



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Análisis de las comunidades de Carabidae Y Afodiidae (Insecta, Coleóptera) bajo diferentes usos del suelo en el Bajo Delta del río Paraná

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Analia Soledad Nanni

Director de tesis y Consejero de Estudios: Dr. Rubén Quintana

Lugar de trabajo: Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3ia), Universidad Nacional de San Martín (UNSAM)

Lugar y Fecha de defensa: Buenos Aires, 5 julio de 2017

Análisis de las comunidades de Carabidae Y Afodiidae (Insecta, Coleóptera) bajo diferentes usos del suelo en el Bajo Delta del río Paraná

Resumen

El cambio en el uso del suelo, particularmente el reemplazo de hábitats naturales por monocultivos como las plantaciones forestales, ha conducido a la modificación de la composición de las comunidades, constituyendo uno de los principales causales de la pérdida de biodiversidad. En la actualidad, los humedales se encuentran entre los sistemas más amenazados por los cambios en el uso del suelo. Estos cambios afectan a la integridad ecológica de los mismos y, por ende, a la provisión de bienes y servicios que brindan a la sociedad. En el Bajo Delta del Río Paraná las forestaciones comerciales de salicáceas (sauces y álamos) constituyen la principal actividad económica de la región. Más recientemente, la introducción de la ganadería como parte del sistema forestal (en los denominados “sistemas silvopastoriles”) insinúa un cambio rotundo en el escenario agropecuario de la región. Los efectos de estas actividades económicas impactan sobre la vegetación, el suelo y las comunidades bióticas de los humedales del Bajo Delta. A fin de analizar esta problemática, se realizó un estudio enfocado en las familias de coleópteros Carabidae y Aphodiidae. Dichas familias cumplen un papel ecológico importante en cuanto al mantenimiento de los suelos y están considerados como buenos indicadores del grado de antropización de los ambientes y de los cambios en el uso del suelo. Por estos motivos, el objetivo general del presente trabajo es evaluar las condiciones ambientales en los distintos sistemas productivos (forestaciones de álamo y sauce y sistemas silvopastoriles) a través del análisis de sus efectos sobre las comunidades de ambas familias de escarabajos. Para ello, se compararon forestaciones de álamo adulta (11-15 años) y joven (5-7 años) con y sin ganado, y forestación de sauce adulto y joven cada 45 días durante dos años (se consideraron 3 rodales por tipo forestal). Se registró un total de 45 especies, 10 de afódidos y 35 de carábidos. Los ambientes presentaron especies con diferentes características ecológicas y marcadas variaciones fenológicas estacionales lo cual se expresó en diferencias en las comunidades de los escarabajos estudiados. La antropización de los ambientes analizados dio como resultado la presencia de una mayor proporción de especies mesófilas respecto a las hidrófilas que se hubieran esperado por tratarse de ambientes localizados en áreas de humedales. Las especies presentaron máxima actividad durante las estaciones de invierno y primavera. Los resultados muestran que las distintas comunidades se diferenciaron en cuanto a

sus parámetros estructurales (diversidad, riqueza y equitatividad taxonómica) dependiendo del ambiente y de la estación del año. La identidad forestal, la edad del rodal, el manejo de las forestaciones y la estacionalidad dada por la ecología de las especies de ambas familias de escarabajos fueron determinantes para definir el ensamble de cada comunidad. No se encontraron diferencias en la diversidad funcional entre ambientes pero sí entre las distintas estaciones del año. Las variables ambientales consideradas mostraron tener una influencia en la estructuración de las distintas comunidades. Los resultados alcanzados en el presente estudio aportan al conocimiento de estas familias de escarabajos, hasta ahora muy poco estudiados en el Bajo Delta del Paraná, y contribuyen con información de base para el protocolo de manejo de la biodiversidad en plantaciones forestales de esta región. En función de lo hallado en esta tesis, se plantea que la consideración de estas familias de escarabajos en el desarrollo de herramientas de gestión de los sistemas forestales y silvopastoriles del Bajo Delta del Paraná es esencial para integrar objetivos económicos, de conservación y de usos de la tierra.

Palabras claves: Carabidae, Aphodiidae, Forestaciones de Salicáceas, Comunidades, Bajo Delta del Río Paraná, Usos del suelo, Humedales.

Analysis of the Carabidae and Afodiidae (Insecta, Coleoptera) communities in different land uses of the Lower Delta of the Paraná River

Abstract

Changes in land use, particularly the replacement of natural habitats by monocultures such as afforestations, has led to an alteration in the communities composition, constituting one of the main causes of biodiversity loss. Currently, wetlands are among the most threatened systems by changes in land use. These changes affect their ecological integrity and, therefore, the provision of goods and services that they provide to society. In the Lower Delta of the Paraná River Salicaceae commercial afforestations (willows and poplars) constitute the main economic activity of the region. More recently, the introduction of livestock as part of the forest system (in the so-called "silvopastoral systems") suggests a deep change in the agricultural scenario of the region. The effects of these economic activities have an impact on the vegetation, soil and biotic communities inhabiting the Lower Delta wetlands. In order to analyze this problem, a beetles community study was carried out focusing on the Coleoptera Carabidae and Aphodiidae families. These families play an important ecological role in the maintenance of soils and are considered good indicators of anthropization level of environments as well as changes in land use. Therefore, the main objective of the present work is to evaluate the environmental conditions in two productive systems (poplar and willow afforestations and silvopastoral systems) throughout the analysis of their effects on the communities of both beetle families. In this context, we compared adult (11-15 years) and young (5-7 years) poplar with and without cattle, and adult and young willow afforestations every 45 days along two years (3 stands were considered by each forest type). A total of 45 species were recorded, 10 of aphodiines and 35 of carabids. The different habitat types have species with different ecological characteristics and marked seasonal phenological variations which were expressed in differences in the studied beetle communities. The anthropization of the analysed habitat types resulted in the presence of a greater proportion of mesophilic species, greater than the hydrophilic, which would be expected to be the most abundant as these forestations settle on former wetlands areas. The species showed maximum activity during winter and spring. The results show that the different communities differed in terms of their structural parameters (diversity, richness and taxonomic equity) depending on the habitat type and the season of the year. The afforestation identity, the age of the stands, the afforestation management and the

seasonality given by the ecology of the species of both beetles families were determinants to define the assembly of each community. No differences were found in the functional diversity among habitat types but if in the different seasons of the year. The considered environmental variables had an influence on the structuring of the different communities. The obtained results contribute to the knowledge of these families of beetles, which had been little studied until now in the Lower Delta of Paraná, and contribute with basic information for developing protocols of biodiversity management in afforestations of this region. According to the results of this thesis, it is argued that the consideration of these beetle families in the development of management tools for the forest and silvopastoral systems of the Lower Paraná Delta is essential for integrating economic, conservation and land use objectives.

Key words: Carabidae, Aphodiidae, Salicaceae Afforestations, Communities, Lower Delta of the Paraná River, Land Uses, Wetlands.

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi director de tesis Rubén Quintana por acompañarme desde hace muchos años en el camino de la ciencia, con pasión y respeto a nuestro lugar de trabajo, los humedales del Delta del Río Paraná. Gracias Rubén por seguir confiando en mí y por estar presente en muchos momentos durante estos años tanto profesionales como personales.

Quiero agradecer especialmente a Armando Cicchino, junto con Rubén, mi director de beca. Gracias Armando por contagiarme el amor por los carábidos, por enseñarme de entomología y por tantas horas de identificación. Quiero agradecerles a vos y a Dani por abrirme las puertas de su casa y hacerme sentir como si fuera mía también! Y no me olvido de la campaña que mi papá más disfrutó, la que hicimos con vos!

Desde lo más profundo de mi corazón quiero agradecerle a mi asistente de campo, mi papá por haberme acompañado en cada una de las campañas con entusiasmo y dedicación. Por haberse hecho conocido y querido en todos los lugares donde anduvimos, hasta en los congresos me preguntan por él! Gracias papi, te adoro...

A mis amigos y compañeros de trabajo: Andrea Magnano, Pamela Krug, Facundo Schivo, Diego Aquino, Yanina Sica, Valeria Casa, Gabriela González Garraza, Luciana Burdman, Daniela González y Emiliano Boné por hacer del ámbito laboral un lugar de risas, compañerismo y complicidad. Especialmente quiero agradecer a Andre, a Pame y a Facu por el aguante y la ayuda! A Elizabeth Astrada y Georgina Eliano, por ayudarme con las muestras de pH y CE cuando el tiempo me corría.

A la empresa Papel Prensa que siempre brindó su apoyo y dispuso de sus instalaciones. Especialmente a Juan Manuel García Conde y a Marcos Jouanny por su buena predisposición a solucionar cualquier inconveniente. A la familia Gómez que me abrió las puertas de su campo y me dio alojamiento durante algunas campañas. Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

(INTA) por brindarme alojamiento en las primeras campañas, especialmente a Darío Ceballos (EEA-INTA Delta) por su ayuda con los equipos para los muestreos de suelo y sus consejos sobre el análisis e interpretación de los datos edáficos.

Al Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA) perteneciente a la Universidad Nacional de San Martín (UNSAM) por otorgarme un hermoso lugar de trabajo. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por apoyar este trabajo mediante los siguientes subsidios: 1) “Herramientas para el manejo sustentable de la actividad pecuaria y el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de los humedales del Delta del Paraná”. Proyecto de Investigación Científica y Tecnológica (PICT Bicentenario No. 2227), FONCyT (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica). 2) “Efectos de las actividades ganaderas sobre los ecosistemas de humedal del Delta de Río Paraná”. Proyecto de Investigación Plurianual (PIP No. 0092) CONICET.

Quiero agradecer a toda mi familia y amigos. Especialmente a mi mamá y mi hermana por estar siempre presentes, acompañándome y fortaleciéndome. Gracias por apoyarme toda la vida pero por sobre todo en este último tiempo de escritura, que no resultó fácil. Gracias por cuidar a Antonia desde que tiene un mes de vida para que yo pudiera terminar la tesis!

Finalmente quiero agradecerle a mi compañero, Gustavo. Gracias amor por respetarme siempre y respetar la profesión que elegí, gracias por cuidarme en exceso, gracias por acompañarme todos los días, gracias por contenerme, escucharme y aconsejarme. Gracias por haber formado juntos esta hermosa familia y haberte hecho cargo de la casa entera durante estos últimos meses de tesis. Pero por sobre todo, gracias por Antonia!

Le dedico esta tesis a Antonia,

con tu llegada iluminaste mi vida entera.

Sos la razón de todas mis razones...

Contenido

Resumen.....1

Abstrac.....3

Agradecimientos.....5

Contenido.....8

Lista de figuras.....12

Lista de tablas.....18

Capítulo I: Marco teórico, objetivos y estructura de la tesis.....20

1.1 Marco teórico.....21

 1.1.1 La pérdida actual de Biodiversidad como consecuencia del cambio un el uso del suelo.....21

 1.1.2 Cambios en el uso del suelo en humedales.....23

 1.1.3 El uso de especies indicadoras para la evaluación del impacto generado por el cambio en el uso del suelo.....24

 1.1.4 Coleópteros como indicadores del cambio en el uso del suelo.....25

1.2 Objetivos, Hipótesis y Estructura de la tesis.....27

 1.2.1 Objetivos.....27

 1.2.2 Hipótesis generales de la tesis.....28

 1.2.3 Estructura de la tesis.....29

Capítulo II: Área de Estudio.....31

2.1 Los humedales del Delta del Paraná.....32

2.2 El Bajo Delta Insular.....34

2.2.1	Clima.....	36
2.2.2	Suelos.....	36
2.2.3	Manejo del agua.....	37
2.2.4	Principales sistemas productivos: Plantaciones forestales y sistemas silvopastoriles.....	38
2.3.	Diseño de muestreo.....	40
2.3.1	Descripción de los ambientes presentes en cada uso productivo.....	41
Capítulo III: Las familias Carabidae y Aphodiidae como grupo de estudio.....		44
3.1	Introducción.....	45
3.1.1	Carábidos y afódidos: Estado actual de su conocimiento.....	45
3.1.2	Aspectos generales de la biología de los carábidos y afódidos.....	46
3.2	Objetivos particulares.....	50
3.3	Hipótesis y predicciones.....	50
3.4	Metodología.....	51
3.4.1	Muestreo de artrópodos.....	51
3.4.2	Caracterización de las especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos.....	54
3.4.3	Fenología.....	55
3.5	Resultados.....	57
3.5.1	Caracterización de las especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos.....	57
3.5.2	Fenología.....	62
3.6	Discusión.....	67

3.6.1 Caracterización de especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos.....	67
3.6.2 Fenología.....	71
Capítulo IV: Las comunidades de carábidos y afódidos en ambientes de los principales usos productivos del Bajo Delta del río Paraná.....	76
4.1 Introducción.....	77
4.2 Objetivos particulares.....	79
4.3 Hipótesis y predicciones.....	79
4.4 Metodología.....	80
4.5 Análisis estadísticos.....	80
4.6 Resultados.....	83
4.7 Discusión.....	99
Capítulo V: Influencia de las variables microambientales en la estructura de las comunidades de carábidos y afódidos.....	108
5.1 Introducción.....	109
5.2 Objetivos particulares.....	111
5.3 Hipótesis y predicciones.....	111
5.4 Metodología.....	112
5.4.1 Muestreo de artrópodos.....	112
5.4.2 Muestreo de variables edáficas.....	112
5.4.3 Muestreo de variables de vegetación.....	114
5.5 Análisis estadísticos.....	114
5.5.1 Caracterización de los ambientes.....	114

5.5.2 Análisis de nicho.....	115
5.6 Resultados.....	116
5.6.1 Caracterización de los ambientes.....	116
5.6.2 Análisis de nicho.....	121
5.7 Discusión.....	128
Capítulo VI: Consideraciones finales.....	133
6.1 Conclusiones Generales.....	134
6.2 Disparadores para futuras investigaciones.....	139
Anexo de Tablas.....	141
Anexo de Figuras.....	143
Anexo de análisis estadísticos.....	148
Anexo 1: Riqueza y Diversidad.....	148
Anexo 2: Diversidad Funcional.....	149
Anexo 3: Análisis de nicho, Outlying Mean Index (OMI).....	151
Referencias Bibliograficas.....	152

Lista de figuras

- Figura 2.1: Ubicación del Delta del río Paraná en Argentina y en particular del Bajo Delta del río Paraná.....33
- Figura 2.2: Ubicación del Bajo Delta Insular del río Paraná mostrando las unidades de paisaje que lo conforman y el Núcleo Forestal.....35
- Figura 2.3: Esquema del perfil topográfico y patrón de paisaje de una isla de la unidad IV. Fuente: Malvárez 1999.....35
- Figura 2.4: Ambientes seleccionados en el establecimiento “Las Carabelas”, perteneciente a la empresa Papel Prensa (B) y en el establecimiento de la familia Gómez (A). AAG: Álamo Adulto con Ganado, AJG: Álamo Joven con Ganado, AJ: Álamo Joven sin Ganado, AA: Álamo Adulto sin Ganado, SA: Sauce Adulto y SJ: Sauce Joven.....41
- Figura 2.5: Ambientes muestreados en los dos tipos de usos productivos en el Bajo Delta Insular del Río Paraná: Forestación de álamo adulta sin ganado (a), Forestación de álamo joven sin ganado (b), Forestación de sauce adulta (c), Forestación de sauce joven (d), Forestación de álamo adulta con ganado (e) y Forestación de álamo joven con ganado (f).....43
- Figura 3.1: *Loxandrus audouini* hembras colectadas en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Izquierda: ejemplar teneral; derecha: ejemplar adulto. Foto: Armando Cicchino.....47
- Figura 3.2: Fotografía tomada bajo condiciones de laboratorio, donde se observa la cópula de individuos de la especie *Paranortes cordicollis*. Foto: Gustavo Del Gaudio.....48
- Figura 3.3: Tipos de alas presentes en *Meraulax alatus*. En la parte superior se observa el ala de un individuo micróptero mientras que en la parte inferior, el ala de un individuo macróptero. Foto: Armando Cicchino.....49
- Figura 3.4: Trampa de caída utilizada para la captura de los coleópteros en los distintos ambientes presentes en forestaciones y sistemas silvopastoriles del Bajo Delta Insular del Río Paraná.....52
- Figura 3.5: Disposición de las trampas de caída para artrópodos localizadas en cada ambiente presente en forestaciones y sistemas silvopastoriles del Bajo Delta Insular del Río Paraná.....53

Figura 3.6: Áreas de distribución de *Argutoridius abacetoides*, *Meraulax alatus*, *Bembidion uruguayense* y *Aephnidius bonariensis*, especies endémicas de las costas de los ríos Paraná, Uruguay y De La Plata.....61

Figura 3.7: Fenología de especies de carábidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las ordenadas con la densidad de actividad...64

Figura 3.8: Fenología de especies de carábidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las ordenadas con la densidad de actividad...65

Figura 3.9: Fenología de especies de afódidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las ordenadas con la densidad de actividad..66

Figura 3.10: Número de individuos micrópteros (línea negra) y macrópteros (línea roja) correspondientes a: a) *Meraulax alatus* y b) *Paranortes cordicollis*, colectados en los distintos ambientes presentes en los usos productivos forestal y silvopastoril del Bajo Delta Insular del Río Paraná.....67

Figura 4.1: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante el invierno en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....85

Figura 4.2: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante la primavera en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ =

álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....86

Figura 4.3: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante el otoño en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....87

Figura 4.4: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante el verano en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....88

Figura 4.5: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de invierno en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.....89

Figura 4.6: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de primavera en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.....90

Figura 4.7: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de verano en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores

correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.....91

Figura 4.8: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de otoño en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.....92

Figura 4.9: Análisis de Componentes Principales (PCA) para las comunidades de carábidos y afódidos presentes a lo largo del año en los distintos tipos de ambientes del Bajo Delta Insular del Río Paraná. Se grafican los centroides (puntos) de los rodales muestreados para cada tipo de ambiente. El color de los mismos indica la estación del año correspondiente: rojo = verano; azul = invierno; amarillo = otoño y verde = primavera. El círculo negro indica el ordenamiento por especie forestal (sauces vs álamos con y sin ganado). AA = Álamo Adulto sin ganado; AJ = Álamo Joven sin ganado; SA = Sauce Adulto; SJ = Sauce Joven; AAG = Álamo Adulto con Ganado y AJG = Álamo Joven con Ganado. V = verano; O = otoño; I = invierno y P = primavera. Los acrónimos para las distintas especies se muestran en el Anexo 2.....96

Figura 4.10: Grupos funcionales para los ambiente en cada estación del año en el Bajo Delta del Río Paraná. Hábito de alimentación de los adultos: Z = Zoófago; O = Omnívoro; D = Detritívoro; G = Granívoro. Preferencia de humedad del suelo: H = hidrófilo; M = mesófilo y X = xerófilo. Ambientes: AA = Álamo Adulto sin ganado; AJ = Álamo Joven sin ganado; SA = Sauce Adulto; SJ = Sauce Joven; AAG = Álamo Adulto con Ganado y AJG = Álamo Joven con Ganado.....99

Figura 5.1: Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables ambientales muestreadas estacionalmente en los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo en el Bajo Delta del Río Paraná. Se grafican los centroides (puntos) de los rodales muestreados para cada ambiente en los distintos usos productivos; el color de los mismos indica la estación del año correspondiente: rojo

para el verano, azul para el invierno, amarillo para el otoño y verde para la primavera. Las flechas indican la influencia de cada variable ambiental sobre el correspondiente componente principal. Álamo Adulto (AA), Álamo Joven (AJ), Sauce Adulto (SA), Sauce Joven (SJ), Álamo Adulto Ganadero (AAG) y Álamo Joven Ganadero (AJG). V (verano), O (otoño), I (invierno) y P (primavera). H1: cobertura del estrato herbáceo, Ar: cobertura del estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y #heces: número de heces.....117

Figura 5.2: Análisis de nicho de las especies de carábidos y afódidos en los distintos ambientes presentes el Bajo Delta del Río Paraná. A. Ordenamiento de las variables ambientales (n = 8). H1: cobertura de estrato herbáceo, Ar: cobertura de estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y X: número de heces. B. Rotación de los ejes de marginalidad del análisis de nicho respecto a los componentes principales (CP) del Análisis de Componentes Principales de la Figura 5.1 C. Ordenamiento de las especies (n = 36). Los acrónimos correspondientes a los nombres científicos de las especies se encuentran detallados en la Tabla Anexo 2.....122

Figura 5.3: Nichos de las especies de carábidos y afódidos con marginalidad significativa en el conjunto de ambientes relevados en el Bajo Delta del Río Paraná. Los puntos representan a los rodales por estación (n = 144). Para cada especie, la elipse representa las condiciones ambientales promedio en que una especie está presente. Cada ambiente en el que la especie está presente se encuentra unido por una línea con el centro de la elipse. A: *Meraulax alatus*, B: *Lomanoxoides bitubericolis*, C: *Loxandrus audouini*, D: *Argutoridius abacetoides*, E: *Ataenius piscinus*, F: *Selenophorus anceps*, G: *Polpochila nigra*, H: *Oxycheila femoralis*, I: *Paranortes cordicollis*, J: *Pachymorphus striatulus*, K: *Scarites anthracinus*, L: *Scarites melanarius*, M: *Ataenius opatroides*, N: *Aspidoglossa intermedia*, y O: *Ataenius strigicaudus*.....127

Figura Anexo 1: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 1- *Aephnidius bonariensis*, 2- *Anisostichus posticus*, 3- *Argutoridius abacetoides*, 4- *Argutoridius bonariensis*, 5- *Argutoridius sp 3*, 6- *Argutoridius chilensis*, 7- *Aspidoglossa intermedia*, 8- *Bembidion uruguayense*, 9- *Brachinus olidus*.....143

Figura Anexo 2: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 10- *Bradycellus sp 2*, 11- *Ega montevidensis*, 12- *Galerita collaris*, 13- *Galerita lacordairei*,

14- *Incagonun discosulcatum*, 15- *Lophogenius ebeninus*, 16- *Loxandrus audouini*, 17- *Loxandrus planicollis*, 18- *Loxandrus simplex*.....144

Figura Anexo 3: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 19- *Meraulax alatus*, 20- *Metius circumfusus*, 21- *Oxycheila femoralis*, 22- *Pachymorphus chalceus*, 23- *Pachymorphus sp 2*, 24- *Pachymorphus striatulus*, 25- *Paraclivina breviscula*, 26- *Paranortes cordicollis*, 27- *Pelmatellus egenus*.....145

Figura Anexo 4: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 28- *Polpochila flavipes*, 29- *Polpochila nigra*, 30- *Pscudaptinus mimicus*, 31- *Scarites anthracinus*, 32- *Scarites melanarius*, 33- *Selenophorus sp 1*, 34- *Selenophorus anceps*, 35- *Semiclivina platensis*.....146

Figura Anexo 5: Imágenes de las especies de afódidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 36- *Ataenius gracilis*, 37- *Ataenius luctuosus*, 38- *Ataenius opatroides*, 39- *Ataenius picinus*, 40- *Ataenius platensis*, 41- *Ataenius stercorator*, 42- *Ataenius strigicaudus*, 43- *Lomanoxoides bitubericollis*, 44- *Martineziana dutertrei*, 45- *Parataenius simulator*.....147

Lista de tablas

- Tabla 3.1: Criterios utilizados para caracterizar a las especies de carábidos y afódidos encontrados en los ambientes de distintos usos productivos del Bajo Delta del río Paraná.....55
- Tabla 3.2: Número de especies pertenecientes a las familias Carabidae y Aphodiidae en cada tipo de ambiente presente en los usos productivos forestales y silvopastoriles en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. AA: Forestación de álamo adulta sin ganado; AJ: Forestación de álamo joven sin ganado; AAG: Forestación de álamo adulta con ganado (AAG); AJG: Forestación de álamo joven con ganado; SA: Forestación de sauce adulta; SJ: Forestación de sauce joven.....57
- Tabla 3.3: Caracterización de las especies relevadas en los distintos ambientes pertenecientes a los usos productivos forestales y silvopastoriles en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Ep: especialista, G: generalista, S: sinantropica, Hs: hemisinantropica, M: mesófilo, H: hidrófilo, X: xerófilo, Z: zoófago, Gr: granívoro, O: omnívoro, D: detritívoro, Ma: macróptero, P: pteridimórfico, A: áptero. AA: Forestación de álamo adulta sin ganado; AJ: Forestación de álamo joven sin ganado; AAG: Forestación de álamo adulta con ganado; AJG: Forestación de álamo joven con ganado; SA: Forestación de sauce adulta y SJ: Forestación de sauce joven.....59
- Tabla 3.4: Especies de carábidos y afódidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los distintos tipos de ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril en el Bajo Delta Insular del Río Paraná.....62
- Tabla 4.1: Diversidad de especies (Índice de Shannon-Wiener) para cada tipo de ambiente en los usos productivos considerados en el Bajo Delta insular del Río Paraná. E.E. = Error Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....84
- Tabla 4.2: Diversidad de especies (Índice de Shannon-Wiener) para cada estación del año en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. E.E. = Error Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). P = Primavera, I = Invierno, O = Otoño y V = Verano.....84
- Tabla 4.3: Riqueza de especies observada (S) en cada ambiente para las distintas estaciones del año y número total de especies esperadas según el estimador de Jackknife 1 (media \pm error estándar) en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Además se muestran los valores de singleton

(número de especies raras) y el nivel de inventario de cada ambiente. Letras distintas indican diferencias significativas. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.....93

Tabla 4.4: Correlación de Pearson entre las especies que más aportan al ordenamiento y el componente principal obtenido del análisis de Componentes Principales (PCA) para los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo muestreados en el Bajo Delta del Río Paraná (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).....95

Tabla 4.5: Valores de riqueza (FRic) y equitatividad (FEve) funcionales para cada estación del año. EE (error estándar); letras distintas indican diferencias significativas ($p = 0,05$). V = verano, O = otoño, I = invierno y P = primavera.....97

Tabla 5.1: Correlación entre las variables ambientales y los dos primeros componentes (CP1 y CP2) del análisis de componentes principales para los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo muestreados en el Bajo Delta del Río Paraná. La significancia fue evaluada mediante correlaciones de Pearson (*** $p < 0,0001$). H1: cobertura de estrato herbáceo, Ar: cobertura de estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y #heces: número de heces.....118

Tabla 5.2: Valores promedio \pm EE de las variables edáficas estimadas en los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo en el Bajo Delta del Río Paraná. DA: densidad aparente, CE: conductividad eléctrica. Letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes.....120

Tabla 5.3: Parámetros del índice medio periférico (OMI) para las especies de carábidos y afódidos registradas en los distintos ambientes pertenecientes a dos usos productivos del Bajo Delta del Río Paraná. El p valor pertenece al test de permutación de Monte-Carlo (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$).....125

Tabla Anexo 1: Abundancias absolutas de las especies de carábidos y afódidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná.....141

Tabla Anexo 2: Acrónimos de las especies de carábidos y afódidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná.....142

Capítulo I

Marco teórico, objetivos y estructura de la tesis

1.1 Marco teórico

1.1.1 La pérdida actual de Biodiversidad como consecuencia del cambio en el uso del suelo

En la actualidad la palabra “biodiversidad” es un término ampliamente difundido y utilizado en el lenguaje de muchas profesiones y constituye un tópico central tanto en congresos y otras reuniones científicas como en convenciones, tratados internacionales (e.g., la Convención sobre la Diversidad Biológica) y discursos políticos así como en encuentros de organizaciones conservacionistas a lo largo del mundo (Alzogaray 2010). Incluso, la actual cabeza de la Iglesia Católica, el Papa Francisco, la incorpora en su última Encíclica Papal, “Laudato Si’”. Esto da cuenta de la relevancia que adquirió en los últimos años la problemática de la pérdida de biodiversidad a nivel mundial. En el sentido estricto, por biodiversidad se entiende la cantidad y variedad de organismos vivos que hay en el planeta y puede definirse en términos de genes, especies, ecosistemas y paisajes que son el resultado de más de 3.000 millones de años de evolución (Zaccagnini et al. 2014). La conservación de dicha biodiversidad es esencial tanto para la estabilización y el mantenimiento de los procesos evolutivos como para la preservación de las funciones de los ecosistemas (Ehrlich y Wilson 1991; Srivastava y Vellend 2005). La biodiversidad posee valores éticos, estéticos y económicos directos, proporcionando alimento, medicinas y otros productos industriales (Ehrlich y Ehrlich 1992) y constituye, a su vez, el sostén para los servicios ecosistémicos que actualmente son aprovechados por la sociedad (Myers 1996; Altieri 1999). A pesar de ello, nuestro planeta experimenta una crisis ambiental que incluye una importante y acelerada pérdida de biodiversidad, estimándose que la tasa actual de extinción de especies es entre 100 y 1000 veces mayor que la histórica prehumana (Pimm et al. 1995). La causa de dicha pérdida se encuentra en el denominado “cambio global”, dentro del cual los cambios en el uso del suelo y el cambio climático constituyen los principales factores (Sala et al. 2000; Thomas et al. 2004; Foley et al. 2005). Algunos autores (e.g., Thomas et al. 2004; Seuss et al. 2014) han señalado

que el cambio climático está actualmente afectando la distribución y pérdida de especies en todo el mundo y se proyecta tener considerables impactos a lo largo de este siglo (Gitay et al. 2002; Thomas et al. 2004). Sin embargo, otros autores (e.g., Sodhi et al. 2009; Souza et al. 2014; Riordan y Rundel 2014) consideran que el cambio de uso del suelo es y será el principal conductor de la pérdida de biodiversidad en este siglo y en el próximo.

Numerosas actividades antrópicas impactan a gran escala sobre los ecosistemas naturales, promoviendo su tasa de recambio a corto plazo. Entre ellas se encuentran la agricultura intensiva, la minería, la ganadería, la producción forestal, el desarrollo urbano, la pesca comercial y los emplazamientos industriales, entre otras (Tilman et al. 2001). En la actualidad, más del 80% de la superficie del suelo está afectada directamente por dichas actividades mientras que el área restante es afectada indirectamente a través de los impactos generados sobre el clima, el agua, la calidad del aire, entre otros (Foley et al. 2005), con una apropiación del orden del 40% del total de la productividad neta de los ecosistemas terrestres del planeta (Vitousek et al. 1997). Esta transformación genera paisajes fragmentados dominados por una matriz de ambientes antropizados y algunos remanentes de ambientes nativos originales (Bennett 2006).

En la presente tesis nos focalizaremos en dos de las actividades antrópicas que más impactan sobre los ecosistemas naturales, la ganadería y la producción forestal. En este contexto, los cultivos y pasturas para el ganado se han convertido en los biomas más extensos del planeta, ocupando cerca del 40% de la superficie terrestre libre de hielo (Ramankutty y Foley 1999). La expansión agrícola generalmente genera una reducción del área, la calidad y la heterogeneidad de los hábitats naturales a través de los impactos relacionados con un mayor uso de agroquímicos, cambios en la labranza o prácticas de pastoreo y es ampliamente reconocida como un importante motor de pérdida de biodiversidad (Benton et al. 2003; Tschardt et al. 2012). Otra forma de uso

de la tierra en expansión es la forestación comercial de especies de árboles no nativos (Evans y Turnbull 2004). Las plantaciones forestales crean, a menudo, bosques artificialmente homogéneos con individuos del mismo tamaño y edad perteneciente a una o pocas especies leñosas. Este tipo de bosques artificiales presentan una oferta restringida de nichos y, por ende, sostienen una menor diversidad de especies (Stephens y Wagner 2007; Bremer y Farley 2010).

1.1.2 Cambios en el uso del suelo en humedales

Los humedales se encuentran entre los ecosistemas más amenazados por los cambios en el uso del suelo (Junk et al. 2013) debido a que los mismos, en general, implican obras de manejo del agua como drenajes, dragados o rellenos con la consiguiente degradación o transformación de sus características estructurales y funcionales (Baker et al. 2007; Sica 2016). Desde el siglo XX, la tasa de pérdida y degradación de humedales, mayor que para los ecosistemas terrestres y acuáticos, se ha intensificado y acelerado en todo el mundo (Gardner et al. 2015) y se prevé que continuará en las próximas décadas debido al aumento de la demanda global de tierra y agua (Sica 2016), generando consecuencias dramáticas para la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proveen (Zedler y Kercher 2005).

