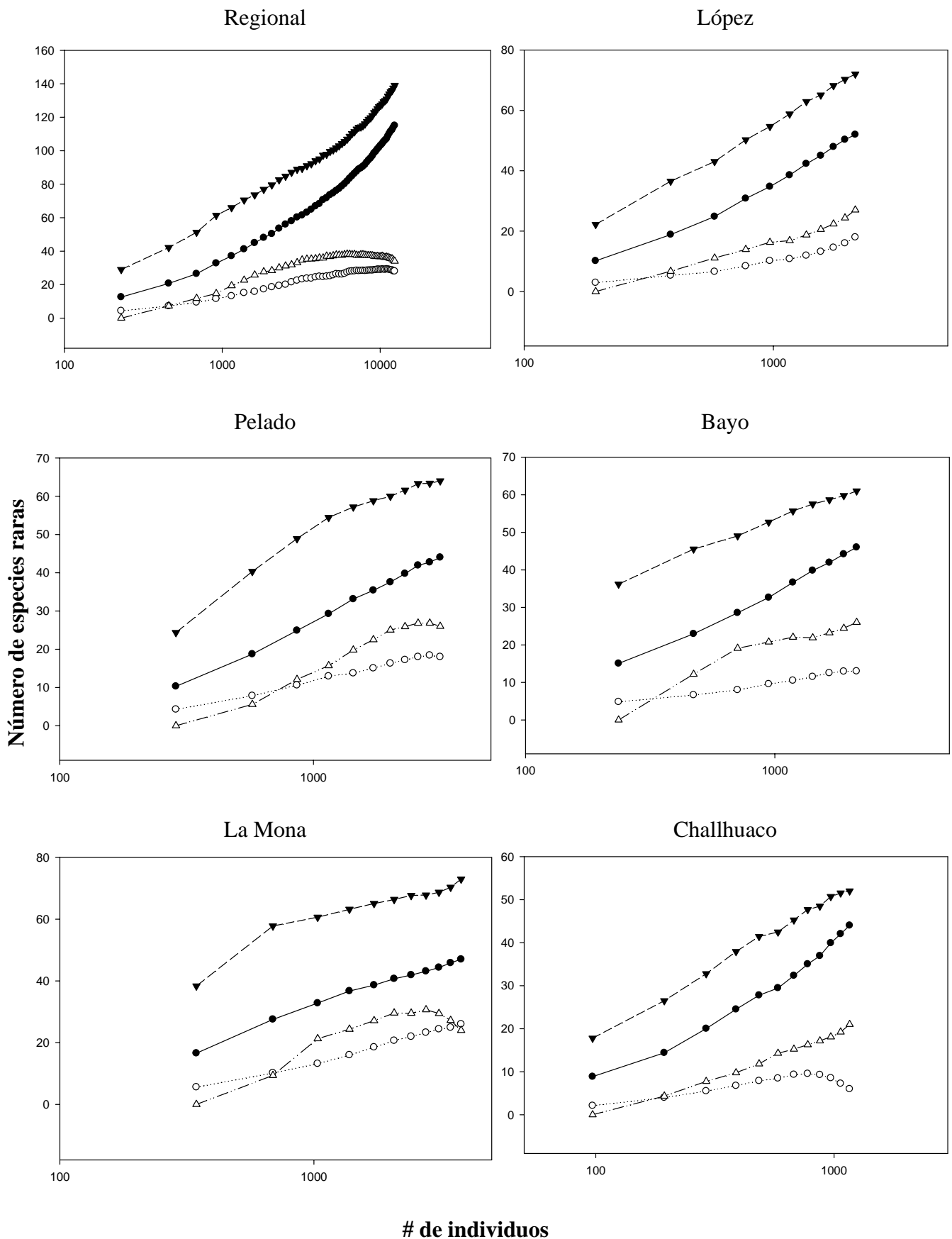


Fig. III.4. Curvas de acumulación de especies raras de coleópteros, basadas en muestras y reescaladas a individuos, analizadas para el patrón regional y cada uno de los cerros. El eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica. ● Signletones; ○ dobletones; ▼ uníques; △ duplicates.

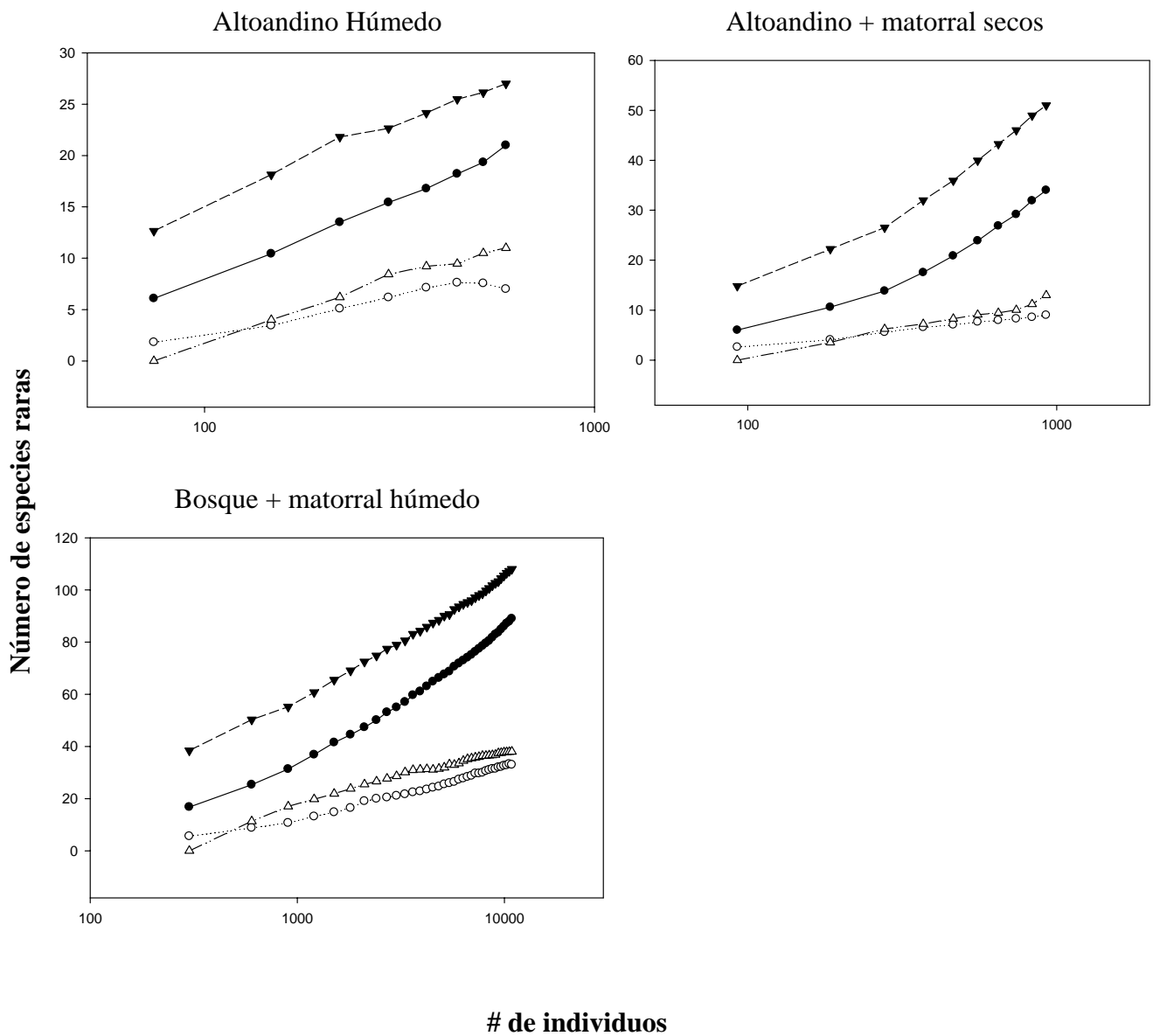


Fig. III.5. Curvas de acumulación de especies raras de coleópteros, basadas en muestras y reescaladas a individuos, analizadas para los distintos hábitats. El eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica. ● Signletones; ○ dobletones; ▼ uniques; △ duplicates.

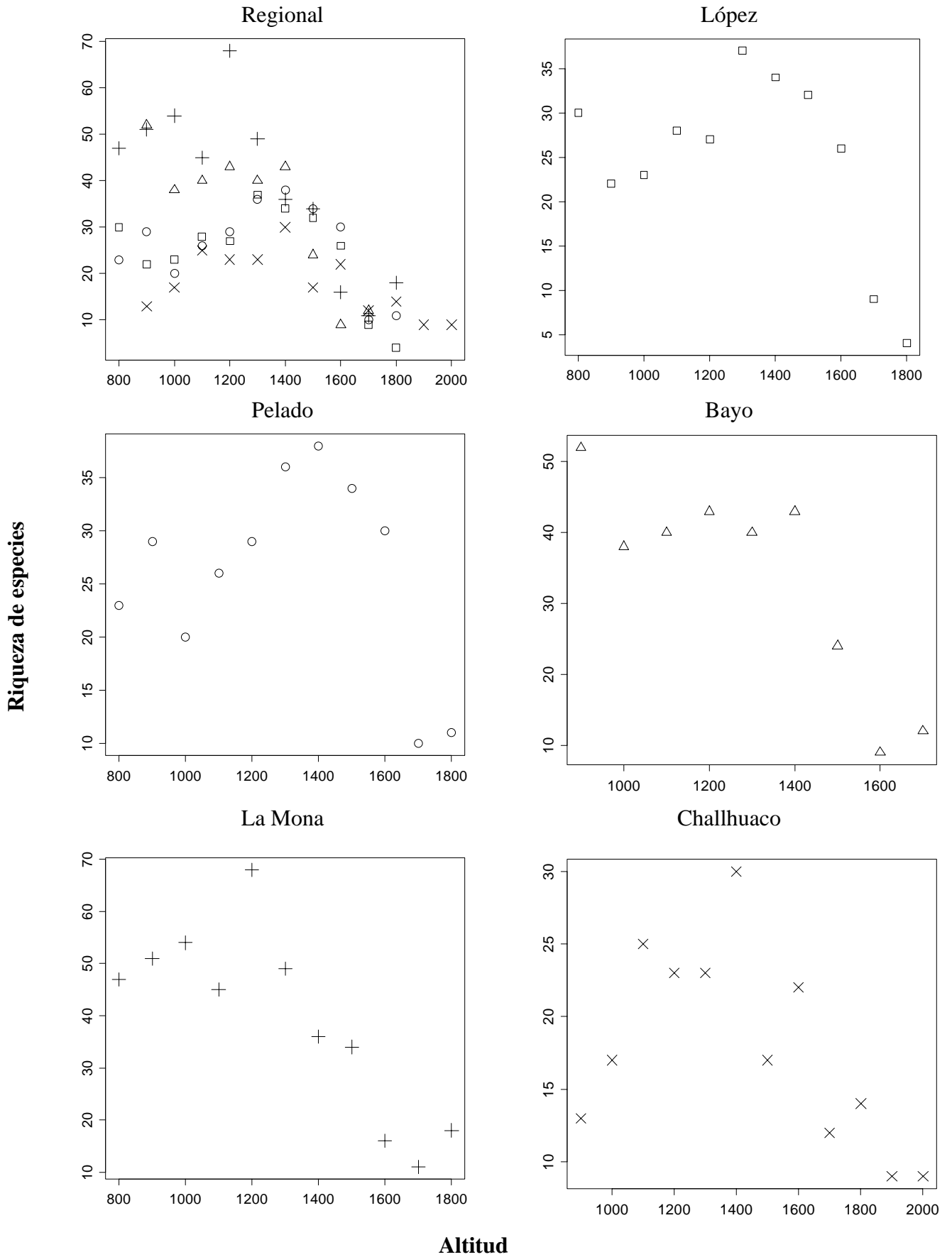


Fig. III.6. Variación altitudinal de la riqueza de especies de coleópteros, para el gradiente regional y los distintos cerros. Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

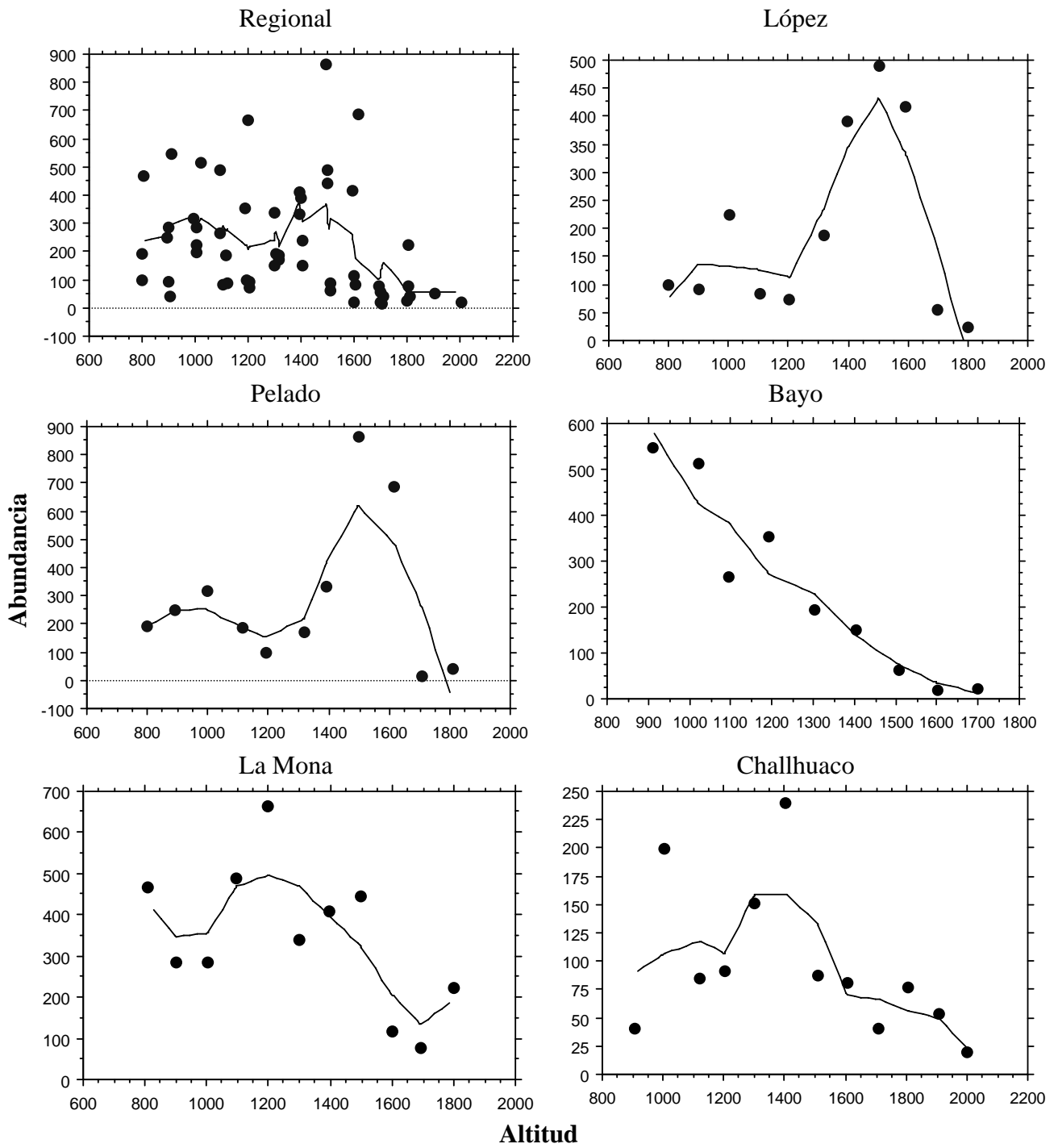


Fig. III.7. Variación de la abundancia de coleópteros con la altitud, excluyendo la familia Staphylinidae, para el gradiente regional y los distintos cerros.

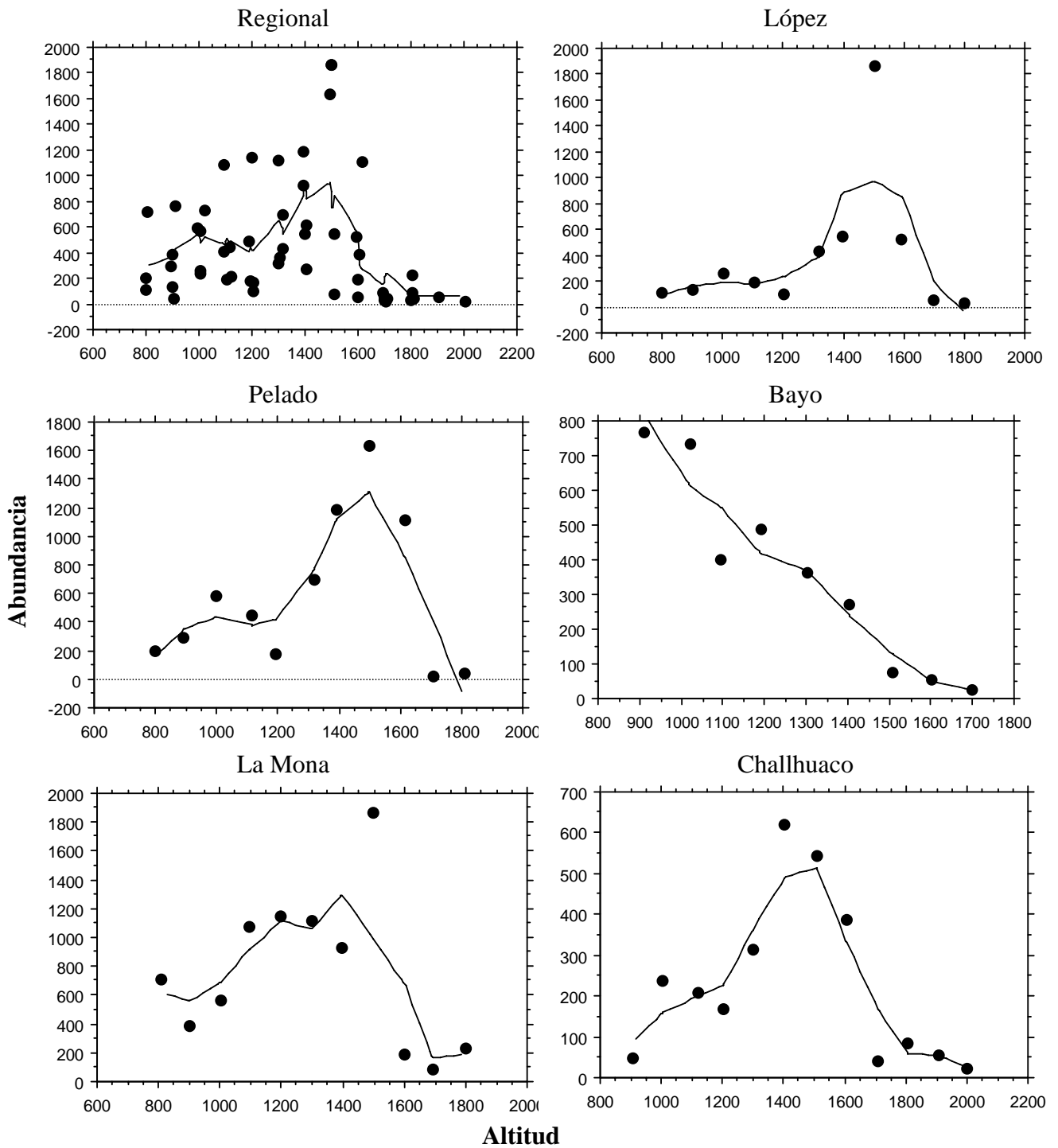


Fig. III.8. Variación de la abundancia de coleópteros con la altitud incluyendo Staphylinidae, para el gradiente regional y los distintos cerros.

CAPÍTULO III: ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

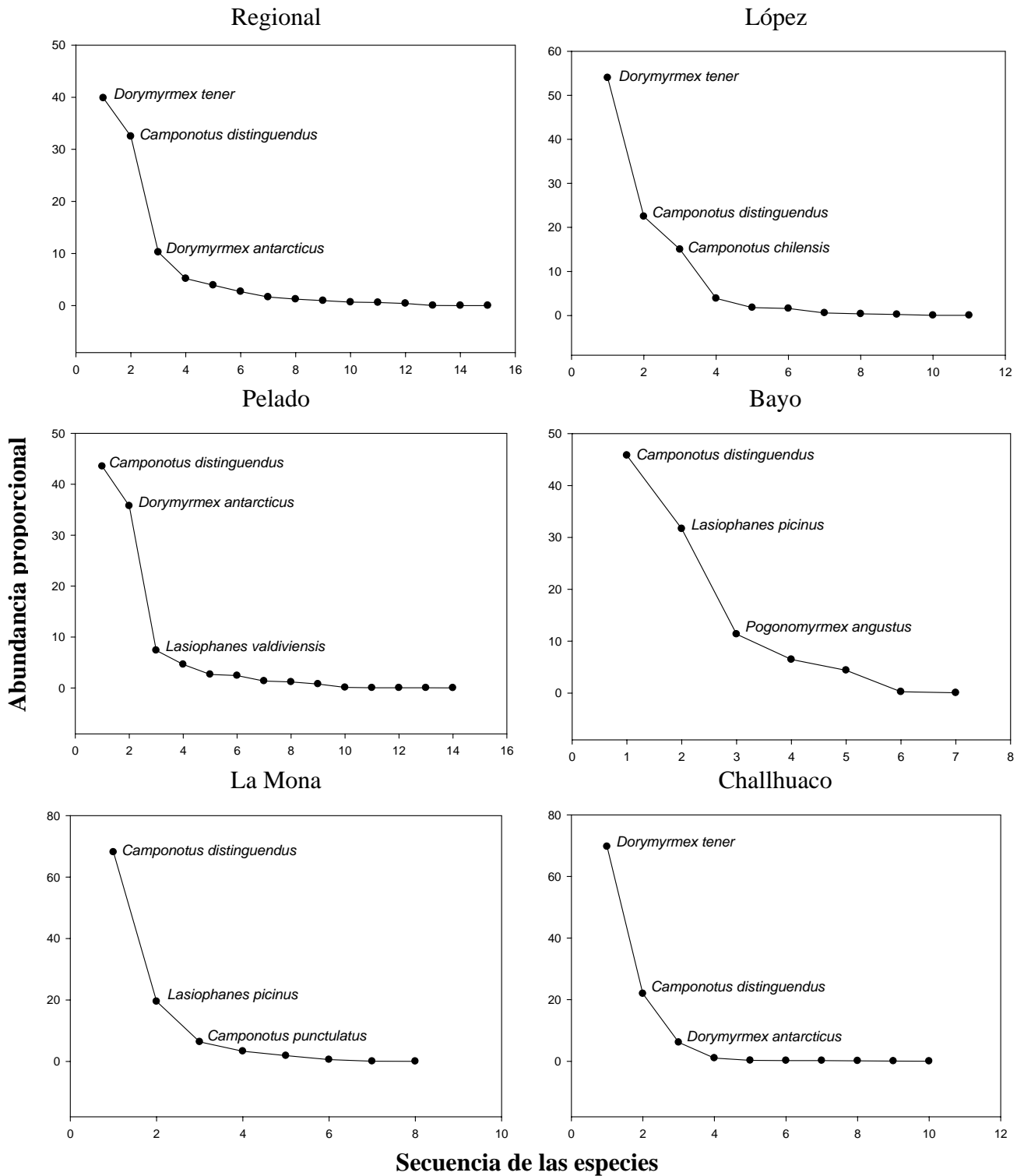


Fig. III.9. Curvas de secuencia-abundancia de especies de hormigas, donde se especifican las 3 especies más abundantes. En cada gráfico, la abundancia se muestra como porcentaje del total para el grupo representado.

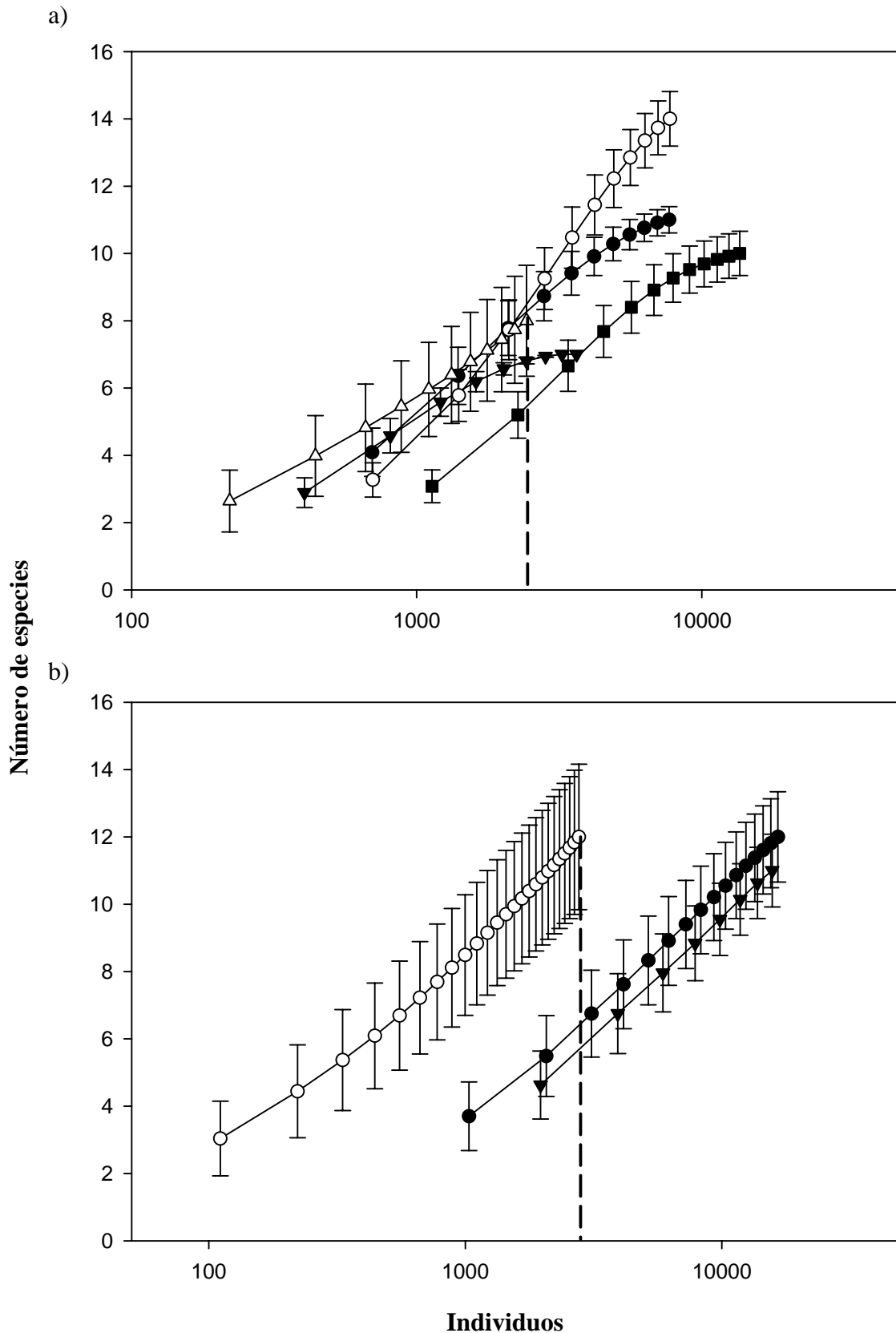


Fig. III.10. Curvas de acumulación de especies de hormigas, basadas en muestras y reescaladas a individuos para a) los diferentes cerros: ● López, ○ Pelado, ▼ Bayo, △ La Mona y ■ Challhuaco; y b) los distintos grupos: ● Aa+M, ○ B+1M, ▼ M+B. La línea vertical punteada de cada gráfico muestra la cantidad de individuos para los cuales la riqueza es comparable entre a) cerros, b) los grupos A y C. En ambos casos el eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica.

CAPÍTULO III: ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

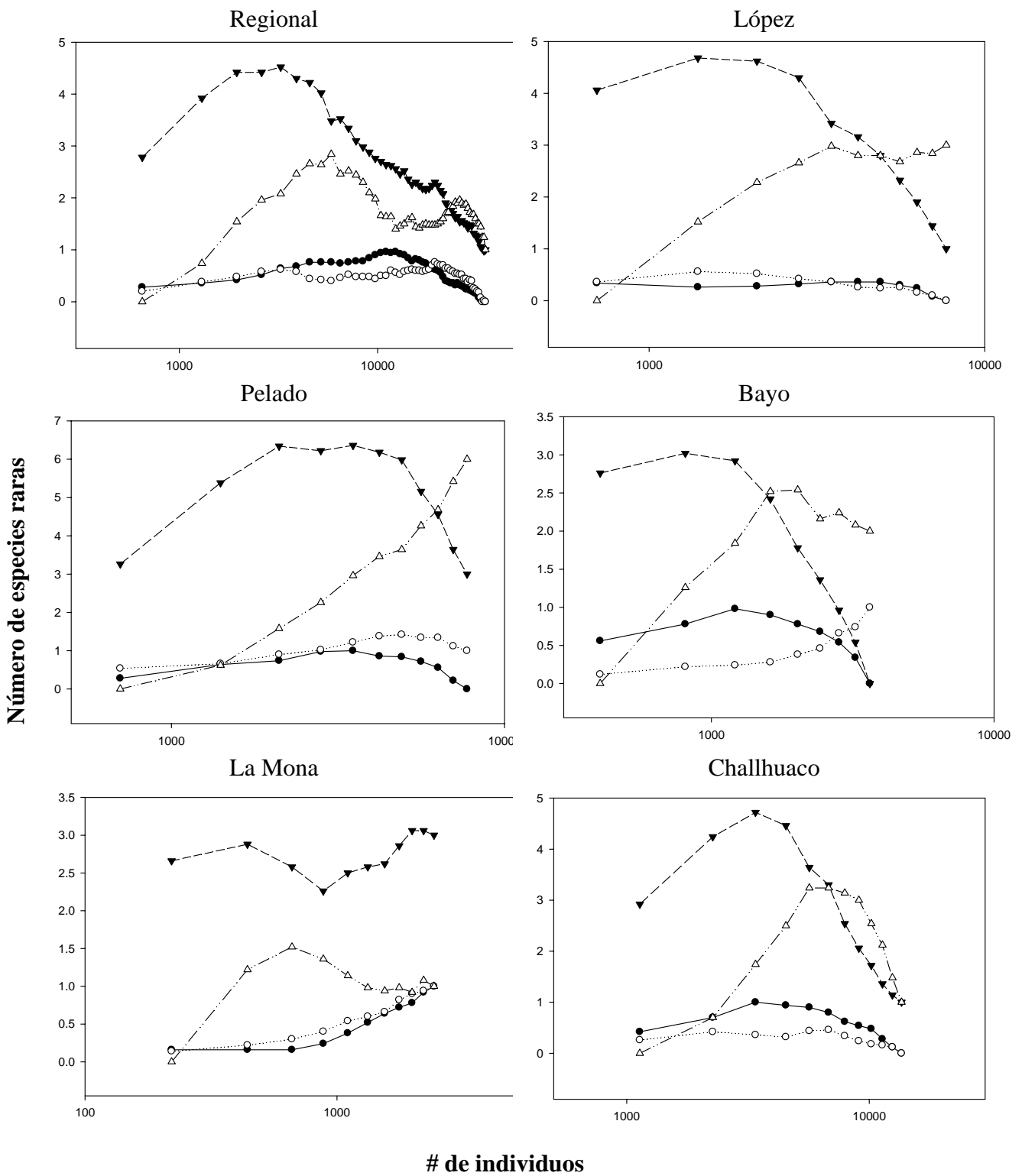


Fig. III.11. Curvas de acumulación de especies raras de hormigas, basadas en muestras y reescaladas a individuos, analizadas para el patrón regional y cada uno de los cerros. El eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica. ● Signletones; ○ dobletones; ▼ uniques; △ duplicates.

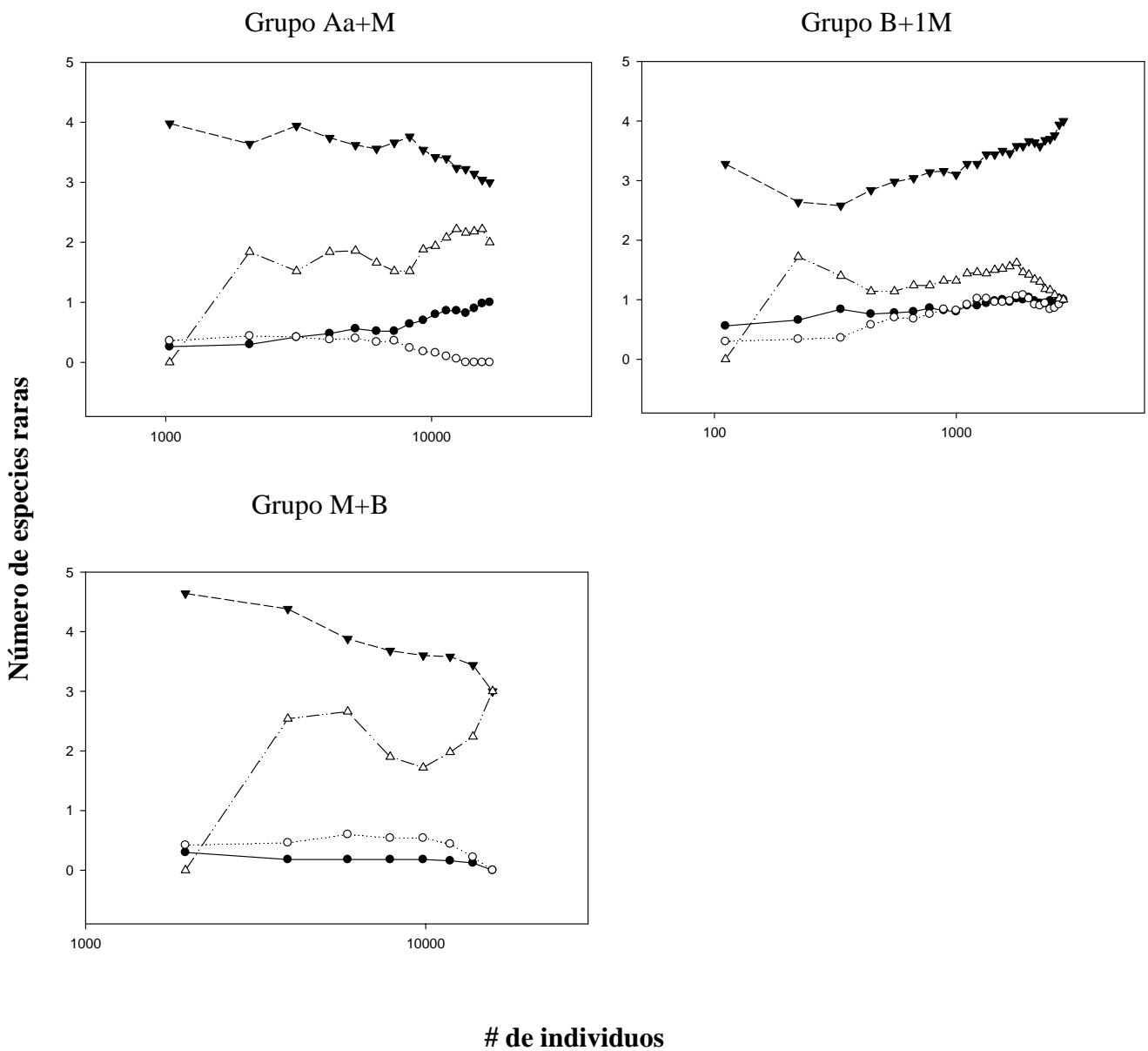


Fig. III.12. Curvas de acumulación de especies raras de hormigas, basadas en muestras y reescaladas a individuos, analizadas para los distintos grupos. El eje de las abscisas se presenta en escala logarítmica. ● Singletones; ○ dobletones; ▼ uniques; △ duplicates.

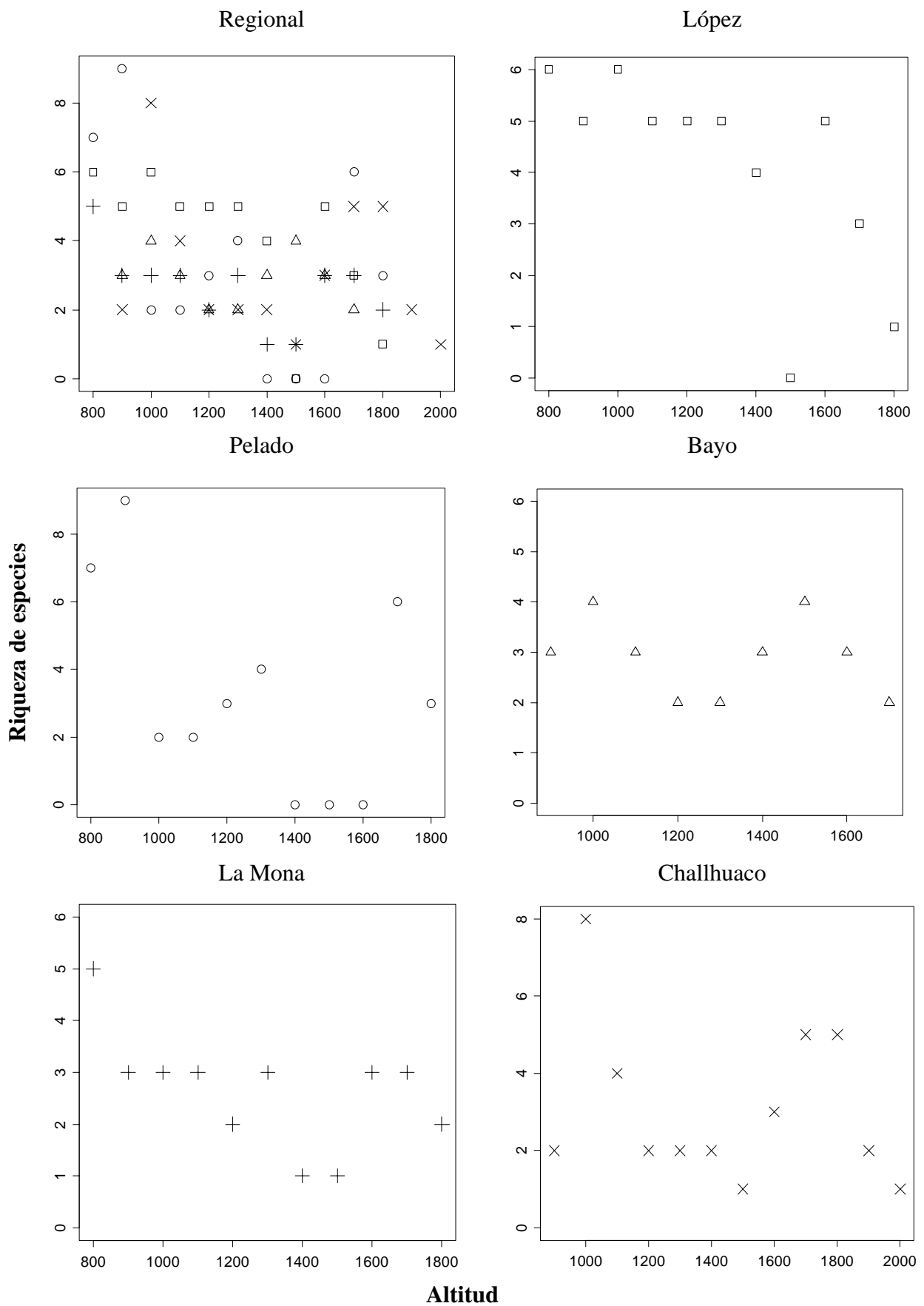


Fig. III.13. Variación altitudinal de la riqueza de especies de hormigas. Regional: López: □; Pelado: ○; Bayo: △; La Mona: +; Challhuaco: x.

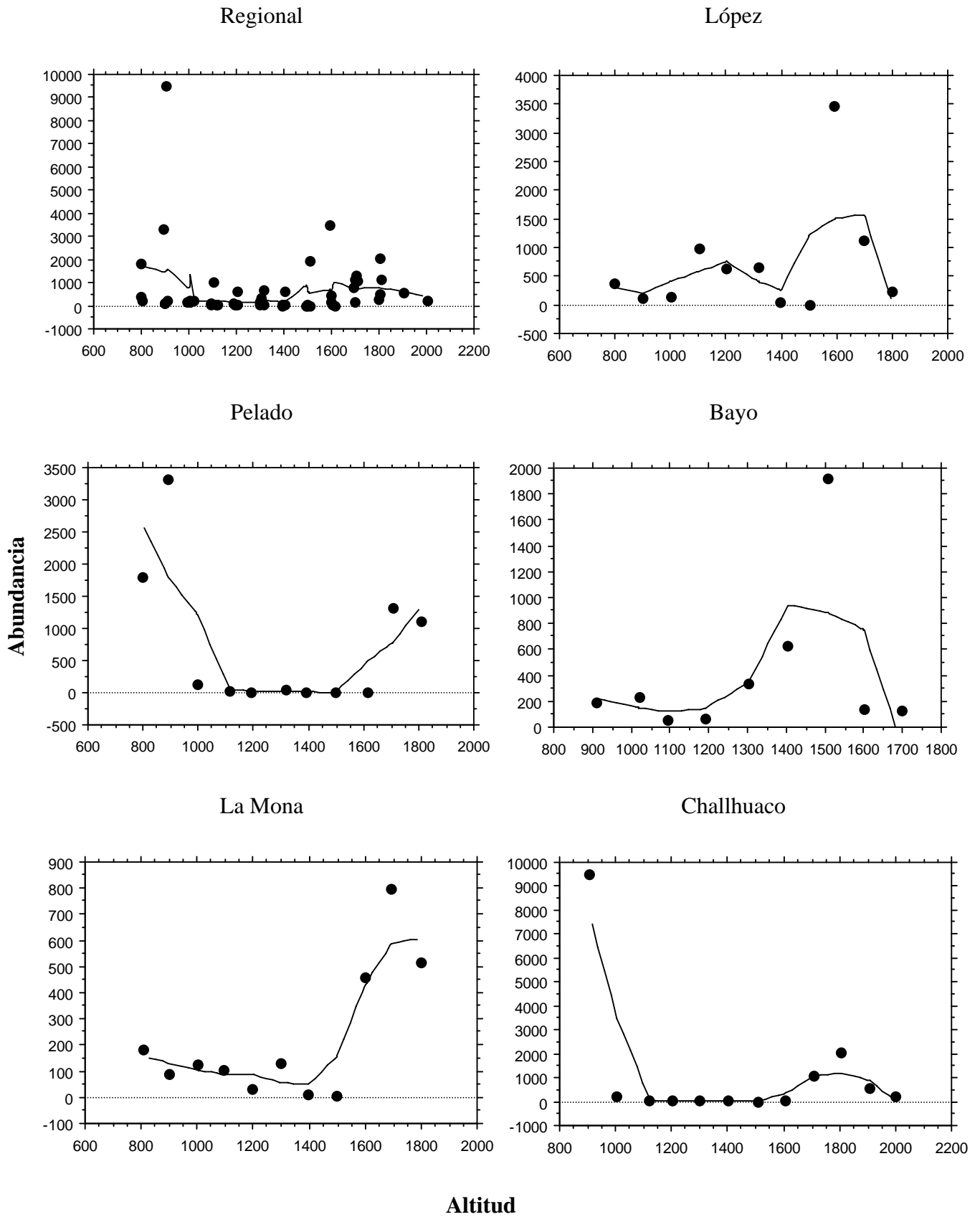


Fig. III.14. Variación de la abundancia de hormigas obreras con la altitud.

APÉNDICE III

Apéndice IIIA. Definición de los distintos estimadores de la riqueza de especies utilizados. Estimadores no paramétricos de la riqueza de especies (tomado de Colwell 2009).

Definición de variables:

Variable	Definición
S_{est}	Riqueza de especies estimada, donde “est” es reemplazada en la fórmula por el nombre del estimador
S_{obs}	Número total de especies observadas en el total de las muestras agrupadas
S_{rare}	Número de especies raras (con 10 o menos individuos) cuando se combinan todas las muestras
S_{abund}	Número de especies abundantes (con 10 o más individuos) cuando se combinan todas las muestras
S_{infr}	Número de especies infrecuentes (especies encontradas en 10 o menos muestras)
S_{freq}	Número de especies frecuentes (especies encontradas en 10 o mas muestras)
m	Número total de muestras
m_{infr}	Número de muestras con al menos una especie infrecuente
F_i	Número de especies con exactamente i individuos cuando todas las muestras son agrupadas (F_1 es la frecuencia de <i>singletons</i> , F_2 es la frecuencia de <i>doubletons</i>)
Q_j	Número de especies que ocurren en exactamente j muestras (Q_1 es la frecuencia de <i>uniques</i> , Q_2 es la frecuencia de <i>duplicates</i>)
p_k	Proporción de muestras que contienen k especies
N_{rare}	Número total de individuos de especies raras
N_{infr}	Número total de ocurrencias de especies infrecuentes
C_{ace}	Estimador de cobertura de abundancia en muestras
C_{ice}	Estimador de cobertura de incidencia en muestras
γ_{ace}^2	Coficiente de variación estimado del F_i para especies raras
γ_{ice}^2	Coficiente de variación estimado del Q_i para especies infrecuentes

Definición de estimadores:

Chao 1 y Chao2: Diferentes ecuaciones se utilizan para el cómputo de los estimadores de riqueza Chao1 y Chao2, su varianza estimada y el correspondiente intervalo de confianza del 95%, dependiendo de el número de *singletons* y *doubletons* (para datos de abundancia) o *uniques* y *duplicates* (para datos de incidencia).

Estimador	Singletons (F_1) o <i>uniques</i> (Q_1)	Doubletons (F_2) o <i>duplicates</i> (Q_2)	Estimador	Varianza	IC 95%
Chao1	$F_1 > 0$	$F_2 > 0$	Ec. 1	Ec. 5	Ec. 11
	$F_1 > 0$	$F_2 = 0$	Ec. 2	Ec. 6	Ec. 11
	$F_1 > 0$	$F_2 = 0$	Ec. 2	Ec. 6	Ec. 11
	$F_1 = 0$	$F_2 > 0$	Ec. 2	Ec. 7	Ec. 12
Chao2	$Q_1 > 0$	$Q_2 > 0$	Ec. 3	Ec. 8	Ec. 11
	$Q_1 > 0$	$Q_2 = 0$	Ec. 4	Ec. 9	Ec. 11
	$Q_1 = 0$	$Q_2 > 0$	Ec. 4	Ec. 10	Ec. 12

Ecuaciones:

1)

$$\hat{S}_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

2)

$$\hat{S}_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1(F_1 - 1)}{2(F_2 + 1)}$$

3)

$$\hat{S}_{Chao2} = S_{obs} + \frac{Q_1^2}{2Q_2}$$

4)

$$\hat{S}_{Chao2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m} \right) \left(\frac{Q_1(Q_1 - 1)}{2(Q_2 + 1)} \right)$$

5)

$$\hat{v}ar(\hat{S}_{Chao1}) = F_2 \left[\frac{1}{2} \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^2 + \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^3 + \frac{1}{4} \left(\frac{F_1}{F_2} \right)^4 \right]$$

6)
$$\text{vâr}(\hat{S}_{Chao1}) = \frac{F_1(F_1 - 1)}{2} + \frac{F_1(2F_1 - 1)^2}{4} - \frac{F_1^4}{4\hat{S}_{Chao1}}$$

7)
$$\text{vâr}(\hat{S}_{Chao1}) = S_{obs} e^{-(N/S_{obs})} (1 - e^{-(N/S_{obs})}),$$

donde N es el número total de individuos para datos basados en abundancia

8)
$$\text{vâr}(\hat{S}_{Chao2}) = Q_2 \left[\frac{1}{2} \left(\frac{Q_1}{Q_2} \right)^2 + \left(\frac{Q_1}{Q_2} \right)^3 + \frac{1}{4} \left(\frac{Q_1}{Q_2} \right)^4 \right]$$

9)
$$\text{vâr}(\hat{S}_{Chao2}) = \left(\frac{m-1}{m} \right) \frac{Q_1(Q_1 - 1)}{2} + \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \frac{Q_1(2Q_1 - 1)^2}{4} - \left(\frac{m-1}{m} \right)^2 \frac{Q_1^4}{4\hat{S}_{Chao2}}$$

10)
$$\text{vâr}(\hat{S}_{Chao2}) = S_{obs} e^{-(M/S_{obs})} (1 - e^{-(M/S_{obs})}),$$

donde M es el número total de incidencias (ocurrencias) para datos basados en incidencia

11) Límite inferior =
$$S_{obs} + \frac{T}{K},$$

Límite superior =
$$S_{obs} + TK,$$

donde
$$T = Chao - S_{obs}, \text{ and } K = \exp \left\{ 1.96 \left[\log \left(1 + \frac{\text{vâr}(\hat{S}_{Chao})}{T^2} \right) \right]^{1/2} \right\}$$

12) Límite inferior =
$$\max \left(S_{obs}, \frac{S_{obs}}{(1-P)} - 1.96 \left(\frac{S_{obs}P}{1-P} \right)^{1/2} \right),$$

Límite superior =
$$\frac{S_{obs}}{(1-P)} + 1.96 \left(\frac{S_{obs}P}{1-P} \right)^{1/2},$$

donde
$$P = \exp(-N/S_{obs}) \quad \text{para Chao1}$$

$$P = \exp(-M/S_{obs}) \quad \text{para Chao2}$$

Jackknife 1: Jackknife de primer orden basado en la incidencia de las especies (Burnham y Overton 1978,1979, Heltshe y Forrester 1983).

$$S_{jack1} = S_{obs} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$$

Jackknife 2: Jackknife de segundo orden basado en la incidencia de las especies (Smith y van Belle 1984).

$$S_{jack2} = S_{obs} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right]$$

Bootstrap: estimador basado en la incidencia de las especies (Smith y van Belle 1984).

$$S_{boot} = S_{obs} + \sum_{k=1}^{S_{sk}} (1 - p_k)^m$$

ACE: estimador de cobertura basado en la abundancia (Chao y Lee 1992, Chao, Ma, y Yang 1993)

Dado que,

$$S_{obs} = S_{rare} + S_{abund}$$

La estimación de la cobertura basada en la abundancia es,

$$C_{ace} = 1 - \frac{F_1}{N_{rare}}$$

donde

$$N_{rare} = \sum_{i=1}^{10} iF_i$$

De esta manera, la estimación de la cobertura es la proporción de los individuos perteneciente a las especies raras que no son *singletons*. Entonces, la estimación de ACE para la riqueza de especies es,

$$S_{ace} = S_{abund} + \frac{S_{rare}}{C_{ace}} + \frac{F_1}{C_{ace}} \gamma_{ace}^2$$

donde el estimador del coeficiente de variación de F_i 's, es

$$\gamma_{ace}^2 = \max \left[\frac{S_{rare}}{C_{ace}} \frac{\sum_{i=1}^{10} i(i-1)F_i}{(N_{rare})(N_{rare}-1)} - 1, 0 \right]$$

ICE: Estimador de cobertura basado en la incidencia de las muestras (Lee y Chao 1994).