En lo referente a nuestro país, la expansión e intensificación de la agricultura en la región central de la Argentina se ha incrementado de manera acelerada, dando como resultado la conversión de pastizales nativos en cultivos anuales y de tierras históricamente utilizadas para ganadería en áreas sometidas a una agricultura intensiva, fundamentalmente de monocultivos (Viglizzo et al. 1997; Aizen et al. 2009; Paruelo et al. 2006). Estos procesos provocan tanto efectos sobre el propio ecosistema en el cual esta actividad se desarrolla (e.g., contaminación del agua, erosión, salinización, reducción de la fertilidad del suelo y pérdida de hábitats naturales; Oesterheld 2008) como sobre los ecosistemas vecinos que en muchos casos son receptores de dichos impactos a

través de flujos superficiales y subsuperficiales. En particular, se ha observado un importante desplazamiento en los últimos 20-30 años de la ganadería desde estas antiguas tierras de pastoreo hacia regiones con escasa o nula aptitud agrícola como es el caso de los humedales fluviales de la cuenca del Paraná (Pengue 2004; Binimelis et al. 2009; Quintana et al. 2014). Particularmente, en la región del Delta del Paraná se ha producido un incremento significativo de la cantidad de cabezas de ganado, pasando de 160.000 animales en 1997 a más de un millón en la actualidad (Quintana et al. 2014). Como consecuencia de los cambios en el uso del suelo, una importante parte de la superficie del Delta del Río Paraná ha experimentado una elevada transformación de sus humedales en un proceso que se ha dado en llamar “pampeanización”, *sensu* Pengue (2004)¹ en el cual extensas áreas de estos ecosistemas han sido transformadas para el desarrollo de plantaciones forestales de salicáceas y ganadería (Galafassi 2011; Pengue 2004).

1.1.3 El uso de especies indicadoras para la evaluación del impacto generado por el cambio en el uso del suelo

Una manera de evaluar el nivel y signo (negativo, positivo o neutro) del impacto generado en el ambiente a causa de los cambios en el uso del suelo es a través de la utilización de especies indicadoras (Niemi et al. 2004; Tejada Cruz et al. 2006; Toigo et al. 2013). En sentido general, todo organismo es indicador de las condiciones del medio donde se desarrolla ya que su existencia en un espacio y tiempo determinado responde a su capacidad de adaptarse a los factores ambientales que influyen en ese medio (Pinilla 1998). Sin embargo, de acuerdo a Pinilla (1998), para que un organismo sea considerado un buen indicador biológico debe poseer algunas condiciones y brindar información veraz y confiable, lo que puede resumirse en: 1) ser de fácil

¹ De acuerdo con este autor, “pampeanizar” significa trasladar todo el paquete tecnológico usado en la región pampeana para la agricultura y la ganadería hacia otras zonas del país bajo el supuesto de que todos los ecosistemas se comportan de la misma forma y que los resultados obtenidos van a ser idénticos.

colección y medición (cuantificable); 2) estar relacionado con el efecto que se desea indicar; 3) su comportamiento, en lo posible, se debe poder modelar o predecir; 4) debe existir información biológica y ecológica del indicador; 5) debe tener, preferiblemente, importancia dentro de la comunidad a la que pertenece; 6) se debe poder identificar taxonómicamente al nivel de especie; y 7) debe ser comparable en situaciones y sistemas similares.

A su vez, de acuerdo con McGeoch (2002), las especies indicadoras pueden clasificarse en tres categorías: a) Indicadores ambientales, que reflejan directamente las variables bióticas o abióticas del ambiente; b) indicadores ecológicos, que reflejan el impacto de cambios ambientales sobre un hábitat, comunidad o ecosistema y suelen ser utilizados para medir la respuesta del ecosistema a los disturbios antropogénicos y c) indicadores de biodiversidad, que son indicativos de la presencia de un taxa.

Muchos de los trabajos que tratan la pérdida de biodiversidad se focalizan en considerar como indicadores a mamíferos (Dirzo y Raven 2003; Gonzalez 2013), aves (Gregory et al. 2005; de Lima et al. 2013; Boyer y Jetz 2014) y plantas (Wood et al. 2013; Newbold et al. 2014). Sin embargo, de un tiempo a esta parte, los insectos, que comprenden el 80% de las especies descritas (Cardoso et al. 2011), se volvieron protagonistas en trabajos con este enfoque (e.g. Allegro y Sciaky 2003; Rainio y Niemelä 2003; Niemi y McDonald 2004; Dunn 2005; Thomas 2005; Runge et al. 2014). Por lo tanto varios taxa de artrópodos han sido utilizados para detectar impactos antropogénicos derivados de actividades tales como deforestación selectiva con fines comerciales, minería, agricultura y urbanización así como procesos de contaminación, cambio climático e invasión de especies exóticas (Work et al. 2002; Cano y Schuster 2004; Toigo et al. 2013; Callahan et al. 2006; Trager et al. 2013) por lo que su eficacia como indicadores está bastante probada.

1.1.4 Coleópteros como indicadores del cambio en el uso del suelo

Uno de los grupos más usados para detectar cambios en los usos del suelo son los artrópodos edáficos pertenecientes a las familias Carabidae y Aphodiidae (Kotze y O'Hara 2003; Vanbergen et al. 2005; Vanbergen et al. 2010; Chungu 2014), a partir de ahora nos referiremos a cada familia como carábidos y afódidos respectivamente. Dichas familias suelen ser elegidas como organismos indicadores debido a que se distribuyen ampliamente, además de ser muy abundantes en los ecosistemas terrestres (Thiele 1977), son sensibles a los cambios de uso del suelo (Ribera et al. 2001; Brose 2003), son taxonómicamente y ecológicamente diversos (Ribera et al. 2001; Cole et al. 2002), pueden ser colectados mediante métodos de muestreo estandarizados (Southwood 1978; Weyland 2005) y han sido estudiados intensivamente (Thiele 1977). Debido a su papel ecológico clave, la falta de estas familias puede afectar el funcionamiento de los ecosistemas tanto naturales como productivos. De hecho, ofrecen importantes servicios ecosistémicos tales como favorecer la productividad de los cultivos, en la descomposición de la materia orgánica, en el ciclado de nutrientes del suelo, en el control de plagas y la dispersión secundaria de semillas (Roslin 1999; Paleologos et al. 2007; Cicchino 2006b; Kwiatkowski 2011; Audino et al. 2014). En particular, las especies fosoriales, al excavar galerías, mejoran la estructura del suelo, aumentando su aireación, la infiltración del agua y el mejoramiento de las condiciones para el crecimiento de las raíces (Paleologos et al. 2007).

La estructura del hábitat puede ser un factor determinante en la distribución espacial y temporal de estas dos familias de escarabajos (Niemela 2001; French y Elliot 1999; Landis et al. 2000). Su abundancia y diversidad puede verse modificada en función del tipo de uso productivo, donde la estructura del mosaico ecológico suele encontrarse simplificada y por tal motivo llevar a las especies a carecer de ciertos requerimientos mínimos tales como sitios de refugio, reproducción,

disponibilidad de presas y facilidades para su desplazamiento (Cicchino et al. 2003; Cicchino 2006a).

Entre los pocos estudios disponibles para la región, se puede citar la tesis de licenciatura de Rubio (2004), donde utilizó a los carábidos como indicadores de sucesión secundaria durante el turno de cosecha del sauce americano (*Salix babylonica*) y la tesis de licenciatura de la autora de la presente tesis doctoral (Nanni 2010), donde se analizaron a los carábidos y afódidos como indicadores de heterogeneidad de hábitat y las diferentes comunidades asociadas a dichos hábitats.

Dado que el conocimiento de las comunidades de ambas familias de coleópteros en el Bajo delta del Paraná es caso, la finalidad del presente estudio es avanzar en el conocimiento sobre la respuesta a distintos sistemas productivos de las comunidades de estas dos familias de escarabajos. Particularmente, se plantea analizar dichos efectos sobre la riqueza y diversidad taxonómica y funcional de especies de carábidos y afódidos. Esto permitiría generar información inédita que contribuya a establecer pautas de gestión de la biodiversidad de estas familias de coleópteros en sistemas foresto-ganaderos del Bajo Delta del Río Paraná de forma tal de contribuir a una producción ambientalmente sustentable en estos humedales y mantener la provisión de bienes y servicios ecosistémicos que los mismos brindan a la sociedad.

1.2 Objetivos, Hipótesis y Estructura de la tesis

1.2.1 Objetivos

Objetivo general

El objetivo general de la tesis es evaluar como la variación ambiental encontrada entre ambientes dentro del sistema forestal y silvopastoril (producción conjunta forestal y ganadera)² afecta a las

² Los dos sistemas productivos más extendidos en esta región.

comunidades de carábidos y afódidos presentes en el Bajo Delta del Río Paraná. Para esto se proponen los siguientes objetivos particulares:

Objetivos particulares de la tesis

1. Relevar e identificar el elenco de especies de carábidos y afódidos presentes en distintos ambientes de cada uso productivo, determinar las características ecológicas de cada especie hallada y analizar el patrón fenológico de las especies más abundantes.
2. Comparar distintos componentes estructurales y funcionales de las comunidades de carábidos y afódidos entre los ambientes de cada uso productivo y su variabilidad a lo largo de las estaciones.
3. Analizar la distribución de los nichos fundamentales de las especies de carábidos y afódidos y su relación con variables ambientales claves, medidas a escala de microhabitat en los distintos ambientes de los usos productivos estudiados.

1.2.2 Hipótesis generales de la tesis

1. Las especies de carábidos y afódidos de los distintos ambientes presentan diferentes características ecológicas y marcadas variaciones fenológicas estacionales.
2. Las comunidades de carábidos y afódidos muestran cambios en sus parámetros estructurales y funcionales tanto entre ambientes como a lo largo del tiempo.
3. Las variables ambientales a escala de microhábitat condicionan el elenco de especies de carábidos y afódidos de cada comunidad y constituyen un filtro ambiental para las mismas.

1.2.3 Estructura de la tesis

La presente Tesis Doctoral está conformada por seis capítulos. En el presente capítulo se plantearon el marco teórico en el cual se encuadra el trabajo así como el objetivo general, los objetivos específicos y las hipótesis de trabajo correspondientes.

En el capítulo II se describe el área de estudio (el Bajo Delta Insular del Río Paraná) y sus principales actividades productivas (Plantaciones forestales de Salicáceas y silvopastoriles), así como el diseño de muestreo y los ambientes de trabajo seleccionados.

En el capítulo III se presenta el elenco de especies encontrado en distintos ambientes del Bajo Delta del Río Paraná, detallando aspectos de la biología de cada una (preferencias alimenticia y de hábitat así como su morfología alar). También se describe la fenología de aquellas especies más abundantes siendo la presente tesis el primer registró fenológico que se da a conocer para varias de las especies encontradas.

En el capítulo IV se comparan parámetros estructurales (diversidad taxonómica, riqueza taxonómica, equitatividad taxonómica, abundancia y nivel de inventario) de las comunidades de ambas familias de coleópteros por ambiente y por estación. Finalmente, se analiza y compara la diversidad funcional (riqueza funcional, equitatividad funcional, divergencia funcional y especialización funcional) también, por ambiente y por estación.

En el capítulo V se analiza la relación entre las especies que conforman cada comunidad y distintas variables ambientales (estructurales, edáficas y de manejo) a escala de microhábitat a fin de identificar aquellas variables clave que condicionan la estructura del elenco de especies de cada comunidad.

Finalmente, en el Capítulo VI se integran los resultados y conclusiones de los capítulos anteriores y se discute la aplicabilidad de los resultados en la gestión de la biodiversidad en los sistemas productivos presentes en los humedales del Bajo Delta así como de posibles objetivos de investigación futura.

Capítulo II

Área de Estudio

2.1 Los humedales del Delta del Paraná

Los humedales son ecosistemas que se encuentran temporal o permanentemente anegados y en donde el agua es el factor primario que controla al ambiente, así como a la vida vegetal y animal asociada (Malvárez et al. 2004). El régimen hidrológico puede ser muy variable en cuanto a la frecuencia e intensidad de la inundación o anegamiento, permanencia y tasa de recambio del agua. Los humedales también se distinguen por las características particulares de sus suelos, que reflejan la dinámica hidrológica local, y por la presencia de plantas adaptadas a las condiciones de inundación o de alternancia de períodos de exceso y déficit hídrico. De esta manera, los humedales no necesariamente son transiciones (ecotonos) entre los sistemas acuáticos y terrestres, sino que poseen características estructurales y funcionales propias (Kandus et al. 2006).

Uno de los mosaicos de humedales más importantes de la Argentina es la región del Delta del Paraná, el último de una cadena de macrosistemas de humedal dulceacuícolas (*sensu* Neiff 1994) que se emplazan a lo largo del eje fluvial Paraguay-Paraná y que comienzan en Brasil con el gran Pantanal y continúan con los humedales asociados al curso del río Pilcomayo, los Esteros del Iberá, los bajos submeridionales, la misma planicie de inundación del Paraná Medio y el Delta del Paraná (MAGyP 2011). Este último se extiende a lo largo de los 300 km finales de la Cuenca del Río Paraná, entre los 32° 04' S y 60° 38' 60'' O, al sur de la ciudad de Diamante (Entre Ríos) y 34° 19' 12.09'' S y 58° 27' 48.46'' O en las cercanías de la ciudad de Buenos Aires (Figura 2.1).

De acuerdo al origen geomorfológico, las condiciones hidrológicas y la composición y configuración de los ambientes que lo componen, en la región se distinguen al menos 9 unidades de paisaje (Figura 2.1) que reflejan la elevada heterogeneidad de la región (Malvárez 1999).

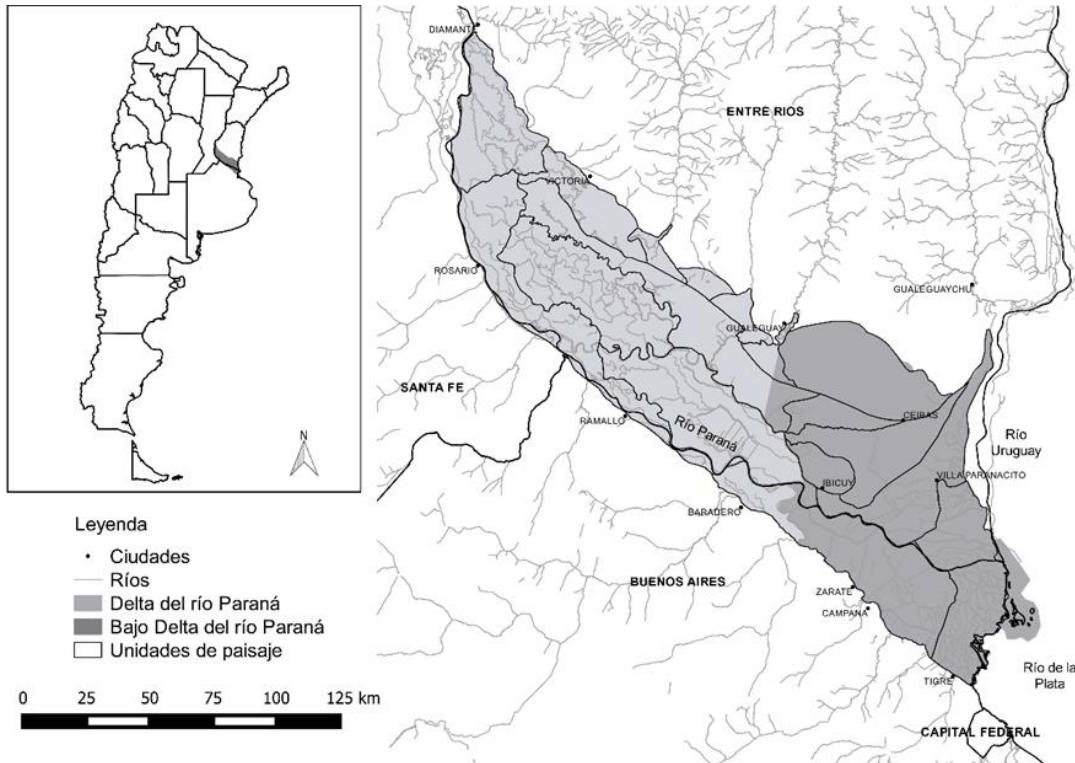


Figura 2.1: Ubicación del Delta del río Paraná en Argentina y en particular del Bajo Delta del río Paraná.

Su alta diversidad biológica y ambiental así como los procesos ecológicos y biogeoquímicos que en la región del Delta se desarrollan, dependen del mantenimiento de los ciclos de inundación y sequía. Es a estos ciclos que se subordina la oferta de bienes y servicios que brindan los humedales de esta región (Kandus et al. 2011). La misma se caracteriza por un perfil biogeográfico particular ya que se trata de una intrusión subtropical en una región templada. Como consecuencia, especies de linaje tropical y subtropical que avanzan hasta el Delta por los corredores de los ríos Paraná y Uruguay pueden establecerse y coexistir con especies típicas de las zonas templadas aledañas (Ringuelet 1961).

2.2 El Bajo Delta Insular

El Bajo Delta cubre una superficie aproximada de 7.500 km² que incluye unidades de paisaje actualmente sujetas a procesos fluviales así como una unidad anegable solo por precipitaciones locales, sin influencia fluvial (Kandus et al. 2006; Quintana y Bó 2011). A su vez, se subdivide en el Bajo Delta no Insular, al sur de la provincia de Entre Ríos y en el Bajo Delta Insular, que abarca 280.000 ha de islas en la porción norte de la provincia de Buenos Aires y 40.000 ha al sur de la de Entre Ríos.

El Bajo Delta Insular presenta una morfología típicamente deltaica y con una fase activa de formación de nuevas islas sobre el estuario del Río de la Plata a partir de la acumulación de sedimentos que son transportados por el río Paraná (Quintana y Bo 2011). Se halla constituido por islas de distinto tamaño que poseen una típica forma de “cubeta”, con un borde relativamente elevado (albardón) que acompaña a los cursos de agua. En este borde se ubicaba un bosque ribereño de alta biodiversidad llamado "Monte Blanco" (Burkart 1957) el cual, actualmente, ha sido sustituido casi por completo por forestaciones comerciales, permaneciendo solo como parches relictuales en una matriz forestal (Kalesnik et al. 2008). El interior de las islas, anegado temporaria o permanentemente, presenta una extensa cobertura de juncales y pajonales. En la actualidad, grandes áreas de estos bajos han sido drenados o endicados para el desarrollo de plantaciones forestales de salicáceas (álamo y sauce) y más recientemente, por pastizales ganaderos (Quintana y Bo 2011). Este sector del Bajo Delta se corresponde con la unidad de paisaje “Pajonales y bosques de las islas deltaicas” (Kandus et al. 2006), en la que a su vez se identifican dos subunidades: la Planicie deltaica (IVa) con mayor influencia fluvial e islas más grandes y el Delta frontal (IVb), conformado por islas de menor tamaño y con gran influencia de las mareas del río de la Plata (Figura 2.2) (Kandus et al. 2006).

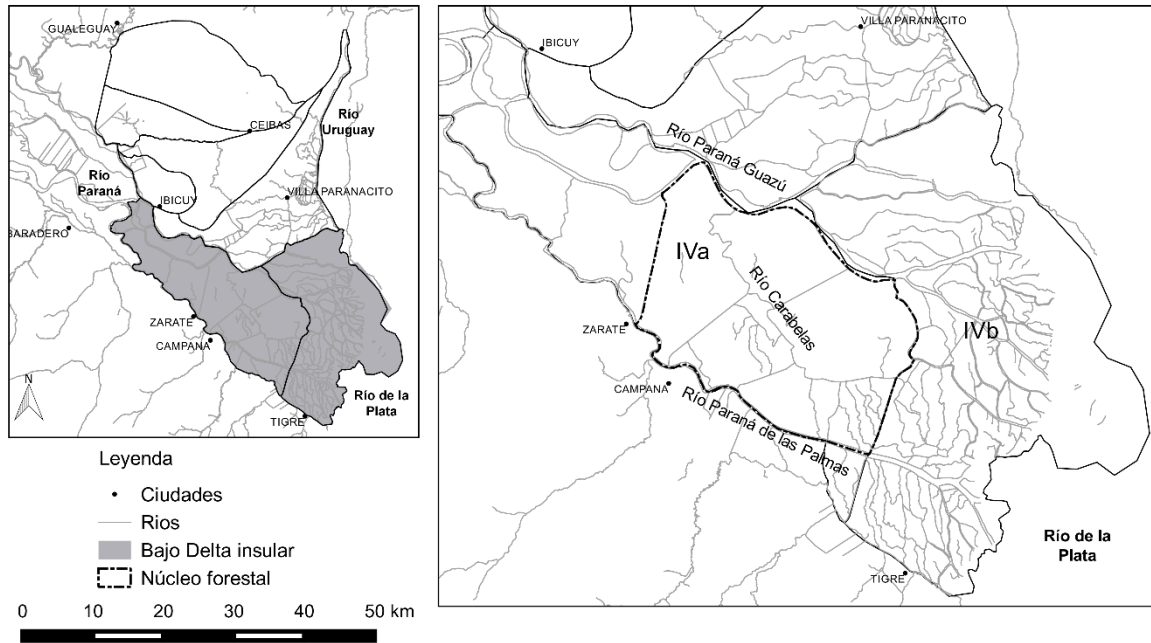


Figura 2.2: Ubicación del Bajo Delta Insular del río Paraná mostrando las unidades de paisaje que lo conforman y el Núcleo Forestal.

La Figura 2.3 muestra el perfil topográfico típico de la unidad de paisaje IV a.

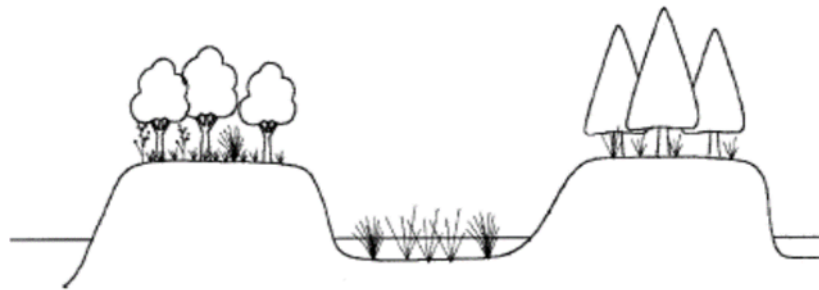


Figura 2.3: Esquema del perfil topográfico y patrón de paisaje de una isla de la unidad IV a. Fuente: Malvárez 1999.

2.2.1 Clima

La región se caracteriza por poseer un clima templado con lluvias todo el año y temperatura media del mes más cálido superior a 22 °C (Malvárez 1999). La gran cantidad de agua que acarrear los ríos de la región (principalmente el Río Paraná), las extensas zonas normalmente anegadas presentes en la llanura aluvial y la alta humedad ambiental generan un efecto moderador del mismo. Dicho en otras palabras, esto determina una reducción de la amplitud térmica diaria y del número de días con heladas por aumento de las temperaturas mínimas y disminución de las máximas (Hoffman y García 1968). Este hecho explicaría, en parte, el ingreso e instalación de especies de origen tropical y subtropical.

El invierno es la estación más fría y seca, mientras que el verano es la estación más cálida y lluviosa. Las temperaturas medias anuales oscilan alrededor de los 17 °C, con temperaturas mínimas medias de 6 °C y máximas medias de 30 °C. Las heladas son frecuentes en otoño e invierno (INTA 1989). En términos generales, se trata de un clima caracterizado por la ausencia de temperaturas extremas y donde, si bien las precipitaciones son más abundantes en los meses más cálidos, la mayor evapotranspiración durante los mismos determina un período con potenciales limitaciones de agua sin llegar a registrarse situaciones de déficit hídrico (Kalesnik y Kandel 2004). El total de las precipitaciones anuales es de alrededor de 1000 mm (Servicio Meteorológico Nacional 1992). El fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO) puede provocar eventos inusuales de inundación con características extremas en cuanto a su intensidad, duración y distribución (Minotti y Borro 2011).

2.2.2 Suelos

Los suelos de la región son hidromórficos de origen aluvial y relativamente jóvenes, con sedimentos depositados durante el Holoceno en la mayoría de su superficie (Bonfils 1962; Gómez

y Ferrao 1986). Los Entisoles constituyen la clase de suelos dominante (Soil Survey Staff 2010) sujetos a un régimen ambiental Fluvico y Acuico (Ceballos et al. 2012). El pH es muy bajo, ideal para plantaciones forestales de salicáceas (SAGPyA 2001).

2.2.3 Manejo del agua

Dado que la frecuencia natural de inundaciones en el Delta del Paraná torna insustentable la producción agropecuaria, los productores han desarrollado técnicas de manejo del agua y de sistematización de las tierras. En su estado natural, esta región no presenta una buena aptitud para el desarrollo de plantaciones de salicáceas debido a las condiciones de anegamiento excesivo. Por lo tanto, antes de la siembra se debe realizar un control del agua a través del drenaje y la construcción de canales o diques a lo largo del perímetro de las áreas a ser plantadas (Fracassi et al. 2015; Ceballos et al 2012). El sistema tradicional, consiste en la apertura de canales o zanjas conectadas con algún curso de agua, que facilitan el escurrimiento de los excedentes hídricos provocados por desbordes de los ríos y repuntes de las mareas. Pueden ser simples zanjas que atraviesan las plantaciones (de ancho menor que 3 m), o canales (con anchos entre 5 y 20 m) que rodean a las mismas y las atraviesan (MGAYP 2011).

Sin embargo, la expansión de la actividad frutícola y posteriormente forestal, con la implantación de híbridos de mayor rendimiento pero con menor tolerancia a las inundaciones, junto con mayores requerimientos de calidad y sostén de la cantidad de producción, incentivaron al desarrollo de obras de defensa que regulaban o impedían el ingreso de las aguas en las plantaciones (Kandus y Minotti 2010). De este modo hoy en día se realizan técnicas como atajarepuntes, endicamientos o “pólderes”, es decir, diques o terraplenes construidos en torno a superficies que se desean preservar con fines productivos (forestales, ganaderos o silvopastoriles). Tienen como función primaria proteger esas superficies de las inundaciones, evitando el ingreso

del agua (Kandus y Minotti 2011; Quintana et al. 2014). Muchos de ellos son transitables con vehículos motorizados, constituyendo parte de la red de caminos actualmente existente dentro de las islas.

2.2.4 Principales sistemas productivos: Plantaciones forestales y sistemas silvopastoriles.

El Delta contiene las mayores plantaciones de salicáceas del país (Petray 2000), concentrándose el 60% en la porción del Delta Insular, con un 75% de forestaciones de sauce (*Salix babylonica*, *S. nigra* y sus híbridos) y un 25% de álamo (*Populus nigra*, *P. deltoides* y sus híbridos) (Borodowski 2006).

En la actualidad, la forestación con especies de salicáceas es la principal actividad productiva del Bajo Delta Insular (SAGPyA 1999; Casaubón et al. 2001), aunque ocupa aproximadamente el 50% de la superficie plantada respecto a 1979 (58 km²) y a un 20% respecto a la superficie total del Bajo Delta (Borodowski y Suárez 2005). En el 2005 la superficie forestada fue de unas 58.000 Hha mientras que actualmente se estima en unas 80.000 ha de las cuales unas 60.000 se encuentran bajo manejo (MAGyP 2010; Sica 2016). Esta cifra, sin embargo, no es homogénea en el paisaje ya que actualmente la mayor concentración de forestaciones activas se encuentra en el denominado “Núcleo Forestal” localizado en el sector de islas de los partidos de Campana y San Fernando (Figura 2.2, Fracassi 2012).

En cuanto a los objetivos de plantación de las salicáceas, las mismas son utilizadas en gran parte para la fabricación de distintos tipos de papel y cartón y para la realización de tableros de aglomerado, principalmente de sauce. La implantación de cada una de estas dos especies forestales requiere obras de sistematización y manejo silvícola diferentes, lo que determinaría un impacto diferencial sobre la biodiversidad según la especie considerada. Las plantaciones varían

en densidad, con espaciamientos de 3 x 2 m o 3 x 3 m cuando el objetivo es triturado (generalmente de sauce). Los álamos sin embargo, son preferidos para madera de debobinado y aserrado, por lo que el espaciamiento entre individuos varía entre 6 x 2 m, 6 x 4 m y 6 x 6 m, aunque puede haber casos con distanciamientos de 5 x 5 m (Comisión del Álamo 1985). En cuanto a los cuidados de estas especies, se puede mencionar la poda de formación (aunque no es una práctica generalizada para el sauce; Cerrillo 2009), la limpieza del terreno a través de guadaño y el aplastamiento de malezas con rolo (Fracassi 2012). Además, se caracterizan por estar sometidos a prácticas particulares de manejo relacionadas con el uso del fuego, de agroquímicos y del suelo, las cuales también pueden amenazar a la biodiversidad nativa (Heywood 1995; Evans y Turnbull 2004; Chungu et al. 2010; Tschardt et al. 2012). Si bien, en algunos casos, las plantaciones pueden ser manejadas de forma tal de maximizar la diversidad de especies (Pawson et al. 2008; Brockerhoff et al. 2008), es poco probable que aún en estas condiciones se alcancen niveles de diversidad biológica similares a las de los bosques naturales (Sloan et al. 2014). Por este motivo, las mismas no deberían ser consideradas como una alternativa de los bosques naturales, sino más bien como un complemento (Heywood 1995).

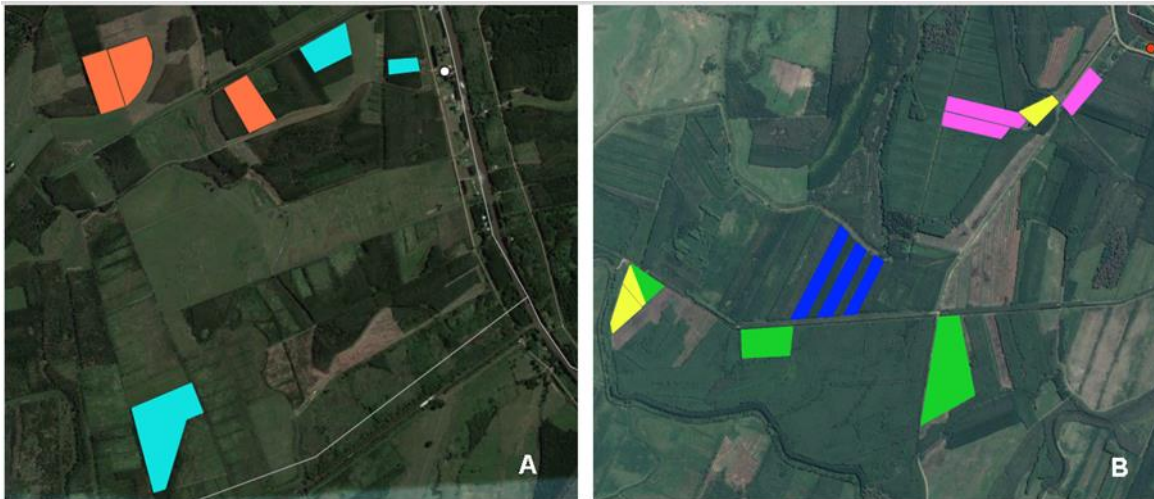
Como actividad complementaria con la producción forestal, en los últimos años muchos productores (tanto pequeños como medianos y grandes) incorporaron la actividad ganadera dentro de los rodales. Este cambio ha transformado la región en un sistema silvopastoril, donde la ganadería cumple la función de controlar los riesgos de incendios accidentales por consumo de biomasa forrajera combustible del sotobosque (Quintana et al. 2014). La modalidad de pastoreo predominante es continua o alternada, con rotaciones temporales entre rodales. La receptividad anual ganadera en los campos varía entre 0,3-0,5 EV/ha.año y 0,7-1 EV/ha.año. Dado que por el desarrollo de los árboles año a año aumenta la cobertura de la canopia, la cantidad de luz al suelo va disminuyendo, lo que afecta la cobertura y baja la proporción de gramíneas para oferta

forrajera. Por esta razón, muchos productores comenzaron a complementar el pastoreo del pastizal natural con pasturas implantadas y eventualmente verdes (Quintana et al. 2014).