Dado que,

$$S_{obs} = S_{infr} + S_{freq}$$

La estimación de la cobertura de la muestra es,

$$C_{ice} = 1 - \frac{Q_1}{N_{infr}}$$

donde

$$N_{infr} = \sum_{j=1}^{10} jQ_j$$

De esta manera, la estimación de la cobertura de la muestra es la proporción de los individuos perteneciente a las especies infrecuentes que no son *uniques*. Entonces, la estimación de ICE para la riqueza de especies es,

$$S_{ice} = S_{freq} + \frac{S_{infr}}{C_{ice}} + \frac{Q_1}{C_{ice}} \gamma_{ice}^2$$

donde el estimador del coeficiente de variación de Q_j 's, es

$$\gamma_{ice}^2 = \max \left[\frac{S_{infr}}{C_{ice}} \frac{m_{infr}}{(m_{infr}-1)} \frac{\sum_{j=1}^{10} j(j-1)Q_j}{(N_{infr})^2} - 1,0 \right]$$

Método asintótico de Holdridge basado en la ecuación de **Michaelis Menten** (tomado de Rozenzweig et al. 2003).

$$S_{obs} = S (N / N + a)$$

donde S es la asíntota (número de especies estimado) N es el número de de individuos en la muestra y a es un coeficiente de curvatura.

CAPÍTULO IV

VARIACIÓN ALTITUDINAL EN LA RIQUEZA DE ESPECIES Y ABUNDANCIA DE INDIVIDUOS DE COLEOPTERA, Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES

INTRODUCCIÓN

La variación geográfica en la diversidad biológica se encuentra fuertemente correlacionada con los factores climáticos actuales (Francies y Currie 2003, Hawkins et al. 2003b, Clark y Gaston 2006). Relaciones entre el clima y la riqueza de especies han sido documentadas en plantas (Currie y Paquin 1987, Adams y Woodward 1989, O'Brien 1993), vertebrados (Turner et al. 1988, Currie 1991, Guégan et al. 1998) e insectos (Turner et al. 1987, Kerr et al. 1998), entre otros taxa. Asimismo, se ha señalado al clima como un factor determinante de la abundancia de individuos (ver Hawkins et al. 2003a, Currie et al. 2004, Evans et al. 2005, Clarke y Gaston 2006). Aumentos en la temperatura se corresponden con aumentos tanto en la riqueza de especies como en la abundancia de individuos (e.g. Kaspari et al. 2000, Allen et al. 2002, Sanders et al. 2007). Por otra parte, el clima también influye sobre la diversidad a través de su efecto sobre la productividad primaria neta (e.g. Kaspari et al. 2000, Ruggiero et al. 2009, Fergnani et al. 2010), y en general, áreas de mayor productividad soportan más individuos y más especies (ver Evans et al. 2005 para una revisión de los mecanismos).

Las montañas ofrecen un escenario ideal para el estudio de las relaciones entre cambios ambientales y la diversidad de especies, ya que presentan fuertes variaciones climáticas en distancias relativamente cortas. A medida que se asciende una montaña, el clima se vuelve más riguroso. La temperatura disminuye y la precipitación decrece o muestra un pico a altitudes intermedias, generando cambios en la productividad primaria neta a través del gradiente. Los dos patrones altitudinales más generales en la riqueza de especies (monotónico decreciente y “jorobado”) surgen, en parte, por diferencias climáticas que determinan variaciones en la disponibilidad de agua a través del gradiente altitudinal (Brown y Lomolino 1998, McCain 2007, 2009). En esta tesis

se evaluaron predicciones sobre asociaciones entre variables ambientales y la riqueza de especies y la abundancia de individuos que derivan de hipótesis propuestas para entender los gradientes geográficos en la diversidad de especies, según se detallan a continuación.

Hipótesis de limitación térmica

La temperatura posee un efecto directo sobre el desarrollo, crecimiento y comportamiento de los insectos, lo cual regula la riqueza de especies y la abundancia de los individuos (e.g. hormigas del suelo: Kaspari et al. 2000, Botes et al. 2006; coleópteros del suelo: Mazía et al. 2006, Botes et al. 2007 y referencias allí citadas). Por ejemplo, para el desarrollo y crecimiento de muchos insectos es necesario superar un umbral mínimo de temperatura (Gullan y Cranston 2005), por lo que la temperatura mínima de un ambiente dado determinará la posibilidad de la presencia de ciertas especies y no de otras. En consecuencia, se espera encontrar menos especies a medida que la temperatura mínima desciende con la altitud. Además, dado que las funciones fisiológicas de los insectos son sensibles a la variabilidad en la temperatura, en ambientes de amplia variación térmica (como las cumbres de las montañas), pocas taxa podrán tolerar las condiciones estresantes, y es de esperar que se encuentre un menor número de especies (ver Brown y Lomolino 1998). Apoyando esta idea, varios trabajos han encontrado un incremento en la diversidad de especies de artrópodos con incrementos en la temperatura a lo largo de gradientes altitudinales (e.g., Sanders et al. 2003, 2007, Almeida-Neto et al. 2006, Botes 2006, 2007, González-Megías et al. 2008, Palin et al. 2010). Para evaluar el aporte de esta hipótesis a la explicación de los gradientes analizados, se analizaron las relaciones entre la variación altitudinal en la temperatura diaria (T.VAR), la temperatura mínima diaria (T.MIN) y/o el grado de insolación (INSOL), y estimaciones de la riqueza y abundancia de coleópteros. En

función de lo discutido anteriormente, se predijo un aumento en la diversidad de especies a mayor T.MIN e INSOL, y una reducción de la diversidad a mayores valores de T.VAR.

Hipótesis de productividad

El clima modula la productividad primaria neta (Rosenzweig 1968), que puede influir sobre la diversidad de especies. El incremento en la productividad primaria, al incrementar la disponibilidad general de alimento, puede llevar a un aumento del número de individuos en el nivel trófico consumidor, favoreciendo así una mayor coexistencia de las especies (Kaspari et al. 2000, Hawkins et al. 2003a, Currie et al. 2004). Varios mecanismos han sido propuestos para explicar esta relación, pero ninguno en particular ha recibido apoyo inequívoco, y la mayoría de ellos comparten al menos una de sus predicciones con un mecanismo alternativo (ver Evans et al. 2005). Los datos de productividad de un sistema generalmente son difíciles de obtener, pero en general la productividad se correlaciona fuerte y positivamente con la cobertura vegetal (ver Evans et al. 2005, y referencias allí citadas), por lo que la última puede ser usada como sustituto de la primera. En la estepa patagónica, se ha confirmado que la cobertura vegetal es una buena predictora de la biomasa verde, la productividad primaria neta aérea, y la biomasa vegetal total para varias especies de plantas (Flombaum y Sala 2007). Otro aspecto de la productividad puede ser representado por la biomasa de hojarasca, que puede tener un efecto en la diversidad de insectos al influir en la disponibilidad de refugios y/o proveer recursos adicionales para algunos herbívoros (e.g. Koivula et al. 1999, Antvogel y Bonn 2001, Laussau et al. 2005, Mazía et al. 2006, Fergnani et al. 2010). Hierbas, arbustos y árboles pueden representar recursos diferentes para los insectos, por lo que la cobertura vegetal fue discriminada en esas tres formas de vida. Se evaluó la asociación de la cobertura de hierbas

(COB.HIERB), arbustos (COB.ARBU) y árboles (COB.ARBO), y la biomasa de hojarasca (HOJAR), con la riqueza de especies y abundancia de individuos. Bajo esta hipótesis se predijo un aumento de la riqueza y abundancia de coleópteros a mayor cobertura vegetal y biomasa de hojarasca.

Hipótesis de heterogeneidad ambiental

La heterogeneidad espacial facilita la persistencia de una alta riqueza de especies en hábitats más complejos, donde los recursos pueden subdividirse más finamente (MacArthur y MacArthur 1961, Brown y Lomolino 1998, Davidowitz y Rosenzweig 1998); esto promueve mayor especialización que favorece la coexistencia de un mayor número de especies (e.g., Brown y Lomolino 1998 para una revisión). La idea de que la heterogeneidad del hábitat afecta la diversidad de especies ha sido aplicada a ambientes en sucesión (Bollinger 1995) y disturbados (Levey 1988, Greenberg et al. 1995), así como también a gradientes latitudinales (Willig 2000, Willig et al. 2003) y altitudinales (Finch 1989). Se ha propuesto el mantenimiento de la heterogeneidad de hábitats como una posible herramienta de conservación de especies en sitios amenazados por actividades humanas (McGarigal y McComb 1992, Greenberg et al. 1995). Sin embargo, aunque existe evidencia a favor de una asociación positiva (e.g. Morrison 1998, Siemann et al. 1998), también se ha encontrado un efecto muy débil o nulo (Hawkins y Porter 2003 a,b, Kerr y Packer 1999). La riqueza de especies de plantas puede considerarse como una medida de heterogeneidad ambiental, ya que distintas plantas pueden representar diferentes recursos y generar distintos micro-hábitats para los insectos. La riqueza de especies de plantas influye positivamente sobre la riqueza de artrópodos (e.g., Otte 1976, Bragança et al. 1998, Siemann et al. 1998). En esta tesis se consideraron como medidas de heterogeneidad ambiental la riqueza de especies de plantas discriminada en riqueza de hierbas

(RIQ.HIERB), arbustos (RIQ.ARBU) y árboles (RIQ.ARBO), y la pendiente (PEND) registradas en cada estación de muestro. La hipótesis de heterogeneidad ambiental predice una mayor riqueza y abundancia de insectos en sitios más diversos florísticamente, y/o con mayor relieve topográfico.

Influencia de la "aptitud" del suelo.

Distintas características de los suelos, pueden tener una relación con la riqueza de especies y abundancia de individuos de insectos a escala local. Por ejemplo, la diversidad de hormigas en bosques de Norte América disminuyó con el aumento en la humedad del suelo (Wang et al. 2001). Suelos más húmedos, en conjunción con la disminución de la temperatura explicaron la disminución de la diversidad de termitas con la altitud en los Andes peruanos (Palin et al. 2010). Sin embargo, la abundancia de la hormiga argentina (*Linepithema humile*) fue mayor en sitios con mayor humedad en el suelo (Holway et al. 2002, Menke y Holway 2006). La textura, nivel de compactación, PH y porcentaje de materia orgánica influyen sobre la abundancia y riqueza de insectos. Un suelo más compacto podría impedir el establecimiento de especies que anidan en él, pero suelos demasiado "suelos" podrían imposibilitar el mantenimiento de los nidos. La riqueza y abundancia de hormigas en pastizales de California aumentó en suelos más arenosos y menos arcillosos (Boulton et al. 2005). En Dakota del Sur, suelos arenosos alojaron mayor abundancia de individuos de Tenebrionidae que suelos arcillosos (Calkins y Kirk 1975). La abundancia de individuos de distintas especies de hormigas varió según el porcentaje de arcilla y arena de suelos de regiones áridas y semiáridas de Norte América (Johnson 1992, Bestelmeyer y Wiens 2001). En montañas de Sudáfrica, se encontró una asociación positiva entre la riqueza de especies de tenebriónidos y el porcentaje de arcilla y pH del suelo, mientras que la abundancia de carábidos disminuyó al aumentar el pH (Botes et

al. 2007). Diferencias en la abundancia de carábidos entre hábitats fueron atribuidas a las preferencias de dichos coleópteros por distintos tipos de suelo y pH en suelo (Hosoda 1999). También se observó un aumento en la diversidad de colémbolos al incrementarse la acidez del suelo (Loranger et al. 2001). En esta tesis, se caracterizaron los suelos tomando medidas de pH en agua (PH.H₂O), pH en NaF (PH.VOLC), textura (TEXTURA), densidad aparente (DA; como medida de compactación), porcentaje de gravas (%GRAVA), porcentaje de materia orgánica (%MO) y porcentaje de humedad del suelo (%HUM). Se exploraron las asociaciones entre dichas variables, la riqueza de especies y la abundancia de individuos, sin elaborar predicciones al respecto.

Las hipótesis planteadas más arriba fueron formuladas originalmente para explicar los patrones de variación espacial en la riqueza de especies y abundancia de individuos a grandes escalas espaciales. Sin embargo, a escala regional (como la de este trabajo) los patrones de variación espacial en la diversidad de especies se asocian con variables ambientales que pueden relacionarse con las mismas ideas (ver por ejemplo Ruggiero et al. 2009, Fergnani et al. 2010, Speziale et al. 2010).

Objetivo general

Contribuir a la comprensión de los factores ambientales que modulan la diversidad de coleópteros en montañas del noroeste de la Patagonia argentina.

Objetivo particular: evaluar las asociaciones predichas por las hipótesis propuestas para explicar las relaciones entre la riqueza de especies y abundancia de individuos con diferentes variables ambientales.

MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en 5 montañas del noroeste de la Patagonia argentina. Tanto los detalles del área de estudio como de las estaciones de muestreo y de los

procedimientos para la recolección e identificaciones taxonómicas de los insectos se describieron en el *Capítulo II*.

Estimación de la riqueza de especies y abundancia de individuos

Se analizó la variación altitudinal en la riqueza observada (RIQ.OBS), la abundancia total (ABUN.TOT) y la abundancia excluyendo Staphylinidae (ABUN) (definidas en el *Capítulo III* de esta tesis). La riqueza de especies estimada a partir de datos de muestreo aumenta de manera no lineal con el tamaño de la muestra, por lo que existe un efecto de la abundancia y el esfuerzo de muestreo sobre dicha observación (Gotelli y Colwell 2001). Por lo tanto, es necesario realizar estandarizaciones para efectuar comparaciones válidas de la riqueza de especies entre sitios. La rarefacción es una técnica de interpolación que permite estandarizar la riqueza de especies estimada en distintos sitios de muestreo por el número de individuos colectados; se calcula el número de especies esperado en una sub-muestra de individuos (i.e., correspondiente con el menor número de individuos capturados) seleccionados al azar de una muestra más grande (Gotelli y Colwell 2001). Para incorporar una medida que incluyera el efecto de la abundancia y el esfuerzo de muestreo sobre la riqueza observada, también se evaluó la asociación de las variables ambientales estudiadas y la riqueza rarefaccionada de coleópteros (RIQ.RARE).

La RIQ.RARE se calculó de la siguiente manera: 1) Se seleccionó el sitio de muestreo con menor número de individuos colectados; 2) Para cada sitio se muestreó 10.000 veces con reposición el número de individuos seleccionados en el punto 1) del total de individuos colectados en el sitio. De esta manera, se estimó la riqueza de especies esperada para un valor dado (i.e., mínimo) de individuos colectados dentro de cada ambiente comparado (ver detalle más abajo); 3) Se tomó el promedio de las

10.000 estimaciones como el valor de riqueza rarefaccionada para cada sitio. Los cálculos se realizaron con el programa EcoSim 7.72 (Gotelli y Entsminger 2006).

Los ambientes de bosque presentaron en promedio muchos más individuos que los ambientes de estepa (314 vs. 60), y también un mayor rango de variación de la abundancia (81-863 vs. 16-221). Dado que la rarefacción es válida solamente dentro de sistemas o ambientes homogéneos (Gotelli y Colwell 2001) las estimaciones de RIQ.RARE se realizaron por ambiente en lugar de hacerlo para el gradiente completo. Para la definición de los ambientes se utilizaron los grupos que se conformaron a partir de los análisis de composición de especies de Coleoptera realizados en el *Capítulo II*: 1) especies de sitios de estepa altoandina de montañas “más húmedas” (AaH), 2) especies de sitios de estepa altoandina y matorral de montañas “más secas” (AaS+MS), y 3) especies de sitios de bosque, junto con sitios de matorral de montañas “más húmedas” (B+MH). Los valores de mínima abundancia de individuos utilizados para el cálculo de la riqueza de especies rarefaccionada fueron: 18, 16 y 73 para los ambientes AaH, AaS+MS y B+MH respectivamente.

Selección de las variables ambientales

Las variables ambientales usadas para representar las diferentes hipótesis fueron definidas en el *Capítulo II*. Aquí solamente se recuerda que, para cada una de las estaciones de muestreo, se estimó el valor de las siguientes variables:

Variables climáticas. T.VAR: se calculó sustrayendo día a día la temperatura mínima de la máxima, y promediando estos valores para todos los datos recolectados; T.MIN: promedio de todas las temperaturas mínima diarias registradas para el sitio evaluado; INSOL: variable ordinal calculada en función de la orientación de la ladera del sitio estudiado (ver *Capítulo II* para una descripción completa).

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Cobertura vegetal. COB.HIERB: promedio de la cobertura de hierbas estimada en cuatro puntos elegidos al azar dentro de la estación de muestreo; COB.ARBU: estimación visual de la cobertura de arbustos; COB.ARBO: promedio de la medición en cuatro puntos de la cobertura del dosel (usando un esferodensiómetro); HOJAR: peso seco de hojarasca (ver detalles en el *Capítulo II*).

Riqueza de plantas. RIQ.HIERB: número total de especies de hierbas contado en cada sitio de muestreo. RIQ.ARBU y RIQ.ARBO: idem anterior, pero para arbustos y árboles respectivamente (ver *Capítulo II*).

Pendiente. (PEND) inclinación topográfica medida con un clinómetro en el punto central de la estación de muestreo (ver *Capítulo II*).

Variables del suelo. PH.H2O: determinación potenciométrica, relación suelo: agua; PH.VOLC: determinación potenciométrica, relación suelo: solución NaF; TEXTURA: variable ordinal definida en función de la proporción de arena, limo y arcilla del suelo (a mayor valor de la variable, mayor proporción de arena en el suelo); DA: medida del grado de compactación del suelo (a mayor DA, suelo más compactado); %GRAVA: proporción de partículas de diámetro mayor a 2 mm en un volumen dado de suelo; %MO: cantidad de materia orgánica del suelo determinado por el método de diferencia de peso y ataque con agua oxigenada; %HUM: humedad gravimétrica del suelo.

Análisis de datos

Relación entre la riqueza de especies y la abundancia de individuos con variables ambientales.

Se analizaron las asociaciones predichas por las hipótesis en tres grupos de datos por separado. Por un lado, los análisis se realizaron para el “gradiente completo”

(las 54 estaciones de muestreo provenientes de las 5 montañas). Por otro lado, se utilizaron los ambientes definidos por la composición de las especies en el *Capítulo II*. Debido a la baja cantidad de sitios en los grupos AaH y AaS+MS (redefinidos más arriba; 8 y 10 sitios respectivamente) y a su similitud ambiental, se decidió juntarlos; Como los valores utilizados para calcular la RIQ.RARE de ambos grupos fueron muy similares (18 y 16 individuos), ésta no fue modificada. De esta manera los grupos quedaron conformados como: “gradiente completo”, “bosque” en sentido amplio (incluyendo sitios de matorral de montañas “más húmedas”, 36 sitios) y “estepa” en sentido amplio (incluyendo sitios de matorral de montañas “más secas”, 18 sitios).

Para cada grupo (gradiente completo, “bosque”, y “estepa”) y variable estudiada (RIQ.OBS, RIQ.RARE, ABUN.TOT y ABUN), se seleccionó el mejor modelo ecológico a partir de la comparación de modelos como se explica a continuación y se resume en la Fig. IV.1.

Para la comparación de modelos se utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc; Burnham y Anderson 2002, Diniz-Filho et al. 2008) que permite ordenar los modelos jerárquicamente, siendo el de menor AICc, el mejor modelo (i.e., el más apoyado por los datos; ver *Capítulo I* para una explicación más detallada del criterio).

a) Selección de la/s hipótesis más plausible/s (la/s más apoyada/s por los datos).

a.1) Dentro de cada hipótesis biológica se seleccionó el mejor modelo para representar a dicha hipótesis. Para esto se compararon múltiples modelos que involucraron el efecto de cada variable ambiental individual utilizada para representar a la hipótesis y todas las combinaciones posibles de dichas variables. Los modelos fueron regresiones lineales de la variable analizada en función de las variables predictoras de la hipótesis tomadas de

a una (regresiones simples), y en todas sus combinaciones posibles (regresiones múltiples). De entre estos modelos se seleccionó para representar a la hipótesis a aquel de menor AICc (que se llamó “mínimo mejor modelo representativo de la hipótesis” MinMMRH). Por ejemplo, para encontrar el modelo más soportado por los datos para explicar la variación en la RIQ.OBS bajo la Hipótesis de limitación térmica se construyeron siete modelos de regresión lineal. Primero se tomaron las variables ambientales utilizadas para representar a la hipótesis de a una y se construyeron tres modelos de regresión simple (RIQ.OBS~T.MIN, RIQ.OBS~T.VAR y RIQ.OBS~INSOL; donde "~" indica "en función de"), luego se tomaron las variables ambientales de a dos en todas sus combinaciones posibles (RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR, RIQ.OBS~T.MIN+INSOL, RIQ.OBS~T.VAR+INSOL) y finalmente se construyó el modelo con las tres variables juntas (RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR+INSOL). Para cada modelo se calculó el AICc. De los siete modelos construidos se seleccionó el de menor AICc para representar a la hipótesis.

a.2) Se compararon los AICc de los MinMMRH calculados en a.1) que caracterizaron a las distintas hipótesis, para seleccionar la hipótesis más plausible (aquella representada por el modelo de menor AICc). Modelos que difirieron en menos de 2 unidades de AICc respecto del modelo de menor AICc, fueron tomados como igualmente probables que este último. Cuando esto ocurrió se seleccionó más de una hipótesis.

b) Selección de las variables “mejores variables” (con mayor poder explicativo) dentro de cada hipótesis.

Para un conjunto R de modelos alternativos, es posible calcular la verosimilitud de un modelo i mediante el peso de Akaike (w_i ; Burnham y Anderson 2002); los w_i son una medida de la evidencia a favor de que el modelo i sea el mejor del conjunto R de modelos evaluados. Estos w_i pueden utilizarse para construir un modelo promedio del conjunto R de modelos, donde es posible asignar un nivel de importancia a cada una de las variables predictoras que intervienen en los distintos modelos. La importancia de una variable dada surge de la suma de los w_i de cada uno los modelos en los que la variable participa (Burnham y Anderson 2002).

b.1) Para cada conjunto de variables utilizadas para representar una hipótesis se calculó un modelo promedio, y la importancia de cada variable en dicho modelo (Burnham y Anderson 2002). Siguiendo con el ejemplo de la RIQ.OBS y la Hipótesis de limitación térmica, la importancia de la T.MIN será la suma de los w_i de los modelos en los que la T.MIN participa, es decir la suma de los w_i de los modelos RIQ.OBS~T.MIN, RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR, RIQ.OBS~T.MIN+INSOL y RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR+INSOL; la importancia de la T.VAR será la suma de los w_i de los modelos RIQ.OBS~ T.VAR, RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR, RIQ.OBS~T.VAR+INSOL y RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR+INSOL; y de manera análoga, la importancia de INSOL será la suma de los w_i de los modelos RIQ.OBS~ INSOL, RIQ.OBS~T.MIN+INSOL, RIQ.OBS~T.VAR+INSOL y RIQ.OBS~T.MIN+T.VAR+INSOL.

b.2) Dentro de cada hipótesis se ordenaron las variables según su importancia.

c) Construcción del Modelo mixto.

Para evaluar si el modelo surgido de la/s hipótesis más plausible/s mejoraba al incorporar variables derivadas de las hipótesis menos apoyadas por los datos, se construyó un modelo mixto. El modelo incluyó todas las variables de importancia ≥ 0.5 (valor arbitrario) de la/s hipótesis más plausible/s, junto con la variable más importante de cada una del resto de las hipótesis (una variable por hipótesis). Se procedió de esta manera para dar mayor peso a la/s hipótesis más plausible/s. Así en el modelo mixto se evalúa únicamente la contribución adicional de variables al mejor modelo, y no se contrasta el mejor modelo con modelos alternativos.

d) Modelo ecológico final

El modelo ecológico final estuvo conformado por todas las variables de importancia ≥ 0.5 del modelo promedio construido en c).

Cabe aclarar, que cuando se analizaron los sitios de “estepa” las variables COB.ARBO, HOJAR y RIQ.ARBO no se incorporaron en los procesos de selección debido a su nula o baja variabilidad entre sitios.

Previo a los análisis las variables respuesta fueron log10 transformadas, y todas las variables fueron estandarizadas (media=0 y desvío estándar=1). Los análisis se realizaron con el programa Spatial Analysis in Macroecology (SAM v.3, Rangel et al. 2006).

Patrones de autocorrelación espacial

Los fenómenos ecológicos se estructuran en el espacio a distintas escalas, lo cual determina una tendencia a que un sitio sea usualmente más similar a uno cercano que a uno lejano (autocorrelación espacial, Legendre 1993). Si existe autocorrelación espacial a distancias cortas, el valor de una variable observado en un sitio dado puede ser predicho, en parte, por los valores de la misma variable de los sitios aledaños, de

modo que las observaciones no son independientes. El cálculo repetido de la autocorrelación espacial en sitios vecinos separados por diferentes distancias permite elaborar correlogramas que representan la variación del patrón de correlación de una variable determinada en función de la distancia (Diniz-Filho et al. 2003).

Para evaluar en qué medida los resultados de los modelos ecológicos finales seleccionados se vieron afectados por la autocorrelación espacial de los datos, se compararon los correlogramas en las variables respuesta y en los residuales de los modelos finales. Para la construcción de los correlogramas, se utilizó el programa SAM v.3 (Rangel et al. 2006) que utiliza el índice de Moran (I) para comparar el valor de una variable en cada una de las observaciones respecto de todas las demás. Este índice generalmente varía entre -1 y 1 para valores máximos negativos y positivos de autocorrelación respectivamente, pero cuando el número de comparaciones dentro de una clase es bajo, el índice puede presentar valores absolutos mayores que 1 (Thiago Rangel, comunicación personal). Valores significativos mayores que 0 indican que las observaciones son más similares entre sí que lo esperado por azar, lo que se denomina autocorrelación espacial positiva. Por el contrario, valores significativos menores que 0 indican que las observaciones son más disímiles de lo esperado por azar, llevando a una autocorrelación negativa (Legendre y Legendre 1998). Por otra parte, cuanto mayor es el valor absoluto del índice de Morán mayor es el grado de autocorrelación espacial (Diniz-Filho et al. 2003). Si la variable respuesta muestra autocorrelación espacial, y ésta desaparece o disminuye significativamente al analizar los residuos del modelo ecológico final, dicho modelo explica la estructura de autocorrelación espacial en los datos, sugiriendo que fueron incluidas las variables relevantes y que el modelo seleccionado fue adecuado. Por el contrario, si se encuentra autocorrelación espacial significativa en la variable respuesta, y ésta permanece al analizar los residuales del

modelo final, esto indica la posible influencia de otras variables sobre la variable respuesta que no fueron tenidas en cuenta en el modelo ecológico final (Diniz-Filho et al. 2003).

Análisis de la interacción entre la estructura ecológica y la estructura altitudinal

Se realizó un análisis de regresión parcial (Borcard et al. 1992, Legendre 1993) para determinar qué proporción de la variación total en la variable respuesta fue explicada por: (a) el efecto de las variables ambientales independiente de la altitud, (b) el efecto de variables ambientales altitudinalmente estructuradas, (c) el efecto de la altitud independiente del efecto de las variables ambientales y (d) la variación no explicada. Para esto se calculó el coeficiente de determinación (R^2) de las siguientes regresiones por mínimos cuadrados: (1) variable respuesta en función de las variables seleccionadas en el modelo ecológico final, junto con la altitud ($a + b + c$), (2) variable respuesta en función de las variables seleccionadas en el modelo ecológico final ($a + b$), y (3) variable respuesta en función de la altitud ($b + c$). Posteriormente, la proporción de la variación atribuida a cada componente fue estimada como: $b = (a + b) + (b + c) - (a + b + c)$; $a = (a + b) - b$; $c = (b + c) - b$; $d = 1 - (a + b + c)$.

RESULTADOS

Relación entre la riqueza de especies y abundancia de individuos con variables ambientales.

En general, las variables ambientales que más se asociaron a la variación en la riqueza de especies y abundancia de individuos dependieron de la forma en que se estimaron las variables de riqueza y abundancia, y de la parte del gradiente analizada (Tablas IV.1-3). En la Tabla IV.4 se resumen las variables ambientales involucradas en los modelos ecológicos finales, y su asociación con las predicciones.

Para el gradiente completo y las cuatro medidas de diversidad, los modelos ecológicos finales más apoyados por los datos siempre incluyeron variables relacionadas a la productividad como las más importantes (Tablas IV.1). Entre ellas, la COB.ARBO resultó la más robusta, mostrando una asociación positiva con las cuatro estimaciones de la riqueza y abundancia. Por otra parte, se encontraron asociaciones contrarias a las esperadas, como el aumento de la RIQ.OBS y la ABUN al disminuir la HOJAR, y el incremento en las dos medidas de abundancia con la disminución de la RIQ.HIERB (Tablas IV.1).

Dentro del “bosque”, sólo la ABUN mostró una asociación clara con variables relacionadas con la productividad (aunque la asociación con la HOJAR fue negativa). Para el resto de las estimaciones de diversidad, se encontraron asociaciones con diversas variables representativas de las diferentes hipótesis, y en varios casos dichas asociaciones fueron contrarias a las predichas (Tablas IV.2)

En los ambientes de “estepa” cobraron importancia las variables relacionadas con los suelos (Tabla IV.3). No fue posible encontrar un modelo mixto que ajustara a los datos de ABUN.TOT en el cual alguna variable tuviera importancia ≥ 0.5 , ni tampoco se pudo discernir entre los modelos asociados a las diferentes hipótesis (Tabla IV.3).

En el *Apéndice IVA* se presenta de manera gráfica la relación entre las variables de diversidad y cada una de las variables ambientales involucradas en los modelos ecológicos finales.

Patrones de autocorrelación espacial

La autocorrelación espacial presente en las variables de diversidad estudiadas en general fue leve (< 0.2 ; Fig. IV.2). Cuando fue moderada o alta (> 0.2), en general disminuyó al examinar los residuales de los modelos ecológicos finales. En unas pocas

clases de distancia tanto para la RIQ.OBS y la ABUN.TOT en el gradiente completo, como para la ABUN en el bosque y la RIQ.RARE en la estepa, se encontró autocorrelación espacial significativa en los residuales de los modelos, que no existía en las variables de diversidad (Fig. IV.2).

Análisis de la interacción entre la estructura ecológica y la estructura altitudinal

Los modelos ecológicos propuestos para el gradiente completo, dieron cuenta de una gran parte de la variación en la riqueza y abundancia (entre 63% y 72% dependiendo de la variable estudiada; Fig. IV.3i, Apéndice IVB). El efecto de las variables ambientales independiente de la altitud también fue alto (entre 34% y 55%), mientras que el efecto de la altitud independiente del ambiente fue nulo o muy bajo.

En los ambientes de “bosque”, los modelos propuestos explicaron aproximadamente un 50% de la variación en la RIQ.OBS, la ABUN y la ABUN.TOT. Prácticamente toda esa variación fue explicada por el efecto de las variables ambientales independientemente de la altitud en los 2 primeros casos. El modelo propuesto para explicar la variación en la RIQ.RARE fue pobre, dejando un 77% de la variación sin explicar. El efecto de la altitud independiente del efecto ambiental sobre las cuatro variables de diversidad fue bajo (Fig. IV.3ii; Apéndice IVB).

Para la “estepa” los modelos ecológicos propuestos resultaron menos explicativos que para el gradiente completo y el “bosque” (comparar Fig. IV.3i-iii, Apéndice IVB). No fue posible encontrar un modelo ecológico que explicara la variación espacial en la ABUN.TOT, y para la RIQ.RARE un 68% de la variación quedó sin explicar. Asimismo, si bien los modelos propuestos explicaron un 56% y un 43% de la variación espacial en la RIQ.OBS y la ABUN, el efecto de las variables ambientales independiente de la altitud fue mucho menor que el de las mismas

variables espacialmente estructuradas. Nuevamente, el efecto de la altitud independiente del ambiente fue nulo o despreciable (Fig. IV.3iii, Apéndice IVB).

DISCUSIÓN

Las variables ambientales que se asociaron con la variación altitudinal en la riqueza de especies y abundancia de individuos de Coleoptera difirieron según la parte del gradiente y la estimación de la diversidad estudiadas. Para el gradiente completo las predicciones de la hipótesis de productividad fueron las más apoyadas por los datos para todas las estimaciones de la diversidad. Sin embargo, en el “bosque” sólo la abundancia sin Staphylinidae se asoció a variables relacionadas con la hipótesis de productividad; mientras que el resto de las variables de diversidad se asociaron con distintas características de los suelos y con variables relacionadas con las hipótesis de limitación térmica y heterogeneidad ambiental, aunque en varios casos las asociaciones fueron contrarias a las predichas por las hipótesis. Por su parte, para los ambientes de “estepa” los aspectos del suelo fueron los que más frecuentemente explicaron las variaciones en la diversidad; no obstante, un alto porcentaje de la variación (entre 46% y 68%) no pudo ser explicada por los modelos ecológicos planteados. Estas diferencias entre ambientes sugieren que los factores que gobiernan la variación espacial en la diversidad en “estepa” y “bosque” no serían los mismos. Por otra parte, las discrepancias halladas (especialmente en el “bosque”) entre los factores ambientales asociados a la riqueza y los relacionados con la abundancia, sugieren que los mecanismos que determinan la riqueza de especies en montañas del noroeste de la Patagonia argentina no estarían mediados por la abundancia de individuos (ver Currie et al. 2004).

Los patrones de autocorrelación espacial mostraron que en general los modelos ecológicos finales no se vieron afectados por la autocorrelación espacial en los datos (i.e., no se encontró autocorrelación espacial significativa en los residuales de dichos modelos; ver Diniz-Filho et al. 2003). Esto indica que los modelos finales sirvieron para explicar la estructuración espacial de los datos. En unos pocos casos se observó un aumento en la autocorrelación espacial de los residuales del modelo final, que no existía en la variable de diversidad. La aparición de autocorrelación espacial en los residuales del modelo ecológico expresa parte del patrón de autocorrelación espacial en las variables explicativas, e indica que el modelo ambiental ajustado tiene poco poder explicativo para entender la variación espacial. Dicho en otras palabras, debe existir alguna variable estructurada espacialmente no medida en este estudio que también afecta la diversidad de coleópteros. Sin embargo, en la mayoría de los casos, los valores de autocorrelación espacial fueron bajos, tanto en las variables respuesta como en los residuales de los modelos, lo que indica que el ajuste de los modelos finales y los resultados obtenidos no estuvieron influenciados seriamente por la autocorrelación espacial de los datos (ver Diniz-Filho et al. 2003).

La variación en la diversidad explicada por el efecto de variables ambientales independiente de la altitud, tanto para el gradiente completo como para el “bosque”, en general fue alta. Esto indica que la variación altitudinal en la riqueza y abundancia de coleópteros no es un simple efecto de la covariación entre la altitud y los factores ambientales, sino que refleja efectos ecológicos locales. De esta manera, los coleópteros parecen responder más a variaciones locales (como pequeños cambios en la vegetación y los suelos) que a los grandes cambios asociados a la altitud. Para la “estepa” la variación en la diversidad explicada por el efecto de variables ambientales independiente de la altitud fue mucho menor que para el gradiente completo y el

“bosque”. Esto sugiere que la variación espacial en la diversidad de coleópteros dentro de ambientes de “estepa” podría estar gobernada por factores diferentes a los del “bosque”. Resultados similares fueron obtenidos al analizar la variación espacial en la abundancia de coleópteros (Ruggiero et al. 2009) y la riqueza de hormigas (Fergnani et al. 2010) a través de la transición Subantártica-Patagónica; allí, los modelos propuestos explicaron mejor los patrones de abundancia y riqueza en el bosque que en el matorral-estepa. Es posible que al tratarse de un ambiente más homogéneo, la variación capturada en la riqueza y abundancia haya sido insuficiente como para detectar diferencias entre sitios que puedan relacionarse con la variación ambiental. Futuros estudios son necesarios para confirmar o no estas diferencias entre ambientes de bosque y estepa en el noroeste de la Patagonia.

Asociaciones con la limitación térmica

De todas las relaciones evaluadas, sólo la riqueza observada en el gradiente completo y en sitios de “estepa” se incrementó al aumentar la temperatura mínima diaria, apoyando lo predicho por la hipótesis de limitación térmica. En el “bosque”, la abundancia total de coleópteros disminuyó al aumentar la variación diaria de la temperatura y la temperatura mínima diaria (en este último caso, contradiciendo la predicción de la hipótesis). La actividad, el ciclo de vida y la reproducción de insectos se ve limitada por condiciones climáticas extremas (Hodkinson 2005) y las condiciones climáticas recrudescen a medida que se asciende en una montaña. Es posible que la variación térmica registrada en este trabajo no haya sido suficiente como para detectar variaciones en la diversidad asociadas a los gradientes de temperatura ya que los datos de temperatura provinieron sólo de la estación más cálida. En montañas del estado de San Pablo se encontró una asociación positiva entre la temperatura y la riqueza de especies y abundancia de individuos de opiliones, pero el patrón sólo se evidenció al

analizar conjuntamente valores de temperatura de invierno y verano (Almeida-Neto et al. 2006). Trabajos que analizaron la riqueza de especies de hormigas (Fergani et al. 2010) y la abundancia de coleópteros epígeos (Ruggiero et al. 2009) a través de la transición Subantártica-Patagónica, tampoco encontraron asociaciones consistentes con variables representativas de la hipótesis de limitación térmica. Aunque en dichos trabajos las medidas de temperatura fueron tomadas en un rango temporal mayor (noviembre a marzo) también representaron exclusivamente la estación cálida (primavera-verano). Para evaluar la consistencia de estos resultados, en futuros estudios sería interesante poder captar la variación en la temperatura a lo largo de todo el año, de modo de incluir datos de los períodos más fríos.

Asociaciones con la productividad

Al analizar el gradiente completo, la cobertura de la vegetación (y principalmente la de árboles) fue el factor de mayor importancia para explicar las variaciones en la diversidad de coleópteros, apoyando las predicciones de la hipótesis de productividad. Es posible que los árboles sean una fuente importante de recursos para los coleópteros (por ejemplo ofreciendo sitios para forrajear y oviponer), y que esto incremente tanto la riqueza como la abundancia local. Por otra parte, la cobertura del dosel favorece la formación de pequeños micro-hábitats a nivel del suelo, generando distintas condiciones ambientales que afectan la abundancia y distribución de artrópodos epígeos (coleópteros: Niemelä et al. 1996, Butterfield 1997, Elek et al. 2001; arañas: Ziesche y Mechthild 2008). En la transición Subantártica-Patagónica, la variación oeste-este en la abundancia de coleópteros también estuvo fuerte y positivamente asociada a la cobertura de vegetal (Ruggiero et al. 2009). De esta manera, el presente estudio aporta evidencia en favor de la hipótesis de productividad

para explicar la variación espacial en la diversidad de insectos, en coincidencia con otros trabajos (e.g. hormigas: Kaspari et al. 2000a, 2000b, Fergnani et al. 2010).

En contraposición a lo esperado, la biomasa de hojarasca se relacionó de manera negativa con la riqueza observada y la abundancia sin incluir Staphylinidae, tanto en el gradiente completo como en los sitios de “bosque”. Esta asociación negativa ha sido también encontrada cuando se analizó la relación entre la diversidad de hormigas y la complejidad del hábitat (Lassau y Hochuli 2004). El movimiento de las hormigas podría ser energéticamente más eficiente en hábitats menos complejos (i.e. con menor cantidad de hojarasca; e.g. Kaspari y Weiser 1999, Sackmann y Farji-Brener 2006), aumentando la capacidad de forrajeo. El mismo mecanismo podría estar afectando a los coleópteros epígeos analizados en esta tesis. Por otra parte, se ha sugerido que las trampas de caída capturan menos individuos en lugares donde la vegetación a nivel del suelo es más densa, debido a que los insectos se mueven de manera más lenta en esos ambientes, de modo que disminuye su probabilidad de caer en las trampas (Greenslade 1974, Melbourne 1999). De manera análoga, altas cantidades de hojarasca podrían hacer mas lento el movimiento de los insectos llevando a su menor captura.

Asociaciones con la heterogeneidad ambiental

A través de todo este trabajo, se encontraron asociaciones equívocas entre los distintos estimadores de riqueza y abundancia y las variables representativas de la heterogeneidad ambiental. Cuando dichas variables participaron en los modelos finales, en más de la mitad de los casos la relación con las variables de diversidad fue en sentido contrario a lo esperado según las predicciones de la hipótesis de heterogeneidad ambiental. Por ejemplo, al considerar el gradiente completo, la riqueza de hierbas se relacionó de manera negativa con la abundancia. Si bien la relación positiva entre la

heterogeneidad del hábitat producida por la vegetación y la diversidad de animales es un patrón bien documentado (e.g., Davidowitz y Rosenzweig 1998), un trabajo de revisión de esta relación encontró que su apoyo empírico está fuertemente sesgado a estudios de vertebrados en hábitats sujetos a influencia antropogénica (Tews et al. 2004). Evidencia acerca de que incrementos en la heterogeneidad del hábitat pueden llevar a una disminución en la diversidad de especies animales se ha encontrado anteriormente, por ejemplo en aves (Ralph 1985) y hormigas (Boulton et al. 2005). Una explicación posible para los resultados negativos es que los coleópteros perciban la heterogeneidad del ambiente a una escala diferente a la propuesta en este trabajo (i.e., diversidad de plantas). Quizás, una medida más adecuada para representar la heterogeneidad ambiental hubiese sido la estructura de la vegetación (Brose 2003), que usualmente se utiliza con dicho fin. Por otra parte, la percepción de la heterogeneidad ambiental podría estar variando entre las diferentes especies de coleópteros de acuerdo a su tamaño corporal (Levin y Pacala 1997, Mech y Zollner 2002).

Asociaciones con la “aptitud” del suelo

Las variables representativas de la aptitud del suelo contribuyeron en parte para explicar las variaciones en la diversidad de coleópteros, siendo más frecuente su contribución en ambientes de “estepa”. Aquí, la reducción en la complejidad de la vegetación podría generar que los suelos cobren mayor importancia, por ejemplo, para proporcionar refugios y sitios para anidar.

La abundancia de coleópteros tanto en el gradiente completo, como en el “bosque” y la “estepa” disminuyó en suelos con mayor porcentaje de gravas. La presencia en los suelos de este tipo de partículas disminuye la capacidad de retención de agua, a la vez que genera suelos más “suelos” (Paruelo et al. 1988, Campbell et al. 2002). Dado que muchos de los estadios inmaduros de Coleoptera presentan vida

subterránea (Gullan y Cranston 2005), es posible que estas características de los suelos impidan la construcción y el mantenimiento de nidos y/o la supervivencia de las larvas de diversas especies. Por ejemplo, para otros organismos que anidan en el suelo como varias hormigas, se ha sugerido que la estructura y composición de los suelos podrían jugar un rol fundamental en la estructuración de sus comunidades (Boulton et al. 2005).

En resumen, la variación altitudinal en la diversidad de coleópteros a través del gradiente completo fue explicada principalmente por variables asociadas a la productividad primaria, siendo la cobertura de árboles la variable que más frecuentemente se asoció a dicha variación. Así, los datos sugieren que efectos climáticos indirectos mediados por procesos biológicos (e.g. la productividad primaria) serían más importantes que los efectos climáticos directos para dar cuenta de las variaciones en la diversidad de coleópteros epígeos en montañas del noroeste de la Patagonia argentina. Sin embargo, al considerar las variaciones dentro de los distintos macro-ambientes (“bosque” y “estepa”) este patrón no se mantuvo. En el “bosque” se encontraron relaciones equívocas entre las diferentes estimaciones de la diversidad y las variables relacionadas con las distintas hipótesis; mientras que en la “estepa” cobraron importancia distintas características de los suelos. Esto indicaría que los patrones de diversidad podrían estar modulados por diferentes variables ambientales en distintas partes del gradiente. De esta manera, la generalización hallada para el gradiente completo desaparece al disminuir la escala de análisis, donde los efectos de la productividad interactúa con factores locales (como características de los suelos) en la modulación de la variación espacial en la diversidad de coleópteros.

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

TABLAS

Tabla IV.1. Resumen de los diferentes modelos calculados para el Gradiente Completo. A) Modelo por hipótesis. Para cada variable respuesta, las primeras tres columnas muestran las estimaciones del modelo promedio incluyendo todas las variables asociadas a la hipótesis evaluada. La cuarta columna muestra las variables que conformaron el mínimo mejor modelo representativo de la hipótesis (MinMMRH), indicadas con una “X”. Entre paréntesis se muestra el número de modelos igualmente probables que el MinMMRH ($\Delta AICc \leq 2$) del total de modelos posibles. Imp: importancia de la variable, CoefEst.: coeficiente estandarizado, ErrorEst: error estándar. B) Modelos mixtos. Idem A) pero en lugar de por hipótesis, para todas las variables del modelo mixto. Las variables más importantes que formaron parte de los Modelos Finales se muestran en **negritas**. Las variables y los pasos para la selección de los modelos se definen en el texto.