El trabajo se llevó a cabo en forestaciones de sauce y álamo de distintas edades localizadas en el establecimiento “Las Carabelas”, perteneciente a la empresa Papel Prensa y en forestaciones de álamo de distintas edades localizadas en el establecimiento perteneciente a la familia Gómez, en el cual se realiza un manejo foresto-ganadero. El rodal corresponde a una forma de ordenamiento de las plantaciones donde los árboles tienen rasgos comunes en: composición de especies, edad, manejo, etc. Se consideró a un rodal como joven cuando el mismo tenía entre 5-7 años mientras que se lo consideró adulto a aquellos entre 11-15 años. Los muestreos fueron realizados durante dos años consecutivos desde agosto del año 2012 hasta agosto del año 2014 inclusive y separados cada mes y medio, contabilizando un total de 16 muestreos.

2.3. Diseño de muestreo

Dentro de los dos usos productivos presentes (forestal y silvopastoril) se consideraron los siguientes tipos de ambientes: Forestación de álamo adulta sin ganado (AA), Forestación de álamo joven sin ganado (AJ), Forestación de álamo adulta con ganado (AAG), Forestación de álamo joven con ganado (AJG), Forestación de sauce adulta (SA) y Forestación de sauce joven (SJ) (Figura 2.4). En cada uno de ellos se seleccionaron 3 rodales con el mismo manejo interno para evitar la posible variabilidad entre los mismos. En total, se consideraron para este estudio 18 rodales.



Leyenda

- Familia Gómez ● Papel Prensa AAG AJG AJ AA SA SJ

Figura 2.4: Ambientes seleccionados en el establecimiento “Las Carabelas”, perteneciente a la empresa Papel Prensa (B) y en el establecimiento de la familia Gómez (A). AAG: Álamo Adulto con Ganado, AJG: Álamo Joven con Ganado, AJ: Álamo Joven sin Ganado, AA: Álamo Adulto sin Ganado, SA: Sauce Adulto y SJ: Sauce Joven.

2.3.1 Descripción de los ambientes presentes en cada uso productivo

Forestación de álamo adulta sin ganado (AA): En los tres rodales de este tipo la especie forestal plantada fue *Populus deltoides* con una edad de 11 años (Figura 2.5 a). En este tipo de ambiente, la distancia de plantación entre árboles fue de 4 x 2 m. Durante el tiempo que duró este estudio estos rodales no fueron sometidos a ningún tipo de manejo de malezas.

Forestación de álamo joven sin ganado (AJ): Al igual que los rodales de álamo adulto, la especie forestal plantada en ellos fue *Populus deltoides* con una edad de 5 años (Figura 2.5 b). La distancia de plantación también fue de 4 x 2 m, habiéndose producido una sola vez durante el período de muestreo acciones de desmalezado mediante aplastamiento de malezas y especies invasoras con rolo.

Forestación de sauce adulta (SA): La especie forestal plantada en los 3 rodales fue *Salix babylonica* y la edad de plantación fue de 14 años (Figura 2.5 c). La distancia de plantación promedio en ellos

fue de 3 x 2 m. En estos rodales no se realizaron desmalezamientos ni podas durante el período de muestreo.

Forestación de sauce joven (SJ): Al igual que con los sauces adultos, en estos rodales la especie forestal fue *Salix babylonica* de una edad de 5 años (Figura 2.6 d). La distancia de plantación en ellos fue de 3 x 2 m. Como el caso anterior, los rodales no recibieron desmalezamientos ni podas.

Forestación de álamo adulta con ganado (AAG): Los 3 rodales considerados para este estudio tuvieron una edad entre 11 y 12 años (Figura 2.5 e). La especie forestal plantada fue *Populus deltoides*, con una distancia de plantación de 6 x 6 m. Las prácticas de manejo que se llevaron a cabo durante el período de muestreo incluían la eliminación de la vegetación herbácea utilizando guadañas y el aplastamiento de malezas y especies herbáceas invasoras con rolo. A su vez, se realizaban podas de formación para el crecimiento adecuado de los árboles.

Forestación de álamo joven con ganado (AJG): Los 3 rodales considerados tuvieron una edad entre 5 y 6 años (Figura 2.5 f) y al igual que los de álamos adultos con ganado, la especie forestal plantada fue *Populus deltoides*, con una distancia de plantación entre árboles de 6 x 6 m. En cuanto a los cuidados, durante el período de muestreo tuvieron lugar tres eventos de desmalezado mediante el aplastamiento con rolo y remoción del suelo con rastrillo.



Figura 2.5: Ambientes muestreados en los dos tipos de usos productivos en el Bajo Delta Insular del Río Paraná: Forestación de álamo adulta sin ganado (a), Forestación de álamo joven sin ganado (b), Forestación de sauce adulta (c), Forestación de sauce joven (d), Forestación de álamo adulta con ganado (e) y Forestación de álamo joven con ganado (f).

Capítulo III

Las familias Carabidae y Aphodiidae como grupo de estudio

3.1 Introducción

3.1.1 Carábidos y afóidos: Estado actual de su conocimiento

Los carábidos constituyen una de las familias de insectos más diversificada en todo el mundo, reconociéndose más de 1.500 géneros y aproximadamente 38.600 especies (Kotze et al. 2011). En América del Sur se han descrito aproximadamente 4.585 especies, las que se encuentran distribuidas en 7 subfamilias, 51 tribus y 336 géneros. A esto se suman los nuevos taxones descritos desde 2001 que, para América del Sur austral, representan unas 50 especies y 3 géneros (Roig-Juñent et al. 2013). A pesar de que no hay tribus endémicas de nuestro país, hay representantes de cinco de ellas (Systolosomini, Ceroglossini, Cnemalobini, Catapiesini y Notiokasiini) junto con una subtribu (Eucheilina, de la tribu Lebiini) (Kavanaugh 1982; Roig-Juñent 1998). Gracias a la diversidad de especies halladas en distintos tipos de hábitats, incluyendo los agroecosistemas, esta familia es muy importante en la estabilidad de los ecosistemas donde habitan (Marasas et al. 1997; Marasas et al. 2001) dado que brindan numerosos servicios al mismo como, por ejemplo, control de plagas, mejoramiento de la estructura del suelo, entre otras (Castro 2014).

Los afóidos, por su parte, comparten los mismos hábitats que los carábidos, razón por la cual su estudio aporta información complementaria del ambiente donde se encuentran ambas familias de escarabajos (Cicchino, com. pers.). Pertenecen a la familia Scarabaeoidea, dentro de la cual se conocen alrededor de 2.000 especies (Cabrero-Sañudo y Lobo 2003). Su importancia ecológica radica en la contribución que realizan en la descomposición de materia orgánica, favoreciendo así al reciclado de nutrientes de los suelos y la dispersión secundaria de semillas (Roslin 1999).

3.1.2 Aspectos generales de la biología de los carábidos y afóidos

Los carábidos son, en su mayoría, terrestres; pueden vivir en diferentes sustratos; es común encontrarlos en la hojarasca y en la madera en descomposición o debajo de la corteza de los árboles e, incluso, en los bordes de cursos de agua (Hangay y Zborowski 2010), en la zona intertidal de los intermareales y en cuevas y cavernas de distinto tipo y profundidad (Jeannel 1962; Lövei y Sunderland 1996). Los patrones de comportamiento que poseen los carábidos están muy relacionados con las características ecológicas propias del suelo, el tipo y disposición de la cobertura vegetal así como de las condiciones de luz, temperatura y humedad (Cicchino et al. 2003; Turienzo 2006).

El tipo de alimentación es muy variada, siendo la mayoría de las especies depredadoras polífagas y consumidoras de tejidos animales (zoófagas), ya sea de presas vivas o provenientes de carroña (Lövei y Sunderland 1996). También existen especies con una dieta parcial o totalmente fitófaga así como granívoros estrictos en la que las semillas son el alimento principal. Este último tipo de hábito alimentario ha evolucionado sobre todo en dos tribus (Harpalini y Zabirini; Roig-Juñent 1998; Kotze et al. 2011), estando la primera muy bien representada en nuestro país. Los carábidos son consumidores voraces que ingieren diariamente casi su propia masa corporal en alimento. El mismo es usado para producir reservas grasas, en especial antes de la reproducción y la hibernación. La alimentación durante la etapa larval determina el tamaño del adulto, que a su vez, es el principal determinante de su potencial fecundidad (Lövei y Sunderland 1996; Castro 2014).

En relación al ciclo de vida, los carábidos son insectos holometábolos. Las larvas (en el segundo o tercer estadio) de muchas especies entran en una diapausa (hibernación o estivación). La pupa es blanquecina y débilmente esclerotizada. La esclerotización y coloración del adulto ocurre luego de la ecdisis pupal; los individuos tenebrales y subtenebrales pueden reconocerse por su coloración

amarillenta a mucho más clara (Figura 3.1), que paulatinamente se va oscureciendo a través de un período de tiempo que abarca semanas (Thiele 1977; Lövei y Sunderland 1996). En general, en la naturaleza su ciclo de vida se desarrolla a lo largo de un año pero en condiciones de laboratorio pueden vivir hasta cuatro años con registro de cópulas en los períodos de mayor actividad de las especies (Figura 3.2).

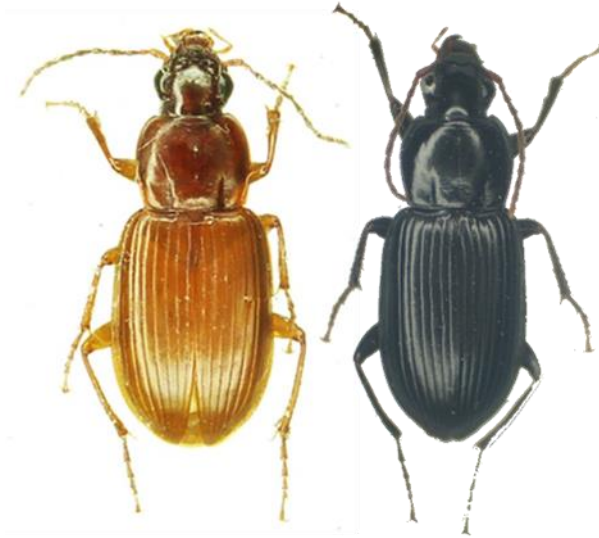


Figura 3.1: *Loxandrus audouini* hembras colectadas en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Izquierda: ejemplar teneral; derecha: ejemplar adulto. Foto: Armando Cicchino.



Figura 3.2: Fotografía tomada bajo condiciones de laboratorio donde se observa la cópula de individuos de la especie *Paranortes cordicollis*. Foto: Gustavo Del Gaudio.

El mecanismo de dispersión más característico que presentan los carábidos es el vuelo, aunque hay especies que han perdido sus alas en el transcurso de la evolución y se han vuelto dimórficas o ápteras (Thiele 1977). Por eso, en función de la morfología alar, los carábidos pueden clasificarse en macrópteros (especies con el segundo par de alas de longitud superior a la de los élitros), pteridimórficos (especies que pueden presentar tanto el morfo macróptero como el micróptero en función de los factores históricos o ecológicos; e.g., *Meraulax alatus*, Figura 3.3) y ápteros o micrópteros (especies en las cuales el rudimento alar casi ha desaparecido o está ausente) (Brandmayr et al. 2005).

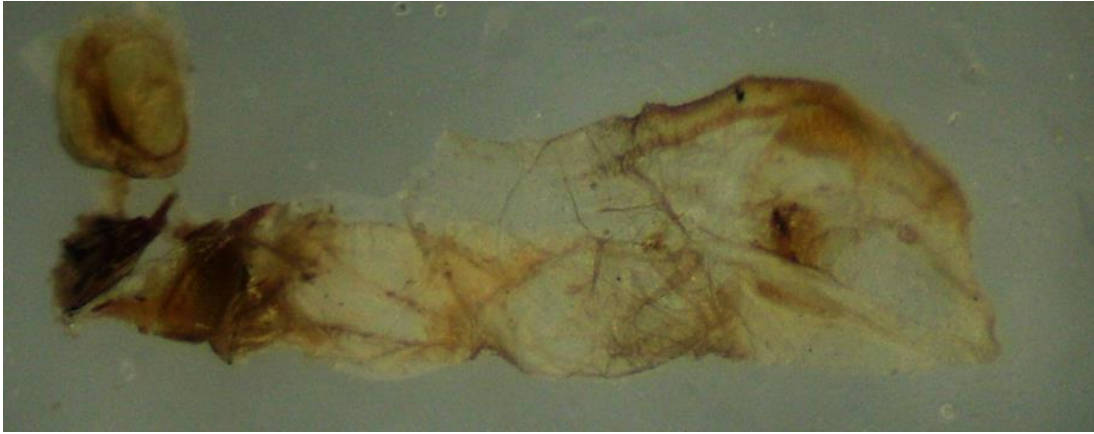


Figura 3.3: Tipos de alas presentes en *Meraulax alatus*. En la parte superior se observa el ala de un individuo micróptero mientras que en la parte inferior, el ala de un individuo macróptero. Foto: Armando Cicchino.

Respecto a los afóidos o escarabajos del estiércol, algunas especies se reproducen y alimentan dentro del excremento de mamíferos y nidifican dentro o por debajo del mismo, siendo en las regiones tropicales y templadas los principales agentes biológicos responsables de la degradación de los excrementos de los grandes mamíferos terrestres (Ridsill-Smith y Kirk 1981; Cabrero-Sañudo y Lobo 2003). Sin embargo, no todas las especies de afóidos pasan sus vidas dentro del excremento (Merritt y Anderson 1977); de hecho, se han encontrado especies habitando dentro de los sistemas de galerías de roedores del género *Ctenomys*, en termiteros, en las galerías de hormigas (e.g., *Acromyrmex* sp., *Solenopsis* sp. e *Iridomyrmex* sp.), en el mantillo que se acumula de bajo de distintas forestaciones como algarrobo y pino, así como en lugares pantanosos (Smith y Skelley 2007; Martínez 1952; Flores et al. 2004; Menéndez y Gutiérrez 1996; Wojcik 1990). Aunque la mayoría de las especies son coprófagas, también se encuentran zoófagas e incluso herbívoras (Martínez 1952).

Al igual que los carábidos, el ciclo de vida es holometábolo (Hortal et al. 2006). Además del comportamiento endocóprido, algunas especies son capaces de construir primitivos nidos en el suelo, otras presentan estados larvarios radicícolas (dentro del suelo, entre las raíces vegetales) y

otras, incluso, presentan un comportamiento “cleptoparasitario”, es decir, aprovechan el momento de la construcción del nido para introducirse o depositar sus huevos en las bolas de excremento confeccionadas por otras especies (González-Megías y Sánchez-Piñero 2003). El mecanismo de dispersión más característico que presentan los afódidos es el vuelo por lo cual, la mayoría de la especies son macrópteras (Heinrich 1993).

Dada la escasa información disponible sobre las familias de carábidos y afódidos en la región del Bajo Delta del Río Paraná, la identificación de especies de ambas familias en distintos ambientes y en diferentes estaciones del año así como la determinación de sus características ecológicas y su fenología representan una importante contribución al conocimiento de estos coleópteros en la mencionada región.

3.2 Objetivos particulares

A. Describir el elenco de especies de carábidos y afódidos relevados en los distintos tipos de ambientes presentes en los dos usos productivos considerados (forestal y foresto-ganadero) a lo largo de dos años.

B. Caracterizar a las especies de carábidos y afódidos relevadas mediante la utilización de diferentes características ecológicas y describir las variaciones fenológicas de las especies más abundantes a lo largo de dos años.

3.3 Hipótesis y predicciones

Hipótesis. Los distintos ambientes de los dos usos productivos realizados en los humedales del Bajo Delta del Río Paraná presentan diferentes condiciones ambientales que propician el establecimiento de especies con diferentes características ecológicas y diferentes fenologías.

Predicción 1. Por tratarse de humedales hidrológicamente modificados, los ambientes estudiados presentarán un bajo número de especies hidrófilas.

Predicción 2. La simplificación de los ambientes propiciará la presencia de especies generalistas de hábitat.

Predicción 3. Dado que se trata de ambientes antropizados, se encontrará un mayor número de especies sinantrópicas y hemisinantrópicas.

Predicción 4. El aporte de materia orgánica en descomposición debida a las heces del ganado favorecerá la presencia y abundancia de especies detritívoras en dichos ambientes.

Predicción 5. Los ambientes que mayor cobertura de estratos bajos tengan, serán los que presenten mayor número de especies granívoras u omnívoras, mientras que las especies zoófagas se distribuirán homogéneamente en todos los ambientes.

Predicción 6. Las especies presentaran diferencias fenológicas debido a que los ambientes son más benigno que en regiones aledañas.

3.4 Metodología

3.4.1 Muestreo de artrópodos

En los ambientes pertenecientes a los usos productivos descritos en el capítulo anterior se llevó a cabo la captura de los artrópodos de suelo mediante trampas de caída o *"pitfall"* (Southwood 1978). Este método ha sido ampliamente utilizado en estudios de comunidades de artrópodos (Weyland 2005) muestreando en realidad, una alícuota de dicha comunidad llamada ensamble (Tischler 1949). Las trampas se confeccionaron con recipientes de plástico de 9 cm de diámetro y 10 cm de alto y fueron enterradas a unos 2 cm por debajo del nivel del suelo. En su interior se

colocaron 400 ml de alcohol 96% para el mantenimiento de los coleópteros colectados y glicerina para evitar que el alcohol se evapore por completo y, por ende, que los coleópteros se dessequen. Esta mezcla permite también la preservación del material aun cuando las trampas se encuentren en condiciones de anegamiento (Scampini et al. 2000). Sobre cada trampa se colocó un plato plástico con el fin de evitar la entrada de agua de lluvia dentro de la misma (Figura 3.4). Las trampas operaron simultáneamente durante aproximadamente un mes y medio.



Figura 3.4: Trampa de caída utilizada para la captura de los coleópteros en los distintos ambientes presentes en forestaciones y sistemas silvopastoriles del Bajo Delta Insular del Río Paraná.

En cada rodal se establecieron 6 trampas formando dos triángulos con el fin de incluir todas las direcciones posibles de desplazamiento de los artrópodos (Figura 3.5). Un total de 18 trampas (6 trampas por rodal en tres rodales de cada tipo) fueron colocadas en cada tipo de ambiente. Estos triángulos se ubicaron a aproximadamente 100 m de los límites de cada rodal a fin de minimizar el efecto de borde (Bolger et al. 2000). Las trampas se dispusieron separadas por una distancia de 50

m entre sí (Figura 3.5) a fin de asegurar que cada muestra sea independiente. La independencia muestral se basa en que el rango de dispersión de las especies de escarabajos estudiadas no excede dicha distancia (Cicchino 2005).

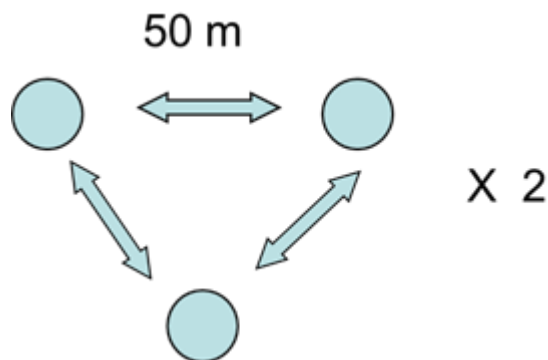


Figura 3.5: Disposición de las trampas de caída para artrópodos localizadas en cada ambiente presente en forestaciones y sistemas silvopastoriles del Bajo Delta Insular del Río Paraná.

El material biológico colectado durante cada muestreo fue guardado en bolsas herméticas con alcohol 96% para facilitar su transporte y prevenir su descomposición. En el laboratorio se separaron los individuos colectados de interés para este estudio del resto del contenido. Se identificaron todos los individuos de carábidos y afódidos hasta el nivel de especie utilizando las claves taxonómicas disponibles en la bibliografía. Para este punto se contó además con la colaboración del Dr. Armando Cicchino (CONICET-UNMDP). Ejemplares de todas las especies serán depositados en la colecciones entomológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, C.A.B.A.

3.4.2 Caracterización de las especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos

Una vez identificadas, las especies fueron clasificadas y caracterizadas considerando los siguientes criterios ecológicos y morfológicos: forma de uso del hábitat, tipo de dieta, condiciones de humedad en la que habitan y morfología alar (Reichardt 1977; Cicchino et al. 2003; Cicchino 2005; 2006b; 2007; Cicchino y Farina 2005; 2007a; 2007b; Sorensen 2006; Turienzo 2006; Marasas et al. 2010) (Tabla 3.1)³.

³ Parte de los resultados de esta etapa se encuentran publicados en Nanni et al. 2014.

Tabla 3.1: Criterios utilizados para caracterizar a las especies de carábidos y afódidos encontrados en los ambientes de distintos usos productivos del Bajo Delta del río Paraná.

Características	Criterios	Definición
Uso del Hábitat	<i>Generalista</i>	Presencia en una gran variedad de ambientes.
	<i>Especialista</i>	Presencia en un solo tipo de ambiente o en unos pocos.
	<i>Hemisinantropico</i>	Eventualmente asociado a ambientes peridomiciliarios.
	<i>Sinantropico</i>	Usualmente asociado a ambientes peridomiciliarios y domiciliarios.
Dependencia de humedad del suelo	<i>Hidrófilo</i>	Tolerante a ambientes con alta humedad edáfica.
	<i>Mesófilo</i>	Tolerante a ambientes con menos humedad edáfica que la categoría anterior.
	<i>Xerófilo</i>	Tolerante a ambientes secos.
Hábitos de alimentación	<i>Granívoros</i>	Dieta exclusiva de semillas.
	<i>Omnívoros</i>	Dieta compuesta por una amplia variedad de fuentes de alimentos diferentes (e.g., carnívora, herbívora y fúngica).
	<i>Zoófagos</i>	Dieta que consiste principalmente de la ingesta de otros artrópodos y de animales de cuerpo blando (e.g., moluscos, anélidos, nematodos y planarias).
	<i>Detritívoros</i>	Dieta que consiste en la ingesta de tejidos animales y vegetales en descomposición.
Morfología alar	<i>Macrópteros</i>	Especies con el segundo par de alas de longitud superior a la de los élitros.
	<i>Pteridimórficos</i>	Especies que pueden presentar tanto el morfo macróptero como el micróptero.
	<i>Ápteros</i>	Especies en las cuales el ala casi ha desaparecido o está ausente.

3.4.3 Fenología

De las especies encontradas a lo largo del período de muestreo se seleccionaron para el análisis de su fenología y descripción aquellas que presentaron una abundancia relativa mayor al 1% durante todo el período de muestreo (Castro 2014). Las especies que presentaron una abundancia menor

al 1% no fueron consideradas para este análisis debido a que pueden ser especies que no estén establecidas en el área de estudio, ya sea porque han desaparecido a causa del impacto antropogénico, porque son los primeros individuos arribados que en el futuro darán origen al establecimiento de una población (colonizadores) o bien porque representan hábitats marginales para las mismas.

La dinámica bianual de las especies seleccionadas se expresó como densidad de actividad (DA), que es el número de individuos activos capturados por trampa en un período de tiempo determinado. El cálculo de la DA para cada especie se realizó dividiendo el total de individuos capturados por el número de trampas en funcionamiento y los días en que estas últimas estuvieron expuestas. Este valor luego fue multiplicado por 10 a fin de obtener el valor probable que indica el número activo de individuos que caen en una trampa en el intervalo de diez días durante dicho período del año (Brandmayr et al. 2005; Castro 2014), de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$DA = [NI / (NT \times DE)] \times 10$$

Dónde: DA = Densidad de actividad de una especie; NT = número de trampas y DE = número de días de exposición del trampeo.

De este modo, es posible comunicar los resultados en una única unidad de medida, independiente de los factores de variabilidad ligados a la eficiencia de las trampas y al número de días de muestreo⁴.

⁴ Parte de los resultados fueron publicados en Nanni et al. 2015.

3.5 Resultados

3.5.1 Caracterización de las especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos

Se registró un total de 45 especies, 10 de afódidos y 35 de carábidos, con un total de 2.682 individuos capturados (1.894 carábidos y 788 afódidos). La imagen de cada especie registrada se puede ver en el Anexo de Figuras.

El total de especies de afódidos relevadas (10) se encontraron en el álamo joven con ganado mientras que en el álamo adulto con ganado de ese total se relevaron 8 especies (Tabla 3.2). En particular, *Ataenius stercorator* solo fue hallado en ambos tipos de ambientes (Tabla 3.3).

Tabla 3.2: Número de especies pertenecientes a las familias Carabidae y Aphodiidae en cada tipo de ambiente presente en los usos productivos forestales y silvopastoriles en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. AA: Forestación de álamo adulta sin ganado; AJ: Forestación de álamo joven sin ganado; AAG: Forestación de álamo adulta con ganado (AAG); AJG: Forestación de álamo joven con ganado; SA: Forestación de sauce adulta; SJ: Forestación de sauce joven.

	AA	AJ	SA	SJ	AAG	AJG
Carabidae	15	10	17	18	20	19
Aphodiidae	6	5	7	7	8	10

En cuanto a los rodales de sauces, ambas edades presentaron casi todas las mismas especies (Tabla 3.2) con la diferencia que en el joven se encontró a *Parataenius simulator* mientras que en el adulto estuvo presente *Ataenius opatroides* (Tabla 3.3). *Ataenius piscinus*, por su parte, fue relevada en todos los ambientes a excepción del álamo joven sin ganado mientras que *Ataenius*

platensis, *Ataenius strigicaudus*, *Lomanoxoides bitubericolis* y *Martineziana dutertrei* fueron halladas en los 6 tipos de ambientes considerados (Tabla 3.3).

A diferencia de los afódidos, en ningún ambiente se relevó el total de las 35 especies identificadas de carábidos (Tabla 3.2). Sin embargo, algunas especies de carábidos (e.g., *Argutoridius bonariensis*, *Paranortes cordicollis*, *Aspidoglossa intermedia*, *Scarites anthracinus* y *Scarites melanarius*) estuvieron presentes en todos los ambientes. Por el contrario, *Galerita collaris* y *Polpochila nigra*, por ejemplo, solo fueron registradas en los ambientes asociados al ganado.

Tabla 3.3: Caracterización de las especies relevadas en los distintos ambientes pertenecientes a los usos productivos forestales y silvopastoriles en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Ep: especialista, G: generalista, S: sinantropica, Hs: hemisinantropica, M: mesofilo, H: hidrófilo, X: xerófilo, Z: zoófago, Gr: granívoro, O: omnívoro, D: detritívoro, Ma: macróptero, P: pteridimórfico, A: áptero. AA: Forestación de álamo adulta sin ganado; AJ: Forestación de álamo joven sin ganado; AAG: Forestación de álamo adulta con ganado; AJG: Forestación de álamo joven con ganado; SA: Forestación de sauce adulta y SJ: Forestación de sauce joven.

Familia	Tribu	Especies	Características	Ambientes
Carabidae	Masoreini	<i>Aephnidius bonariensis</i> (Chaudoir 1876)	Ep-M-Z-Ma	AAG
Carabidae	Harpalini	<i>Anisostichus posticus</i> (Dejean 1829)	Hs-M-Gr-Ma	SA-SJ-AA-AJG
Carabidae	Pterostichini	<i>Argutoridius abacetooides</i> (Chaudoir 1876)	Ep-M-Z-Ma	SA-SJ-AA-AAG-AJG
Carabidae	Pterostichini	<i>Argutoridius bonariensis</i> (Dejean 1828)	S-Hs-G-M-Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Pterostichini	<i>Argutoridius sp3</i>	Z-Ma	AAG
Carabidae	Pterostichini	<i>Argutoridius chilensis</i> (Dejean 1828)	S-Hs-G-M-Z-Ma	SA-AJG
Carabidae	Clivinini	<i>Aspidoglossa intermedia</i> (Dejean 1831)	S-Hs-G-H-Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Brachinini	<i>Brachinus olidus</i> (Reiche 1842)	Hs-H-Z-Ma	AAG
Carabidae	Harpalini	<i>Bradycellus sp. 2</i>	Ep-H-Ma-Gr	SJ-AAG-AJG
Carabidae	Lachnophorini	<i>Ega montevidensis</i> (Tremoleras 1917)	Ep-H-Z-Ma	AJG
Carabidae	Galeritini	<i>Galerita collaris</i> (Dejean, 1826)	S-Hs-G-M-Z-Ma	AAG-AJG
Carabidae	Galeritini	<i>Galerita lacordairei</i> (Dejean 1826)	Hs-Ep-H-Z-Ma	SA-SJ-AA
Carabidae	Platynini	<i>Incagonun discosulcatum</i> (Dejean 1828)	Hs-H-Z-Ma	SA-SJ-AA
Carabidae	Scaritini	<i>Lophogenius ebeninus</i> (Arribáizaga 1878)	G-M-Z-Ma	SA-SJ-AAG-AJG
Carabidae	Loxandrini	<i>Loxandrus audouini</i> (Waterhouse 1841)	Ep-H-Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Loxandrini	<i>Loxandrus planicollis</i> (Straneo 1991)	Ep-H-Z-Ma	AAG
Carabidae	Loxandrini	<i>Loxandrus simplex</i> (Dejean 1831)	S-Hs-M-Z-Ma	SJ
Carabidae	Pterostichini	<i>Meraulax alatus</i> (Brullé 1838)	S-Hs-H-Z-P	SJ-AA
Carabidae	Pterostichini	<i>Metius circumfusus</i> (Germar, 1824)	S-Hs-H-O-Ma	SJ-AAG-AJG
Carabidae	Bembidiini	<i>Bembidion uruguayense</i> (Csiki 1928)	Ep-H-Z-Ma	SA-AJG
Carabidae	Cicindelini	<i>Oxycheila femoralis</i> (Castelnau, 1833)	H-Z-Ma	SA-SJ-AAG
Carabidae	Pterostichini	<i>Pachymorphus chalceus</i> (Dejean, 1828)	Hs-M-Z-Ma	SA-AJ
Carabidae	Pterostichini	<i>Pachymorphus sp2</i>	Z-Ma	AA
Carabidae	Pterostichini	<i>Pachymorphus striatulus</i> (Fabricius 1792)	S-Hs-G-M-Z-Ma	SA-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Clivinini	<i>Paraclivina breviscula</i> (Putzeys 1866)	Hs-Ep-M-O-Ma	SA-SJ-AAG-AJG
Carabidae	Pterostichini	<i>Paranortes cordicollis</i> (Dejean, 1828)	S-Hs-Ep-M-Z-P	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Harpalini	<i>Pelmatellus egenus</i>	S-Hs-M-O-Ma	AA
Carabidae	Harpalini	<i>Polpochila flavipes</i> (Dejean 1831)	Hs-Ep-M-Gr-Ma	AAG
Carabidae	Harpalini	<i>Polpochila nigra</i> (Gory 1833)	M-Gr-Ma	AAG-AJG
Carabidae	Zuehiini	<i>Pscudaptinus mimicus</i>	Z-Ma	AJ
Carabidae	Scaritini	<i>Scarites anthracinus</i> (Dejean 1828)	S-Hs-G-M-Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Scaritini	<i>Scarites melanarius</i> (Dejean, 1831)	M-Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Carabidae	Harpalini	<i>Selenophorus sp1</i>	Hs-G-M-O-Ma	AJ
Carabidae	Harpalini	<i>Selenophorus anceps</i> (Putzeys 1878)	Hs-X-O-Ma	AJG
Carabidae	Clivinini	<i>Semiclivina platensis</i> (Putzeys 1866)	Ep-H-Z-Ma	SJ-AA
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius gracilis</i> (Melsheimer, 1846)	D-Ma	SA-SJ-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius luctuosus</i> (Burmeister, 1877)	D-Ma	AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius opatroides</i> (Blanchard 1847)	D-Ma	SA-AA-AJ-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius picinus</i> (Harold, 1868)	D-Ma	SA-SJ-AA-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius platensis</i> (Blanchard 1847)	D-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius stercorator</i> (Fabricius, 1775)	D-Ma	AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Ataenius strigicaudus</i> (Bates 1887)	D-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Lomanoxoides bitubericollis</i> (Schmidt 1909)	D-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Martineziana dutertrei</i> (Chalumeau 1983)	Z-Ma	SA-SJ-AA-AJ-AAG-AJG
Aphodiidae	Eupariini	<i>Parataenius simulator</i> (Harold 1868)	D-Ma	SJ-AAG-AJG

Del total de especies identificadas, 11 se las puede clasificar como especialistas de hábitat mientras que 9 son generalistas; de las restantes se desconocen sus preferencias de hábitat. Por otro lado, se encontró una mayor cantidad de especies hemisinantrópicas (20) respecto a las sinantrópicas (12) (Tabla 3.3).