A) MODELOS POR HIPÓTESIS

	RIQ.OBS				RIQ.RARE				ABUN				ABUN.TOT			
	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min
	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH
Limitación térmica				(4 de 7)				(1 de 7)				(1 de 7)				(1 de 7)
T.VAR	0.371	-0.142	0.049		0.255	-0.065	0.037		0.771	-0.327	0.116	X	0.982	-0.473	0.144	X
T.MIN	1	0.666	0.114	X	1	0.611	0.118	X	0.957	0.43	0.144	X	0.856	0.318	0.113	X
INSOL	0.434	-0.137	0.045	X	0.25	0.046	0.03		0.331	-0.116	0.046		0.241	-0.006	0.032	
AICc		124.47		121.612		136.962		132.577		136.326		133.339		130.189		127.644
Productividad				(2 de 15)				(1 de 15)				(2 de 15)				(5 de 15)
COB.HIERB	0.604	0.161	0.056	X	0.239	-0.032	0.023		0.844	0.24	0.085	X	0.464	0.126	0.042	
COB.ARB	0.985	0.287	0.085	X	0.986	0.321	0.094	X	0.442	0.132	0.043		0.334	0.086	0.03	
COB.ARBO	1	0.769	0.108	X	1	0.601	0.101	X	1	0.876	0.116	X	1	0.823	0.097	X
HOJAR	0.759	-0.222	0.08	X	0.264	0.067	0.029		0.946	-0.342	0.113	X	0.4	-0.128	0.043	
AICc		100.295		100.082		116.681		112.206		112.731		112.384		104.655		102.112
Heterogeneidad				(1 de 15)				(3 de 15)				(4 de 15)				(6 de 15)
RIQ.HIERB	1	-0.515	0.103	X	0.98	-0.383	0.116	X	0.999	-0.489	0.115	X	1	-0.569	0.113	X
RIQ.ARB	0.985	0.373	0.113	X	0.962	0.393	0.128	X	0.427	0.171	0.056		0.503	0.188	0.063	
RIQ.ARBO	0.881	0.278	0.098	X	0.742	0.267	0.096	X	0.881	0.308	0.105	X	0.73	0.246	0.086	X
PEND	0.24	-0.043	0.024		0.38	0.132	0.042		0.528	-0.173	0.057	X	0.451	-0.148	0.048	
AICc		124.317		121.955		136.967		135.918		135.816		134.328		133.462		131.741
Suelos				(2 de 127)				(6 de 127)				(5 de 127)				(9 de 127)
PH.H2O	0.731	-0.197	0.069	X	0.778	-0.234	0.083	X	0.247	-0.06	0.027		0.319	-0.1	0.033	
PH.VOLC	0.958	-0.285	0.093	X	0.46	-0.15	0.048		0.738	-0.226	0.08	X	0.545	-0.17	0.056	X
TEXTURA	0.657	-0.242	0.084	X	0.442	-0.202	0.064		0.853	-0.344	0.124	X	0.851	-0.332	0.116	X
DA	0.971	-0.501	0.162	X	0.998	-0.668	0.165	X	0.399	-0.23	0.075		0.576	-0.301	0.103	
%GRAVA	0.896	-0.343	0.119	X	0.252	-0.087	0.037		0.973	-0.46	0.137	X	0.962	-0.429	0.136	X
%MO	0.226	-0.039	0.032		0.53	0.228	0.075	X	0.394	-0.176	0.059		0.249	-0.061	0.037	
%HUM	0.941	-0.363	0.12	X	0.95	-0.395	0.131	X	0.274	-0.102	0.039		0.364	-0.153	0.05	
AICc		126.917		113.46		133.358		122.932		132.418		125.482		127.29		120.881

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Tabla IV.1 Continuación

B) MODELOS MIXTOS

	<u>RIQ.OBS</u>			<u>RIQ.RARE</u>			<u>ABUN</u>			<u>ABUN.TOT</u>		
	Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio		
	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>
T.VAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.41	-0.143	0.046
T.MIN	0.608	0.244	0.084	0.329	0.139	0.045	0.214	-0.011	0.032	-	-	-
COB.HIERB	0.631	0.173	0.06	-	-	-	0.883	0.305	0.106	-	-	-
COB.ARBU	0.98	0.284	0.086	0.994	0.363	0.098	-	-	-	-	-	-
COB.ARBO	0.987	0.63	0.182	0.996	0.685	0.151	0.996	0.643	0.156	0.999	0.557	0.127
HOJAR	0.622	-0.198	0.069	-	-	-	0.972	-0.355	0.109	-	-	-
RIQ.HIERB	0.239	-0.018	0.032	0.792	0.254	0.09	0.83	-0.304	0.106	0.554	-0.163	0.054
DA	0.221	-0.034	0.033	0.224	-0.012	0.036	-	-	-	-	-	-
%GRAVA	-	-	-	-	-	-	0.845	-0.242	0.087	0.981	-0.29	0.088
AICc		106.318			113.892			107.716			98.034	

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Tabla IV.2. Resumen de los diferentes modelos calculados para los sitios de “Bosque”. A) Modelo por hipótesis. Para cada variable respuesta, las primeras tres columnas muestran las estimaciones del modelo promedio incluyendo todas las variables asociadas a la hipótesis evaluada. La cuarta columna muestra las variables que conformaron el mínimo mejor modelo representativo de la hipótesis (MinMMRH), indicadas con una “X”. Entre paréntesis se muestra el número de modelos igualmente probables que el MinMMRH ($\Delta AICc \leq 2$) del total de modelos posibles. Imp: importancia de la variable, CoefEst.: coeficiente estandarizado, ErrorEst: error estándar. B) Modelos mixtos. Idem A) pero en lugar de por hipótesis, para todas las variables del modelo mixto. Las variables más importantes que formaron parte de los Modelos Finales se muestran en **negritas**. Las variables y los pasos para la selección de los modelos se definen en el texto.

A) MODELOS POR HIPÓTESIS

	RIQ.OBS				RIQ.RARE				ABUN				ABUN.TOT			
	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min
	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH
Limitación térmica				(2 de 7)				(5 de 7)				(2 de 7)				(1 de 7)
T.VAR	0.274	-0.072	0.067		0.804	0.407	0.191	X	0.883	-0.469	0.154	X	0.992	-0.688	0.183	X
T.MIN	0.555	0.272	0.091	X	0.554	0.273	0.117	X	0.243	-0.046	0.047		0.739	-0.341	0.119	X
INSOL	0.864	-0.406	0.143	X	0.468	-0.232	0.105		0.379	-0.237	0.078		0.245	-0.107	0.044	
AICc		103.391		99.928		106.714		105.817		102.775		98.01		94.249		91.774
Productividad				(2 de 15)				(3 de 15)				(2 de 15)				(4 de 15)
COB.HIERB	0.295	0.149	0.049		0.285	-0.067	0.054		0.656	0.274	0.092	X	0.31	0.156	0.055	
COB.ARB	0.258	0.112	0.045		0.582	0.272	0.104	X	0.227	-0.077	0.037		0.303	-0.163	0.054	
COB.ARBO	0.855	0.357	0.125	X	0.431	-0.201	0.077		0.998	0.543	0.131	X	0.978	0.501	0.152	X
HOJAR	0.994	-0.562	0.152	X	0.269	-0.027	0.05		0.998	-0.594	0.148	X	0.711	-0.324	0.114	X
AICc		97.977		94.171		112.6		104.911		90.602		87.308		100.972		97.378
Heterogeneidad				(4 de 15)				(3 de 15)				(2 de 15)				(6 de 15)
RIQ.HIERB	0.504	-0.246	0.081	X	0.313	0.138	0.053		0.779	-0.333	0.128	X	0.769	-0.348	0.124	X
RIQ.ARB	0.925	0.436	0.157	X	0.835	0.362	0.14	X	0.252	0.047	0.044		0.237	-0.062	0.043	
RIQ.ARBO	0.482	-0.254	0.084		0.254	-0.036	0.048		0.296	-0.12	0.052		0.609	-0.297	0.101	X
PEND	0.225	0.033	0.038		0.315	0.136	0.054		0.369	-0.171	0.061		0.519	-0.249	0.082	
AICc		105.763		102.077		109.566		103.158		110.231		103.637		104.564		101.434
Suelos				(3 de 127)				(4 de 127)				(3 de 127)				(8 de 127)
PH.H2O	0.682	-0.289	0.1	X	0.534	-0.264	0.092	X	0.255	-0.115	0.047		0.296	-0.149	0.052	
PH.VOLC	0.991	-0.499	0.137	X	0.4	-0.208	0.07		0.4	-0.221	0.07		0.265	-0.117	0.048	
TEXTURA	0.227	-0.12	0.041		0.229	-0.01	0.044		0.301	-0.186	0.066		0.302	-0.167	0.062	
DA	0.3	0.161	0.047		0.234	0.024	0.045		0.223	0.043	0.045		0.251	0.093	0.051	
%GRAVA	0.216	-0.089	0.033		0.268	0.105	0.048		0.349	-0.199	0.063	X	0.523	-0.274	0.091	X
%MO	0.923	-0.488	0.161	X	0.234	-0.006	0.046		0.629	-0.367	0.128		0.352	-0.212	0.073	
%HUM	0.857	0.422	0.143	X	0.232	-0.026	0.045		0.623	0.375	0.13		0.397	0.248	0.083	
AICc		97.42		89.197		121.605		105.444		116.043		103.351		118.921		104.935

Tabla IV.2 Continuación

B) MODELOS MIXTOS

	RIQ.OBS			RIQ.RARE			ABUN			ABUN.TOT		
	Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio		
	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	Imp.	CoefEst.	ErrorEst
T.VAR	-	-	-	0.543	0.26	0.087	0.317	-0.237	0.071	0.942	-0.598	0.186
T.MIN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.674	-0.341	0.117
INSOL	0.667	-0.301	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
COB.HIERB	-	-	-	-	-	-	0.729	0.324	0.117	-	-	-
COB.ARB	-	-	-	0.385	0.205	0.066	-	-	-	-	-	-
COB.ARBO	-	-	-	-	-	-	0.884	0.492	0.148	0.454	0.318	0.1
HOJAR	0.607	-0.34	0.106	-	-	-	0.991	-0.584	0.158	-	-	-
RIQ.HIERB	-	-	-	-	-	-	0.327	-0.206	0.068	0.218	-0.078	0.038
RIQ.ARB	0.326	0.178	0.05	0.729	0.336	0.12	-	-	-	-	-	-
PH.H2O	0.699	-0.286	0.098	0.398	-0.206	0.066	-	-	-	-	-	-
PH.VOLC	0.692	-0.346	0.116	-	-	-	-	-	-	-	-	-
%GRAVA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.606	-0.256	0.085
%MO	0.48	-0.33	0.131	-	-	-	0.198	<.001	0.039	-	-	-
%HUM	0.687	0.334	0.119	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AICc		103.457			106.264			99.094			95.83	

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Tabla IV.3. Resumen de los diferentes modelos calculados para los sitios de “Estepa”. A) Modelo por hipótesis. Para cada variable respuesta, las primeras tres columnas muestran las estimaciones del modelo promedio incluyendo todas las variables asociadas a la hipótesis evaluada. La cuarta columna muestra las variables que conformaron el mínimo mejor modelo representativo de la hipótesis (MinMMRH), indicadas con una “X”. Entre paréntesis se muestra el número de modelos igualmente probables que el MinMMRH ($\Delta AICc \leq 2$) del total de modelos posibles. Imp: importancia de la variable, CoefEst.: coeficiente estandarizado, ErrorEst: error estándar. B) Modelos mixtos. Idem A) pero en lugar de por hipótesis, para todas las variables del modelo mixto. Las variables más importantes que formaron parte de los Modelos Finales se muestran en **negritas**. Las variables y los pasos para la selección de los modelos se definen en el texto.

A) MODELOS POR HIPÓTESIS

	RIQ.OBS				RIQ.RARE				ABUN				ABUN.TOT			
	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min	Modelo promedio			Min
	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH	Imp.	CoefEst.	ErrorEst	MMRH
Limitación térmica				(1 de 7)				(1 de 7)				(1 de 7)				(2 de 7)
T.VAR	0.169	0.01	0.039		0.362	-0.239	0.09		0.25	0.034	0.064		0.218	-0.017	0.057	
T.MIN	0.957	0.577	0.199	X	0.701	0.394	0.162	X	0.739	0.398	0.172	X	0.781	0.442	0.177	X
INSOL	0.266	-0.214	0.058		0.247	0.058	0.066		0.302	-0.159	0.076		0.425	-0.298	0.101	
AICc		56.743		50.724		60.8		54.677		61.261		54.771		59.327		54.173
Productividad				(2 de 3)				(2 de 3)				(2 de 3)				(2 de 3)
COB.HIERB	0.37	0.207	0.094		0.682	-0.29	0.166	X	0.485	0.316	0.119		0.408	0.268	0.102	
COB.ARBUS	0.765	0.395	0.179	X	0.427	-0.129	0.109		0.679	0.394	0.159	X	0.745	0.411	0.173	X
AICc		57.896		54.584		59.602		56.154		56.988		54.365		57.166		54.172
Heterogeneidad				(5 de 7)				(3 de 7)				(1 de 7)				(2 de 7)
RIQ.HIERB	0.399	-0.3	0.125		0.292	0.043	0.083		0.246	-0.193	0.064		0.418	-0.317	0.107	
RIQ.ARBUS	0.476	0.344	0.141		0.480	0.289	0.122	X	0.206	0.096	0.054		0.23	0.037	0.066	
PEND	0.573	-0.346	0.138	X	0.474	0.275	0.116		0.873	-0.509	0.192	X	0.675	-0.413	0.157	X
AICc		59.446		55.666		59.446		56.177		58.717		52.298		60.252		54.118
Suelos				(6 de 63)				(2 de 127)				(4 de 127)				(3 de 127)
PH.H2O	0.127	0.035	0.033		0.168	-0.105	0.044		0.273	0.277	0.067		0.262	0.256	0.065	
PH.VOLC	0.238	-0.25	0.052		0.138	-0.047	0.034		0.25	-0.254	0.065		0.23	-0.218	0.062	
TEXTURA	0.114	0.038	0.024		0.372	0.324	0.081		0.221	-0.224	0.055		0.193	-0.163	0.049	
DA	0.709	-0.749	0.216	X	0.192	-0.142	0.068		0.219	-0.165	0.082		0.261	-0.261	0.088	
%GRAVA	0.365	-0.523	0.119		0.167	0.115	0.055		0.626	-0.53	0.174	X	0.537	-0.477	0.149	X
%MO	0.114	0.002	0.026		0.192	-0.194	0.045		0.155	0.073	0.041		0.159	<.001	0.043	
%HUM	0.942	-0.898	0.266	X	0.817	-0.583	0.197	X	0.22	-0.198	0.075		0.208	-0.144	0.072	
AICc		78.831		49.348		81.166		50.779		83.071		53.452		85.056		54.144

Tabla IV.3 Continuación

B) MODELOS MIXTOS

	<u>RIQ.OBS</u>			<u>RIQ.RARE</u>			<u>ABUN</u>			<u>ABUN.TOT</u>		
	Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio			Modelo promedio		
	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>	<u>Imp.</u>	<u>CoefEst.</u>	<u>ErrorEst</u>
T.MIN	0.65	0.455	0.141	0.32	0.287	0.072	0.382	0.322	0.083	0.482	0.372	0.108
COB.HIERB	-	-	-	0.262	-0.242	0.06	-	-	-	-	-	-
COB.ARBU	0.237	0.258	0.058	-	-	-	0.264	0.278	0.069	0.384	0.348	0.093
RIQ.ARBU	-	-	-	0.25	0.233	0.058	-	-	-	-	-	-
PEND	0.259	-0.246	0.052	-	-	-	0.671	-0.461	0.145	0.442	-0.369	0.103
DA	0.611	-0.648	0.183	-	-	-	-	-	-	-	-	-
%GRAVA	-	-	-	-	-	-	0.502	-0.381	0.109	0.411	-0.35	0.095
%HUM	0.684	-0.731	0.226	0.843	-0.531	0.179	-	-	-	-	-	-
AICc		62.123			59.747			61.122			62.893	

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Tabla IV.4. Resumen de las variables involucradas en los modelos ecológicos finales. Los signos indican la dirección de la asociación entre la variable ambiental y la de diversidad. Los paréntesis indican que la asociación encontrada fue en el sentido inverso al predicho.

Hipótesis	Gradiente completo				"Bosque"				"Estepa"			
	RIQ.OBS	RIQ.RARE	ABUN	ABUN.TOT	RIQ.OBS	RIQ.RARE	ABUN	ABUN.TOT	RIQ.OBS	RIQ.RARE	ABUN	ABUN.TOT*
Limitación térmica												
T.VAR					(+)			-				
T.MIN	+							(-)		+		
INSOL					(-)							
Productividad												
COB.HIERB	+		+				+					
COB.ARBU	+	+										
COB.ARBO	+	+	+	+			+					
HOJAR	(-)		(-)		(-)		(-)					
Heterogeneidad												
RIQ.HIERB		+	(-)	(-)								
RIQ.ARBU					+							
RIQ.ARBO												
PEND											(-)	
Suelos												
PH.H2O					-							
PH.VOLC					-							
TEXTURA												
DA									-			
%GRAVA			-	-				-			-	
%MO												
% HUM					+				-	-		

* no fue posible encontrar un modelo final

FIGURAS

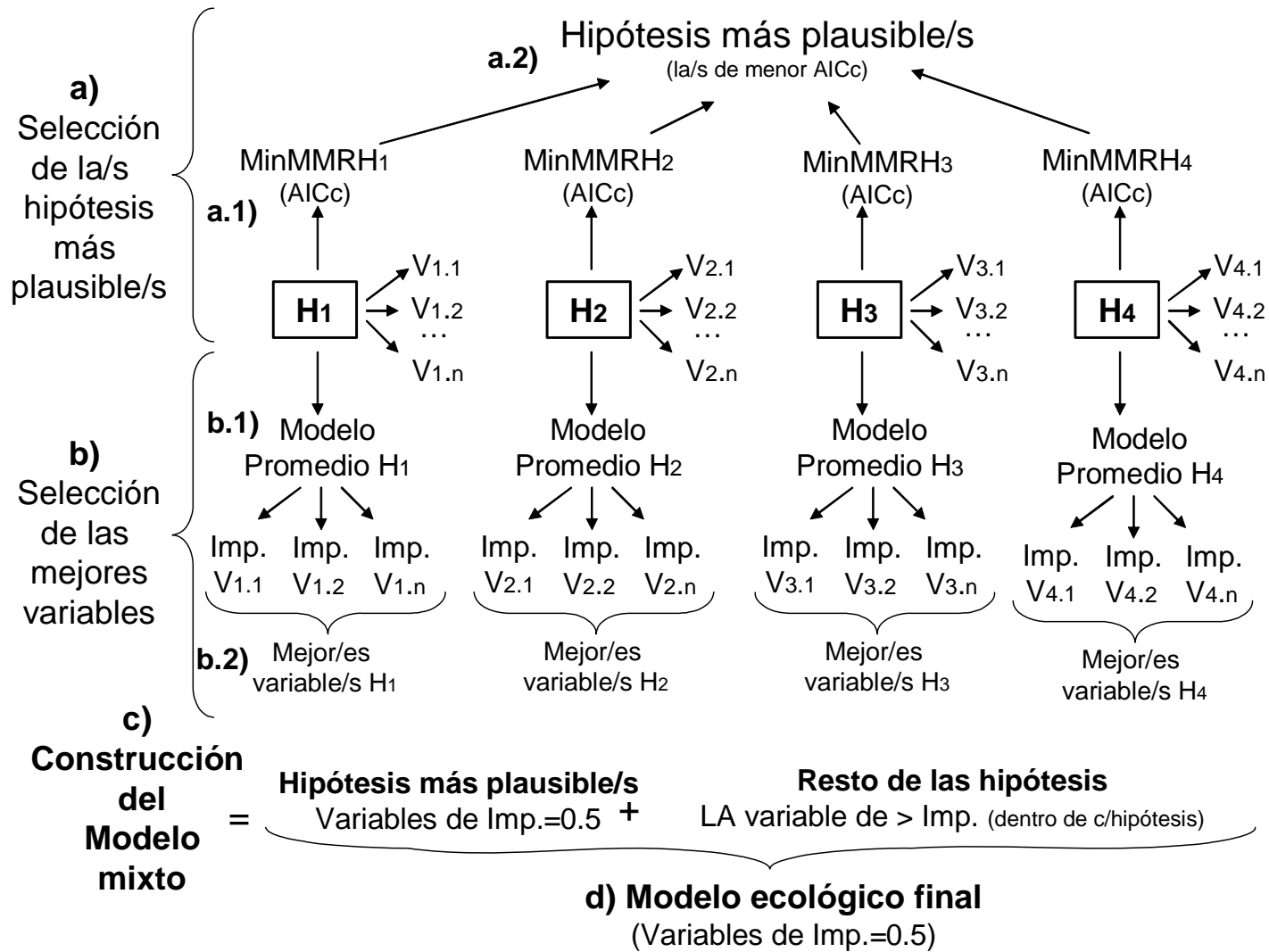


Fig. IV.1. Proceso de selección de las mejores hipótesis y las mejores variables para conformar el Modelo Mixto y el Modelo ecológico final. Ver texto para una explicación detallada del proceso.

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

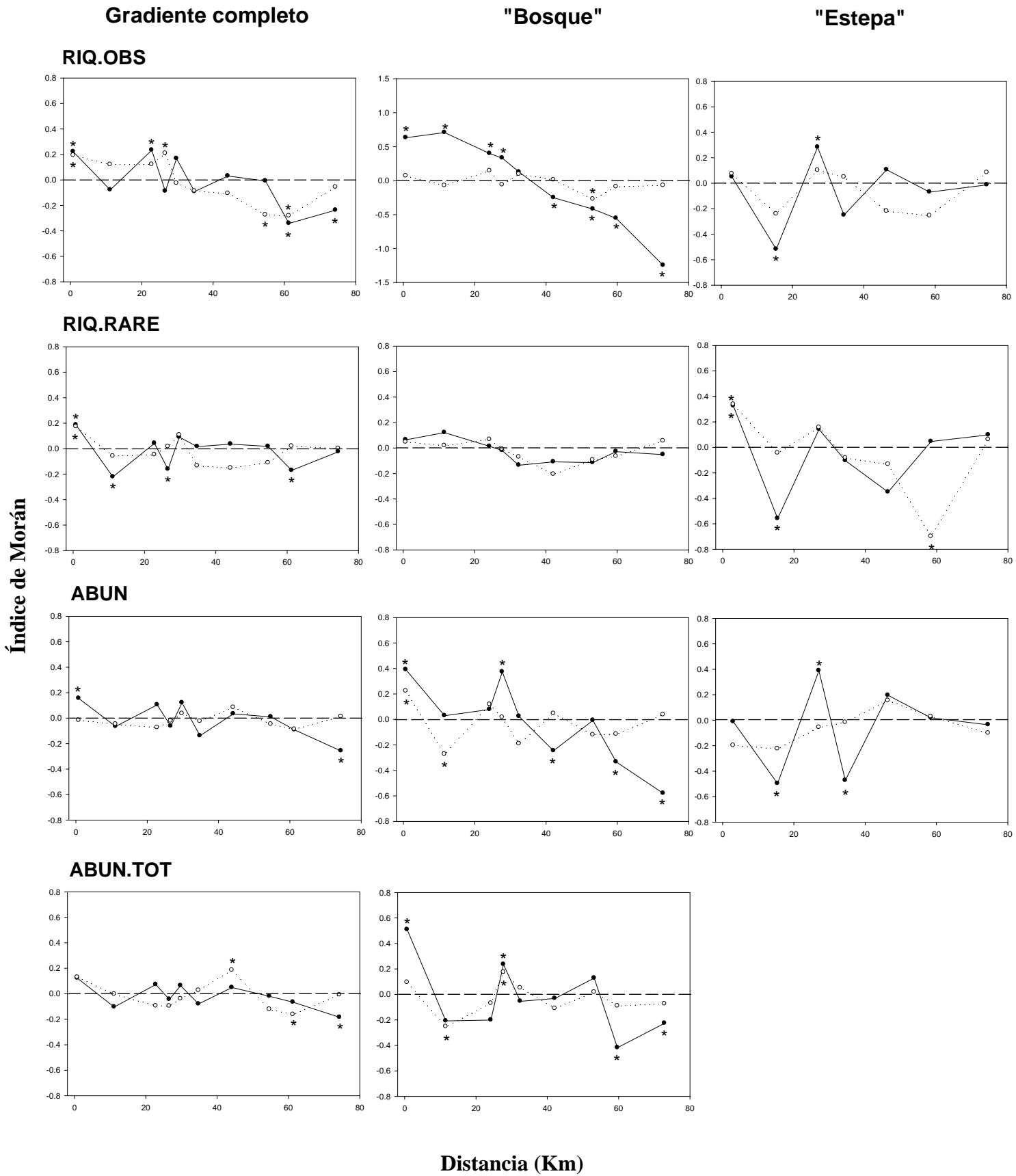


Fig. IV.2. Correlogramas de Moran indicando la presencia de autocorrelación significativa (asteriscos, $p < 0.05$) en las variables de diversidad (círculos llenos) y los residuales de los modelos ecológicos finales (círculos vacíos) para las diferentes porciones del gradiente.

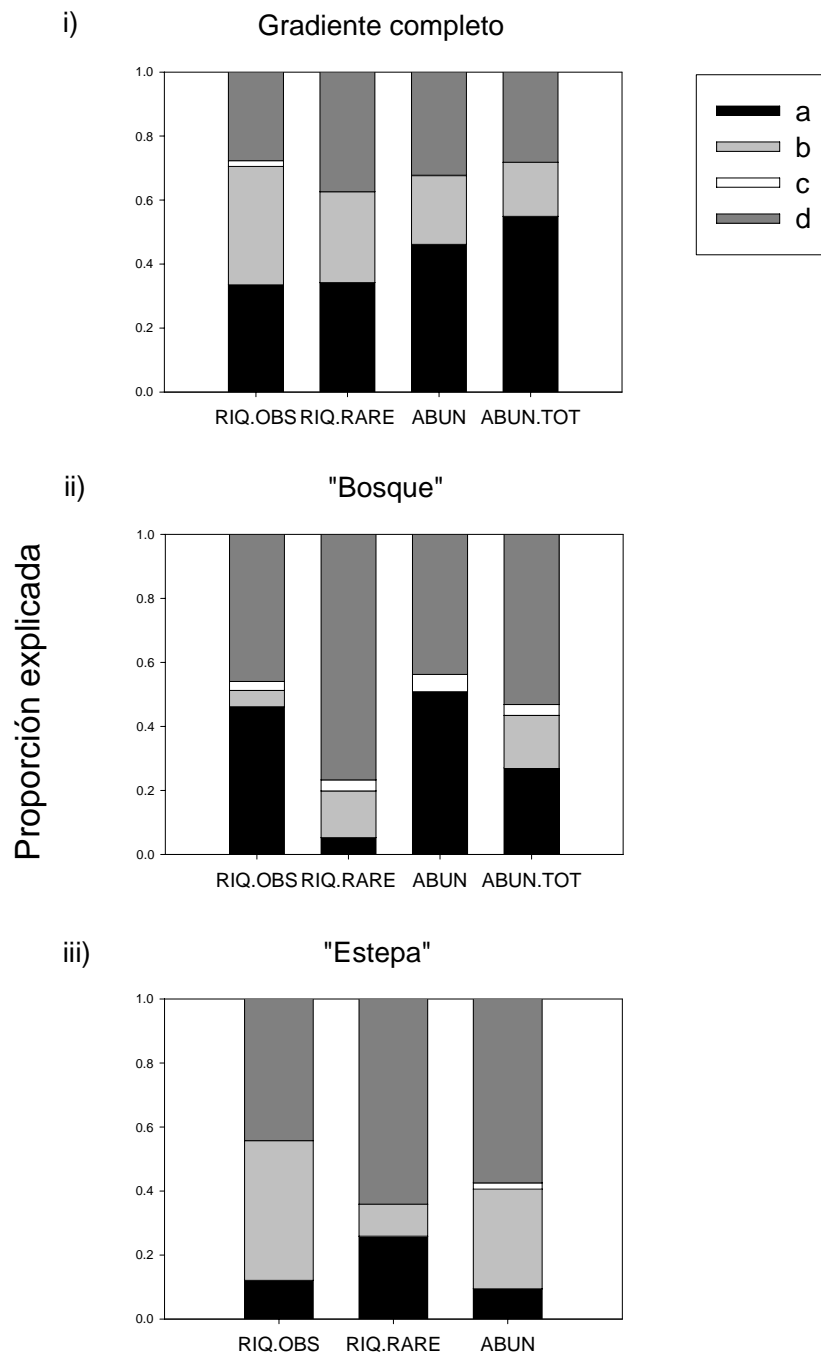


Fig. IV.3. Fuentes de variación en las diferentes variables de diversidad en i) gradiente completo; ii) sitios de bosque más matorral “húmedo”; iii) sitios de estepa altoandina más matorral “seco”. (a) Efecto de las variables ambientales independiente de la altitud, (b) efecto de variables ambientales altitudinalmente estructuradas, (c) efecto de la altitud independiente del ambiente, y (d) variación no explicada.

APÉNDICE IV

Apéndice IVA. Relación entre las distintas estimaciones de la diversidad de coleópteros y las variables ambientales que participaron de los modelos ecológicos finales.

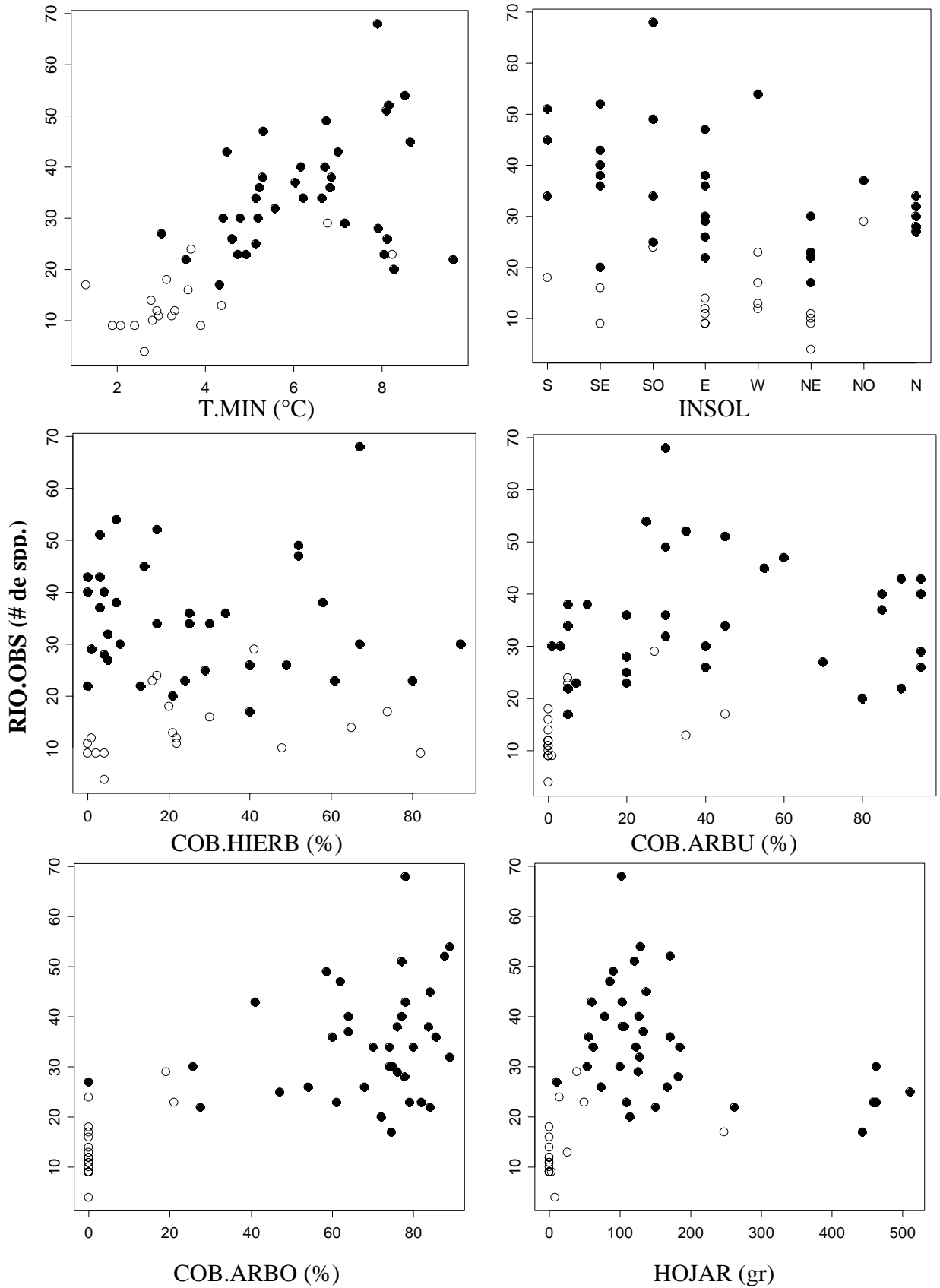


Fig. IVA.1. Variación altitudinal de la riqueza observada de coleópteros en función de distintas variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios de “bosque” y los círculos vacíos los de “estepa”. Ver referencias en el texto.

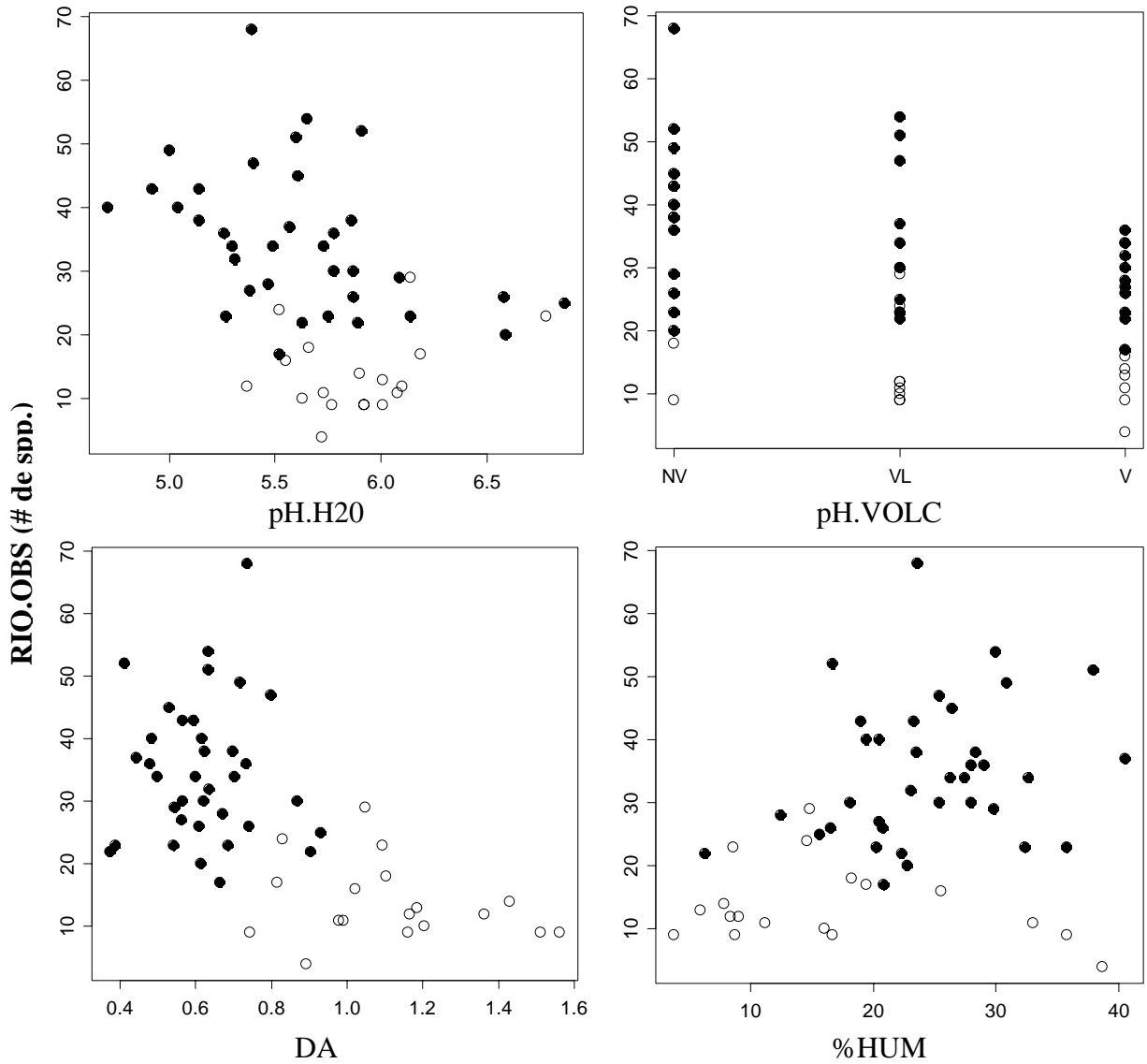


Fig. IVA.1 *Continuación* Variación altitudinal de la riqueza observada de coleópteros en función de distintas variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios de “bosque” y los círculos vacíos los de “estepa”. Ver referencias en el texto.

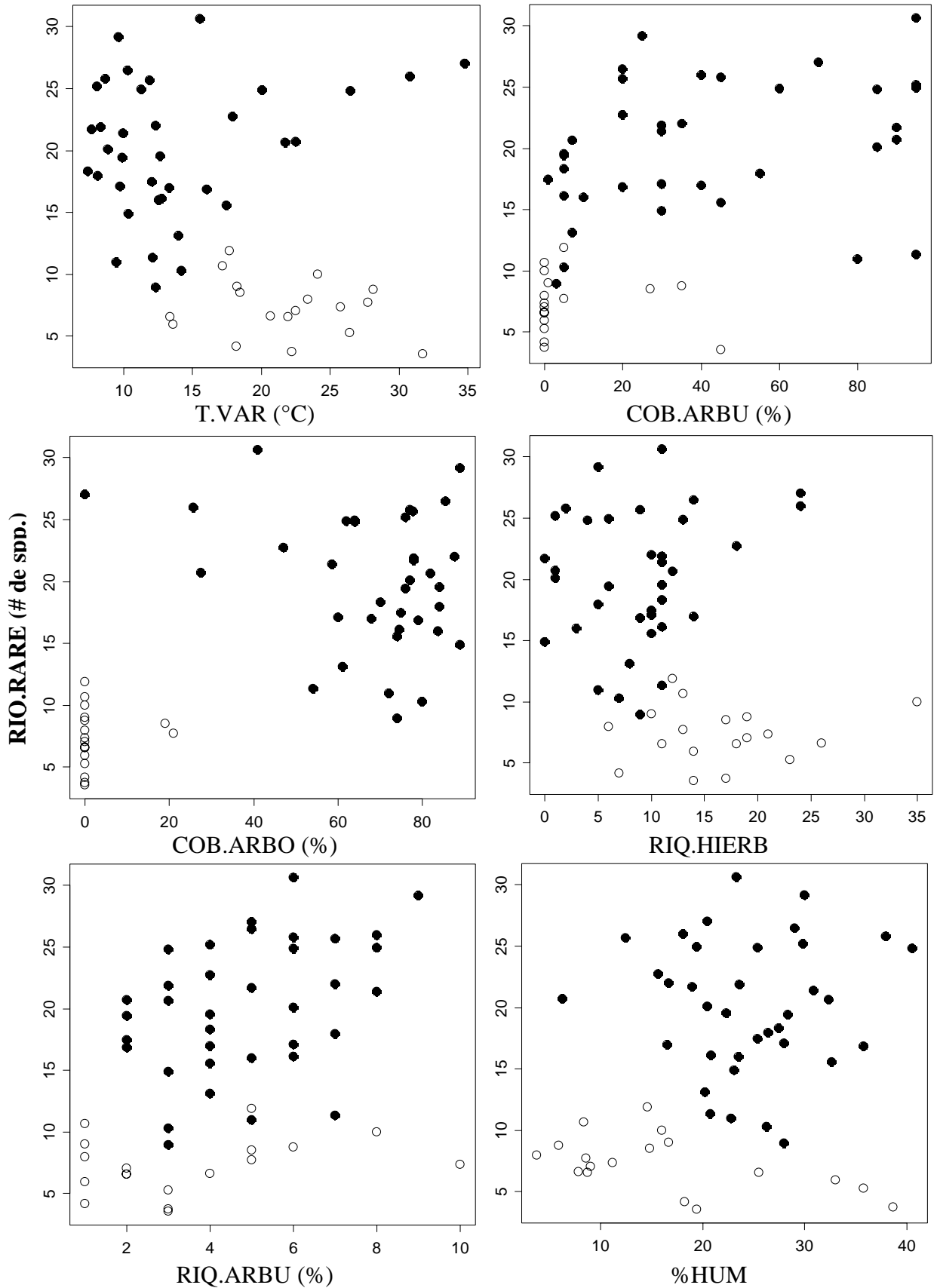


Fig. IVA.2. Variación altitudinal de la riqueza rarefaccionada de coleópteros en función de distintas variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios de “bosque” y los círculos vacíos los de “estepa”. Ver referencias en el texto.

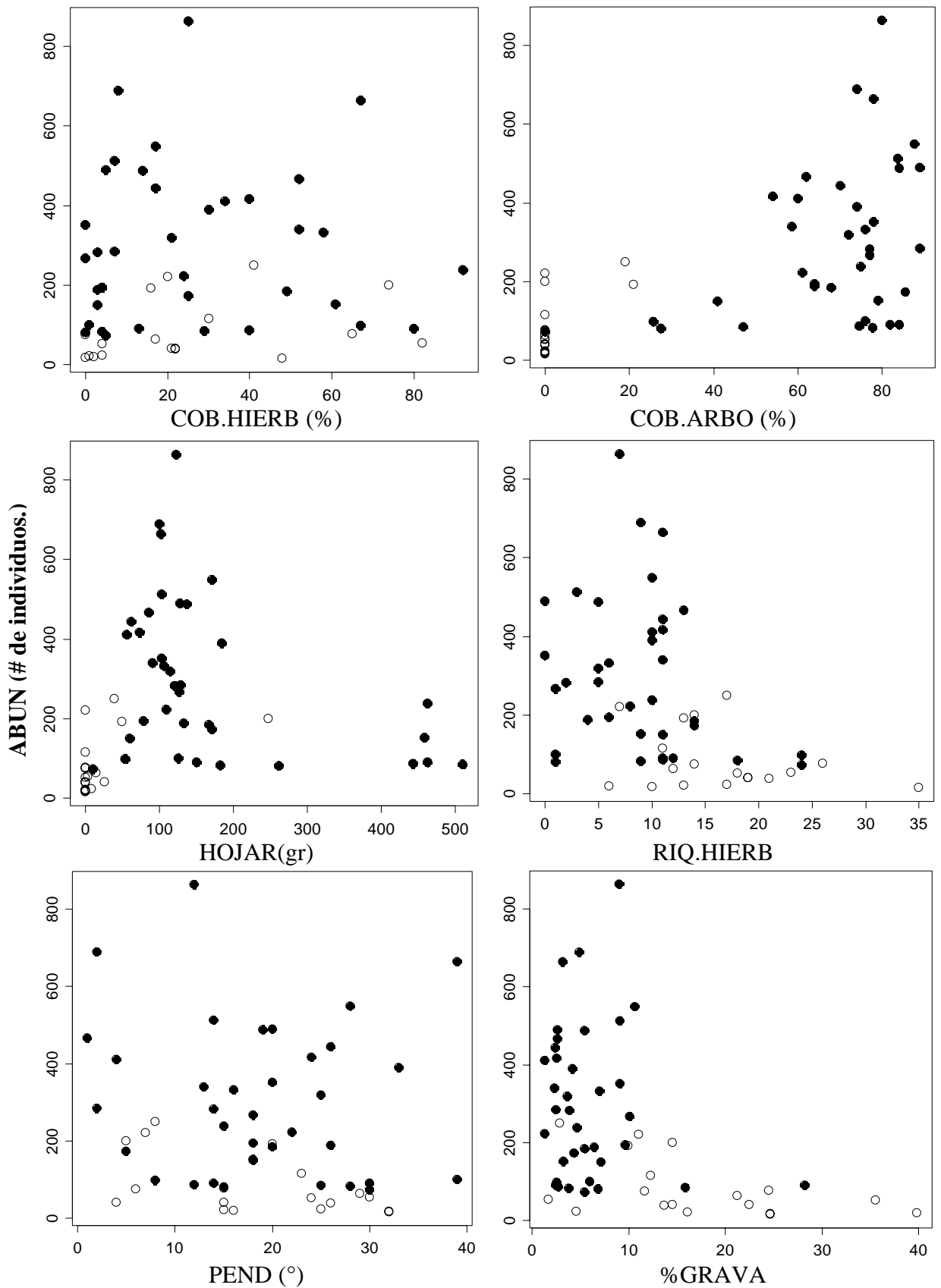


Fig. IVA.3. Variación altitudinal de la abundancia de coleópteros no Staphylinidae en función de distintas variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios de “bosque” y los círculos vacíos los de “estepa”. Ver referencias en el texto.

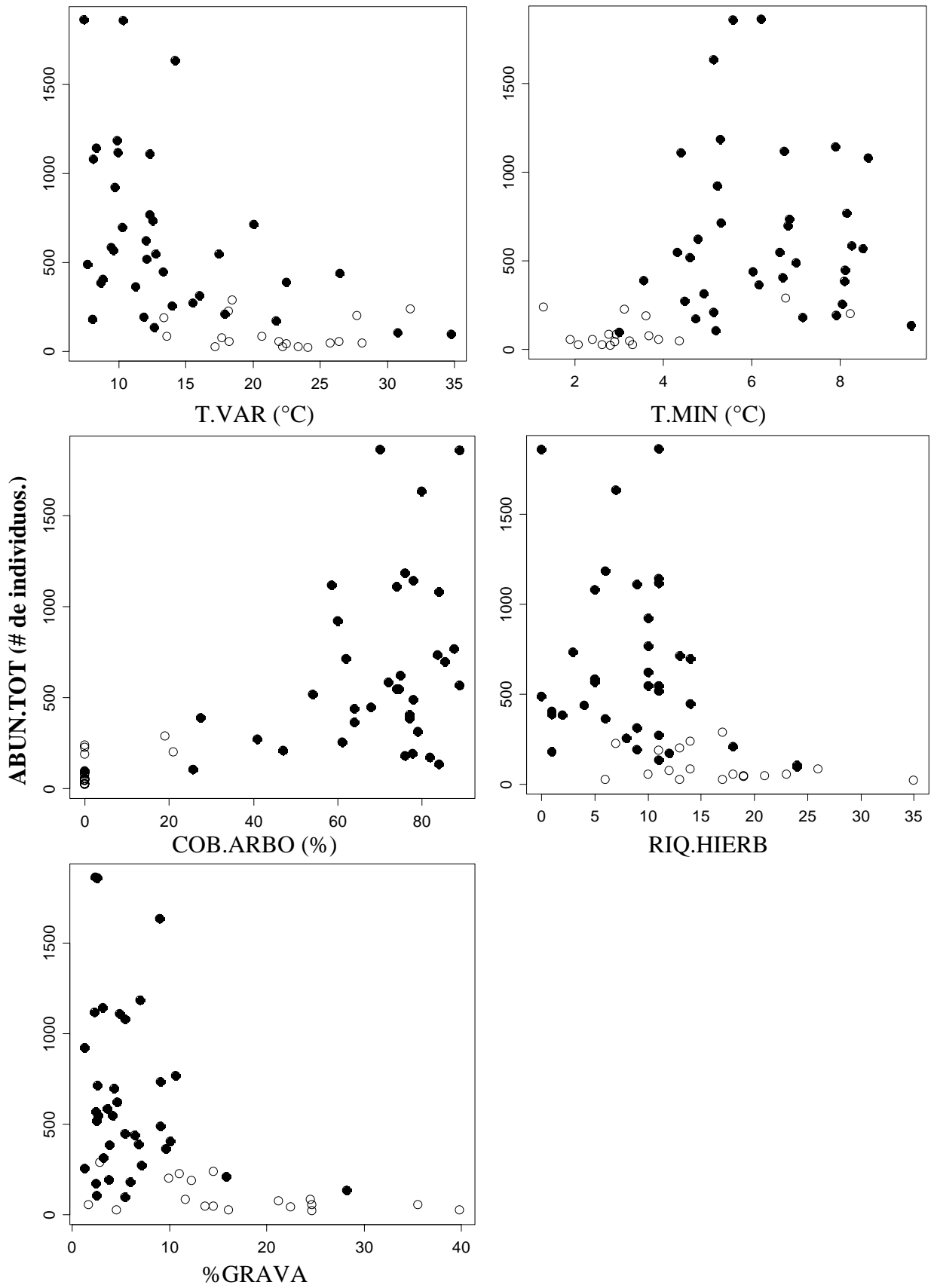


Fig. IVA.4. Variación altitudinal de la abundancia total de coleópteros en función de distintas variables ambientales. Los círculos llenos representan los sitios de “bosque” y los círculos vacíos los de “estepa”. Ver referencias en el texto.

CAPÍTULO IV: RELACIONES ENTRE LA DIVERSIDAD Y EL AMBIENTE

Apéndice IVB. Proporción de la variación explicada por los distintos componentes en los modelos de regresión parcial.