En relación a la preferencia de humedad, el 51% de los carábidos fue mesófilo, el 34% hidrófilo, el 3% xerófilo y del 12% restante se desconocen sus preferencias de humedad edáfica. Para la preferencia alimenticia, 9 de las 10 especies de afódidos fueron detritívoras y una zoófaga, más precisamente mirmeecófaga. De los carábidos encontrados, 4 fueron granívoros, 5 omnívoros y 26 zoófagos. Por último, teniendo en cuenta la morfología alar de ambas familias, se encontraron 2 especies pteridimórficas, siendo las 43 restantes macrópteras. No se encontraron especies ápteras (Tabla 3.3).

Adicionalmente, se muestra la distribución geográfica de cuatro especies de carábidos cuya distribución se restringe a la región estudiada y por lo cual consideramos importante destacarlas. *Argutoridius abacetoides* se encuentra solo en ambientes asociados a los ríos De La Plata, Paraná y Uruguay, en el tramo entre el centro de Entre Ríos hasta la Ciudad de Buenos Aires (Figura 3.6 A). Se encuentra en las llanuras de inundación y a lo largo de las orillas fangosas de ríos y canales antrópicos de interconexión. *Meraulax alatus*, por su parte, se distribuye también a lo largo de los ríos Paraná y de La Plata desde el sur de la provincia de Corrientes hasta la Ciudad de Buenos Aires (Figura 3.6 B) y habita en las llanuras de inundación y los bancos fangosos de ríos y canales (Cicchino et al. 2013). Una distribución análoga la presenta *Bembidion uruguayense* (Figura 3.6 H), cuyo primer registro para la Argentina se describe en el Bajo Delta Insular del Río Paraná (Nanni et al. 2016). Por último, *Aephnidius bonariensis*, por su parte, es endémica del NE bonaerense. La misma prefiere los ambientes asociados a pastizales y márgenes de selvas en galería adyacentes a

las riberas fluviales del tramo inferior del río Paraná y del estuario del Plata, llegando hasta los sectores costeros de los partidos de La Plata y Berisso (Cicchino com. Pers.; Figura 3.6 E).

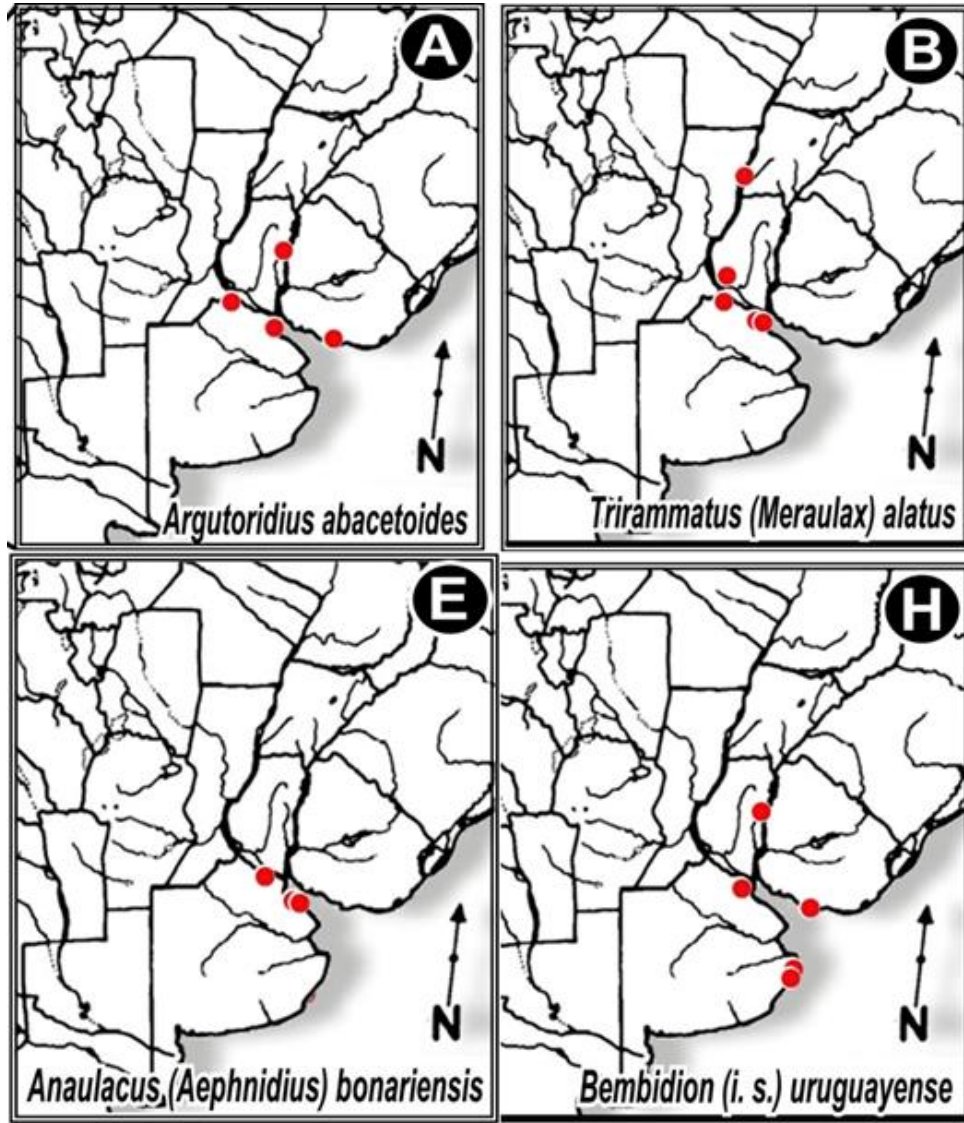


Figura 3.6: Áreas de distribución de *Argutoridius abacetoides*, *Meraulax alatus*, *Bembidion uruguayense* y *Aepnidius bonariensis*, especies endémicas de las costas de los ríos Paraná, Uruguay y De La Plata.

3.5.2 Fenología

En la Tabla 3.4 se muestran las 9 especies de carábidos y las 6 de afódidos que fueron colectadas con una abundancia relativa mayor al 1%. En la Tabla Anexo 1 se pueden observar las abundancias absolutas de todo el elenco de especies registrado a lo largo de los dos años en cada ambiente.

Tabla 3.4: Especies de carábidos y afódidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los distintos tipos de ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril en el Bajo Delta Insular del Río Paraná.

Familia	Especie
Carabidae	<i>Loxandrus audouini</i>
	<i>Paranortes cordicollis</i>
	<i>Scarites anthracinus</i>
	<i>Scarites melanarius</i>
	<i>Pachymorphus striatulus</i>
	<i>Argutoridius abacetoides</i>
	<i>Argutoridius bonariensis</i>
	<i>Aspidoglossa intermedia</i>
	<i>Paraclivina breviscula</i>
Aphodiidae	<i>Ataenius opatroides</i>
	<i>Ataenius piscinus</i>
	<i>Ataenius platensis</i>
	<i>Ataenius strigicaudus</i>
	<i>Martinesiana dutertrei</i>
	<i>Lomanoxoides bitubericolis</i>

Loxandrus audouini, *Paranortes cordicollis*, *Pachymorphus striatulus* (Figura 3.7) y *Argutoridius bonariensis* (Figura 3.8) presentaron su pico de mayor actividad durante el invierno, más precisamente durante el mes de julio y agosto. Durante la primavera temprana su actividad se mantuvo relativamente elevada para descender en verano. Para *Loxandrus audouini*, *Pachymorphus striatulus* y *Argutoridius bonariensis*, el segundo año presentó una menor actividad

que el primero, mientras que para *Paranortes cordicollis* la actividad invernal se mantuvo igual en los dos años de muestreo. Por el contrario, *Scarites anthracinus*, *Scarites melanarius* y *Paraclivina breviscula* mostraron un pico de actividad en primavera (Figura 3.7). Durante las restantes estaciones la actividad descendió considerablemente. Para ambos *Scarites* la actividad fue similar en las dos primaveras muestreadas. En el caso de *Paraclivina breviscula*, en la primavera de 2012 presentó una menor actividad que en la del año siguiente. Las dos especies de carábidos restantes (*Argutoridius abacetoides* y *Aspidoglossa intermedia*; Figura 3.8) mostraron el pico de mayor actividad durante la primavera aunque también presentaron una elevada actividad en el invierno. En ambos casos, la actividad fue alta en la primavera y el invierno de ambos años (2012 y 2013). Más allá de las estaciones de máxima actividad, cabe destacar que *Aspidoglossa intermedia*, *Argutoridius bonariensis*, *Loxandrus audouini* y *Paranortes cordicollis* estuvieron activas durante los dos años muestreados.

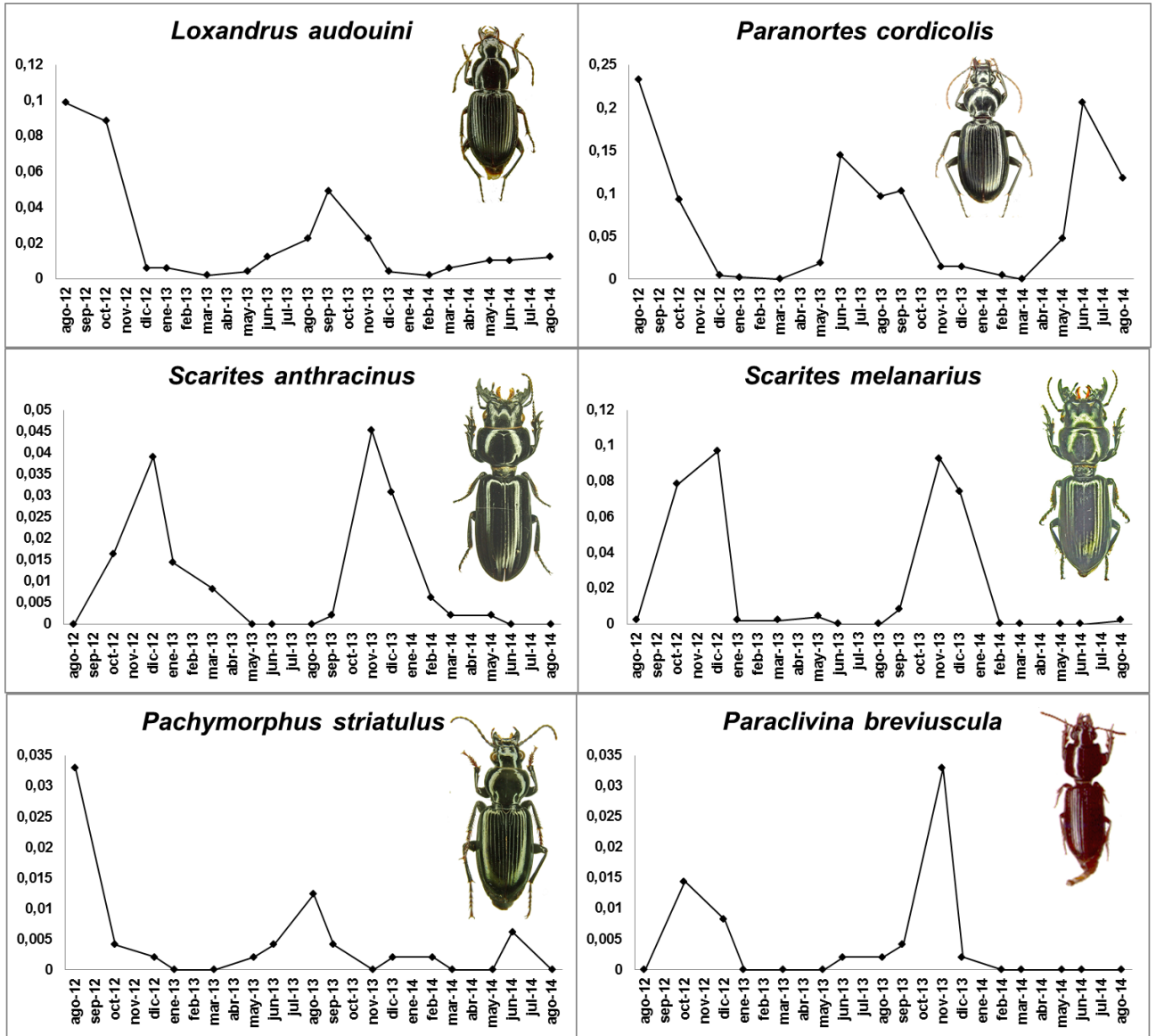


Figura 3.7: Fenología de especies de carábidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las ordenadas con la densidad de actividad.

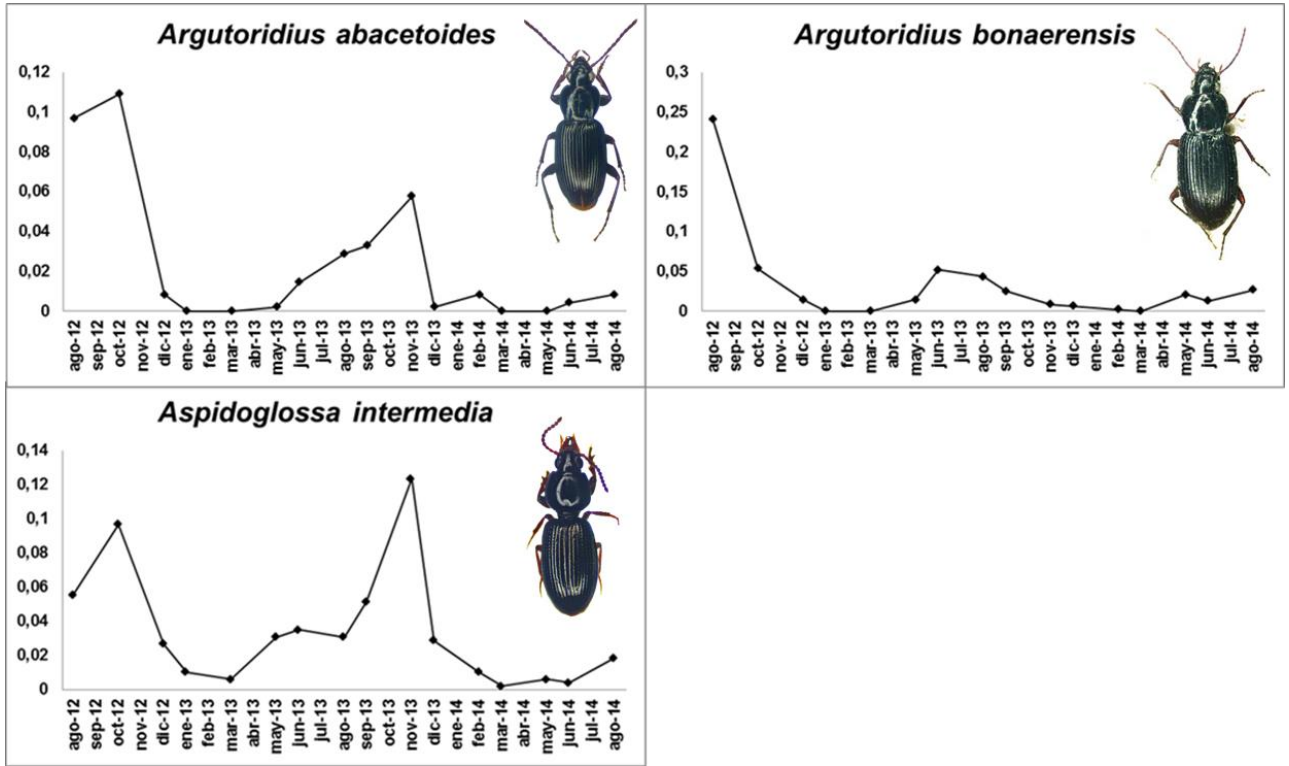


Figura 3.8: Fenología de especies de carábidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las ordenadas con la densidad de actividad.

Los afóidos, por su parte, se dividieron en dos grupos: *Ataenius opatroides* y *Ataenius strigicaudus*, con un pico de actividad durante la primavera de los dos años muestreados. Esta última especie es la única que se mantuvo activa la mayor parte de los dos años muestreados mientras que *A. opatroides* estuvo inactivo durante los veranos y los otoños. En el segundo grupo se encuentran *Ataenius platensis*, *Ataenius piscinus*, *Martineziana dutertrei* y *Lomanoxoides bitubericolis*. Estas cuatro especies presentaron un único e importante pico de actividad durante los meses de primavera pero de uno de los dos años muestreados. Para el caso de *A. piscinus* y *L. bitubericolis*, dicha actividad se registró solo en la primavera del año 2012 mientras que para *A. platensis* y *M. dutertrei* la máxima actividad fue observada durante la primavera del año 2013 (Figura 3.9).

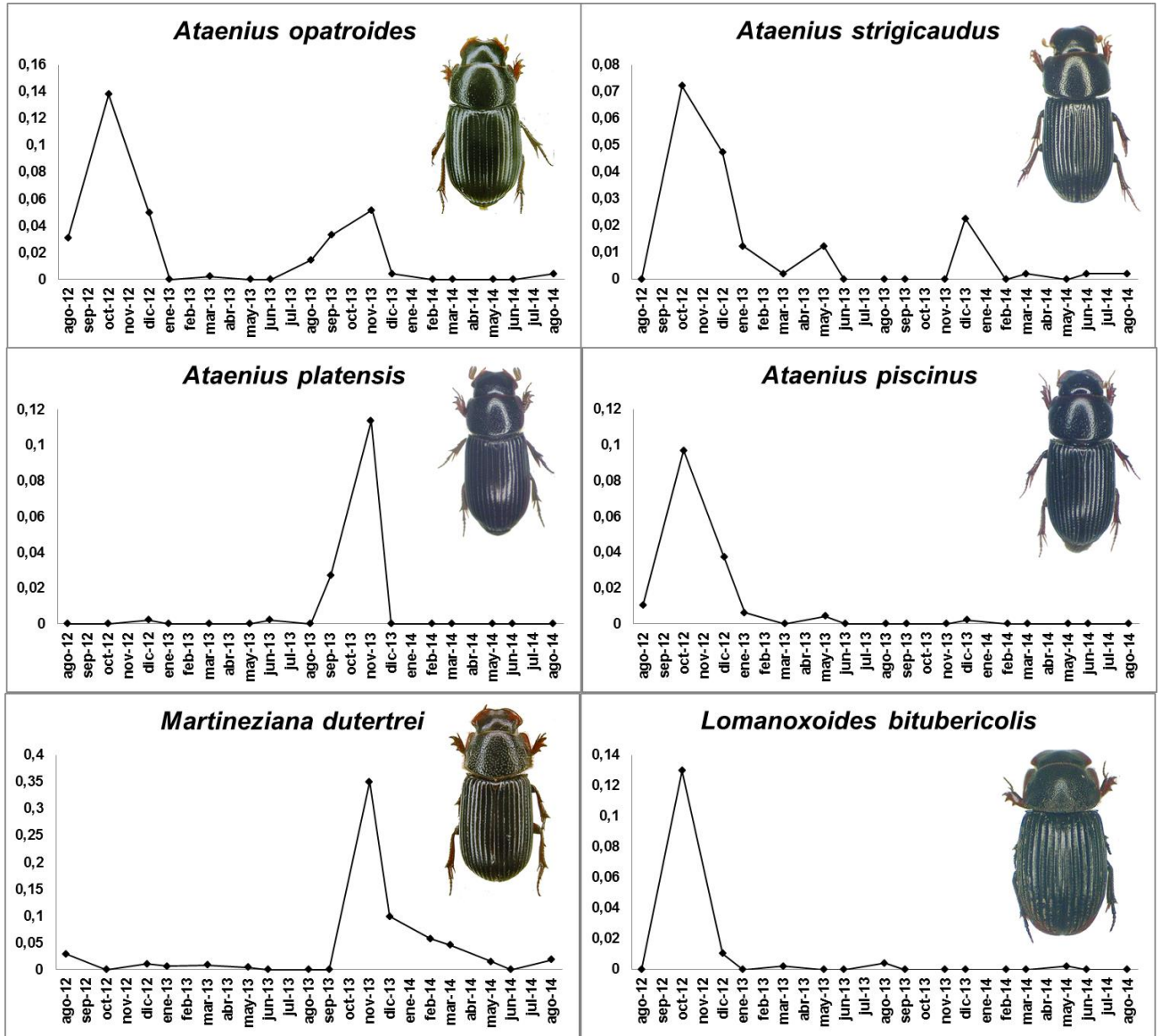


Figura 3.9: Fenología de especies de afóidos relevados con una abundancia relativa mayor al 1% en los diferentes ambientes de los usos productivos forestal y silvopastoril a lo largo de los dos años de muestreo en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. El eje de las abscisas se corresponde con los meses de los dos años de muestreo y el eje de las coordenadas con la densidad de actividad.

Del total de carábidos identificados, *Paranortes cordicollis* y *Meraulax alatus* resultaron ser pteridimorficos, es decir, que se encontraron tanto individuos macrópteros como micrópteros (Figura 3.10). Se observa que el patrón fenológico de los individuos macrópteros y micrópteros es

similar para ambas especies. Los picos de mayor cantidad de individuos activos muestran cierta correspondencia para ambas morfologías alares en las dos especies.

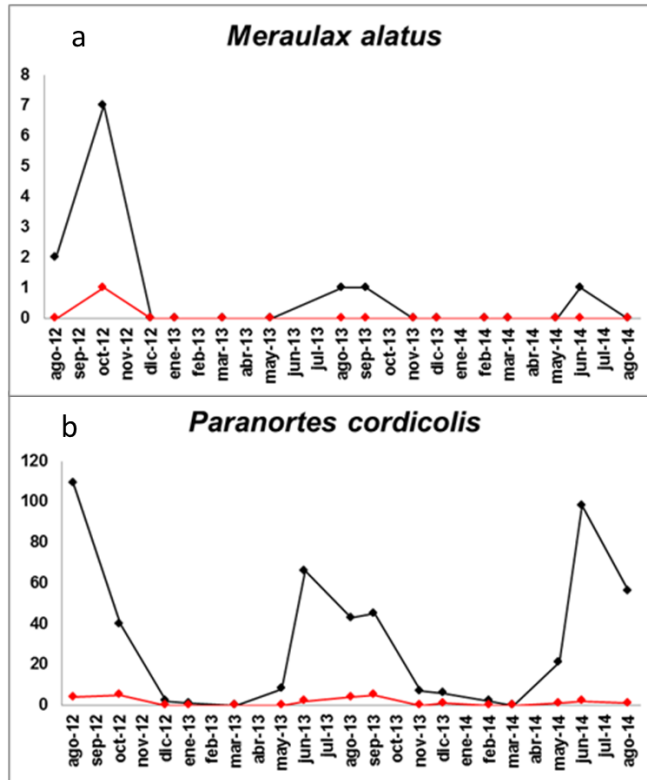


Figura 3.10: Número de individuos micrópteros (línea negra) y macrópteros (línea roja) correspondientes a: a) *Meraulax alatus* y b) *Paranortes cordicollis*, colectados en los distintos ambientes presentes en los usos productivos forestal y silvopastoril del Bajo Delta Insular del Río Paraná.

3.6 Discusión

3.6.1 Caracterización de las especies presentes en cada tipo de ambiente en los dos usos productivos

El elenco de especies en las comunidades de carábidos y afídidos varía generalmente con los cambios en las condiciones del ambiente, incluyendo factores de origen antrópico, lo que define

sus patrones de distribución espacial (Magura 2002; Fournier y Loreau 2002; Bergeron et al. 2011; Work et al. 2010). Debido a las diferencias en edad y tipo forestal cultivado (con sus consiguientes pautas de manejo), los rodales estudiados presentaron condiciones ambientales diferentes, lo que propició las diferencias observadas en el elenco de especies de cada comunidad.

Como se describiera en el Capítulo I, la modalidad forestal actual con salicáceas en el Bajo Delta del Paraná implica la necesidad de modificar las condiciones hidrológicas originales de los humedales, para lo cual se recurre a la construcción de endicamientos que básicamente protegen a los predios forestales de las inundaciones ocasionadas por el río Paraná (Kandus y Minotti 2011). Esta drástica transformación ha llevado a que las áreas de humedal se conviertan en ecosistemas con características más cercanas a los ecosistemas terrestres, en lo que se ha dado en llamar un proceso de “pampeanización” del Delta (Galafassi 2005). Como resultado de este proceso, la modificación de la hidrología del terreno y, por consiguiente, de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales dio como resultado la aparición de nuevos tipos de hábitats capaces de incorporar al elenco de artrópodos del suelo a especies de carácter más mesófilo y xerófilo (Nanni et al. 2014), contrariamente a lo que uno esperaría para un ecosistema de humedal, el cual presentaría un predominio de especies hidrófilas (Paleologos 2011). Los resultados alcanzados muestran una proporción de especies de carábidos mesófilas mayor al de especies hidrófilas. Entre las primeras, las dos especies del género *Scarites* conjuntamente con *Anisosticus posticus* han sido encontradas anteriormente en suelos de forestaciones de pinos y álamos (Cicchino 2005). En el Bajo Delta estas especies conviven con otras ribereñas y litorales que prefieren ambientes húmedos tales como *Bembidion uruguayense*, *Bradycellus* sp. 2 e *Incagonum discosulcatum* (Cicchino 2005). Incluso, dentro de las especies mesófilas, se observa una amplia variabilidad en cuanto a las preferencias relacionadas al tenor de humedad, llegando a encontrarse especies que frecuentan los ambientes más húmedos (incluyendo aquellos con inundación ocasional) como

Argutoridius chilensis y *Polpochila flavipes* (Cicchino et al. 2013). Es importante destacar que, a pesar de los profundos cambios que tuvieron lugar en los humedales de esta región, estos paisajes forestales mantienen aún un importante número de especies hidrófilas. La aparición de una sola especie xerófila (*Selenophorus anceps*) puede deberse a que la xerofilia no sólo depende de la humedad del suelo sino también de otras condiciones edáficas, principalmente el contenido de arena del suelo y la cobertura vegetal (Castro 2014). En el área estudiada, las características estructurales de las forestaciones dentro de diques (e.g., la presencia de vegetación agrupada, grandes áreas de suelo desnudo, alta cobertura de mantillo y un dosel cerrado) junto con la presencia de suelos jóvenes o suelos con alto contenido de arcilla durante la pedogénesis (Ceballos et al. 2012) facilita la retención de humedad del suelo, obstaculizando así el establecimiento de este tipo de especies.

El alto número de especies hemisinantrópicas y sinantrópicas (32 de las 35 especies de carábidos encontradas) se relaciona con el grado de antropización que muestran estos humedales (Cicchino et al. 2003) que, además de los rodales, incluyen áreas de depósitos, caminos, casas y entornos parquizados. *Pachymorphus striatulus*, *Argutoridius bonariensis*, *Scarites melanarius* y *Scarites anthracinus* son marcadamente sinantrópicas encontrándose en una amplia variedad de agroecosistemas (Cicchino et al. 2003; Cicchino et al. 2013).

Con respecto al hábito de alimentación, las especies zoófagas no solo fueron las de mayor número sino que también mostraron una amplia gama de tamaños corporales, lo que refleja una elevada diversidad y abundancias de presas disponibles (Honěk y Jarošík 2000). Los ambientes estudiados poseen un gran número de microhábitats que facilitan la diversificación de las presas presentes, permitiendo, de esta manera, la presencia de especies depredadoras con distintas estrategias de alimentación (Lassau et al. 2005). Una de ellas sería incrementar su actividad en función de la

disponibilidad de presas (Honěk y Jarošík 2000; Stork y Paarman 1992). Por ejemplo, Tulli et al. (2009) encontraron que en la Provincia de Buenos Aires, *Scarites anthracinus* se alimentó de moluscos (*Deroceras reticulatum*) y crustáceos (Isópodos del Género Oniscoidea), los que son muy abundantes entre octubre y diciembre, época en la cual la especie presentó su mayor actividad. La baja cantidad de especies granívoras probablemente se relacione con la escasa cobertura de estrato herbáceo dentro de estos sistemas productivos o con determinadas variaciones en la temperatura del ecosistema que generan una fluctuación estacional en la intensidad de depredación de semillas (Saska et al. 2010). Casi todas las especies de afódidos presentes en ambientes con ganado presentan un tipo de alimentación detritívora ya que utilizan la materia orgánica en descomposición como fuente de recursos alimenticios o de nidificación (Cabrero-Sañudo y Lobo 2003; Smith y Skelley 2007). A diferencia de los hábitos alimenticios predominantes en los afódidos (saprófagos o coprófagos; Stebnicka 2001), *Martineziana dutertrei* es zoófaga, más precisamente mirmecófaga, y se alimenta de las crías de *Solenopsis richteri* y *S. invicta* (hormiga colorada o de fuego) (Stebnicka 2007; Parker 2016). Habita en las cámaras de desechos de las colonias (Navarrete-Heredia 2001) y está química y físicamente protegida de sus agresivos huéspedes.

El hecho de que todas las especies de afódidos fueran macrópteras se debería a que estas especies utilizan una fuente de recursos muy impredecible como lo son las heces de vaca o la presencia de hormigueros y, por lo tanto, deben compensarlo con un mecanismo de dispersión que les permita una mayor movilidad para hacer más eficiente el tiempo de búsqueda de este recurso (Southwood 1962; 1977). Cabe destacar que a pesar de esto, su pequeño tamaño corporal refleja restricciones fisiológicas para el vuelo (Casey y Joos 1983; Utrio 1995).

A pesar de que el número de especies generalistas fue levemente menor que el de especialistas, éstas fueron, en general, las especies que mostraron una mayor abundancia. Al ser especies sin requerimientos específicos de hábitat, los individuos se adaptan a una amplia gama de condiciones ambientales favoreciendo su proliferación. Esto es coincidente con lo encontrado por otros autores para estas mismas especies (Castro 2014; Porrini et al. 2010; Cicchino et al. 2010; 2003) así como en un estudio previo realizado cerca del área considerada en esta tesis (Nanni 2010).

3.6.2 Fenología

El análisis de la fenología de especies de ambas familias de escarabajos ha sido empleado para otras regiones del mundo (e.g., Fiene et al. 2011; Martinez y Cruz 2002; Cartellieri y Lövei 2003; Pozsgai y Littlewood 2014; Blubaugh et al. 2011). En la Argentina, los estudios sobre la densidad-actividad de las especies de carábidos y afódidos son incipientes. Como antecedentes, se cuentan con algunos trabajos que describieron la fenología de especies halladas en agroecosistemas de la provincia de Buenos Aires (Cicchino et al. 2005; Sorensen 2006; Turienzo 2006; Paleologos 2011), en ambientes peridomicilarios (Cicchino 2010), en bosques nativos (Cicchino 2006a), currales (Cicchino y Farina 2007a; 2010) y talares (Castro 2014). Los estudios fenológicos no solo brindan información sobre la actividad anual de una especie y el patrón estacional de su población, sino que dicha información puede ser utilizada en el control biológico de plagas ya que permite predecir la actividad estacional de las especies depredadoras y evaluar su presencia conjunta con las especies plagas (Danks 1987; Werner y Raffa 2003; Nanni et al. 2015). Además, resulta útil para coordinar las operaciones de fumigación de manera tal de sincronizarlas con el fin de minimizar el impacto sobre las especies no blanco (Cartellieri y Lövei 2003). También puede ser útil a la hora de evaluar el impacto potencial de la fauna exótica sobre los coleópteros (Werner y Raffa 2003), guiar

los esfuerzos de conservación (Cartellieri y Lövei 2003) y determinar los períodos óptimos para llevar a cabo estudios de biodiversidad de estos escarabajos en diferentes hábitats (Harry et al. 2011).

Todas las especies estudiadas mostraron una clara estacionalidad, cuyos patrones difieren entre las especies, lo cual es coincidente con lo encontrado tanto para carábidos como para afódidos por otros autores (e.g., Cartellieri y Lövei 2003; Castro et al. 2014; Porrini et al. 2010; Fiene et al. 2011; Martínez y Cruz 2002; Stork y Paarman 1992).

Para los carábidos *Argutoridius abacetoides* y *Paraclivina breviscula*, y para el afódido *Lomanoxoides bitubericolis* no se encontró información previa sobre sus patrones de actividad, la presente tesis resulta ser el primer trabajo en realizar un análisis fenológico de las mismas.

Si bien se ha reportado que los carábidos están generalmente activos durante la primavera y el verano (Cartellieri y Lövei 2003) debido a que la elevación en la temperatura ambiental favorece su actividad (Honěk 1997; Saska et al. 2013), los resultados alcanzados en la presente Tesis muestran que en el Bajo Delta Insular del Río Paraná el número de especies activas en dicha época del año fue similar al número de especies activas en invierno. Esta similitud podría explicarse por el efecto moderador que las características ambientales de la región ejercen sobre la temperatura con una reducción de la amplitud térmica (Hoffman y García 1968). Esta actividad invernal de los carábidos en el Bajo Delta se observa también en localidades cercanas. Por ejemplo, *Loxandrus audouini* muestra un patrón similar al observado en la Reserva Costanera Sur, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Cicchino A. datos no publicados) dado que, su cercanía al Delta implica que ambas áreas presenten características ecológicas similares (Quintana et al. 2002).

Otras especies presentan patrones de actividad similares en áreas cercanas al Bajo Delta como es el caso de *Paranortes cordicollis*, cuya fenología es similar a la reportada para la provincia de Buenos Aires, con un pico de actividad que se da en el invierno (Paleologos 2011; Porrini et al. 2010; Cicchino et al. 2005; Cicchino et al. 2003) dado que tolera bajas temperaturas con el fin de experimentar humedades relativas más adecuadas (Diefenback y Becker 1997). Los individuos macrópteros de dicha especie, fueron encontrados en los inviernos, estación que coincide con la mayor actividad, debido a que durante dicha estación, tienen la posibilidad de dispersar con el fin de establecer nuevas poblaciones en sitios favorables para su desarrollo (Cicchino 2010). *Meraulax alatus*, también pteridimórfica, está principalmente activa en invierno y en primavera pero los especímenes macrópteros aparecieron solamente en octubre. Esto indicaría que solo durante la primavera puede dispersar. Una posible explicación a esto sería que la temperatura ambiental más elevada favorece la regulación de la temperatura corporal y como consecuencia su dispersión. Por último, la presente tesis es el primer antecedente de la fenología de *Meraulax alatus*.

Pachymorphus striatulus y *Argutoridius bonariensis*, ambas con actividad invernal, fueron registradas en trabajos previos en los cuales también se describió su fenología (e.g., Porrini et al. 2010; Castro et al. 2014; Cicchino et al. 2005), siendo en este estudio los primeros datos para el Bajo Delta Insular. En este estudio la fenología descrita para *Argutoridius bonariensis* concuerda con los antecedentes antes mencionados mientras que el patrón de *Pachymorphus striatulus* difirió respecto a los reportados previamente (e.g., Castro 2014 señala un pico de actividad en primavera mientras que Porrini et al. 2010, Cicchino et al. 2005 y Paleologos 2011 lo describen con actividad otoñal). En función de estos resultados, resulta probable que el patrón de actividad de cada población tenga una asociación estrecha con un conjunto de variables microambientales presentes en cada sitio y que su fenología varíe entre diferentes hábitats (Danks 2002).

Aspidoglossa intermedia no mostró diferencias fenológicas respecto a trabajos previos realizados en un agroecosistema y su entorno en el partido de La Plata (Cicchino et al. 2005). Tampoco *Scarithes anthracinus* y *Scarites melanarius* mostraron diferencias fenológicas con los antecedentes (Cicchino et al. 2005; Paleologos 2011; Cicchino 2010; Castro 2014). Posiblemente las características ecológicas de los ambientes muestreados en esta tesis y los muestreados en los antecedentes sean similares y debido a eso las fenologías de estas tres especies no variaron.

Todas las especies de afóidos estuvieron activas durante la primavera. Smith y Skelley (2007) reportaron actividad de *Ataenius strigicaudus* durante la primavera y parte del verano. En nuestro caso fue la especie de afóido que se observó activa la mayor parte del año con un pico en primavera. Para *Ataenius opatroides*, dichos autores reportaron actividad durante todo el año, lo cual no concuerda con nuestros resultados ya que tanto en el verano como en el otoño esta especie se mantuvo inactiva. Al igual que en esta tesis, el pico de actividad reportado para *Ataenius piscinus* y para *Ataenius platensis* fue en primavera (Smith y Skelley 2007; Stebnicka 2005; Fiene et al. 2011). El hecho de que *Martineziana dutertrei* mostrara un pico de actividad durante la primavera del año 2013 pero no en la del 2012 podría estar relacionada con acciones de fumigación de las forestaciones con hormiguicidas en un momento previo a la primavera del 2012 y al no obtener el principal recurso alimenticio, no se registró actividad de *Martineziana dutertrei* durante dicha estación. Existen antecedente de actividad de dicha especie durante la primavera en pasturas para ganado en Arkansas (EEUU) (Fiene et al. 2011). Como mencionamos anteriormente, su pequeño tamaño corporal refleja restricciones fisiológicas para el vuelo (Casey y Joos 1983; Utrio 1995). Es probable que la temperatura ambiental durante la primavera les resulte favorable para la regulación de la temperatura corporal durante el vuelo, generando condiciones fisiológicas propicias para la actividad de las especies de afóidos.

En resumen, los resultados del presente capítulo muestran que los ambientes presentes en los dos usos productivos exhiben especies con diferentes características ecológicas y marcadas variaciones fenológicas estacionales con especies más activas durante el invierno y otras durante la primavera. Por lo tanto, se puede afirmar que la hipótesis planteada al comienzo del capítulo se cumplió. Con respecto a las predicciones, se puede concluir que, los ambientes estudiados presentaron un mayor número de especies mesófilas debido a las modificaciones hidrológicas de estos humedales. Además, se registraron más especies especialistas de hábitat que generalistas. El número de especies sinantrópicas y hemisinantrópicas fue elevado y esto estaría dado por el hecho de que los ambientes se encuentran fuertemente antropizados. Por último, la baja cantidad de especies granívoras y omnívoras probablemente se relacione con la escasa cobertura de estrato herbáceo dentro de estos sistemas productivos. Los afódidos detritívoros se encontraron asociados, en mayor medida, a los ambientes con presencia de ganado gracias al aporte de materia orgánica en descomposición por parte del mismo. Las especies zoófagas no solo fueron las de mayor número sino que también mostraron una amplia gama de tamaños corporales, lo que refleja una elevada diversidad y abundancias de presas disponibles en todos los ambientes.

Finalmente los distintos ambientes poseen características ambientales particulares que se expresan en diferencias en cuanto al elenco de especies que compone cada comunidad, lo cual resalta la importancia de mantener una heterogeneidad de hábitats en la matriz forestal de la región.

Capitulo IV

Las comunidades de carábidos y afódidos en ambientes de los principales usos productivos del Bajo Delta del río Paraná

4.1 Introducción

Las actividades humanas como la agricultura y la ganadería intensiva, la silvicultura, la urbanización y la minería así como la sobreexplotación de recursos naturales y la introducción de especies exóticas conforman factores de disturbio para las comunidades bióticas asociadas (Torres Robles y Tur 2006). En la actualidad, las plantaciones forestales y la ganadería presentan una tendencia a incrementar su superficie en diversos paisajes de nuestro país a medida que se expanden las fronteras productivas sobre ecosistemas naturales, modificando y generando impactos sobre los mismos (Acciares et al. 2006; Sica et al. 2016). Tal como fuera planteado en los capítulos previos de esta tesis, el Bajo Delta insular del río Paraná se encuentra profundamente transformado desde hace más de 100 años, particularmente por la actividad forestal y más recientemente por la silvopastoril (Galafassi 2011; Quintana 2011). En nuestro país existen antecedentes sobre los efectos de ambas modalidades productivas sobre los ecosistemas naturales y su biodiversidad a través de la forma de establecimiento, manejo y explotación de las mismas (e.g., Spagarino et al. 2001; Zurita et al. 2006; Paritsis y Aizen 2008; Macchi et al. 2013). En los últimos años los estudios de biodiversidad sobre los sistemas agrícolas y humanos aumentaron considerablemente (e.g., Altieri 1999; Marasas et al. 2010; Batáry et al. 2012; Barsoum et al. 2014; Hendrickx 2007) ya que se han convertido en los ecosistemas más extendidos en numerosas regiones del planeta. Particularmente, en la región en estudio se realizaron trabajos comunitarios de varios taxones como aves, mamíferos y plantas (Magnano 2011; Fracassi 2012; Sica 2016) demostrando que cada comunidad puede reaccionar de distintas maneras frente a los cambios de uso del suelo (Toigo et al. 2013).

En relación con los carábidos y afódidos, algunos estudios muestran resultados contrastantes en relación al manejo forestal ya que se reportaron aumento (Niemela et al. 1993), disminución

(Magura et al. 2003; Gardner et al. 2008) o ningún efecto sobre la riqueza de especies (Magura et al. 2000). Incluso, se ha dado el caso de forestaciones monoespecíficas que presentaron mayor riqueza de carábidos que las mixtas (Barsoum et al. 2014). Esto muestra que las distintas especies de una comunidad responden de manera diferencial a la modificación de las condiciones del ambiente (e.g., cambios en la humedad del suelo, temperatura, intensidad de luz, heterogeneidad estructural, cobertura vegetal, etc. Bergeron et al. 2011; Work et al. 2010) debidas a los cambios en el uso de la tierra (Toigo et al. 2013). Por otra parte, los gradientes ambientales y los disturbios naturales y antrópicos, tanto a escalas locales como globales, no sólo afectan la diversidad específica sino también la diversidad funcional (Loreau et al. 2001).

Entre los factores que pueden determinar la respuesta de las comunidades de las dos familias de coleópteros estudiadas se encuentran la identidad de la especie arbórea implantada, el tipo de manejo, la presencia de ganado dentro de la forestación, la cobertura del dosel (relacionado con la incidencia de luz en el suelo), la cubierta vegetal del suelo forestal, las características estructurales y químicas de la hojarasca, la ubicación de la plantación en el paisaje, el tamaño del rodal, la edad y las relaciones de vecindad con otros ambientes, así como el tipo de ambiente reemplazado (Koivula 2001; Magura 2002; Cabrero-Sañudo y Lobo 2003; Niemelä et al. 2007; Binkley y Fisher 2012; Chungu 2014; Bicknell et al. 2014; Kaizuka y Iwasa 2015). Entre las respuestas de las comunidades de estos escarabajos ante dichos factores se encuentran cambios en la abundancia, en la riqueza y en la diversidad taxonómica así como en el reemplazo de grupos funcionales o cambios en la abundancia de los mismos y, por lo tanto, de variaciones en los valores promedio de los rasgos funcionales de una comunidad (e.g., Allegro y Sciaky 2003; Paleologos 2011; Castro 2014; Audino et al. 2014; Morandeira 2014; Liu et al. 2015; Nanni et al. 2016). En muchos casos, estos cambios se acompañan con un reemplazo de especies especialistas por generalistas de hábitat o especies de borde (Batáry et al. 2007). Además, cambios en la diversidad funcional

pueden afectar a corto plazo la dinámica de los recursos disponibles para las especies (e.g., refugio, alimentación, etc.) y a largo plazo la estabilidad del ecosistema, tanto por su influencia sobre la resiliencia (Audino et al. 2014) como sobre la resistencia (Díaz y Cabido 2001).

En función de lo planteado en los párrafos anteriores, en este capítulo se propone analizar y evaluar estructural y funcionalmente las comunidades de carábidos y afódidos asociadas a los distintos ambientes presentes en los dos usos productivos considerados a lo largo del año.

4.2 Objetivos particulares

A. Comparar los parámetros estructurales de las comunidades de carábidos y afódidos entre los diferentes ambientes presentes en ambos usos productivos y entre las distintas estaciones del año.

B. Comparar las comunidades de ambas familias de escarabajos a través de distintos componentes de la diversidad funcional entre los ambientes de ambos usos productivos y entre las diferentes estaciones del año.

4.3 Hipótesis y predicciones

Hipótesis A. Las comunidades de carábidos y afódidos muestran diferencias en cuanto a sus parámetros estructurales entre los distintos ambientes y entre las estaciones del año debido a las diferencias en las características ambientales.

Predicción A.1 Las forestaciones de álamo (adulto y joven) con presencia de ganado serán las que muestren la menor riqueza de especies por ser ambientes muy disturbados

Predicción A.2 Las forestaciones de sauce tanto adulto como joven serán las de mayor riqueza debido a las características asociadas al manejo de dicha especie forestal y al porcentaje de humedad en suelo.

Predicción A.3 Temporalmente, la primavera será la estación del año con mayor riqueza para todos los ambientes estudiados.

Hipótesis B. Los componentes de la diversidad funcional diferirán significativamente entre los ambientes debido a que las características ambientales de los mismos ofrecerán una importante gama de recursos disponibles y entre las estaciones del año debido a que en cada estación habrá diferentes recursos disponibles para cada rasgo funcional analizado.

Predicción B. 1 Tanto la riqueza, como la equitatividad, la divergencia y la especialización funcionales serán mayores en las forestaciones de sauce tanto adulto como joven.

Predicción B. 2 Entre estaciones, la primavera será la que presente mayores valores de riqueza, equitatividad, divergencia y especialización funcionales.

4.4 Metodología

El área de estudio, diseño de muestro y la metodología implementada para la captura e identificación taxonómica de los carábidos y afódidos fue la misma desarrollada en los capítulos anteriores.

4.5 Análisis estadísticos

Para la aplicación de las pruebas estadísticas se consideraron conjuntamente todos los individuos colectados en las 6 trampas de cada rodal. Este planteo se llevó a cabo bajo la premisa de que al

ser trampas de caída-muerte, el individuo colectado en una de ellas no tiene probabilidad de caer en otra, generando así muestras independientes.

Se estimó estacionalmente la diversidad de especies de los grupos estudiados para cada rodal durante los dos años de muestreo. Para ello se utilizó el índice de Shannon-Wiener (ver Anexo de análisis estadísticos, Magurran 2013). Para comparar los valores de este índice entre ambientes se utilizó un modelo lineal general (GLM) (previa verificación del supuesto de normalidad) con una matriz de correlación autorregresiva de orden 1, con la estación y el ambiente como factores fijos (tratamiento). Para ello se utilizó el programa estadístico R (Team 2005) y el paquete vegan (Oksanen et al. 2016).

Los valores de abundancia y equitatividad de las especies presentes en cada comunidad se compararon gráficamente a través de las curvas de Rango-abundancia (Feinsinger 2001) para cada estación. Para establecer el modelo de distribución de abundancia de especies que mejor se ajusta a cada comunidad se utilizó una prueba de χ^2 (Moreno y Halffter 2001) con el programa estadístico Past 3 (Hammer et al. 2001).

Se construyeron curvas de rarefacción basada en muestras (Colwell et al. 2004) con el fin de comparar la riqueza de especies observada ($n = 6$) entre los diferentes tipos de ambientes en cada estación del año y mediante la extrapolación del número de muestras, evaluar si el esfuerzo de muestreo fue adecuado al comparar los valores de riqueza esperada. La extrapolación se realizó con un $n = 50$ muestras y utilizando el método Bootstrap (Colwell et al. 2004), se construyeron intervalos de confianza del 95% para evaluar la significación estadística ($p < 0,05$) comparando los límites superior e inferior de estos intervalos (Cumming et al. 2007) en cada curva.

Por otra parte, la riqueza esperada de especies para cada ambiente se estimó estacionalmente utilizando el índice Jackknife 1 (ver Anexo de análisis estadísticos, Moreno y Halffter 2001). La

significancia estadística se evaluó mediante la comparación de los límites de los intervalos de confianza del 95% de cada estimación. Además, se determinó cuán completo fue el inventario de especies de cada ambiente en las cuatro estaciones como el porcentaje de especies observado del total de especies esperadas por el estimador Jackknife 1. También se muestran los valores *singleton* para cada ambiente por estación. Es decir, el número de especies que estuvieron presentes una única vez. Estos análisis se realizaron utilizando el programa estadístico EstimateS (Version 9.1.0), Copyright R. K. Colwell (Colwell 2005).

Con el fin de caracterizar los ambientes en función a las comunidades presentes, se removieron las especies raras para los fines del análisis estadístico, aquellas que aparecieron solo una vez a lo largo del muestreo (Bordcard et al. 2011) y se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con corrección de Hellinger. La matriz se realizó sumando la abundancia de cada especie ($n = 36$) encontrada en las capturas de las trampas para las tres réplicas (rodales) por ambiente en las ocho estaciones (dos años) muestreadas ($n = 144$). A fin de simplificar visualmente el gráfico resultante del análisis y facilitar la interpretación de los datos, se graficaron los centroides de cada ambiente por estación. Por último, se seleccionaron las especies con mayor contribución a cada componente y se evaluó su significancia a través de una correlación de Pearson. Estos análisis se llevaron a cabo utilizando el programa Infostat (Di Rienzo 2011)⁵.

Para evaluar y comparar los distintos componentes de la diversidad funcional en cada ambiente se seleccionaron los siguientes rasgos funcionales: dependencia de humedad del suelo (especies hidrófilas, mesófilas y xerófilas), hábitos de alimentación de los adultos (especies zoófagas,

⁵ Resultados parciales del presente capítulo fueron publicados en Nanni et al. 2014 y Krug et al. 2014.

granívoras, omnívoras y detritívoras) y estacionalidad de las especies. Dichos rasgos fueron descritos en el Capítulo III para cada una de las especies registradas.

El cálculo de los índices de diversidad funcional requiere construir dos matrices de datos. Por un lado, una matriz de especies x rasgos funcionales. Por otro lado, una matriz de ambientes x especies en la que cada especie está caracterizada por su abundancia. Para el cálculo y comparación de los componentes de diversidad funcional (riqueza funcional, FRic; equitatividad funcional, FEve; divergencia funcional, FDiv y especialización funcional, FSpe) se utilizó el programa FDiversity (Casanoves et al. 2010) con su módulo *Functional Diversity estimation and analysis*, incorporando como factores fijos el ambiente y la estación. Una descripción más detallada sobre el análisis de Diversidad Funcional se encuentra en el Anexo de análisis estadísticos.

Adicionalmente, se graficaron los rasgos funcionales seleccionados para cada comunidad por estación, con el fin de caracterizar cada ambiente en base a los mismos.

4.6 Resultados

La diversidad de especies de carábidos y afódidos fue significativamente diferente tanto entre los distintos tipos de ambientes ($F = 4,53$; $p = 0,0007$) como entre las distintas estaciones del año ($F = 28,57$; $p < 0,0001$) pero no para la interacción entre ambos ($F = 1,59$; $p = 0,0847$). Esto último permite analizar los efectos principales por separado, es decir, por un lado las diferencias entre estaciones y por el otro, las diferencias entre ambientes. En la Tabla 4.1 se observa que el ambiente que presentó la mayor diversidad fue el de sauce joven, seguido por aquellos ambientes con presencia de ganado; entre estos tipos de ambientes no se encontraron diferencias significativas. El sauce adulto así como los dos ambientes de álamo sin ganado presentaron valores

de diversidad más bajos. Dichos valores no mostraron diferencias significativas al compararlos entre sí. De todas maneras, los álamos sin ganado fueron los ambientes con menor diversidad.

Tabla 4.1: Diversidad de especies (Índice de Shannon-Wiener) para cada tipo de ambiente en los usos productivos considerados en el Bajo Delta insular del Río Paraná. E.E. = Error Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Ambiente	Media	E.E.	
SJ	1,19	0,12	a
AAG	1,08	0,12	a
AJG	0,98	0,12	a
SA	0,75	0,12	b
AA	0,6	0,12	b
AJ	0,56	0,12	b

Al comparar estacionalmente los valores de diversidad se observó que la primavera presentó el mayor valor y difirió significativamente de las otras tres estaciones. En segundo lugar se encuentra el invierno, el cual también se diferencia significativamente del resto. Finalmente, los valores de diversidad encontrados en el otoño y el verano no mostraron diferencias significativas entre sí (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Diversidad de especies (Índice de Shannon-Wiener) para cada estación del año en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. E.E. = Error Estándar. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$). P = Primavera, I = Invierno, O = Otoño y V = Verano.

Estación	Media	E.E.	
P	1,41	0,08	a
I	0,94	0,07	b
O	0,61	0,08	c
V	0,47	0,09	c

Con respecto a la distribución de la abundancia, durante el invierno, los sauces de ambas edades y los álamos adultos con y sin ganado se aproximaron a un modelo de distribución de "serie

logarítmica” mientras que el álamo joven con ganado lo hizo a una distribución de “serie geométrica” (Figura 4.1).

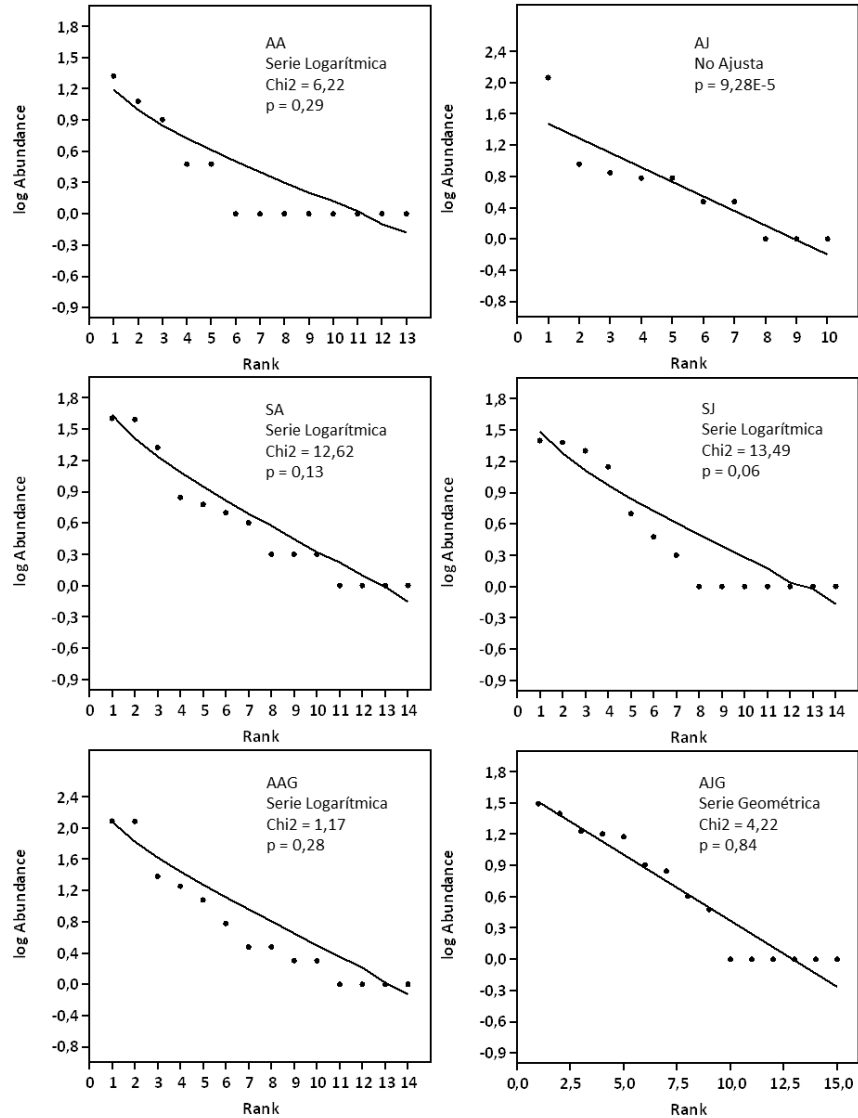


Figura 4.1: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afóidos durante el invierno en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Para la primavera, ambos sauces y ambos álamos con ganado volvieron a ajustar al mismo tipo de modelo de distribución que en el invierno, mientras que el álamo adulto sin ganado ajustó a una distribución de tipo “vara partida”. El álamo joven sin ganado no ajustó a ninguno de los modelos (Figura 4.2).

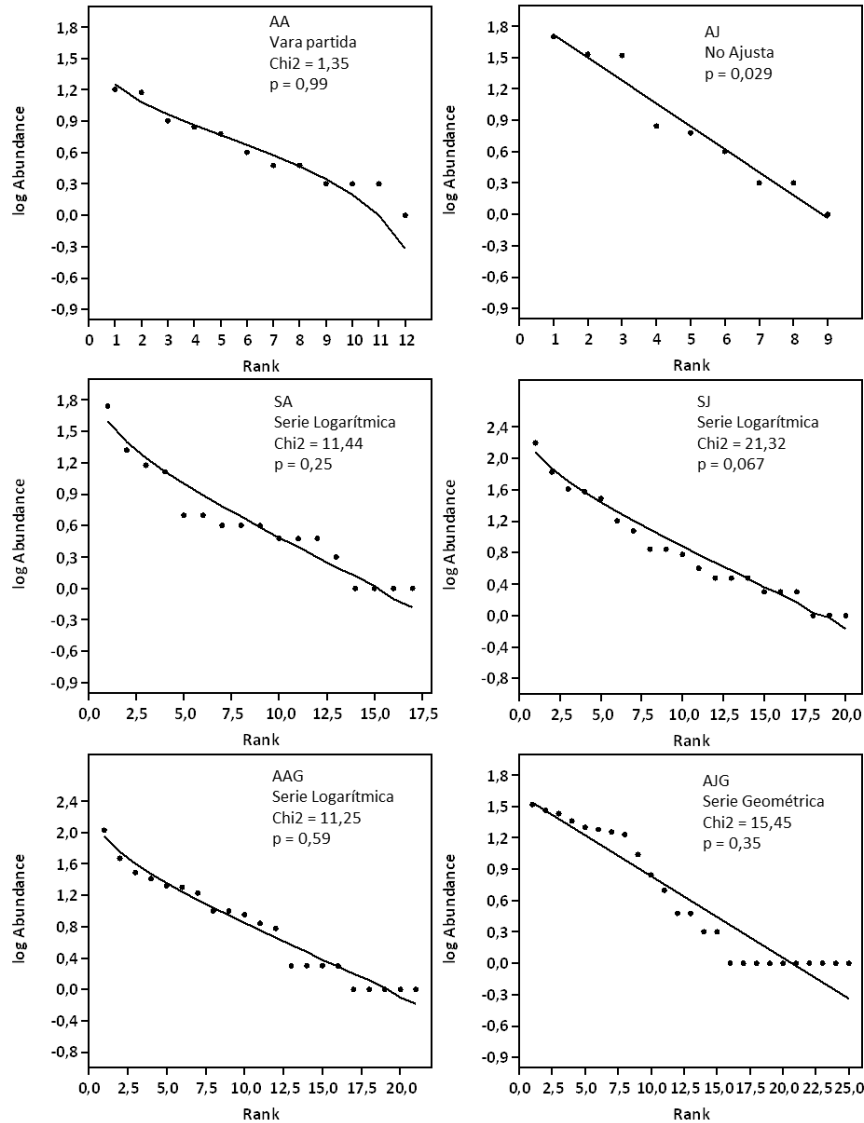


Figura 4.2: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante la primavera en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Para el otoño, el álamo adulto sin ganado y ambos sauces ajustaron a un modelo de distribución de “vara partida”, mientras que el álamo joven con ganado ajusto a un modelo “serie logarítmica”. El álamo joven sin ganado y el álamo adulto con ganado no ajustaron a ninguno de los modelos (Figura 4.3).

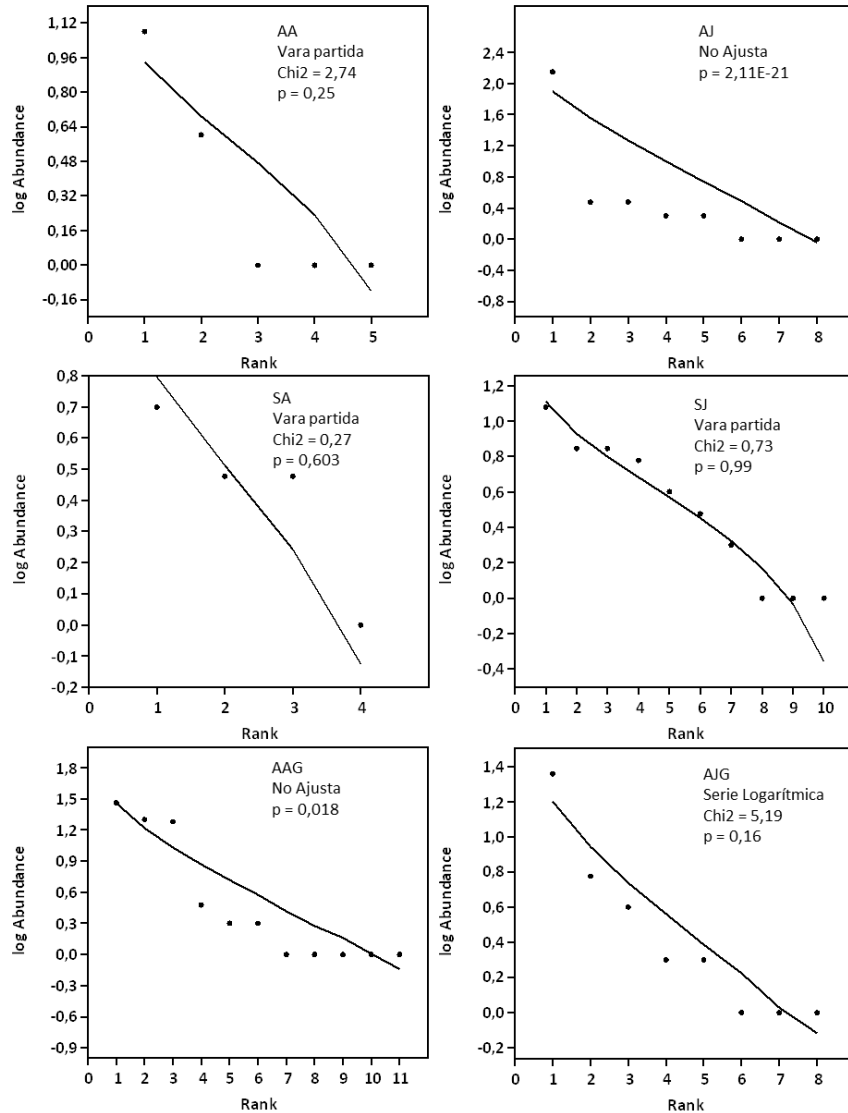


Figura 4.3: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afídidos durante el otoño en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Por último, en el verano, para el sauce joven la mejor aproximación estuvo dada por el modelo “serie logarítmica” mientras que para ambos álamos con ganado el modelo que mejor ajustó fue el de “vara partida”. El sauce adulto y el álamo adulto sin ganado no ajustaron a ninguno de los modelos (Figura 4.4).