	Gradiente completo					"Bosque"					"Estepa"				
	Ambiental	Espacial	Compartido	TOTAL	No explicado	Ambiental	Espacial	Compartido	TOTAL	No explicado	Ambiental	Espacial	Compartido	TOTAL	No explicado
RIQ.OBS	0.34	0.02	0.37	0.72	0.28	0.46	0.03	0.05	0.54	0.46	0.12	0.00	0.44	0.56	0.46
RIQ.RARE	0.34	0.00	0.28	0.63	0.38	0.05	0.04	0.15	0.23	0.77	0.26	0.00	0.10	0.36	0.68
ABUN	0.46	0.00	0.22	0.68	0.32	0.51	0.05	0.00	0.56	0.45	0.09	0.02	0.31	0.43	0.58
ABUN.TOT	0.55	0.00	0.17	0.72	0.29	0.27	0.03	0.16	0.47	0.53	-	-	-	-	-

SUMARIO

Y

DISCUSIÓN

GENERAL

Durante mucho tiempo se pensó que la forma de la variación altitudinal en la riqueza de especies de insectos seguía un patrón monotónico decreciente, y que los picos de riqueza a altitudes intermedias surgían por efectos del muestreo relacionados con el ciclo de vida de los insectos (Wolda 1987, McCoy 1990). Actualmente el paradigma cambió, y los patrones “jorobados” son aceptados como la regla en lugar de la excepción, alegando que las formas decrecientes surgen por la falta de estandarización en el muestreo o al omitir la parte inferior del gradiente (ver Rahbek 2005 para una revisión). El presente trabajo mostró que para artrópodos existen múltiples formas de la relación entre la riqueza de especies y la altitud (relación R-A), sugirió que la más común de ellas es la “jorobada”, y reveló que tanto factores metodológicos como ecológicos influyen sobre la forma de la relación. El estudio de meta-análisis (*Capítulo I*) mostró que la manera utilizada para identificar la forma de la relación R-A y aspectos metodológicos relacionados con la extensión del gradiente y la calidad del muestro interactúan para determinar la forma del patrón. El estudio de campo (*Capítulo III*) mostró la existencia de múltiples formas de la relación R-A aún cuando las montañas estudiadas incluyeron prácticamente toda la extensión altitudinal del gradiente, el muestreo fue estandarizado y la cantidad de puntos fue suficiente para discernir entre una forma lineal y una cuadrática (sensu Whittaker 2010). Si bien para coleópteros se encontró una predominancia del patrón “jorobado” sobre otras formas, para hormigas no fue posible determinar una forma del patrón. De esta manera el estudio de campo mostró que coleópteros y hormigas responden de diferente manera aún dentro de una misma transecta altitudinal, lo que sugiere que los factores ecológicos estarían afectando a ambas taxa de manera diferencial. Así, ambos enfoques de análisis (meta-análisis y estudio de campo) se complementan para aportar evidencia acerca de que las múltiples formas de la relación R-A halladas para artrópodos no son

producto solamente de factores metodológicos sino que además existen factores ecológicos que las determinan.

La fauna tanto de coleópteros como de hormigas fue más similar entre cerros que entre ambientes. A su vez, los ensambles de estos insectos no reflejaron los cambios estructurales que se perciben en la vegetación a simple vista (i.e. la presencia de tres macro-hábitats: bosque, matorral y estepa), sino que mostraron patrones de cambio en la composición de especies que sugieren una subdivisión del ambiente a escala más fina (*Capítulo II*). La riqueza regional de hormigas fue comparativamente baja respecto de los coleópteros, y la asociación de los distintos ensambles de hormigas con variables ambientales fue compleja. Para coleópteros, variables relacionadas con la productividad fueron las de mayor importancia para explicar las variaciones de la diversidad entre los distintos ambientes a través de todo el gradiente, tanto en la identidad como en la riqueza de las especies, y la abundancia de individuos (*Capítulos II y IV*). Dentro del “bosque” (i.e., sitios de bosque más matorral húmedo) se encontró una mayor interacción de factores climáticos y relacionados con la productividad y los suelos; mientras que aspectos de los suelos fueron los que más afectaron la diversidad en la “estepa” (i.e., sitios de estepa más matorral seco). Los resultados de esta tesis confirman que los patrones generales en la naturaleza parecen ser el resultado de una multiplicidad de efectos combinados (Lawton 1996, Brown y Lomolino 1998, Lomolino 2001) y que los patrones altitudinales no serían la excepción a esta norma (Rahbek 1997).

En la Figura 1 se muestran de manera muy resumida las respuestas a los interrogantes planteados en la introducción de esta tesis, y a continuación se recapitulan los resultados y conclusiones más importantes.

Forma del patrón de riqueza

Al buscar la forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud a escala global (*Capítulo I*), se encontró que factores metodológicos influyen fuertemente sobre ella. El resultado más destacado de esta sección fue que se mostró que no es suficiente contar con una base de datos grande para tener resultados confiables acerca de la forma general del patrón; ésta varía con la calidad de los trabajos incorporados en la revisión y con la forma utilizada para detectar el patrón (e.g., Whittaker y Heegaard 2003, Whittaker 2010). Tomando todos los trabajos juntos, el patrón más común fue el monótono decreciente; sin embargo, al analizar sólo el subconjunto de trabajos con muestreo estandarizado, más de 10 sitios de muestreo y que abarcaron más del 70% de la extensión altitudinal total (criterio “estricto” de selección del *Capítulo I*), el patrón “jorobado” fue el predominante. En este último grupo de trabajos se advirtió una tendencia a hallar patrones “jorobados” exclusivamente en las regiones Neártica y Paleártica, que complicó la interpretación de los resultados. Sin embargo, si a la revisión bibliográfica (*Capítulo I*), se le incorporan los gradientes del estudio de campo de esta tesis (*Capítulo III*), se encuentran relaciones “jorobadas” en la región Neotropical, que cuadran dentro del grupo “estricto” (Fig. 2). De esta manera, el estudio de campo aportó evidencia acerca de que en trabajos que cumplen con el criterio “estricto” de selección, el patrón “jorobado” no es exclusivo de las regiones Neártica y Paleártica.

Por otra parte, la riqueza de especies de coleópteros mostró un patrón “jorobado” en cuatro de los cinco cerros y para el gradiente regional, y uno monótono decreciente en el cerro restante. Para las hormigas, en dos cerros no fue posible asignar una forma a la relación, mientras que para los otros tres cerros y el gradiente regional, dicha relación fue contradictoria (*Capítulo III*). Estos resultados coinciden con las

conclusiones del estudio de meta-análisis (*Capítulo I*), donde se sugirió la existencia de múltiples formas de la relación entre la riqueza de especies y la altitud, con la preponderancia del patrón “jorobado”, junto con la presencia de variación idiosincrásica.

El predominio del patrón “jorobado” sobre otras formas ha sido hallado para una amplia variedad de taxa cuando las mediciones de riqueza de especies son estandarizadas por efectos del área y el esfuerzo de muestreo (Rahbek 1995, 1997). Además, la disminución de la extensión del gradiente, sobre todo si se omite el extremo inferior, produce un cambio en la percepción del patrón que pasa de “jorobado” a monotónico decreciente (Rahbek 2005, Nogués-Bravo et al. 2008). Rahbek (2005) señala que las montañas cuya base se encuentra por encima de los 500 m.s.n.m representan “gradientes incompletos”; por esto propone que dichas montañas no deberían ser incluidas en estudios de gradientes altitudinales ya que son susceptibles a mostrar un patrón decreciente por un efecto de escala de extensión. Sin embargo, los resultados hallados en esta tesis no apoyan dicha idea; los cerros estudiados tienen su base en los ~800/900 m.s.n.m, y el patrón “jorobado” fue el más común al analizar la variación altitudinal en la riqueza de coleópteros. De esta manera, los resultados de esta tesis sugieren que la altitud absoluta de la base de la montaña podría no ser un factor determinante de la forma de la relación entre la riqueza de especies y la altitud, al menos en zonas templadas del hemisferio sur.

Diversidad de insectos y factores ambientales asociados

A partir del estudio de campo se describió la diversidad de coleópteros y hormigas epígeos, presentándose el primer inventario sistemático de dichos insectos que habitan las montañas del noroeste de la Patagonia argentina (*Capítulo III*). Se encontraron 321 especies/morfoespecies de coleópteros no Staphylinidae (más una

cantidad indeterminada de especies de dicha familia), y 15 especies de hormigas, que representaron un ~53-85% y un ~96% respectivamente, de la riqueza total de especies predicha por los estimadores de diversidad (*Capítulos III*). Para ambos grupos de insectos la similitud de especies entre cerros fue alta (*Capítulo II*), confirmando que las cinco montañas estudiadas comparten una fauna regional de insectos, lo que avala el análisis conjunto de los datos registrados para cada gradiente local. Coleópteros y hormigas presentaron distintos patrones de variación altitudinal en la composición de ensambles, riqueza de especies y abundancia de individuos (*Capítulos II y III*). Estos resultados tienen implicancias importantes, ya que sugieren que ambos taxa no deberían incluirse como un solo grupo bioindicador en estrategias de conservación en la zona; en su lugar, brindan información complementaria acerca del rol de los factores ambientales sobre los ensambles locales de insectos en el noroeste de la Patagonia argentina (ver también Sackmann y Farji-Brenner 2006, Sackmann et al. 2006, Ruggiero et al. 2009, Fergnani et al. 2010).

Los cambios estructurales en la vegetación que se perciben al ascender en los cerros estudiados (i.e., matorral, bosque y estepa altoandina), no se reflejaron en la composición de los ensambles de coleópteros (*Capítulo II*). Particularmente, se detectaron ensambles diferentes entre el ambiente altoandino de montañas situadas en distintas partes del gradiente de precipitación oeste-este. Estos resultados, sumados a hallazgos similares en la composición de la flora altoandina en montañas de los sectores oeste y este del Parque Nacional Nahuel Huapi (Ferreyra et al. 1998), sugieren la heterogeneidad ecológica del ambiente altoandino en el noroeste de la Patagonia argentina. Por otra parte, los diferentes ensambles tanto de coleópteros como de hormigas se asociaron a cambios ambientales relacionados con la temperatura, la cobertura vegetal y ciertas características locales de los suelos (*Capítulo II*) sugiriendo

que los insectos perciben micro-ambientes que el ojo humano no llega a detectar (Kaspari y Wieser 1999, Farji-Brener et al. 2004). Estas variaciones micro-ambientales deberían tenerse en cuenta en futuras estrategias de conservación de estos grupos.

Las variaciones altitudinales en distintas estimaciones de la riqueza y abundancia de coleópteros, a través del gradiente completo, y de los diferentes ambientes fueron explicadas por distintos modelos ecológicos (*Capítulo IV*). Para el gradiente completo, las predicciones de la hipótesis de productividad fueron las más apoyadas por los datos. De esta manera, este trabajo sugiere que efectos climáticos indirectos mediados por la productividad primaria serían más importantes que los efectos climáticos directos para dar cuenta de las variaciones en la diversidad de coleópteros epigeos en montañas del noroeste de la Patagonia argentina. Sin embargo, al analizar los macro-ambientes por separado, se encontró que los factores determinantes de la diversidad en sitios de “bosque” no fueron los mismos que en sitios de “estepa”. Teniendo en cuenta estas diferencias entre ambientes, futuras estrategias de conservación de la fauna de coleópteros de montaña del noroeste de la Patagonia no deberían basarse en un único modelo ecológico.

Futuros estudios

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis surgen algunos interrogantes y aspectos novedosos que podrían ser motivo de futuros trabajos. En particular, las diferencias en la composición de especies que permiten distinguir cambios en la composición de ensambles dentro de la fauna altoandina, son un aspecto interesante que debería analizarse en mayor profundidad desde el punto de vista ecológico. La alta radiación solar, combinada con los fuertes vientos que se producen en la zona altoandina (Cabrera 1994) pueden generar altas tasas de evaporación por la cutícula de los insectos produciendo su desecación (Mani 1968, Gullan y Cranston 2005,

Hodkinson 2005). El clima menos árido en montañas con mayor precipitación podría actuar como amortiguador del efecto desecante del viento. De esta manera, las diferencias en los ensambles podrían estar reflejando diferencias en adaptaciones a la sequía de las distintas especies de coleópteros. Esta idea podría ponerse a prueba en un futuro con un experimento en el que se evalúe el grado de resistencia de las especies de los distintos ensambles a diferentes condiciones de sequía.

Por otra parte, en esta tesis se abordó la influencia de variables ecológicas actuales sobre distintos aspectos de la diversidad de coleópteros y hormigas. No obstante, es poco probable que la variación en la diversidad sea solamente función de las condiciones actuales (Ricklefs 2004). Es altamente probable que factores históricos también puedan tener un efecto en dicha variación como ha sido encontrado en otros trabajos en artrópodos (e.g. Isopoda: Sfenthourakis 1992, Lepidoptera: Gutiérrez 1997, Coleoptera: Jay-Robert et al. 1997). Incorporar dichos factores a futuros estudios probablemente aportará información valiosa para la comprensión de las fuerzas que gobiernan la diversidad de insectos en las montañas de la región estudiada.

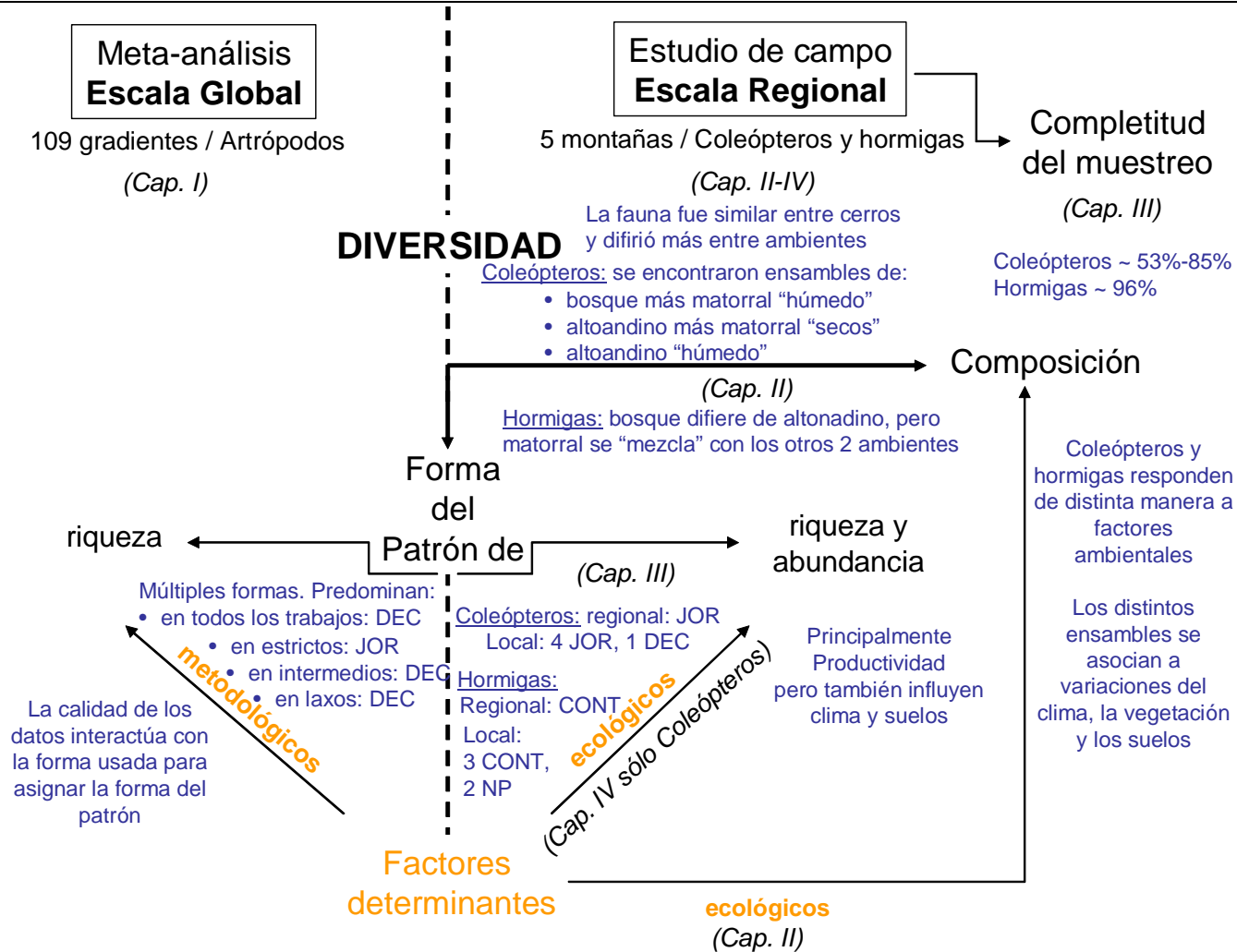


Fig. 1. Diagrama general de la interrelación entre los diferentes aspectos de la diversidad estudiados en esta tesis. Los capítulos en los que se trata cada tema se indican entre paréntesis. En azul se muestran de manera muy resumida las respuestas a las principales preguntas planteadas en cada capítulo. La línea punteada indica la separación entre los dos enfoques abordados: el estudio a escala global (meta-análisis) y el estudio a escala regional (de campo). Formas del patrón: JOR: “jorobado”; DEC: monótonico decreciente; NP: no patrón; CONT: contradictorio.

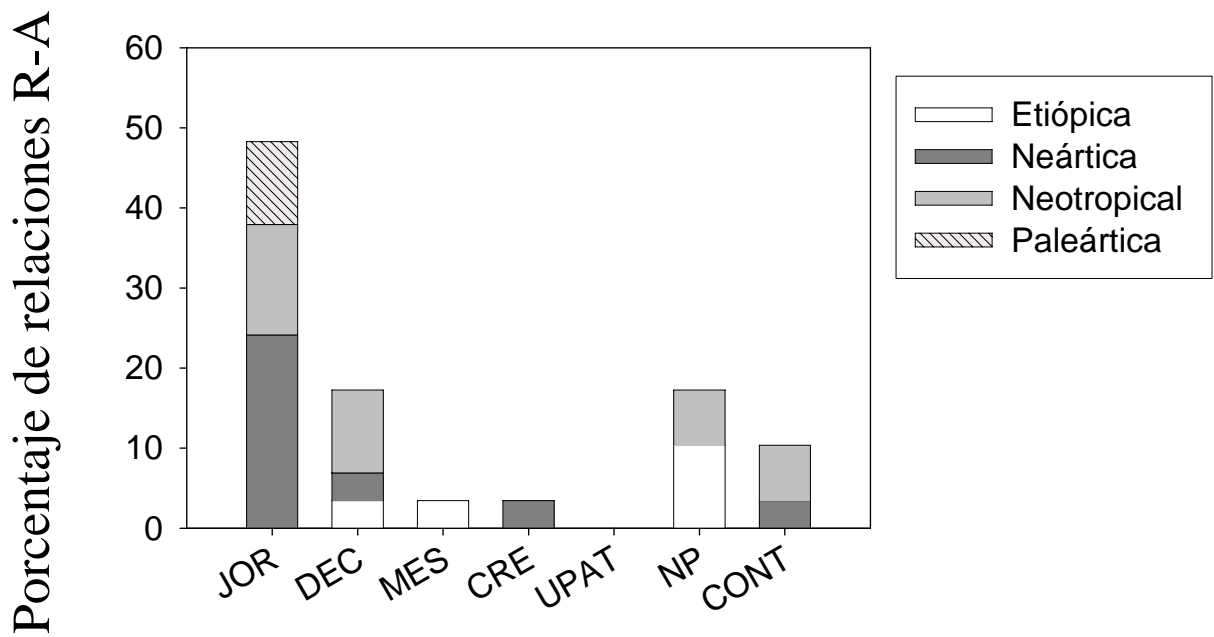


Fig. 2. Porcentaje relativo de relaciones R-A (riqueza de especies vs. altitud) observadas luego del consenso (ver métodos sección “Identificación de patrones” en *Capítulo I*) en distintas regiones biogeográficas (Wallace 1876) para el subconjunto “estricto” definido en el *Capítulo I*, luego de la incorporación de los gradientes analizados en el estudio de campo (*Capítulo III*). Tamaño de la muestra (de abajo hacia arriba): JOR: 7, 4, 3; DEC: 1, 1, 3; PLAT: 1; CRE: 1; UPAT: 0; NP: 3, 2; CONT: 1, 2. Formas de la relación R-A: JOR: “jorobado”; DEC: monótono decreciente; MES: meseta a bajas altitudes; CREC: creciente monótono; UPAT: forma de “U”; NP: no patrón; CONT: contradictorio.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, J. M. y F. I. Woodward. 1989. Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature* 339:699-701.
- Almeida-Neto, M., G. Machado, R. Pinto-da-Rocha y A. A. Giaretta. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography* 33:361-375.
- Allen, A. P., J. H. Brown y J. F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1545-1548.
- Andersen, A., B. Hoffman, W. Müller y A. Griffiths. 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* 39:8-17.
- Andersen, A. N. 1991. Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23:575-585.
- Antvogel, H. y A. Bonn. 2001. Environmental parameters and microspatial distribution of insects: A case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography* 24:470-482.
- Arnqvist, G. y D. Wooster. 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *TREE* 10:236-240.
- Arroyo, M. T. K., L. Cavieres, A. Peñalosa, M. Riveros y A. M. Faggi. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. Páginas 71-99 en J. J. Armesto, C. Villagrán y M. T. K. Arroyo, editores. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile.
- Baltanas, A. (1992) On the use of some methods for the estimation of species richness. *Oikos* 65.
- Beattie, A. J. y I. Oliver. 1994. Taxonomic minimalism. *Trends in Ecology and Evolution* 9:488-490.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 2nd edition. Blackwell, Oxford.
- Bestelmeyer, B. T. y J. A. Wiens. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: The consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11:1123-1140.

- Blakemore, L. C., P. L. Searle y B. K. Daly. 1987a. Soil pH (Part 2). Páginas 9-12
Methods for Chemical Analysis of Soils. NZ Soil Bureau Scientific Report Nr.
80. NZ Soil Bureau. Department of Scientific and Industrial Research, Lower
Hunt, New Zealand.
- Blakemore, L. C., P. L. Searle y B. K. Daly. 1987b. Soluble Salts (Part 9). Páginas 77-
82 Methods for Chemical Analysis of Soils. NZ Soil Bureau Scientific Report
Nr. 80. NZ Soil Bureau. Department of Scientific and Industrial Research,
Lower Hunt, New Zealand.
- Bollinger, E. K. 1995. Successional changes and habitat selection in hayfield bird
communities. *The Auk* 112:720–730.
- Borcard, D., P. Legendre y P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of
ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson. 1992. An introduction to the study of
insects, Saunders College, Orlando.
- Botes, A., M. A. McGeoch y S. L. Chown. 2007. Ground-dwelling beetle assemblages
in the northern Cape Floristic Region: patterns, correlates and implications.
Austral Ecology 32:224.
- Botes, A., M. A. McGeoch, H. G. Robertson, A. van Niekerk, H. P. Davids y S. L.
Chown. 2006. Ants, altitude and change in the northern Cape Floristic Region.
Journal of Biogeography 33:71-90.
- Boulton, A. M., K. F. Davies y P. S. Ward. 2005. Species richness, abundance, and
composition of ground-dwelling ants in Northern California grasslands: Role of
plants, soil, and grazing. *Environmental Entomology* 34:96-104.
- Bragança, M. A. L., J. C. Zanuncio, M. Picanço y A. J. Laranjeiro. 1998. Effects of
environmental heterogeneity on Lepidoptera and Hymenoptera populations in
Eucalyptus plantations in Brazil. *Forest Ecology and Management* 103:287-292.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of
Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27:325-349.
- Brehm, G. y K. Fiedler. 2003. Faunal composition of geometrid moths changes with
altitude in an Andean montane rain forest. *Journal of Biogeography* 30:431-440.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional
wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia*
135:407-413.
- Brown, J. H. 1988. Species diversity. *Analytical biogeography*:57-89.

- Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. Biogeography. 2nd edition. Sinauer, Sunderland, MA.
- Brown, W. L. J. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. . Páginas 161-185 *en* B. J. Meggers, E. S. Ayensu y W. D. Duckworth, editores. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. Second edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Burnham, K. P. y W. S. Overton. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65:625-633.
- Burnham, K. P. y W. S. Overton. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. 60:927-936.
- Butterfield, J. 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20:614-625.
- Cabrera, A. L. 1994. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Editorial Acme S.A.C.I.C., Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington DC.
- Calkins, C. O. y V. M. Kirk. 1975. Distribution of false wireworms (Coleoptera: Tenebrionidae) in relation to soil texture. *Environmental Entomology* 4:373-374.
- Campbell, G. S., R. Horton, W. A. Jury, D. R. Nielsen, H. M. van Es, P. J. Wierenga, J. H. Dane y G. C. Topp. 2002. Methods of Soil Analysis, Part 4, Physical Methods. Soil Science Society of America, Inc., Madison, Wisconsin, USA.
- Clarke, A. y K. J. Gaston. 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2257-2266.
- Clarke, K. y R. Warwick. 2001. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 2nd edition, PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345:101-118.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig-Juñent. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40:152-171.
- Csada, R., P. James y R. Espie. 1996. The "file drawer problem" of non-significant results: does it apply to biological research? *Oikos* 76:591-593.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137:27-49.
- Currie, D. J. y A. P. Francis. 2004. Regional versus Climatic Effect on Taxon Richness in Angiosperms: Reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist* 163:780-785.
- Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J. F. Guegan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff y E. O'Brien. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134.
- Currie, D. J. y V. Paquin. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329:326-327.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265-270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture - Recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783-791.
- Chao, A. y S. M. Lee. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87:210-217.
- Chao, A. y M. C. K. Yang. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika* 80:193-201.
- Chatzaki, M., P. Lymberakis, G. Markakis y M. Mylonas. 2005. The distribution of ground spiders (Araneae, Gnaphosidae) along the altitudinal gradient of Crete, Greece: species richness, activity and altitudinal range. *Journal of Biogeography* 32:813-831.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow y M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of northeastern Costa Rica. Páginas 285-310 *en* F. Dallmeieri J. A. Comiskey, editores. *Forest biodiversity research, monitoring*

- and modelling: conceptual background and old world case studies. Parthenon Publishing, Paris.
- Chown, S. L. y S. W. Nicolson. 2004. *Insect physiological ecology. Mechanisms and patterns*. New York, New York. Oxford University.
- Darwin, C. 1839. *Journal of the Researches Into the Geology and Natural History of Various Countries Visited By H.M.S. Beagle, Under the Command of Captain Fitzroy. R.N. from 1832 to 1836*.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*.
- Davidowitz, G. y M. L. Rosenzweig. 1998. The latitudinal gradient of species diversity among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: A test of the spatial heterogeneity hypothesis. *Journal of Biogeography* 25:553-560.
- Davis, A. L. V., C. H. Scholtz y S. L. Chown. 1999. Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *Journal of Biogeography* 26:1039-1055.
- Davis, A. L. V., C. H. Scholtz y C. Deschodt. 2008. Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. *Journal of Biogeography* 35:1465-1480.
- Digweed, S. C., C. R. Currie, H. A. Carcamo y J. R. Spence. 1995. Digging out the "digging-in effect" of pitfall traps: Influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia* 39:561-576.
- Diniz-Filho, J. A. F., L. M. Bini y B. A. Hawkins. 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12:53-64.
- Diniz Filho, J. A. F., J. R. De Marco y B. A. Hawkins. 2010. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* 3:172-179.
- Diniz Filho, J. A. F., T. F. L. V. B. Rangel y L. M. Bini. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 17:479-488.
- Dufrêne, M. y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Elek, Z., T. Magura y B. Tóthmérész. 2001. Impacts of non-native Norway spruce plantation on abundance and species richness of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Web Ecology* 2:32-37.

- Errouissi, F., P. Jay-Robert, J. P. Lumaret y O. Piau. 2004. Composition and Structure of Dung Beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) Assemblages in Mountain Grasslands of the Southern Alps. *Ecology and Population Biology* 97:701-709.
- Erwin, T. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists bulletin* 36:580-592.
- Evans, K. L. y K. J. Gaston. 2005. People, energy and avian species richness. *Global Ecology and Biogeography* 14:187-196.
- Evans, K. L., P. H. Warren y K. J. Gaston. 2005. Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews* 80:1-25.
- Ezcurra, C. y C. Brion. 2005. Plantas del Nahuel Huapi: Catálogo de la Flora Vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue. Red Latinoamericana de Botánica, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Farji-Brener, A. G., G. Barrantes y A. Ruggiero. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: A test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* 104:165-171.
- Farji-Brener, A. G., J. C. Corley y J. Bettinelli. 2002. The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: The importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions* 8:235-243.
- Fernani, P., P. Sackmann y F. Cuezco. 2008. Environmental determinants of the distribution and abundance of the ants, *Lasiophanes picinus* and *L. valdiviensis*, in Argentina. *Journal of Insect Science* 8.
- Fernani, P. N., P. Sackmann y A. Ruggiero. 2010. Richness-environment relationships in epigaeic ants across the Subantarctic-Patagonian transition zone *Insect Conservation and Diversity* 3:278-290.
- Ferreira, M., S. Clayton y C. Ezcurra. 1998. La flora altoandina de los sectores este y oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36:65-79.
- Finch, D. M. 1989. Habitat use and habitat overlap of riparian birds in three elevational zones. *Ecology* 70:866–880.
- Fisher, R. A., A. S. Corbet y C. B. Williams. 1943. The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology* 12:42-58.

- Fleishman, E., G. T. Austin y A. D. Weiss. 1998. An empirical test of Rapaport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79:2482-2493.
- Flombaum, P. y O. E. Sala. 2007. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Arid Environments* 69:352-358.
- Flores, G. E. 1997. Revisión de la tribu Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 56:1-19.
- Folgarait, P. J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: A review. *Biodiversity and Conservation* 7:1221-1244.
- Francis, A. P. y D. J. Currie. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* 161:523-536.
- Gaston, K. J. 1996. Species richness: measure and measurement. Páginas 77–113 en K. J. Gaston, editor. *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- González-Megías, A., J. M. Gómez y F. Sánchez-Piñero. 2008. Factors determining beetle richness and composition along an altitudinal gradient in the high mountains of the Sierra Nevada National Park (Spain). *Ecoscience* 15:429-441.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparisons of species richness. *Ecology Letters*:379-391.
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison. 2002. Biogeography at a regional scale: deterrmnants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83:1604-1609.
- Gotelli, N. J. y G. L. Entsminger. 2006. EcoSim null models software for ecology. <http://www.garyentsminger.com/ecosim>.
- Greenberg, C. H., L. D. Harris y D. G. Neary. 1995. A comparison of bird communities in burned and salvage-logged, clearcut, and forested Florida sand pine scrub. *Wilson. Bull.* 107:40–54.
- Greenslade, P. J. M. 1974. Sampling ants with pitfall traps: Digging-in effects. *Insectes Sociaux* 20:343-353.
- Griffiths, D. 1998. Sampling effort, regression method, and the shape and slope of size—abundance relations. *Journal of Animal Ecology* 67:795-804.

- Grytnes, J. A. y O. R. Vetaas. 2002. Species Richness and Altitude: A comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159:294-304.
- Guégan, J. F., S. Lek y T. Oberdorff. 1998. Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391:382-384.
- Gullan, P. J. y P. S. Cranston. 2005 *The Insects: An Outline of Entomology*. 3rd edition. Blackwell Publishing Oxford, UK
- Gutiérrez, D. 1997. Importance of historical factors on species richness and composition of butterfly assemblages (Lepidoptera: Rhopalocera) in northern Iberian mountain range. *Journal of Biogeography* 24:77-88.
- Hammond, P. M. 1992. Species inventory. Global diversity. States of the Earth's Living Resources. Páginas 17-38 World Conservation Monitoring Centre, Chapman and Hall.
- Hammond, P. M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 345:119-136.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003a. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Hawkins, B. A. y E. E. Porter. 2003a. Does herbivore diversity depend on plant diversity?: the case of California butterflies. *The American naturalist* 161:40-49.
- Hawkins, B. A. y E. E. Porter. 2003b. Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology* 28:678-686.
- Hawkins, B. A., E. E. Porter y J. A. F. Diniz-Filho. 2003b. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84:1608-1623.
- Hedges, L. V. y I. Olkin. 1985. *Statistical methods for meta-analysis*. Academic Press, New York.
- Heltsh, J. F. y N. E. Forrester. 1983. Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39:1-11.
- Hillebrand, H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163:192-211.

- Hodkinson, I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80:489-513.
- Holway, D. A., A. V. Suarez y T. J. Case. 2002. Role of abiotic factors in governing susceptibility to invasion: a test with Argentine ants. *Ecology* 83:1610–1619.
- Hosoda, H. 1999. Altitudinal occurrence of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on Mt. Kurobi, central Japan, with special reference to forest vegetation and soil characteristics. *Pedobiologia* 43:364-371.
- Irmeler, U. 2003. The spatial and temporal pattern of carabid beetles on arable fields in northern Germany (Schleswig-Holstein) and their value as ecological indicators. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98:141-151.
- Jankowski, T. y G. A. Weyhenmeyer. 2006. The role of spatial scale and area in determining richness-altitude gradients in Swedish lake phytoplankton communities. *Oikos* 115:433-442.
- Janzen, D. H., M. Ataroff, M. Farinas, S. Reyes, N. Rincon, A. Soler, P. Soriano y M. Vera. 1976. Changes in the Arthropod Community along an Elevational Transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* 8:193-203.
- Jay-Robert, P., J. M. Lobo y J. P. Lumaret. 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research* 29:196-205.
- Johnson, R. A. 1992. Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89:118-124.
- Kaspari, M. 2000. A primer of ant ecology. Páginas 9-24 *en* D. Agosti, J. Majer, L. Alonso y T. Schultz, editores. *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 280 p.
- Kaspari, M., L. Alonso y S. O'Donnell. 2000a. Three energy variables predict ant abundance at a geographical scale. *Proc. of the Royal Society* 267:485-489.
- Kaspari, M., S. O'Donnell y J. R. Kercher. 2000b. Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *The American Naturalist* 155.
- Kaspari, M. y M. Weiser. 1999. The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530-538.

- Kerr, J. T. y L. Packer. 1999. The environmental basis of North American species richness patterns among *Epicauta* (Coleoptera: Meloidae). *Biodiversity and Conservation* 8:617–628.
- Kerr, J. T., R. Vincent y D. J. Currie. 1998. Lepidopteran richness patterns in North America. *Ecoscience* 5:448-453.
- Klute, A. 1986. *Methods of Soil Analysis. Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America.
- Koivula, M., P. Punttila, Y. Haila y J. Niemelä. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22:424-435.
- Körner, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer [1]. *Trends in Ecology and Evolution* 15:513-514.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22:569-574.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf y F. Rubel. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259-264.
- Krasnov, B. y G. Shenbrot. 1996. Spatial structure of community of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Negev Highlands, Israel. *Ecography* 19:139-152.
- Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder y W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasunã, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31:1463-1476.
- Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster y W. Barthlott. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 31:1477-1487.
- Kusnezov, N. 1953. Las hormigas en los Parques Nacionales de la Patagonia y los problemas relacionados. *An. Mus. Nahuel Huapi* 3:105-124.
- Kusnezov, N. 1959. La fauna de hormigas en el oeste de la Patagonia y Tierra del Fuego. *Acta Zoológica Lilloana* XVII:321-401.
- Lassau, S. A. y D. F. Hochuli. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27:157-164.

- Lassau, S. A., D. F. Hochuli, G. Cassis y C. A. M. Reid. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: Do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions* 11:73-82.
- Latham, R. E. y R. E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy- diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67:325-333.
- Lawton, J. H. 1996. Patterns in ecology. *Oikos* 75:145-147.
- Lawton, J. H., M. MacGarvin y P. A. Heads. 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on Bracken. *Journal of Animal Ecology* 56:147-160.
- Lee, S. M. y A. Chao. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics* 50:88-97.
- Legendre, L. y P. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. 2 edition. Elsevier Scientific Publishing Company., Amsterdam-Oxford-New York.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69:1076–1089.
- Levin, S. A. y S. W. Pacala. 1997. Theories of simplification and scaling of spatially distributed processes. Páginas 271–295 *en* D. Tilmany P. Kareiva, editores. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, USA.
- Lobo, J. M. y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93:115–126.
- Lods-Crozet, B., E. Castella, D. Cambin, C. Ilg, S. Knispel y H. Mayor-Simeant. 2001. Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology* 46:1641-1661.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10:3-13.

- Longino, J. T., J. Coddington y R. K. Colwell. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83:689-702.
- Loranger, G., I. Bandyopadhyaya, B. Razaka y J. F. Ponge. 2001. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology & Biochemistry* 33:381-393.
- Lyons, S. K. y M. R. Willig. 1999. A hemispheric assessment of scale-dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* 80:2483-2491.
- Lyons, S. K. y M. R. Willig. 2002. Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology* 83:47-58.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species.* Harper and Rowe Publishers, New York.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*, Oxford.
- Mani, M. S. 1968. *Ecology and biogeography of high altitude insects.* Dr. W. Junk N.V, Publishers, The Hague.
- Mazía, N. C., E. J. Chaneton y T. Kitzberger. 2006. Small-scale habitat use and assemblage structure of ground-dwelling beetles in a Patagonian shrub steppe. *Journal of Arid Environments* 67:177-194.
- McCain, C. M. 2005. Elevational Gradients In Diversity Of Small Mammals. *Ecology* 86:366-372.
- McCain, C. M. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16:1-13.
- McCain, C. M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18:346-360
- McCain, C. M. 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19:541-553.
- McCoy, E. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58:313-322.
- McGarigal, K. y W. C. McComb. 1992. Streamside versus upslope breeding bird communities in the central Oregon coast range. *Journal of Wildlife Management* 56:10-23.

- McGeoch, M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73:181-201.
- Mech, S. G. y P. A. Zollner. 2002. Using body size to predict perceptual range. *Oikos* 98:47-52.
- Melbourne, B. A. 1999. Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology* 24:228-239.
- Menke, S. B. y D. A. Holway. 2006. Abiotic factors control invasion by ants at the community scale. *Journal of Animal Ecology* 75:368-376.
- Mermoz, M. A. 2006. Interacciones paisaje-disturbio en ecosistemas boscosos de norpatagonia: influencias del paisaje en la propagación del fuego y la recuperación de la vegetación luego de incendios. Maestría en Recursos naturales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Michener, C. D. 1979. Biogeography of bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66:277-347.
- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, C. M. McCain, A. R. McCune, L. A. McDade, M. A. McPeck, T. J. Near, T. D. Price, R. E. Ricklefs, K. Roy, D. F. Sax, D. Schluter, J. M. Sobel y M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315-331.
- Morrison, L. W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology* 79:1135-1146.
- Morrone, J. J. 1994. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. . *Global Ecology and Biogeography Letters* 4:188-194.
- Morrone, J. J. y S. Roig Juñent. 1995. The diversity of Patagonian weevils. An illustrated checklist of the Patagonian Curculioniodea (Insecta: Coleoptera). Ediciones L.O.L.A., Buenos Aires.
- Nieder, J., S. Engwald y W. Barthlott. 1999. Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20:66-75.
- Niemelä, J., Y. Haila y P. Punttila. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19:352-368.

- Nogués-Bravo, D., M. B. Araujo, T. S. Romdal y C. Rahbek. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453 216-219.
- O'Brien, E. M. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20:181-198.
- Oliver, I. y A. J. Beattie. 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology* 7:562-568.
- Oliver, I. y A. J. Beattie. 1996a. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications* 6:594-607.
- Oliver, I. y A. J. Beattie. 1996b. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study. *Conservation Biology* 10:99-109.
- Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10:129-150.
- Olson, D. M. y E. Dinerstein. 2002. The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199-224.
- Otte, D. 1976. Species richness patterns of New World desert grasshoppers in relation to plant diversity. *Journal of Biogeography* 3:197-209.
- Palin, O., F. , P. Eggleton, Y. Malhi, C. A. J. Girardin, A. Rozas-Dávila y C. L. Parr. 2010. Termite Diversity along an Amazon–Andes Elevation Gradient, Peru. *Biotropica* In press.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71:1195-1198.
- Paruelo, J. M., M. R. Aguiar y R. A. Golluscio. 1988. Soil water availability in the Patagonian arid steppe: Gravel content effect. *Arid Land Research and Management* 2:67-74.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. E. Sala y R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral* 8:85-102.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *American Naturalist* 100:33-46.
- Pik, A. J., I. Oliver y A. J. Beattie. 1999. Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates. *Australian Journal of Ecology* 24:555-562.

- R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Páginas 182–204 *en* M. E. Soulé, editor. Conservation Biology: the science of scarcity and diversity, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography* 18:200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist* 149:875-902.
- Rahbek, C. 2005. The rol of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8:224-239.
- Rahbek, C. y G. R. Graves. 2000. Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of the Royal Society of London series B-Biological Sciences* 267:2259-2265.
- Ralph, C. J. 1985. Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *Condor* 87:471-483.
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho y L. M. Bini. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321-327.
- Ribeiro, S. P., M. A. A. Carneiro y G. W. Fernandes. 1998. Free-feeding insect herbivores along environmental gradients in Serra do Cipó: basis for a management plan. *Journal of Insect Conservation* 2:107-118.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.
- Richardson, D. M., P. A. Williams y R. J. Hobbs. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21:511-527.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Roig-Juñent, S., M. C. Domínguez, G. E. Flores y C. Mattoni. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66:404-420.

- Roig-Juñent, S., M. F. Tognelli y J. J. Morrone. 2008. Aspectos biogeográficos de los insectos de la Argentina. Páginas 11-29 *en* L. E. Claps, G. Debandi y S. Roig-Juñent, editores. Biodiversidad de artrópodos argentinos, Vol. 2. Sociedad Entomológica Argentina, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Rosenthal, R. 1979. The "file drawer problem" and tolerance for null results. *Psychological Bulletin* 86:638– 641.
- Rosenzweig, M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: Prediction from climatological data. *American Naturalist* 102:67-74.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy* 73:715-730.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M. L., W. R. Turner, J. G. Cox y T. H. Ricketts. 2003. Estimating diversity in unsampled habitats of a biogeographical province. *Conservation Biology* 17:864-874.
- Rowe, R. J. y S. Lidgard. 2009. Elevational gradients and species richness: do methods change pattern perception? . *Global Ecology and Biogeography* 18:163-177.
- Ruggiero, A. y C. Ezcurra. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. Páginas 141–154 *en* J. J. Morrone y J. Llorente, editores. Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, Fac. de Ciencias, UNAM, México DF.
- Ruggiero, A., P. Sackmann, A. G. Farji-Brener y M. Kun. 2009. Beetle abundance-environment relationships at the subantarctic-patagonian transition zone. *Insect Conservation and Diversity* 2:81-92.
- Ryder Wilkie, K. T., A. L. Mertl y J. F. A. Traniello. 2010. Species Diversity and Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. *PLoS ONE* 5:e13146. doi:13110.11371/journal.pone.0013146.
- Sackmann, P. 2005. Efecto de *Vespula germanica* sobre un ensamble nativo de artrópodos en el NO de la Patagonia. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Sackmann, P. y A. G. Farji-Brener. 2006. Effect of fire on ground beetles and ant assemblages along an environmental gradient in NW Patagonia: Does habitat type matter? *Ecoscience* 13:360-371.

- Sackmann, P. y G. E. Flores. 2009. Temporal and spatial patterns of tenebrionid beetle diversity in NW Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:1095-1102.
- Sackmann, P., A. Ruggiero, M. Kun y A. G. Farji-Brener. 2006. Efficiency of a rapid assessment of the diversity of ground beetles and ants, in natural and disturbed habitats of the Nahuel Huapi region (NW Patagonia, Argentina). *Biodiversity & Conservation* 15:2061–2084.
- Sanders, N. J., R. R. Dunn, M. C. Fitzpatrick, C. E. Carlton, M. R. Pogue, C. R. Parker y T. R. Simons. 2009. A diversity of elevational diversity gradients. Páginas 75-87 *en* C. Körner y E. Spehn, editores. *Data mining for global trends in mountain biodiversity*, Boca Raton, FL, USA.
- Sanders, N. J., J. P. Lessard, M. C. Fitzpatrick y R. R. Dunn. 2007. Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography* 16:640-649.
- Sanders, N. J., J. Moss y D. Wagner. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography* 12:93-102.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Páginas 11-45 *en* F. Vuilleumier y M. Monasterio, editores. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press and The American Museum of Natural History.
- Sasal, Y. 2009. Efecto del ganado en áreas incendiadas sobre la comunidad de artrópodos terrestres y las interacciones planta-insecto en el NO de la Patagonia, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro.
- Scudder, G. G. E. 2000. Pitfall trapping Ecological Monitoring and Assessment Network Coordinating Office, Ecosystem Science Directorate of Environment Canada. <http://eqb-dqe.cciw.ca/eman>.
- Schall, J. J. y E. R. Pianka. 1978. Geographical trends in numbers of species. *Science* 201:679-686.
- Schowalter, T. D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. 2nd edition. Academic Pr, San Diego, CA.

- Sfenthourakis, S. 1992. Altitudinal effect on species richness of Oniscidea (Crustacea; Isopoda) on three mountains in Greece. *Global Ecology and Biogeography Letters* 2:157-164.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. A mathematical model of communication. University of Illinois Press.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad y M. Ritchie. 1998a. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152:738-750.
- Siemann, E., D. Tilman, J. Haarstad y M. Ritchie. 1998b. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American naturalist* 152 738–750.
- Simila, M., J. Kouki, M. Monkkonen y A. Sippola. 2002. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography* 25:42-52.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
- Smith, E. P. y G. van Belle. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40:119-129.
- Spence, J. R. y J. K. Niemelä. 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *Canadian Entomologist* 126:881-894.
- Speziale, K. L., A. Ruggiero y C. Ezcurra. 2010. Plant species richness–environment relationships across the Subantarctic–Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* 37:449-464.
- StatXact-6. 2003. A Statistical Package for Exact Nonparametric Inference. Cytel Software Corporation, Cambridge, MA.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of the Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140:893-911.
- Swengel, A. B. 2001. A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity and Conservation* 10:1141-1169.
- ter Braak, C. J. F. y P. Šmilauer. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52:23-40.

- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Am. Nat.* 107:481-501.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielborger, M. C. Wichmann, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92.
- Thomas, G. W. 1996. Soil pH and Soil Acidity Páginas 475-490 *en* J. M. Bigham, editor. *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods. SSSA Book Series Nr. 5.*
- Tummers, B. 2006. DataThief II <http://datathief.org/>.
- Turner, B. D. y E. Broadhead. 1974. The diversity and distribution of psocid populations on *Mangifera indica* L. in Jamaica and their relationship to altitude and micro-epiphyte diversity. *Journal of Animal Ecology* 43:173-190.
- Turner, J. R. G., C. M. Gatehouse y C. A. Corey. 1987. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos* 48:195-205.
- Turner, J. R. G., J. J. Lennon y J. A. Lawrenson. 1988. British bird species distributions and the energy theory. *Nature* 335:539-541.
- Van Ingen, L. T., R. I. Campos y A. N. Andersen. 2008. Ant community structure along an extended rain forest–savanna gradient in tropical Australia. *Journal of Tropical Ecology* 24:445-455.
- Vasconcelos, H. L. y J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: a comparison of forests and savannas. *Biotropica* 38:100-106.
- Veblen, T. T., T. Kitzberger, E. Raffaele y D. Lorenz. 2003. Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. Páginas 265 – 295 *en* T. T. Veblen, W. Baker, G. Montenegro y T. W. Swetnam, editores. *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas. Ecological Studies 160* Springer, New York.
- von Humboldt, A. 1849. *Aspects of Nature in Different Lands and Different Climates, With Scientific Elucidations.*
- Wallace, A. R. 1876a. *The Geographical Distribution of Animals.*
- Wallace, A. R. 1876b. *The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface.* 1962 edition. Hafner Publishing Company, New York, USA.

- Wallace, A. R. 1878. Tropical Nature and Other Essays.
- Wang, C., J. S. Strazanac y L. Butler. 2001. Association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and habitat characteristics in oak-dominated mixed forests. *Environmental Entomology* 30:842-848.
- Warkentin, B. y T. Maeda. 1980. Physical and mechanical characteristics of Andisols. Páginas 281-301 *en* B. K. Theng, editor. Soil with variable charge. New Zealand Society of Soil Science, New Zealand.
- Watt, J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology* 1:381-452.
- White, R. E. 1998. Beetles: A Field Guide to the Beetles of North America. The Peterson field guide series 29. Houghton Mifflin Harcourt, Boston.
- Whittaker, R. H. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147:250.
- Whittaker, R. J. 2010. Meta-analysis and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecography*. in press.
- Whittaker, R. J. y E. Heegaard. 2003. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 84:3384-3390.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis y R. Field. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28:453-470.
- Wilson, E. O. 1987. The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). *Conservation Biology* 1:344-346.
- Willdenow, K. L. 1805. The Principles of Botany, and Vegetable Physiology.
- Willig, M. R. 2000. Latitude, trends with *en* S. A. Levin, editor. Encyclopedia of biodiversity. Academic Press, San Diego, USA.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.
- Willink, A. 1985. Zoogeografía de la entomofauna argentina. VII Jornadas Argentinas de Zoología. Mar del Plata, Argentina.
- Willink, A. 1991. Contribución a la zoogeografía de insectos argentinos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba* 59:125-147.

- Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 30:313-323.
- World Conservation Monitoring Centre. 1992. *Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources* (Groombridge, ed.) Chapman y Hall. .
- Ziesche, T. M. y M. Roth. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255:738-752.