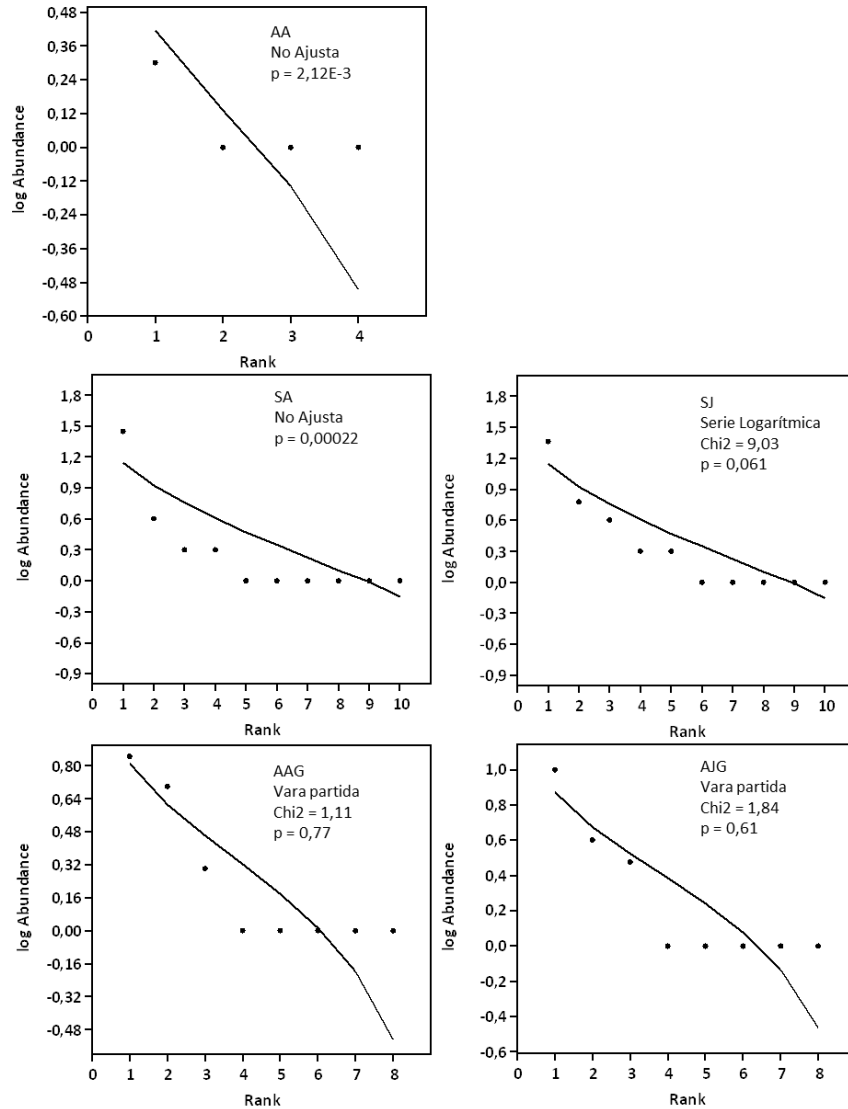


Figura 4.4: Curvas de Rango-abundancia y modelos de distribución que mejor ajustaron a cada comunidad de carábidos y afódidos durante el verano en el Bajo Delta Insular del Río Paraná ($p < 0,05$). Los puntos indican la abundancia de las especies en escala logarítmica y las líneas indican el ajuste del modelo correspondiente a cada comunidad. AA = álamo adulto sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Cabe destacar que, para todas las estaciones, el álamo joven sin ganado no ajustó a ningún modelo de distribución de abundancia, particularmente, para el verano no se pudo realizar la curva de rango-abundancia dado que solo se encontraron dos especies.

En invierno, el álamo joven con ganado presentó la mayor riqueza observada ($15 \pm 0,76$) mientras que el álamo joven sin ganado presentó la menor ($10 \pm 0,56$). Ningún ambiente difirió significativamente ya que todos solapan sus intervalos de confianza. Al extrapolar el muestreo a 56 muestras se alcanzó un *plateau* en todos los tipos de ambientes a excepción del álamo adulto sin ganado (Figura 4.5).

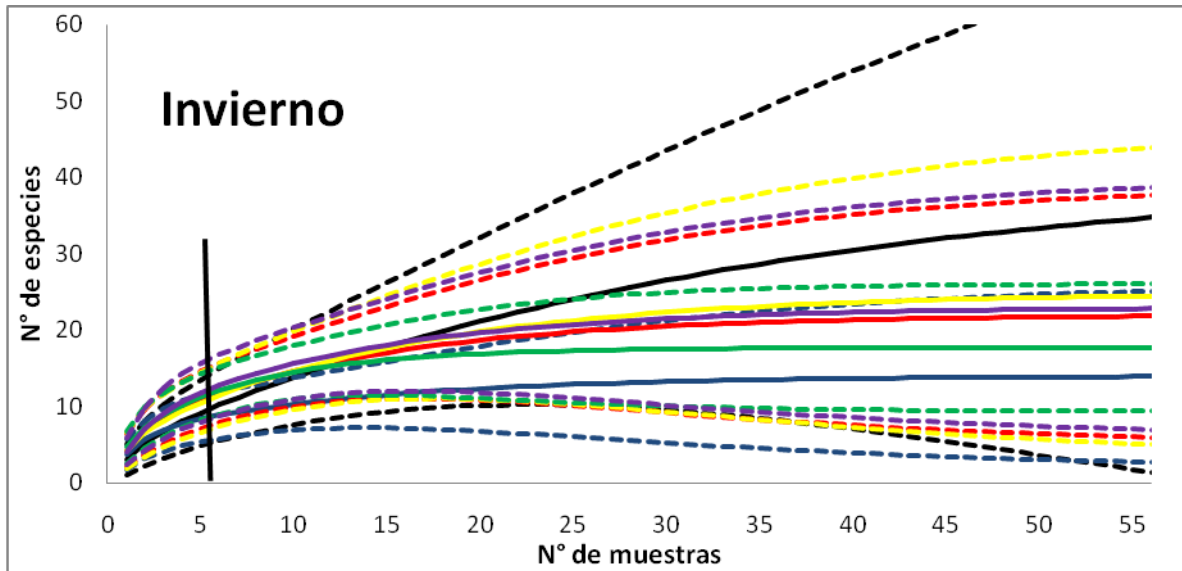


Figura 4.5: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de invierno en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.

Al igual que para el invierno, en la primavera, el álamo joven con ganado volvió a presentar el mayor valor de riqueza observada ($25 \pm 1,47$) mientras que el álamo joven sin ganado, el menor ($9 \pm 0,15$). Además, este último, difirió significativamente de todos los usos a excepción del álamo adulto sin ganado (ambos álamos sin ganado solapan sus IC). Los sauces adulto y joven presentaron un comportamiento muy similar a lo largo de la extrapolación y todos los ambientes alcanzaron el plateau (Figura 4.6).

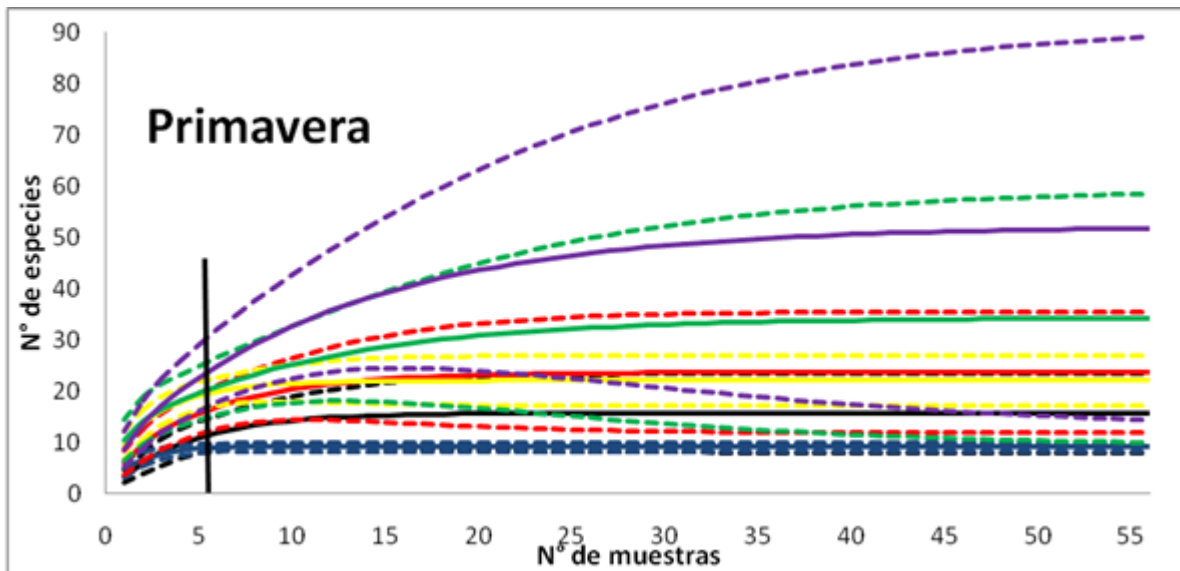


Figura 4.6: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de primavera en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.

En el verano, el sauce joven tuvo la mayor riqueza observada (10 ± 1) y el álamo joven sin ganado volvió a presentar la menor ($2 \pm 0,24$). Tanto el sauce joven como ambos álamos con ganado difirieron significativamente del álamo joven sin ganado (Figura 4.7).

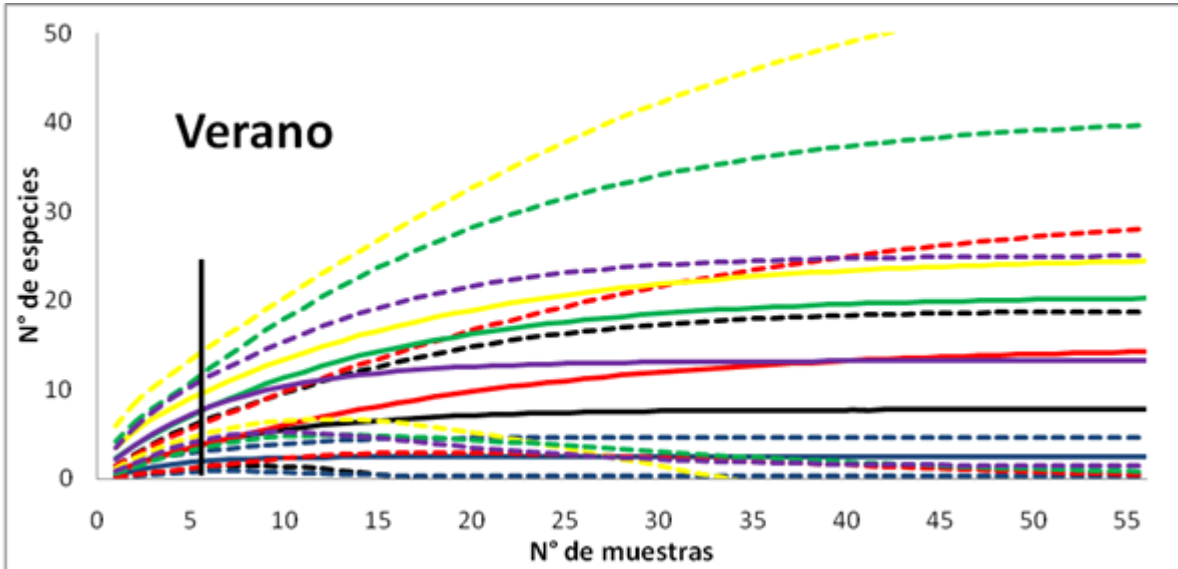


Figura 4.7: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de verano en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.

Finalmente, durante el otoño, el álamo adulto con ganado resultó ser el ambiente de mayor riqueza observada ($11 \pm 1,1$) mientras que el sauce adulto, el de menor ($4 \pm 0,44$). La única diferencia significativa que se encontró durante esta estación fue entre el álamo joven sin ganado y el álamo adulto con ganado (Figura 4.8).

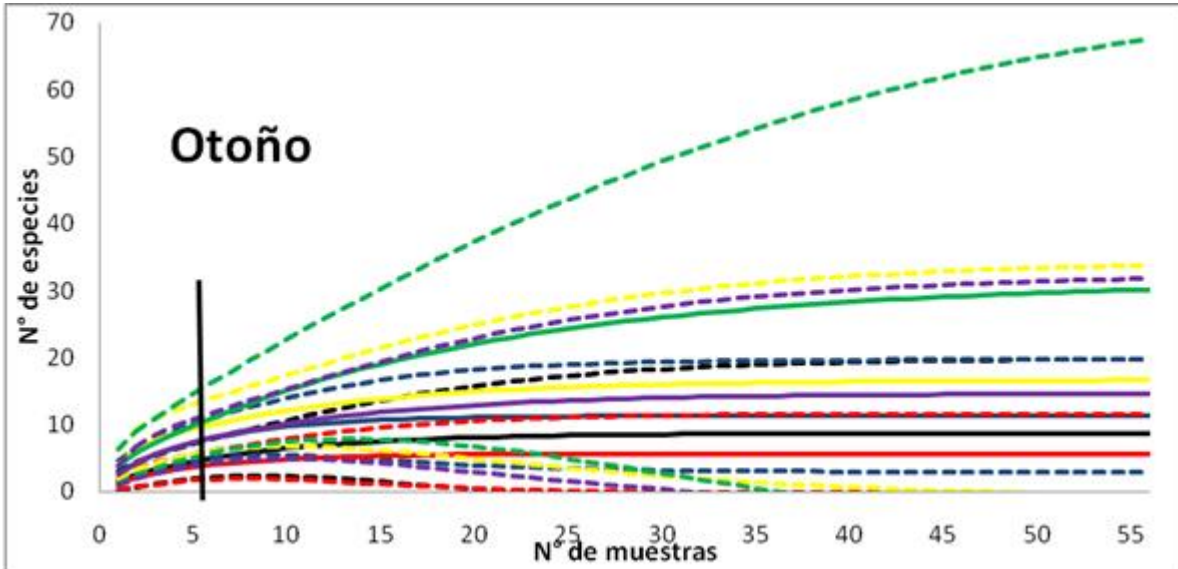


Figura 4.8: Curvas de rarefacción basadas en muestras para el ensamblaje de carábidos y afódidos de los ambientes en la estación de otoño en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Los colores correspondientes a cada ambiente son: negro = Álamo Adulto sin ganado, azul = Álamo Joven sin ganado, rojo = Sauce Adulto, amarillo = Sauce Joven, verde = Álamo Adulto con Ganado y violeta = Álamo Joven con Ganado. Las líneas sólidas indican la curva de rarefacción y las líneas punteadas los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. La línea negra vertical que corta los gráficos indica el número total de las muestras utilizadas para la comparación de la riqueza.

Todos los ambientes alcanzaron el *plateau* en verano y otoño; en los gráficos correspondientes a estas dos estaciones se observa que los intervalos de confianza de las extrapolaciones continúan por debajo del cero, lo que implica que esas comunidades presentaron, en general, pocas especies y que muchas de ellas eran especies raras (*singletons*, ver Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Riqueza de especies observada (S) en cada ambiente para las distintas estaciones del año y número total de especies esperadas según el estimador de Jackknife 1 (media \pm error estándar) en el Bajo Delta Insular del Río Paraná. Además se muestran los valores de *singletone* (número de especies raras) y el nivel de inventario de cada ambiente. Letras distintas indican diferencias significativas. AA = álamo adulto sin ganado, AJ = álamo joven sin ganado, SA = sauce adulto, SJ = sauce joven, AAG = álamo adulto con ganado y AJG = álamo joven con ganado.

Estación	Ambiente	Riqueza (S)	Jacknife 1 \pm EE	Singletone	Inventario (%)
Otoño	AA	5	7,5 \pm 0,70 ^d	3	66,67
	AJ	8	11,33 \pm 0,68 ^c	3	70,61
	SA	4	5,67 \pm 0,43 ^e	1	70,55
	SJ	10	13,33 \pm 0,68 ^b	3	75,02
	AAG	11	16,83 \pm 1,22 ^a	5	65,36
	AJG	8	11,33 \pm 1,01 ^c	3	70,61
Invierno	AA	13	20,11 \pm 0,69 ^a	8	64,64
	AJ	10	12,67 \pm 0,44 ^c	3	78,93
	SA	14	19,33 \pm 0,89 ^{ab}	4	72,43
	SJ	14	20,22 \pm 0,74 ^a	7	69,24
	AAG	14	18,44 \pm 0,78 ^b	4	75,92
	AJG	15	20,33 \pm 0,99 ^a	6	73,78
Primavera	AA	12	17 \pm 1,29 ^d	1	70,59
	AJ	9	9,83 \pm 0,34 ^e	1	91,56
	SA	17	23,67 \pm 1,25 ^c	4	71,82
	SJ	20	24,17 \pm 0,82 ^c	3	82,75
	AAG	21	27,67 \pm 0,68 ^b	5	75,89
	AJG	25	36,67 \pm 1,01 ^a	10	68,18
Verano	AA	4	6,5 \pm 0,70 ^d	3	61,54
	AJ	2	2,83 \pm 0,34 ^e	1	70,67
	SA	6	10,5 \pm 0,82 ^c	4	57,14
	SJ	10	15 \pm 1,05 ^a	5	66,67
	AAG	8	13 \pm 1,29 ^{ab}	5	61,54
	AJG	8	12,17 \pm 1,1 ^{bc}	5	65,74

Para los valores de riqueza estimada por Jacknife 1 (Tabla 4.3) los álamos sin ganado, tanto adulto como joven, aumentaron la riqueza en invierno para luego decaer hacia el verano. En los otros cuatro ambientes los mayores valores de riqueza estimada fueron observados en primavera descendiendo abruptamente hacia el verano. Esta riqueza estimada mantuvo el mismo patrón que la riqueza observada para las muestras reales en todas las estaciones, es decir, en primavera e

invierno, el álamo joven sin ganado tuvo la menor riqueza estimada, diferenciándose significativamente de los demás ambientes y el álamo joven con ganado, la mayor. En primavera, dicho ambiente fue significativamente diferente al resto. En verano, el álamo joven sin ganado siguió siendo el ambiente de menor riqueza estimada, diferenciándose significativamente del resto. El ambiente de mayor riqueza estimada fue el sauce joven, el cual no se diferencia significativamente del álamo adulto con ganado. Finalmente, en otoño, el ambiente de mayor riqueza estimada fue el álamo adulto con ganado y el de menor, el sauce adulto. En esta estación, ambos se diferencian significativamente de los otros ambientes estudiados (Tabla 4.3).

En general, todos los ambientes presentaron un inventario de especies más completo durante la primavera. El ambiente con inventario más completo fue el álamo joven sin ganado y el de inventario menos completo, el álamo joven con ganado. El verano fue la estación con ambientes de inventarios menos completos en general. El álamo joven sin ganado fue el ambiente que presentó el inventario más completo en todas las estaciones menos en otoño (Tabla 4.3).

El análisis de ordenamiento (PCA) de las especies presentes en los distintos tipos de ambientes y en las diferentes estaciones del año mostró que los dos primeros componentes absorbieron el 32,03% de la varianza total (18,43% y 13,60% para los componentes principales 1 y 2, respectivamente). Las especies que más aportaron al ordenamiento en cada componente fueron los carábidos *Paranortes cordicollis*, *Argutoridius bonariensis* y *Loxandrus audouini* y el afódido *Martineziana dutertrei*. Las cuatro especies mostraron una correlación significativa con el componente principal al que más aportan (Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Correlación de Pearson entre las especies que más aportan al ordenamiento y el componente principal obtenido del análisis de Componentes Principales (PCA) para los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo muestreados en el Bajo Delta del Río Paraná (*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001).

Especie	CP1	CP2
<i>Paranortes cordicollis</i>	0,91**	--
<i>Argutoridius bonariensis</i>	--	0,75**
<i>Loxandrus audouini</i>	--	0,57**
<i>Martineziana dutertrei</i>	-0,50***	--

El primer componente principal ordenó a las comunidades de los ambientes en función de la estación de manera tal que la primavera y el verano se agruparon hacia el extremo negativo del espacio bidimensional mientras que el otoño y el invierno lo hicieron hacia el extremo positivo, sin importar la especie forestal plantada. La asociación entre el primer y el segundo componente principal ordenó a las comunidades de los ambientes en relación a la especie forestal de manera tal que el cuadrante formado por el extremo negativo para el primer componente y el extremo positivo para el segundo componente, ordenó a las comunidades de los rodales de sauces sin importar la estación del año (Figura 4.9).

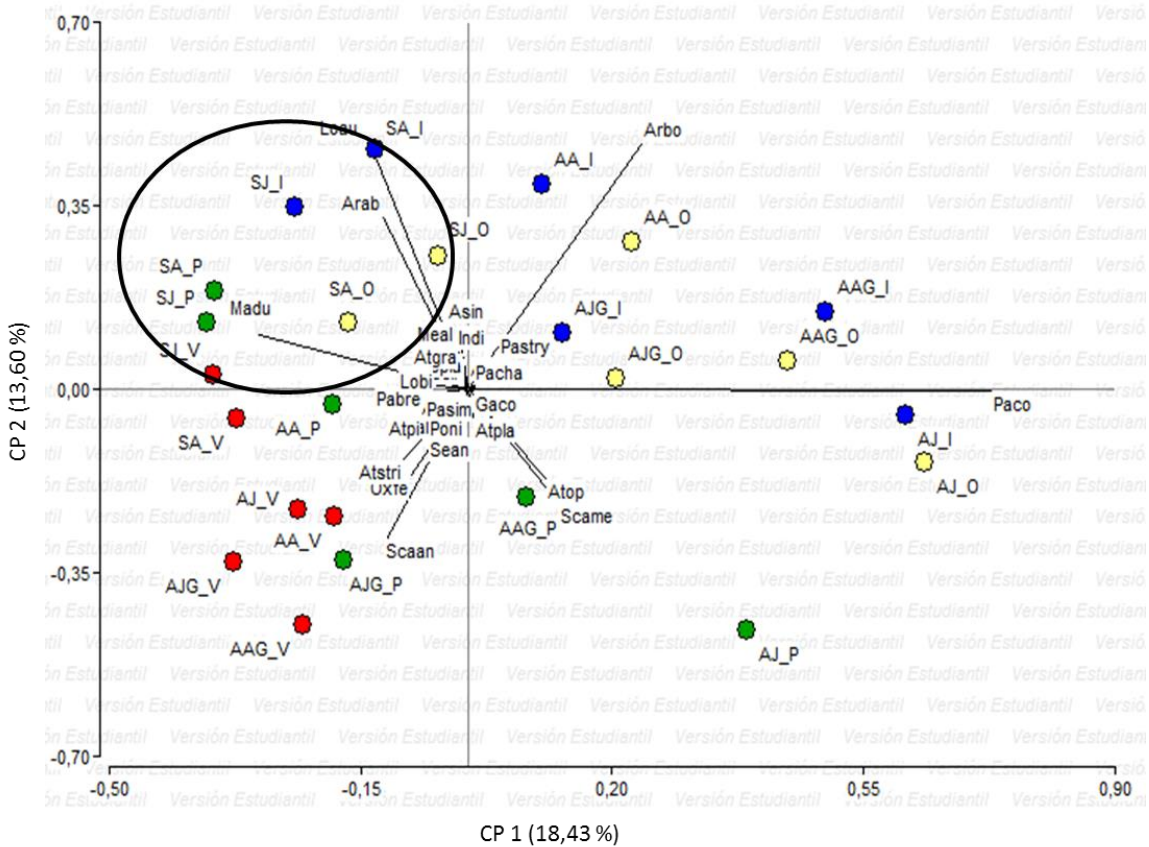


Figura 4.9: Análisis de Componentes Principales (PCA) para las comunidades de carábidos y afódidos presentes a lo largo del año en los distintos tipos de ambientes del Bajo Delta Insular del Río Paraná. Se grafican los centroides (puntos) de los rodales muestreados para cada tipo de ambiente. El color de los mismos indica la estación del año correspondiente: rojo = verano; azul = invierno; amarillo = otoño y verde = primavera. El círculo negro indica el ordenamiento por especie forestal (sauces vs álamos con y sin ganado). AA = Álamo Adulto sin ganado; AJ = Álamo Joven sin ganado; SA = Sauce Adulto; SJ = Sauce Joven; AAG = Álamo Adulto con Ganado y AJG = Álamo Joven con Ganado. V = verano; O = otoño; I = invierno y P = primavera. Los acrónimos para las distintas especies se muestran en el Anexo 2.

En síntesis, el análisis mostró un ordenamiento de las comunidades en función de la especie forestal (sauces vs álamos con y sin ganado) pero no por la edad de los mismos. Asimismo, se observó un ordenamiento en función de la estacionalidad (otoño e invierno vs primavera y verano), principalmente en los dos tipos de ambientes forestados con álamos.

Los índices de riqueza funcional (FRic) y equitatividad funcional (FEve) mostraron diferencias significativas entre las distintas estaciones del año ($F_{FRic} = 4,86$, $p_{FRic} = 0,0031$; $F_{FEve} = 12,51$, $p_{FEve} < 0,0001$) pero no entre los distintos tipos de ambientes ($F_{FRic} = 0,09$, $p_{FRic} = 0,99$; $F_{FEve} = 0,03$, $p_{FEve} = 0,99$) ni para la interacción entre ambos factores ($F_{FRic} = 0,28$, $p_{FRic} = 0,99$; $F_{FEve} = 0,75$, $p_{FEve} = 0,72$). Por esta razón, se analizaron y compararon los efectos principales entre las estaciones. Aunque taxonómicamente la estación de verano presentó la menor riqueza, resultó ser la estación de mayor riqueza funcional ($1,98 \pm 0,39$), diferenciándose significativamente del resto (Tabla 5.4). En cuanto a la equitatividad funcional, la primavera resultó ser significativamente más equitativa ($0,75 \pm 0,02$) que el resto (Tabla 4.5).

Tabla 4.5: Valores de riqueza (FRic) y equitatividad (FEve) funcionales para cada estación del año. EE (error estándar); letras distintas indican diferencias significativas ($p = 0,05$). V = verano, O = otoño, I = invierno y P = primavera.

	Estación	Media	EE	
FRic	V	1,98	0,39	A
	P	0,9	0,33	B
	I	0,52	0,28	B
	O	0,06	0,34	B
FEve	P	0,75	0,02	A
	O	0,64	0,02	B
	V	0,63	0,02	B
	I	0,58	0,02	B

Tanto los valores de divergencia funcional (FDiv) como de especialización funcional (FSpe) no mostraron diferencias significativas para ambos factores (ambiente: $F_{FDiv} = 0,06$, $p_{FDiv} = 0,99$; $F_{FSpe} = 0,03$, $p_{FSpe} = 0,99$; estación: $F_{FDiv} = 1,11$, $p_{FDiv} = 0,35$; $F_{FSpe} = 0,89$, $p_{FSpe} = 0,45$). Por lo tanto, no hubo una alta diferenciación de nicho funcional entre las especies dominantes ni tampoco existieron

especies con alta especialización funcional comparada con el ensamble general de todas las comunidades.

Los ambientes no mostraron diferencias significativas en cuanto a la riqueza funcional, en consecuencia se observa que tanto los zoófagos como los detritívoros se encontraron distribuidos en todos los ambientes durante todo el año. Los omnívoros estuvieron presentes en la mayor parte de los ambientes considerados en primavera y en invierno, mientras que en verano y otoño, se restringieron al álamo adulto y al álamo joven con ganado. Por último, los granívoros se encontraron en más ambientes durante la primavera. En verano e invierno también estuvieron presentes pero en un menor número de ambientes, mientras que durante el otoño este grupo funcional estuvo ausente (Figura 4.10).

Con respecto a la dependencia de humedad, tanto los mesófilos como los hidrófilos se encontraron en todos los ambientes para todas las estaciones. Finalmente, la única especie xerófila encontrada (*Selenophorus anceps*) se registró solo en el álamo joven con ganado durante las estaciones cálidas (primavera y verano) (Figura 4.10).

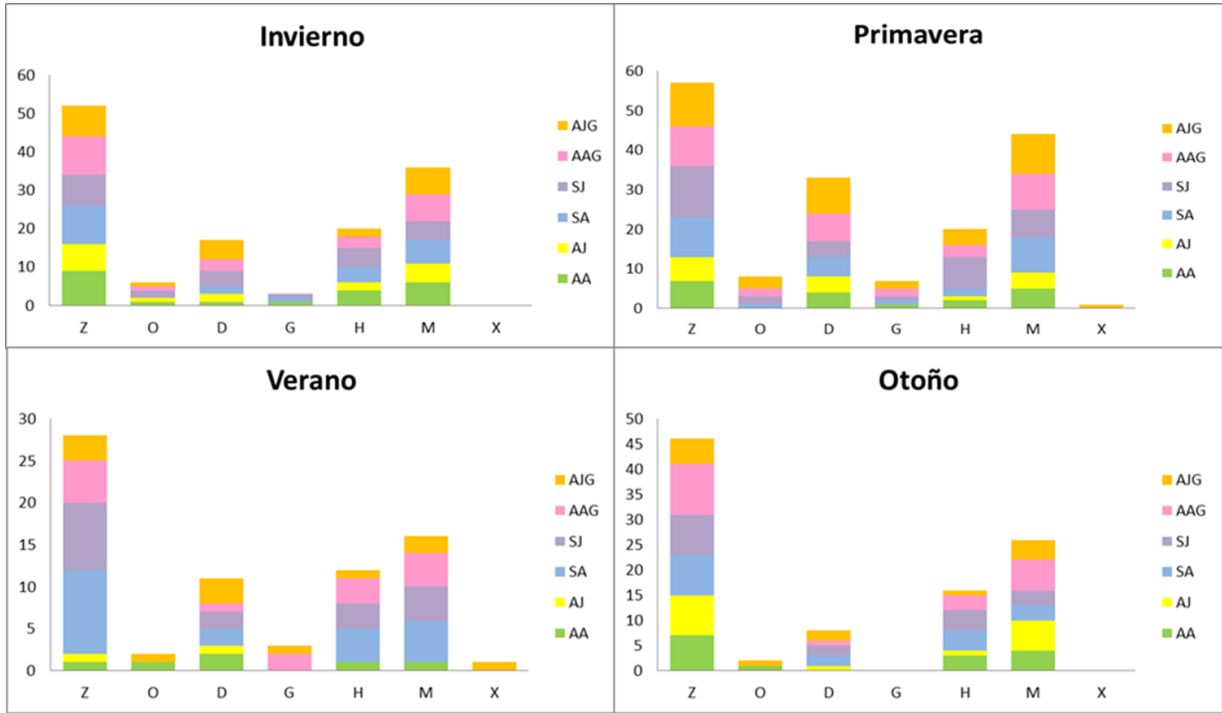


Figura 4.10: Grupos funcionales para los ambiente en cada estación del año en el Bajo Delta del Río Paraná. Hábito de alimentación de los adultos: Z = Zoófago; O = Omnívoro; D = Detritívoro; G = Granívoro. Dependencia de humedad del suelo: H = hidrófilo; M = mesófilo y X = xerófilo. Ambientes: AA = Álamo Adulto sin ganado; AJ = Álamo Joven sin ganado; SA = Sauce Adulto; SJ = Sauce Joven; AAG = Álamo Adulto con Ganado y AJG = Álamo Joven con Ganado.

4.7 Discusión

Estudios previos han mostrado que los sistemas forestales pueden presentar una elevada riqueza y diversidad de carábidos y afóidos (e.g., Rös et al. 2012; Nanni et al. 2016; Day et al. 1993; Gormally y Fahy 1998). En los distintos ambientes estudiados en esta tesis la variación en las condiciones ambientales que muestran los rodales de los distintos tipos forestales constituyó un factor fundamental en la diferenciación del elenco de especies de cada comunidad.

Los resultados mostraron que las forestaciones jóvenes fueron, en general, las más ricas (álamo joven con ganado) y diversas (sauce joven). El hecho de que la forestación de sauce joven resulto

ser la más diversa en especies podría deberse a distintos factores. Por un lado, fue la comunidad más equitativa a lo largo del muestreo, con muchas especies de abundancias intermedias y unas pocas dominantes. Por el otro, la presencia de un mayor número de estratos con dominancia de arbustos en el sotobosque respecto de las plantaciones de sauce adulto y de álamo, hace de este tipo de plantaciones un ambiente más complejo. Además, los árboles jóvenes presentan un dosel abierto lo cual posibilita la presencia de un abundante sotobosque, generando condiciones particulares que favorecen la presencia de unas especies por sobre otras (Kwiatkowski 2011; Noriega et al. 2007). Además, los sauces pueden soportar condiciones de anegamiento temporario con lo cual, en general, son localizados en las zonas topográficamente más deprimidas. Esto genera una condición de mayor humedad en el suelo respecto a los rodales de álamo, los cuales son localizados en las áreas más elevadas (Casaubón et al. 2001). Estas diferencias permiten que en los rodales de sauces se asienten especies hidrófilas (ver Capítulo III), típicas de ambientes de humedal junto con especies mesófilas que se incorporan al elenco como resultado de los cambios ambientales resultado de la implantación del sistema forestal. Rubio (2004) obtuvo resultados similares al comparar comunidades de artrópodos en forestaciones de sauces de distintas edades en el Delta del Paraná.

Respecto a los ambiente con presencia de ganado, el álamo joven con ganado presentó un sotobosque más abundante que el adulto, brindando una mayor oferta de nichos, lo que favorecería la presencia de un mayor número de especies en el mismo. Tanto en invierno como en primavera, la comunidad en este ambiente presentó especies dominantes y las restantes con baja abundancia, debido en parte, a la presencia de muchas especies raras por lo que la equitatividad en ambas estaciones fue baja. Otro factor importante que contribuye a la mayor riqueza y diversidad de especies en las forestaciones con ganado es la presencia de los propios animales. Las heces de ganado son hábitat propicios para distintas especies de afódidos (Hernández et al. 2003;

Cabrero-Sañudo y Lobo 2003; Nanni 2010) ya que muchas de las especies encontradas en ellos viven y nidifican en las heces. De hecho, todas las especies de afóidos registradas en este estudio fueron halladas en los sistemas silvopastoriles. Su presencia en los rodales sin ganado podría estar asociada a la presencia de heces de mamíferos silvestres como el carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), el zorro de monte (*Cerdocyon thous*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y el ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*), especies que fueron observadas durante los muestreos a campo. En este sentido, Hanski (1991) señaló la asociación existente entre la presencia de afóidos y la de fecas de mamíferos silvestres. Además, en ambas forestaciones con ganado se realizan periódicamente tareas de mantenimiento como podas de formación y limpieza del terreno a través de guadaño y aplastamiento de malezas y especies invasoras con rolo (ver Capítulo II). A pesar de ello, estas prácticas de manejo no parecen afectar negativamente la riqueza y diversidad de especies de escarabajos. Kwiatkowski (2011) estudió comunidades de coleópteros en forestaciones de distintas edades en Polonia y observó que las tareas de mantenimiento, sobre todo en los rodales jóvenes, no afectaban la diversidad de especies debido a la rápida recolonización que se daba desde rodales vecinos. Además, las prácticas de manejo forestal permiten el asentamiento de especies típicas de áreas abiertas, asociadas a condiciones de mayor insolación y temperatura del suelo, propiciando condiciones aptas para muchas especies, favoreciendo la presencia de una alta riqueza taxonómica en estos ambientes.

La menor riqueza y diversidad presente en las forestaciones de álamo sin ganado, tanto adulta como joven se debería a una simplificación en ambos ambientes. La comunidad del álamo adulto sin ganado fue bastante equitativa, lo cual sugiere que es una comunidad estable. En este caso, las obras para el manejo hidrológico crea condiciones poco adecuadas para el asentamiento de especies hidrófilas, lo cual explicaría los mencionados bajos valores de riqueza y diversidad de carábidos y afóidos. Además, la ausencia de tareas de mantenimiento propicia la presencia de

ambientes con un dosel más cerrado y, por ende, con una menor luminosidad y cobertura del sotobosque en su interior, lo cual también afectaría al número y abundancia de especies de carábidos y afódidos presentes. Todo esto da como resultado comunidades típicas de ambientes simplificados, con mayor presencia de especies generalistas sin ningún requerimiento específico de hábitat (Cicchino 2005). Estos resultados concuerdan con lo hallado por otros autores (Ulrich et al. 2004; Stastna 2012), quienes plantean que las forestaciones de álamos presentan una mayor proporción de especies generalistas de hábitat.

El álamo joven sin ganado es un caso particular dado que, al igual que el sauce joven y el álamo joven con ganado, es un rodal de poca edad con condiciones ambientales similares a los primeros. Por esta razón, se esperaba una mayor riqueza y diversidad de la que en la realidad presentó. Su comunidad fue muy poco equitativa ya que estuvo compuesta por un muy bajo número de especies (e.g., solo dos especies en verano) o una única especie dominante y las restantes con abundancias muy bajas (como ocurrió en primavera e invierno), lo cual es coincidente con lo señalado por Allegro y Sciaky (2003) para comunidades de forestaciones de álamo joven en Italia. Si bien este ambiente presenta un sotobosque bastante desarrollado, la insolación es menor respecto al mismo tipo de ambiente pero con presencia de ganado. Esto se debe a que en los rodales jóvenes de álamo sin ganado la distancia de plantación es menor (6x6 m vs 4x2 m para las forestaciones jóvenes de álamos con y sin ganado, respectivamente). Dichas características podrían estar afectando negativamente la riqueza y diversidad de carábidos y afódidos en estas últimas ya que generan menor incidencia de luz solar en el suelo y por ende menor temperatura, dos condiciones que limitan la presencia de especies con dichos requerimientos (Allegro y Sciaky 2003).

El elenco de especies registrados en la mayoría de los ambientes puede considerarse representativo de los mismos dado que la riqueza observada fue superior al 50% de la estimada en todas las estaciones del año. La aparición de varias especies raras podría deberse a una dispersión desde otros ambientes vecinos a los ambientes estudiados (Scharff et al. 2003) o que estas especies podrían haber sido comunes en el pasado pero se han vuelto raras debido a la pérdida de sus hábitats como resultado de los cambios en el uso del suelo, tal como ha sido planteado por otros autores (e.g., Schwerk y Szyszko 2007; Marasas 2002; Thomas y Marshall 1999).

La similitud entre ambientes desde el punto de vista funcional observada en el presente estudio concuerda con los resultados reportados en otros estudios (e.g., Escobar et al. 2007; Barragán et al. 2011). Esto indicaría la existencia de una redundancia funcional entre las especies presentes, es decir, distintas especies presentan roles funcionales similares (Córdova-Tapia y Zambrano 2015).

Como fuera planteado anteriormente, la similitud en la diversidad funcional observada entre ambientes implicó también valores similares de equitatividad funcional, lo cual es coincidente con lo hallado por Audino et al. (2014). Sin embargo, otros estudios (e.g., Gerich et al. 2012; Mouillot et al. 2013) reportan una reducción en la equitatividad funcional a mayor intensidad de disturbio debido a que las áreas altamente disturbadas sólo admiten especies con rasgos que les permitan tolerar condiciones ambientales extremas. Esto genera un agrupamiento y una distribución irregular de la abundancia de especies co-ocurrentes en el espacio funcional, disminuyendo los valores de equitatividad funcional. La similitud en este parámetro en las comunidades asociadas a los distintos ambientes estudiados en la presente tesis indicaría que la distribución de la abundancia de rasgos funcionales no estaría siendo afectada por los disturbios presentes en cada tipo de ambiente (e.g., presencia de ganado, prácticas de manejo, etc.), sugiriendo, a su vez, una explotación uniforme del espacio del nicho ocupado por las distintas especies (Mason et al. 2005).

Los zoófagos fueron más numerosos y se encontraron distribuidos en todos los ambientes muestreados, posiblemente debido a que son depredadores generalistas de una gran variedad de presas (Thiele 1977). Lassau et al. (2005) señalan que los ambientes estructuralmente complejos proporcionan una alta disponibilidad de presas. Dado que la mayor parte de los hábitats estudiados en nuestro trabajo se corresponden con esta característica, esto podría explicar la presencia de zoófagos en todos ellos.

La ausencia de granívoros en el álamo joven sin ganado constituyó un resultado inesperado puesto que al ser un ambiente joven, posee una importante cobertura de estrato herbáceo que constituiría un hábitat propicio para la presencia de este grupo funcional. En contraposición a estos resultados, otros autores (Trichard et al. 2013; Blubaugh et al. 2011; Menalled et al. 2007) encontraron una mayor riqueza de dicho grupo funcional en ambientes con una importante cobertura de estrato herbáceo.

El hecho de que el grupo funcional de los zoófagos fuera el más representado tanto en los distintos ambientes como en las diferentes estaciones implica que dicho grupo tiene una alta importancia en los ambientes forestales y silvopastoriles del Bajo Delta del río Paraná. Por esta razón, dicho grupo funcional adquiere relevancia desde el punto de vista de la conservación de los carábidos y afódidos en esta región. Esto se debe a que las especies de niveles tróficos altos son más susceptibles de verse afectadas ante cambios en las condiciones ambientales respecto a aquellas de niveles más bajos. Esto se debe a que suelen tener densidades poblacionales más bajas, estadios juveniles más largos y rangos de nicho más grandes (Liu et al. 2014). Además, son más afectadas por la modificación de la estructura del paisaje (Ritchie y Olff 1999; Purtauf et al. 2005). Por lo tanto, las características funcionales de la comunidad reflejan patrones de respuestas taxonómicas complejas y relacionadas a los cambios ambientales. Por consiguiente, resulta

importante establecer una estrategia de gestión de grupos funcionales con el fin de identificar la escala apropiada para establecer medidas de manejo y conservación más eficaces (Yaacobi et al. 2006; Gabriel et al. 2010; Batáry et al. 2012).

Para los afódidos detritívoros, los factores ambientales más importantes en su variación estacional serían aquellos de naturaleza climática ya que al ser un grupo de insectos de pequeño tamaño, no poseen mecanismos fisiológicos eficientes de control de la temperatura (Heinrich, 1993). Más específicamente, Cabrero-Sañudo y Lobo (2003) demostraron que la temperatura media anual es un factor limitante en la distribución de dicho grupo. Sin embargo, estos factores no son los únicos que influyen en su distribución ya que también resulta importante la cobertura de mantillo (Lassau et al. 2005).

Desde el punto de vista estacional, la primavera y el invierno fueron las que mayor riqueza y diversidad de especies presentaron, lo que concuerda con lo expuesto en el Capítulo III de esta tesis, donde la densidad de actividad de la mayoría de las especies muestreadas se dio durante estas dos estaciones que a su vez es coincidente con lo hallado por otros autores (e.g., Grimbacher y Stork 2009, Castro et al. 2014). La diferencia entre ambas estaciones radica en que el invierno resultó ser internamente más heterogéneo, es decir, las comunidades entre los ambientes fueron muy diferentes. En cuanto a los dos veranos muestreados (2013-2014), éstos se caracterizaron por poseer fuertes y constantes lluvias debido al fenómeno climático conocido como El Niño que provocó anegamiento temporario de los suelos. Al analizarlas conjuntamente la misma presentó la menor diversidad y riqueza de especies para ambas familias de coleópteros. Esto posiblemente se deba a la migración de los individuos de estas las especies desde el suelo hacia sitios de refugio localizados en plantas altas y cortezas, razón por la cual no pudieron ser atrapados por las trampas de caída. En un muestro previo realizado en el Delta del Paraná en 2008-2009 en ambientes

comparables a los de la presente tesis se obtuvo un resultado distinto ya que ambas estaciones cálidas (primavera y verano) resultaron ser las más diversas y ricas pero en ese caso el muestreo se realizó durante el fenómeno conocido como La Niña, el cual provoca sequías en la región (Nanni et al. en redacción). Un resultado similar fue reportado por Castro et al. (2014) en el mismo período de La Niña en bosques de tala en la provincia de Buenos Aires.

Funcionalmente, el hecho de que el verano presentara la mayor riqueza funcional estaría indicando que todos los grupos funcionales se encuentran representados en esta estación, incluyendo aquellos no esperados en ambientes de humedal, como es el caso de la xerófila representada por *Selenophorus anceps*. Esto indicaría que durante el verano todos los recursos potencialmente disponibles están siendo explotados, por lo que los ecosistemas en dicha estación serían más productivos que en las demás estaciones (Mason et al. 2005). La mayor equitatividad funcional en primavera, por su parte, implicaría que el nicho funcional está siendo ocupado por lo que los ecosistemas en dicha estación serían muy productivos. Además, por el hecho de que los recursos están siendo explotados equitativamente por los distintos grupos funcionales, es que en esta estación disminuiría la oportunidad de que posibles especies invasoras se establezcan en estos ambientes (Mason et al. 2005). Esta mayor equitatividad funcional implica a su vez una mayor redundancia funcional respecto a las demás estaciones (Fonseca y Ganade 2001), la cual puede contribuir en aumentar la resiliencia de las comunidades frente a un cambio ambiental (Laliberté et al. 2010), por lo que se convierte en una fortaleza a la hora de mantener las funciones de los ecosistemas en donde dichas comunidades se desarrollan además de ser una característica importante a la hora de establecer estrategias de conservación (Audino et al. 2014).

Las comunidades se diferenciaron en función de la especie forestal, es decir, las comunidades presentes en los sauces se diferenciaron claramente de las comunidades presentes en las

forestaciones de álamo. Si bien Stastna (2012) no encontró diferencias al comparar las comunidades de carábidos entre forestaciones de estas dos especies de salicáceas, otros autores han documentado la relación entre el tipo de especie forestal plantada y el elenco de especies de las comunidades de estas familias de coleópteros en forestaciones de eucaliptus y pino (Chungu 2014; Bicknell et al. 2014; Kaizuka y Iwasa 2015). Entre los factores que pueden contribuir a esta diferenciación se encuentran la composición química del mantillo, los contenidos de materia orgánica y humedad y el nivel de salinidad en los suelos, entre otros (Chungu 2014; Arribas et al. 2014).

Sintetizando, los resultados hasta el momento muestran que la identidad forestal, la edad del rodal, el manejo de las forestaciones y la estacionalidad dada por la ecología de las especies de carábidos y afódidos son determinantes para definir el ensamble de cada comunidad. Es decir, las distintas comunidades presentan diferencias en cuanto a sus parámetros estructurales dependiendo del ambiente y de la estación del año (cumpliéndose la hipótesis A). Contrariamente, las predicciones asociadas a dicha hipótesis no se cumplieron en su totalidad ya que los ambientes con presencia de ganado vacuno fueron los que presentaron la mayor riqueza mientras que el sauce joven fue el ambiente más diverso y equitativo. Al analizar la riqueza y la diversidad entre estaciones del año, la primavera resultó la comunidad más rica y diversa para todos los ambientes. En cuanto a los componentes de la diversidad funcional, tanto la hipótesis B como la predicción asociada se cumplieron parcialmente debido a que se encontraron diferencias en dichos componentes entre las estaciones del año pero no entre los diferentes ambientes.

Capítulo V

Influencia de las variables microambientales en la estructura de las comunidades de carábidos y afódidos

5.1 Introducción

Las especies suelen habitar territorios heterogéneos y, por lo tanto, están sujetas a la variabilidad en las condiciones ambientales a distintas escalas espaciales, determinando en parte sus patrones de distribución, la dinámica de sus poblaciones y su fenología (Danks 2002; Cardo et al. 2013). Las condiciones del ambiente son particularmente críticas para los insectos debido a su alta dependencia con la organización del paisaje y las condiciones climáticas (Cailly et al. 2011).

A escala local, las características ambientales de un sitio, incluyendo su régimen de disturbios, pueden generar restricciones ambientales y procesos que influyen directamente en el ensamble de especies (Tonkin et al. 2016a; b) y en la preferencia de las especies de un hábitat por sobre otro (Galassi et al. 2009). Dentro de un ensamble de especies, varias poblaciones interactúan, cada una ocupando un nicho particular cuyas características pueden ser de utilidad a la hora de describir las asociaciones entre las especies y el ambiente (Morandeira 2014). Se puede suponer que las especies generalistas con nichos amplios contribuyen menos a la diversidad beta que aquellas con nichos de tamaño intermedio o pequeño. Esto se debe a que las especies con una amplitud de nicho estrecha estarán presentes en condiciones ambientalmente restringidas (Brown 1984; Slatyer et al. 2013).

El estudio del nicho contribuye a revelar qué tipo de especies, en términos de sus rasgos ecológicos y biológicos, son particularmente determinantes de una comunidad (Heino et al. 2016). El nicho de una especie está restringido por variables tanto abióticas como bióticas que permiten que la especie pueda atravesar determinados filtros ambientales y pase a integrar el ensamble de especies de una comunidad (Litsios et al. 2012). Ambos tipos de variables suelen ser restrictivas para las especies (Begon et al. 1999; Fierro Tapia et al. 2011). En este sentido, las poblaciones incrementan su densidad, en la medida que dichas condiciones les resulten favorables; una

alteración significativa en estas condiciones trae como consecuencia una desaceleración en el ritmo del crecimiento poblacional y podría incluso generar la extinción de una especie (Anderson, 1985). De acuerdo con Pulliam (2000), una especie se encontrará en los sitios donde las condiciones bióticas y abióticas le permitan mantener o incrementar su abundancia. Su distribución podrá ser tan amplia como su nicho fundamental lo sea, y estará ausente cuando la interacción con otras especies no le permita desarrollarse (Maciel-Mata et al. 2015).

Estudios previos han demostrado que la estructura del paisaje es un componente determinante en la distribución espacial y temporal de los carábidos y afódidos (French y Elliot 1999; Landis et al. 2000) mientras que algunas de las variables microambientales críticas para sus comunidades son la cobertura del estrato arbustivo y la cobertura del estrato herbáceo (Bartholomew et al. 2000; García-Tejero y Taboada 2009), la humedad del suelo (Dennis et al. 2002; Hölldobler y Wilson 1990), la temperatura (Lassau et al. 2005), la presencia y abundancia de troncos caídos y rocas así como la cobertura y el espesor del mantillo (Lassau et al. 2005; García-Tejero y Taboada 2009). Las diferencias en estas variables pueden modificar la distribución de estos escarabajos debido a los microclimas y microhábitats que se generan en el sustrato (Lassau et al. 2005).

En el caso de los sistemas forestales y silvopastoriles, las variables críticas antes mencionadas cambian entre los tipos de forestaciones debido a las diferencias en el manejo antrópico, en las tareas de mantenimiento, en la localización de cada rodal en el terreno y en la estructura vegetal de cada una de ellas, creando condiciones diferenciales de hábitat y definiendo el establecimiento diferencial de especies de carábidos y afódidos con nichos específicos.

En función de ello, en este capítulo se propone evaluar la influencia de diferentes variables ambientales medidas a escala de microhábitat sobre las comunidades de estos escarabajos, analizando la distribución de los nichos fundamentales de las especies en relación a las mismas.

5.2 Objetivos particulares

A. Caracterizar estacionalmente el microhábitat de los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo en función de variables ambientales, tanto edáficas como asociadas a la cobertura vegetal.

B. Analizar y comparar el nicho fundamental de las especies de carábidos y afódidos de los distintos ambientes de cada uso productivo en relación con variables ambientales críticas.

5.3 Hipótesis y predicciones

Hipótesis A. A escala local, los ambientes varían dependiendo de las condiciones edáficas y de la estructura de la vegetación tanto espacial como temporalmente influyendo en la composición del elenco de especies de cada comunidad de carábidos y afódidos.

Predicción A. 1 Los ambientes con presencia de ganado vacuno presentarán una mayor proporción de materia orgánica como consecuencia, en parte, de la abundancia de heces y serán los que presenten la mayor densidad aparente de los suelos como producto de la compactación de los suelos por parte del pisoteo de las vacas.

Predicción A. 2 Debido a los requerimientos ecológicos y al tipo de manejo antrópico relacionado a la especie forestal, los ambientes plantados con sauce serán los que presenten mayor porcentaje de humedad en suelo mientras que los plantados con álamo serán los que presenten pH más alcalino y mayor conductividad eléctrica.

Predicción A. 3 Los ambientes jóvenes tendrán mayor cobertura de estratos herbáceo y arbustivo debido a la mayor radiación incidente, mientras que los adultos tendrán una mayor cobertura de mantillo y de suelo desnudo.

Hipótesis B. Por un lado, existe una diferenciación de nicho entre las especies encontradas y por el otro, existe una mayor proporción de especies con requerimientos de hábitat específicos.

Predicción B. 1 Las variables ambientales seleccionadas constituirán un filtro ambiental para las especies que conforman las comunidades de carábidos y afódidos dado que condicionarán la presencia de aquellas con requerimientos de hábitat específicos

5.4 Metodología

5.4.1 Muestreo de artrópodos

El área de estudio, diseño de muestro y la metodología implementada para la captura e identificación taxonómica de los carábidos y afódidos fue la misma desarrollada en el capítulo III.

5.4.2 Muestreo de variables edáficas

Con el fin de caracterizar los ambientes a nivel de microhábitat, se evaluaron distintas variables edáficas asociadas a cada trampa de caída, razón por la cual se obtuvo un total de 18 réplicas por ambiente. Dado que el objetivo es asociar dichas variables edáficas a las comunidades de carábidos y afódidos presentes en los distintos ambientes, las muestras fueron tomadas a la profundidad promedio estimada de cavado de las especies de carábidos encontradas (entre los 10 y 15 primeros centímetros de suelo; Montero y Lietti 1998; Marasas 2002). Las variables edáficas se dividieron en dos grupos, las que fueron medidas estacionalmente debido a que se consideró que la variación intraanual de las mismas podría llegar a ser un factor determinante en la estructuración de las comunidades; éstas fueron humedad del suelo (%H) y materia orgánica (MO). Por otra parte, un segundo grupo de variables fue estimado por una única vez durante el período de muestreo debido a que la naturaleza de las mismas asume que, a menos que ocurra un evento extraordinario, no habría grandes variaciones estacionales (Darío Ceballos com. Pers.);

ellas fueron pH, conductividad eléctrica (CE) y densidad aparente (DA). A continuación se describe la forma de estimar cada una de ellas:

- Porcentaje de humedad (% H): La humedad del suelo fue estimada a partir de las diferencias de pesos entre una muestra húmeda pesada *in situ* y la misma muestra tras eliminar el agua por secado en estufa a 60 °C hasta alcanzar un peso constante. Se consideró el peso final al momento de que tras sucesivas pesadas dieran un valor constante. Se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$\% H = \frac{(mh - ms)}{mh} \times 100$$

donde: ms= masa de suelo seco (g)

mh= masa de suelo húmeda (g)

- Contenido de materia orgánica (MO): La masa de suelo seco resultante del punto anterior se calcinó en una mufla a 550 °C durante dos horas (Zagal y Sadzawka 2007). La diferencia entre la masa de suelo seco y la de suelo calcinado expresa el contenido de materia orgánica del mismo en gramos.
- Densidad aparente (DA): Se define como la masa por unidad de volumen. El volumen es el que ocupa la muestra en el campo e indica la compactación de cada horizonte. Para la extracción de las muestras se utilizó un cilindro con un volumen de 534,29 cm³. Las muestras fueron secadas en estufa a 60 °C y luego pesadas hasta alcanzar un peso constante. Se calculó mediante la siguiente ecuación (Campbell y Henshall 1991):

$$DA \text{ (g/cm}^3\text{)} = ms / \text{Vol}$$

donde: ms= masa de suelo seco (g),

Vol = Volumen del cilindro (cm³)

- pH y conductividad eléctrica (CE): Utilizando una alícuota de 10 g de la masa de suelo seco resultante de las muestras de DA se estimaron estas dos variables. Ambas fueron medidas en un extracto compuesto por suelo y agua destilada en proporción 1:2,5 (Vallone et al. 2007) y utilizando un medidor multiparamétrico HACH modelo SENSION156 pH/COND/DO MTR/PROBES.

Adicionalmente, se contaron estacionalmente el número de heces de ganado presente en un radio de 4 metros alrededor de cada trampa de caída de los ambientes con presencia de ganado.

5.4.3 Muestreo de variables de vegetación

Con el mismo objetivo de caracterizar a escala de microhábitat cada ambiente, se estimaron estacionalmente diferentes variables estructurales de la vegetación. Para ello, se construyeron parcelas de 2 x 2 m con la trampa como centro de la misma. Dentro de cada una de ellas se registró la cobertura del estrato herbáceo, arbustivo, de mantillo y de suelo desnudo utilizando la escala de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

Finalmente, se midió estacionalmente el espesor del mantillo (cm) asociado a cada trampa utilizando una regla graduada.

5.5 Análisis Estadísticos

5.5.1 Caracterización de los ambientes

Con el fin de caracterizar los ambientes muestreados en ambos usos productivos en función de las variables ambientales consideradas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) (Bordcard et al. 2011). La matriz se confeccionó promediando las seis mediciones de cada variable ambiental (una por trampa) en las tres réplicas (rodales) por ambiente en las cuatro estaciones. Con el objetivo de aumentar el número de muestras no se promediaron las estaciones de los dos

años ($n = 144$). Se llevó a cabo una estandarización de las variables ambientales debido a que las mismas presentaban valores que se expresaban en diferentes unidades y por presentar distinto rango de variación. Para simplificar la visualización del gráfico resultante del análisis y facilitar la interpretación de los datos, se graficaron los centroides de cada ambiente por estación. Por último, se evaluó la significancia de cada variable ambiental a través de una correlación de Pearson.

Adicionalmente, se presentan los valores medios de las variables edáficas medidas por única vez (DA, pH y CE) para cada ambiente y se evaluó la existencia de diferencias significativas entre los valores de estas variables en los distintos ambientes. Para ello se compararon los límites de los intervalos de confianza del 95% ($p < 0,05$) (Cumming et al. 2007).

Los análisis descriptos se llevaron a cabo con el programa Infostat (Di Rienzo 2011).

5.5.2 Análisis de nicho

Para evaluar en qué medida las condiciones ambientales afectan la abundancia de las especies de ambas familias de escarabajos en la región, se aplicó un análisis directo de ordenamiento a través del *Outlying Mean Index* (OMI), el que fue ideado como un análisis para estimar el nicho de una especie (Dolédec et al. 2000). En el Anexo de análisis estadísticos se podrá encontrar una descripción detallado de dicho índice.

Si bien existen trabajos donde se analizan la asociación de distintas variables ambientales con las comunidades de escarabajos (Martínez et al. 2009; Bergeron et al. 2011; Blubaugh et al. 2011; Kwiatkowski 2011; Kaizuka y Iwasa 2015), no fue posible hallar ejemplos que utilicen este análisis para las familias estudiadas en la presente tesis aunque sí con otros grupos de artrópodos (Heino 2005; Azeria y Kolasa 2008; Céspedes et al. 2013; Cardo et al. 2013; Heino y Grönroos 2016).

El análisis OMI se realizó removiendo las especies raras ($n = 36$) e incluyendo a todas las variables ambientales ($n = 8$). Se consideraron las tres réplicas (rodales) por ambiente en las cuatro estaciones de cada año muestreado por separado ($n = 144$). Para describir la asociación entre los ejes de marginalidad y las variables ambientales se realizó una correlación de Pearson entre las coordenadas de los ambientes en los dos primeros ejes y el valor que toman las variables ambientales en esos ambientes. Finalmente, la significancia estadística de la marginalidad de cada especie y del ensamble promedio de especies fue evaluada por medio de pruebas de Monte Carlo con 999 permutaciones. Para cada especie, la hipótesis nula fue que la abundancia de la especie no estaba relacionada con las condiciones ambientales. En los casos en que la hipótesis nula era rechazada se evidenciaba una segregación de nicho de la especie a lo largo del gradiente ambiental estudiado (Cardo et al. 2013). Para estos casos, se confeccionaron los gráficos de nicho correspondientes. Este análisis fue realizado utilizando el paquete *ade4* (Dray y Dufour 2007) en el entorno del software R (R Core Team 2013).

5. 6 Resultados

5.6.1 Caracterización de los ambientes

Los primeros dos componentes principales (CP) del ordenamiento de los ambientes por estación en función del conjunto de variables ambientales explicaron el 41,0% de la varianza total (CP 1 = 24,0%, CP 2 = 18,0%) (Figura 5.1).

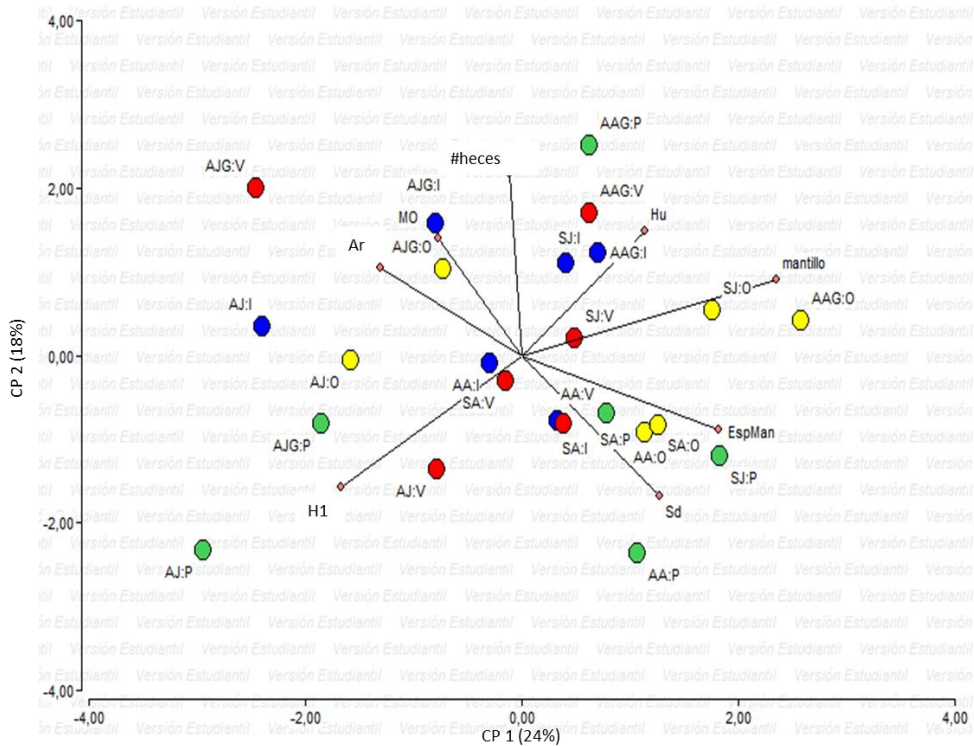


Figura 5.1: Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables ambientales muestreadas estacionalmente en los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo en el Bajo Delta del Río Paraná. Se grafican los centroides (puntos) de los rodales muestreados para cada ambiente en los distintos usos productivos; el color de los mismos indica la estación del año correspondiente: rojo para el verano, azul para el invierno, amarillo para el otoño y verde para la primavera. Las flechas indican la influencia de cada variable ambiental sobre el correspondiente componente principal. AA = Álamo Adulto sin ganado; AJ = Álamo Joven sin ganado; SA = Sauce Adulto; SJ = Sauce Joven; AAG = Álamo Adulto con Ganado y AJG = Álamo Joven con Ganado. V = verano; O = otoño; I = invierno y P = primavera. H1: cobertura del estrato herbáceo, Ar: cobertura del estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y #heces: número de heces.

Los ambientes con mayor porcentaje de humedad, alta cobertura y espesor de mantillo y alta cobertura de suelo desnudo se ordenaron hacia valores positivos del CP 1 mientras que los ambientes con mayor cobertura de estrato herbáceo y arbustivo se ordenaron hacia valores negativos de dicho componente. Por otro lado, hacia valores positivos del CP 2 se ordenaron los ambientes con mayor porcentaje de materia orgánica, alta cobertura de estrato arbustivo y mayor número de heces mientras que hacia valores negativos del mismo se ordenaron los ambientes con

mayor cobertura de estrato herbáceo (Figura 5.1). La correlación de Pearson entre las variables ambientales con el primer componente principal resultó significativa para todas ellas, menos para el número de heces. Las correlaciones de Pearson entre la cobertura del mantillo, los estratos herbáceo y arbustivo, el porcentaje de materia orgánica y el número de heces y el segundo componente principal resultaron significativas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Correlación entre las variables ambientales y los dos primeros componentes (CP1 y CP2) del análisis de componentes principales para los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo muestreados en el Bajo Delta del Río Paraná. La significancia fue evaluada mediante correlaciones de Pearson (***) $p < 0,0001$. H1: cobertura de estrato herbáceo, Ar: cobertura de estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y #heces: número de heces.

Variables	CP 1	CP 2
mantillo	0,79***	0,35***
H1	-0,54***	-0,57***
Ar	-0,55***	0,44***
Sd	0,43***	0,03
Hu	0,47***	-0,15
MO	-0,36***	0,55***
EspMan	0,37***	-0,03
#heces	-0,09	0,66***

En este sentido, el sauce joven y el álamo adulto con ganado se ordenaron en relación a un alto porcentaje de humedad y cobertura de mantillo. Por su parte, el sauce y el álamo adultos sin ganado, se ordenaron en función a una elevada cobertura de suelo desnudo y un alto espesor de mantillo. El álamo joven sin ganado se caracterizó por tener una alta cobertura de estrato herbáceo mientras que el álamo joven con ganado se caracterizó por presentar alta cobertura de estrato arbustivo, mayor porcentaje de materia orgánica y elevado número de heces. Esta última

variable también presentó una relativa influencia en el ordenamiento del álamo adulto con ganado, haciendo que se separe levemente del sauce joven (aunque ambos ambientes sigan estando localizados en el mismo cuadrante). Cabe destacar que casi no se observaron variaciones estacionales en las distintas variables ambientales, por lo que las distintas estaciones del año presentaron un ordenamiento agrupado (Figura 5.1).

En relación a las variables edáficas estimadas una única vez a lo largo del periodo de muestreo, en líneas generales, se observó que la densidad aparente (DA) y el pH no mostraron un patrón definido entre ambientes. Respecto a la DA, el álamo joven sin ganado se caracterizó por presentar el mayor valor y difirió significativamente de los demás ambientes. El álamo joven con ganado, por su parte, se caracterizó por presentar la menor DA, siendo este valor significativamente diferente respecto a los demás ambientes a excepción del sauce joven. El resto de los ambientes presentaron valores intermedios (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Valores promedio \pm EE de las variables edáficas estimadas en los distintos ambientes de cada tipo de uso productivo en el Bajo Delta del Río Paraná. DA: densidad aparente, CE: conductividad eléctrica. Letras distintas indican diferencias significativas entre ambientes.

Variable	Sitio	Media	D.E.	E.E.	Diferencias significativas
DA g/cm ³	AA	0,93	0,19	0,04	a
	AAG	0,80	0,17	0,04	b
	AJ	1,18	0,08	0,02	c
	AJG	0,69	0,18	0,04	d
	SA	0,89	0,16	0,04	a
	SJ	0,73	0,09	0,02	d
pH	AA	5,98	0,40	0,10	a
	AAG	5,95	0,44	0,10	a
	AJ	6,26	0,39	0,09	b
	AJG	5,61	0,60	0,14	c
	SA	5,79	0,50	0,12	bc
	SJ	5,01	0,21	0,05	d
CE	AA	555,06	496,38	117,00	a
	AAG	432,72	219,95	51,84	ab
	AJ	748,28	706,59	166,55	a
	AJG	687,83	599,98	141,42	a
	SA	361,78	116,49	27,46	b
	SJ	361,83	99,59	23,47	b

Con respecto al pH, el álamo joven sin ganado resultó ser el ambiente con suelos cercanos a la neutralidad, difiriendo significativamente respecto al resto de los ambientes a excepción del sauce adulto. El sauce joven fue el ambiente con pH más ácido y presentó diferencias significativas respecto al resto de los ambientes (Tabla 5.2).

A diferencia de la DA y el pH, la conductividad eléctrica (CE) presentó un patrón definido en el cual se diferenciaron los ambientes de acuerdo a la especie forestal plantada. Los ambientes forestados con álamo, con y sin presencia de ganado, presentaron mayor CE que los ambientes forestados con sauce (Tabla 5.2).

5.6.2 Análisis de nicho

Los dos primeros ejes resultantes del análisis OMI explicaron el 69,53% de la marginalidad de todos los taxones (38,61% y 30,92% para los ejes 1 y 2, respectivamente). El primer eje de marginalidad se caracterizó por presentar, hacia el extremo positivo, ambientes con mayor cobertura de estrato arbustivo y mayor cantidad de heces de ganado vacuno en las cercanías de las trampas de caída. Hacia el extremo contrario se ubicaron aquellos ambientes con mayor espesor de mantillo. El extremo negativo del segundo eje se asoció principalmente con ambientes que presentaban una alta cobertura de estrato herbáceo mientras que el extremo positivo estuvo asociado con un mayor porcentaje de humedad y cobertura de suelo desnudo (Figura 5.2 A).

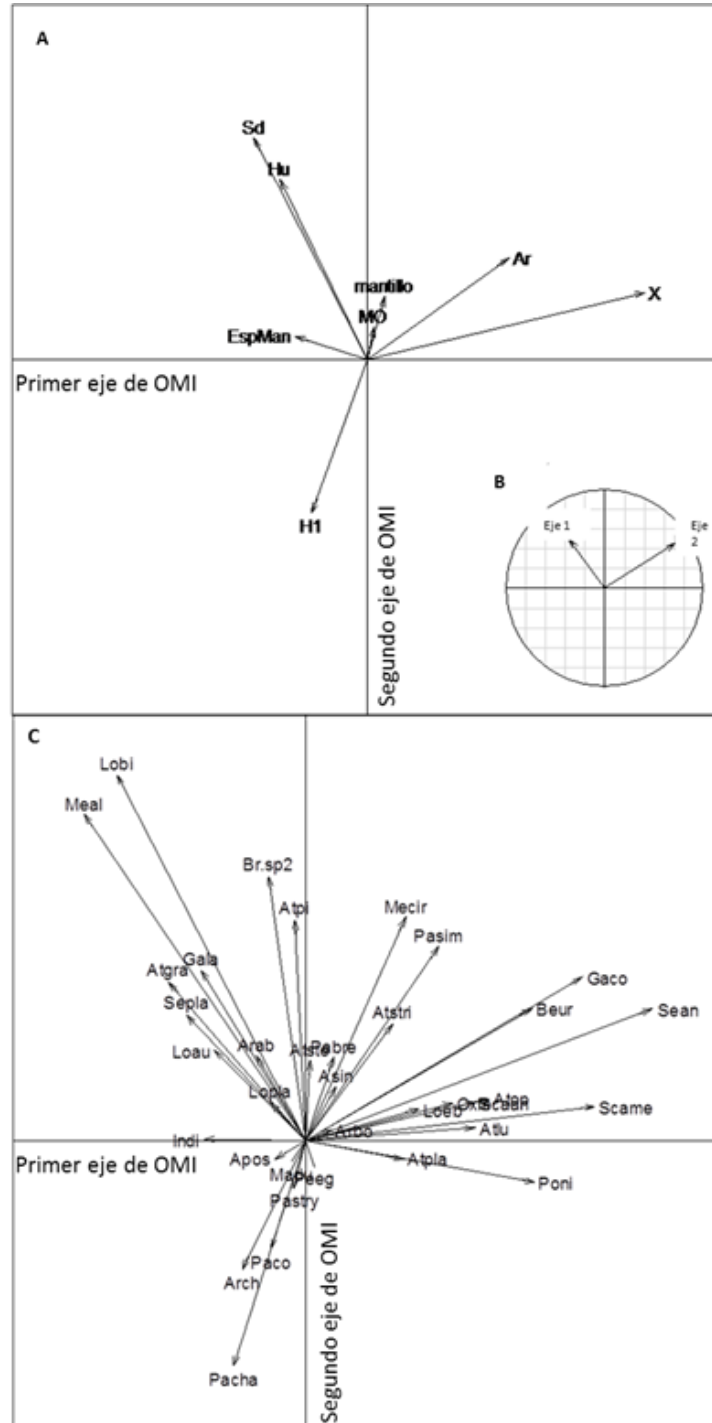


Figura 5.2: Análisis de nicho de las especies de carábidos y afódidos en los distintos ambientes presentes en el Bajo Delta del Río Paraná. A. Ordenamiento de las variables ambientales (n = 8). H1: cobertura de estrato herbáceo, Ar: cobertura de estrato arbustivo, Sd: suelo desnudo, Mantillo: cobertura de mantillo, EspMan: espesor del mantillo, H: % Humedad, MO: materia orgánica y X: número de heces. B. Rotación de los ejes de marginalidad del análisis de nicho respecto a los componentes principales (CP) del Análisis de Componentes Principales de la Figura

5.1 C. Ordenamiento de las especies (n = 36). Los acrónimos correspondientes a los nombres científicos de las especies se encuentran detallados en la Tabla Anexo 2.

Las variables ambientales que presentaron una correlación significativa con el primer eje de marginalidad ($p < 0,05$) fueron las coberturas del estrato arbustivo ($r = 0,52$, $p = 1,28E-10$) y del suelo desnudo ($r = -0,39$, $p = 2,58E-06$), los porcentajes de humedad ($r = -0,36$, $p = 1,98E-05$) y de materia orgánica ($r = 0,30$, $p = 0,0004$), el espesor del mantillo ($r = -0,28$, $p = 0,0011$) y el número de heces ($r = 0,80$, $p = 0,0000000001$). El segundo eje de marginalidad presentó una correlación significativa ($p < 0,05$) con las coberturas del mantillo ($r = 0,45$, $p = 4,74E-08$), del estrato herbáceo ($r = -0,65$, $p = 0,0000000001$) y del suelo desnudo ($r = 0,67$, $p = 0,0000000001$), el porcentaje de humedad ($r = 0,51$, $p = 2,28E-10$) y el número de heces ($r = 0,19$, $p = 0,028$) (Figura 5.2 A). El ordenamiento de los ambientes en el hiperespacio de las variables ambientales fue consistente con la caracterización previa de los mismos y dio como resultado el patrón presentado en la Figura 5.2 B. Por lo tanto, el eje de marginalidad 1 ordenó hacia el extremo positivo a los ambientes con ganado en contraposición con el resto de los ambientes mientras que el eje de marginalidad 2 ordenó al álamo joven sin ganado hacia el extremo negativo y a ambos sauces hacia el extremo positivo.

En cuanto al análisis de nicho, la marginalidad promedio del ensamble de especies resultó ser altamente significativa (39,6%, $p = 0,00099$), lo que revela una fuerte asociación entre la composición de especies y las variables ambientales que describen a los ambientes y justifica el trazado de especies en un diagrama de ordenación (Figura 5.2 C).

El valor de la inercia (variabilidad en la distribución) de las especies fue de $10,70 \pm 0,73$ (promedio \pm error estándar). Quince de las 36 especies analizadas presentaban una marginalidad

significativamente distinta de la esperada por azar ($p < 0,05$; Tabla 5.3), es decir, el 42% de las especies no se distribuye uniformemente en los ambientes.

Doce especies exhibieron un índice OMI > 10 , lo que indica una alta especialización de hábitat. De estas doce, *Selenophorus anceps* (77,6%, $p = 0,024$), *Meraulax alatus* (55,5%, $p = 0,004$), *Oxycheila femoralis* (46,7%, $p = 0,018$) y *Lomanoxoides bitubericolis* (46,6%, $p = 0,011$) fueron las especies que presentaron los valores más elevados de dicho índice. *Galerita collaris* y *Ataenius luctuosus*, por su parte, no presentaron tolerancia de nicho, es decir, exhibieron un nicho muy acotado (Tabla 5.3).

Tabla 5.3: Parámetros del índice medio periférico (OMI) para las especies de carábidos y afódidos registradas en los distintos ambientes pertenecientes a dos usos productivos del Bajo Delta del Río Paraná. El p valor pertenece al test de permutación de Monte-Carlo (*p < 0,05; **p < 0,01).

Especies	Acrónimo	Inercia	Valor OMI	Tolerancia	Tolerancia residual	p valor	
<i>Anisostichus posticus</i>	Apos	6,78	11,1	11,3	77,5	0,742	
<i>Argutoridius abacetoides</i>	Arab	8,67	8,3	21,9	69,8	0,004	**
<i>Argutoridius bonaerensis</i>	Arbo	6,71	16,0	19,4	64,6	0,059	
<i>Argutoridius chilensis</i>	Arch	4,48	83,6	3,4	13,0	0,408	
<i>Aspidoglossa intermedia</i>	Asin	10,11	4,8	10,1	85,2	0,024	*
<i>Bembidion uruguayensis</i>	Beur	13,47	59,9	30,6	9,4	0,133	
<i>Bradycellus sp 2</i>	Br.sp2	12,78	34,3	16,4	49,4	0,148	
<i>Galerita collaris</i>	Gaco	17,17	59,2	0,4	40,4	0,053	
<i>Galerita lacordairei</i>	Gala	10,37	30,0	42,1	27,9	0,217	
<i>Incagonun discosulcatum</i>	Indi	5,79	23,0	11,2	65,8	0,346	
<i>Lophogenius ebeninus</i>	Loeb	7,91	18,0	24,5	57,5	0,386	
<i>Loxandrus audouini</i>	Loau	8,76	12,6	24,1	63,3	0,005	**
<i>Loxandrus planicollis</i>	Lopla	14,52	63,0	8,9	28,1	0,067	
<i>Meraulax alatus</i>	Meal	16,73	55,5	28,7	15,8	0,004	**
<i>Metius circumfusus</i>	Mecir	16,36	24,0	9,9	66,0	0,077	
<i>Oxycheila femoralis</i>	Oxfe	7,78	46,7	13,0	40,3	0,018	*
<i>Pachymorphus chalcosomus</i>	Pacha	9,64	78,1	15,0	6,9	0,082	
<i>Pachymorphus striatulus</i>	Pastry	7,77	32,6	20,5	46,8	0,038	*
<i>Paraclivina breviscula</i>	Pabre	8,49	5,7	16,4	77,9	0,431	
<i>Paranortes cordicollis</i>	Paco	6,37	18,5	27,6	54,0	0,006	**
<i>Pelmatellus egenus</i>	Peeg	3,71	49,4	4,2	46,4	0,736	
<i>Polpochila nigra</i>	Poni	19,39	46,6	17,5	35,9	0,011	*
<i>Scarites anthracinus</i>	Scaan	12,87	16,4	18,4	65,2	0,004	**
<i>Scarites melanarius</i>	Scame	14,60	35,4	21,7	42,9	0,003	**
<i>Selenophorus anceps</i>	Sean	16,63	77,6	3,9	18,5	0,024	*
<i>Semiclivina platensis</i>	Sepla	8,51	22,7	51,8	25,5	0,550	
<i>Ataenius gracilis</i>	Atgra	9,20	43,0	31,9	25,1	0,086	
<i>Ataenius luctuosus</i>	Atlu	14,34	49,1	0,0	50,9	0,116	
<i>Ataenius opatroides</i>	Atop	11,65	19,2	18,1	62,8	0,004	**
<i>Ataenius piscinus</i>	Atpi	13,93	20,4	18,0	61,5	0,021	*
<i>Ataenius platensis</i>	Atpla	7,54	13,9	18,0	68,1	0,222	
<i>Ataenius stercorator</i>	Atste	5,02	35,4	18,9	45,6	0,780	
<i>Ataenius strigicaudus</i>	Atstri	12,38	9,8	13,5	76,8	0,033	*
<i>Lomanoxoides bitubercolis</i>	Lobi	19,05	50,7	28,1	21,1	0,013	*
<i>Martineziana dutertrei</i>	Madu	3,70	12,6	13,2	74,2	0,762	
<i>Parataenius simulator</i>	Pasim	12,12	44,0	5,5	50,5	0,058	

La ubicación de cada especie en el diagrama de ordenación refleja su asociación con los dos ejes principales de variación ambiental descritos anteriormente. Las especies más cercanas al origen representan a aquellas que responden a las condiciones de hábitat más generales o sea, están presentes en todos los ambientes muestreados (especies ubicuistas o generalistas; e.g., *Argutoridius bonaerensis*). *Meraulax alatus* y *Lomanoxoides bitubericolis* presentaron una alta marginalidad y estuvieron presentes en ambientes caracterizados por un alto porcentaje de humedad y una alta proporción de suelo desnudo. Ambas especies presentaron diagramas de nicho muy similares (Figuras 5.3 A y B). *Loxandrus audouini*, *Argutoridius abacetoides* y *Ataenius piscinus*, por su parte, mostraron diagramas de nichos muy similares entre sí y, como las dos especies anteriores, están asociadas a los ambientes con un alto porcentaje de humedad y una alta proporción de suelo desnudo (Figuras 5.3 C, D y E). *Selenophorus anceps* solo se encontró en el álamo joven con ganado, asociado a una alta cobertura de estrato arbustivo. En el diagrama de nicho de esta especie (Figura 5.3 F) se observa el estrecho rango de condiciones ambientales que tolera, algo que también ocurre con *Polpochila nigra* (Figura 5.3 G). *Oxycheila femoralis* estuvo asociado con la abundancia de heces (Figura 5.3 H) mientras que *Paranortes cordicollis* y *Pachymorphus striatulus* se asociaron con ambientes donde la cobertura de estrato herbáceo fue elevada. Estos resultados también se reflejan en los diagramas de nichos correspondientes a estas dos especies (Figuras 5.3 I e J, respectivamente). Por su parte, los diagramas de nicho de ambos *Scarites* y de *Ataenius opatroides* fueron muy similares (Figuras 5.3 K, L y M, respectivamente), siendo especies asociadas a la elevada cobertura de estrato arbustivo y a la presencia de heces. De las especies con marginalidad significativa, *Aspidoglossa intermedia* y *Ataenius strigicaudus* fueron las que presentaron mayor tolerancia residual (Tabla 5.3). Consecuentemente con esto, en las Figuras 5.3 N y O se observa que estuvieron presentes en una alta variedad de ambientes y sus

diagramas de nichos se encuentran bastante centrados en el plano de coordenadas, demostrando requerimientos de hábitat no tan específicos como las restantes trece especies.

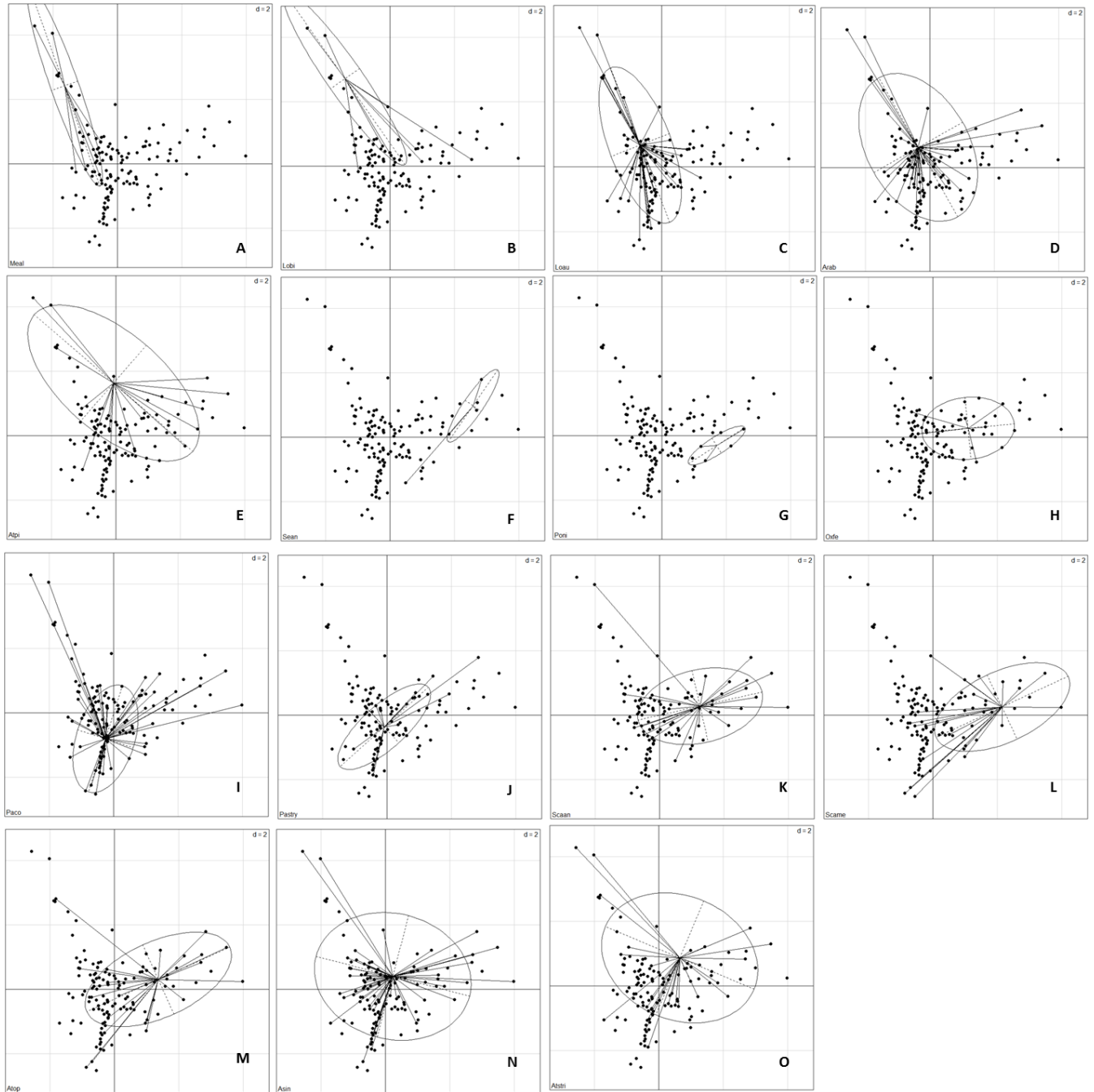


Figura 5.3: Nichos de las especies de carábidos y afóridos con marginalidad significativa en el conjunto de ambientes relevados en el Bajo Delta del Río Paraná. Los puntos representan a los rodales por estación (n = 144). Para cada especie, la elipse representa las condiciones ambientales promedio en que una especie está presente. Cada ambiente en el que la especie está presente se encuentra unido por una línea con el centro de la elipse. A: *Mearulax alatus*, B: *Lomanoxoides*

bituberculis, C: *Loxandrus audouini*, D: *Argutoridius abacetoides*, E: *Ataenius piscinus* F: *Selenophorus anceps*, G: *Polpochila nigra*, H: *Oxycheila femoralis*, I: *Paranortes cordicollis*, J: *Pachymorphus striatulus*, K: *Scarites anthracinus*, L: *Scarites melanarius*, M: *Ataenius opatroides*, N: *Aspidoglossa intermedia*, y O: *Ataenius strigicaudus*.

5.7 Discusión

Las variables microambientales seleccionadas influyeron en la distribución de las especies de carábidos y afódidos debido a que se correlacionaron significativamente tanto con los ambientes como con las especies. La marginalidad promedio de los ensambles, por su parte, revela una fuerte asociación entre el elenco de especies y dichas variables. Otros autores han arribado a resultados similares al analizar el comportamiento de las comunidades de escarabajos frente a las mismas variables ambientales consideradas en este estudio (e.g., Brose 2003; Lassau et al. 2005; Martínez et al. 2009; Work et al. 2010; Bergeron et al. 2011; Blubaugh et al. 2011; Kwiatkowski 2011; Chungu 2014; Kaizuka e Iwasa 2015).

Es importante destacar la gran diferencia en la conductividad eléctrica de los dos tipos forestales. En las forestaciones de álamo puede ocurrir que tengan lugar procesos que faciliten el ascenso de sales por alta tasa de evapotranspiración, por la existencia de suelo desnudo y/o por la absorción de sales en profundidad y su exclusión en profundidades intermedias (Ceballos com. pers.). Hasta el momento, las diferencias en salinidad entre los ambientes de sauce y los de álamo no parecen tener una influencia directa sobre las comunidades de carábidos y afódidos pero podría llegar a ser un factor limitante en un futuro (Arribas et al. 2014). Cabe destacar que hace 4500 años la región del Delta del Paraná era un gran golfo marino, razón por la cual actualmente se encuentran a relativamente poca profundidad capas de sales marina (Quintana y Bó 2013).

El elevado valor de inercia fue un buen indicador de que los nichos de las especies se separaron de acuerdo a las variables ambientales consideradas y a partir de la correlación, podemos decir que las mismas pueden funcionar como filtros ambientales para las especies no adaptadas a esos rangos de variación (Galassi et al. 2009; Morandeira 2014; Heino 2016).

Para las especies cuya marginalidad no dio significativa no se pudo verificar una asociación con el ambiente dado que se distribuyeron uniformemente en los mismos posiblemente por tratarse de especies generalistas, como podrían llegar a ser *Argutoridius bonariensis*, *Paraclivina breviscula* y *Martineziana dutertrei* o, por el contrario, por que presentaron una muy baja abundancia y el análisis no puede distinguir entre una verdadera restricción ambiental y una baja detección de muestreo (Galassi et al. 2009; Cardo et al. 2013), como ocurrió, por ejemplo, con *Argutoridius chilensis*, *Bradycellus* sp 2 y *Ataenius stercorator*.

A pesar de que el análisis logró explicar un alto porcentaje de la marginalidad en función de las variables ambientales, los altos valores de tolerancia residual de varias especies indican que existe una fuente no identificada de heterogeneidad distinta de las variables analizadas. Es decir, varias de las especies halladas son tolerantes a la variación de las variables ambientales consideradas entre los ambientes. Resultados similares fueron hallados para otros grupos de fauna como mosquitos (Cardo et al. 2013), peces (Litsios et al. 2012) y mamíferos (Darmon et al. 2012). Las dos especies sin tolerancia de nicho (*Galerita collaris* y *Ataenius luctuosus*) fueron encontradas solo en los sistemas silvopastoriles, lo cual es esperable dado que aquellas especies que presenten un nicho muy restringido es altamente probable que se encuentren en un único tipo de hábitat (Galassi et al. 2009). En este caso, las diferencias estructurales entre las forestaciones adultas y jóvenes de los sistemas silvopastoriles no parecen tener una influencia sobre las especies sin tolerancia de nicho, es decir, ambas especies se encuentran en los rodales de las dos edades.

Las especies cuyos nichos se restringen a los sauces son especies netamente hidrófilas (e.g., *Meraulax alatus*, *Loxandrus audouini*, *Lomanoxoides bitubericolis* y *Ataenius piscinus*), lo cual era esperable dada la mayor humedad del suelo en estos ambientes. *Argutoridius abacetoides*, a pesar de encontrarse en este tipo de ambientes, ha sido reportado como una especie mesófila. Esto podría deberse a su tolerancia de nicho, la cual le permitiría adaptarse a ambientes húmedos.

Las forestaciones con ganado constituyeron los ambientes más ricos (ver capítulo IV) lo que concuerda con la variedad de rasgos funcionales que presentan las especies con nichos asociados a estos dos ambientes. En ellas se encontraron especies hidrófilas y zoófagas (e.g., *Oxycheila femoralis*), mesófilas y zoófagas (e.g., ambos *Scarites*) o granívoras (e.g., *Polpochila nigra*) y hasta la única especie xerófila encontrada (*Selenophorus anceps*), la cual presenta un tipo de alimentación omnívora. Además, *Ataenius opatroides* y *strigicaudus* fueron los afódidos que presentaron un nicho fundamental relacionado a estos dos ambientes, ambos detritívoros y asociados a la abundancia de heces y al contenido de materia orgánica en descomposición (Hernández et al. 2003; Cabrero-Sañudo y Lobo 2003). Una posible explicación sería que la disponibilidad y diversidad de recursos en estos dos ambientes es elevada gracias a que la distancia de plantación es mayor, están sometidas a tareas de mantenimiento como el rastrillaje que mantiene una baja densidad aparente y favorece a las especies cavadoras (Kwiatkowski 2011).

Además, el álamo adulto con ganado presenta zanjas con agua, características que los diferencian de los demás ambientes muestreados y le brinda al suelo un aporte hídrico adicional al de las lluvias estacionales (Ceballos et al. 2012). Esto podría explicar que este ambiente se relacionara con el porcentaje de humedad en el suelo. A pesar de esto, al realizar el análisis de nicho solo una (*Oxycheila femoralis*) de las siete especies con nichos mayormente asociados al álamo adulto con

ganado es hidrófila, por lo que el mencionado aporte no contribuye a que el porcentaje de humedad sea una variable relevante para los nichos de las especies de este ambiente.

Los requerimientos de hábitat de *Paranortes cordicollis* y *Pachymorphus striatulus*, ambas mesófilas y zoófagas, son ambientes con bajo porcentaje de humedad, bajas coberturas de mantillo y estrato arbustivo y bajo contenido de materia orgánica en descomposición (Cicchino et al. 2005; Porrini et al. 2010). En el presente estudio el álamo joven sin ganado constituyó el ambiente con dichas condiciones y fue, al mismo tiempo, el que mostró las mayores abundancias de ambas especies.

Por último, el álamo adulto sin ganado no presentó ninguna especie con requerimientos específicos de hábitat lo cual concuerda con lo discutido en el capítulo anterior sobre la presencia en este ambiente de una comunidad típica de ambientes simplificados (Ulrich et al. 2004; Cicchino 2005; Stastna 2012).

En resumen, los resultados obtenidos en este capítulo demuestran que los carábidos y afódidos tuvieron una respuesta positiva con las variables ambientales consideradas a escala de microhábitat. De esta manera, cada comunidad responde a las variaciones de las condiciones edáficas o la estructura de la vegetación de su hábitat. Estacionalmente, no se vio una variación importante de las variables ambientales, por lo que la hipótesis A se cumple parcialmente. Las predicciones asociadas a la hipótesis A se cumplieron en su mayoría. Los álamos con presencia de ganado vacuno fueron ambientes cuyos suelos mostraron una baja densidad aparente debido a que las tareas de mantenimiento generan una remoción del suelo aproximadamente cada tres meses. Por otra parte, los rodales jóvenes de álamo con y sin ganado presentaron una importante cobertura del estrato bajo. El sauce joven, por su parte, se caracterizó por un alto porcentaje de humedad en suelo y elevada cobertura de mantillo. Por último, la hipótesis B se cumplió

parcialmente debido a que se encontró una mayor proporción de especies generalistas sin requerimientos de hábitat específicos. Los nichos de las especies se diferenciaron en relación a las variables ambientales medidas y por lo tanto se puede plantear que dichas variables funcionan como un filtro ambiental para las comunidades de las dos familias de escarabajos estudiadas dado que condicionan la presencia de algunas especies con requerimientos de hábitat específicos.

Capítulo VI

Consideraciones finales

6.1 Conclusiones Generales

Los resultados alcanzados en esta tesis contribuyen con información inédita sobre las especies de carábidos y afódidos presentes en la región del Bajo Delta del Río Paraná y sobre la estructura de las comunidades que conforman en los distintos ambientes pertenecientes a dos tipos de usos productivos: forestal y silvopastoril. La misma constituye un aporte importante para el planteo de estrategias de gestión ambientalmente sustentables con el objetivo de preservar tanto la biodiversidad de estos escarabajos y los servicios que éstas ofrecen a ambas actividades productivas como mantener las actividades económicas que allí se desarrollan. Además, la importancia de la presente tesis radica en el hecho de que existen muy pocos antecedentes en el estudio de ambas familias de escarabajos en los distintos ambientes en las Islas del Bajo Delta, por lo cual la misma puede considerarse, en este sentido, como una aportación original e integrativa al conocimiento de las mismas.

La modificación del régimen hidrológico de los humedales del Bajo Delta y, por consiguiente, su efecto sobre la estructura y funcionamiento de los mismos como resultado del proceso de “pampeanización” del Delta, dio como resultado la aparición de nuevos tipos de hábitats capaces de incorporar al elenco de artrópodos del suelo presentes en la región especies de carácter mesófilo y xerófilo, cambiando drásticamente lo esperable para un ecosistema de humedal en el que se esperarían un predominio de especies hidrófilas. En este sentido, los resultados alcanzados en el Capítulo III muestran una mayor proporción de carábidos mesófilos (51%) respecto a los hidrófilos (34%) e incluso la aparición de una especie xerófila. Los distintos ambientes poseen características ambientales particulares que se expresan en diferencias en cuanto al elenco de especies que compone cada comunidad.

Se observó que los carábidos fueron más activos durante la primavera y el invierno, mientras que los afóidos lo fueron solo en primavera. Para *Meraulax alatus*, *Argutoridius abacetoides* y *Paraclivina breviscula* (Carabidae) conjuntamente con *Lomanoxoides bitubericolis* (Aphodiidae), esta tesis presentó el primer registro de su fenología anual. Por su parte, el patrón de actividad de cada población tiene una asociación estrecha con las variables microambientales de cada sitio y su fenología varía entre diferentes regiones. Por ejemplo, el carábido *Pachymorphus striatulus* y el afóido *Ataenius opatroides* presentaron una fenología en el área de estudio que difiere respecto a aquella descrita en otras regiones.

Por último, la importancia de la ecorregión del Bajo Delta del río Paraná como sitio de alta biodiversidad de estos escarabajos quedó ejemplificada por las especies *Argutoridius abacetoides*, *Meraulax alatus*, *Bembidion uruguayense* y *Aephnidius bonariensis* las cuales resultaron ser especies restringidas a las costas de los ríos Paraná, Uruguay y De La Plata, lo cual resalta la importancia de la región estudiada como hábitat para las mismas.

En el Capítulo IV, los resultados muestran que las distintas comunidades se diferenciaron en cuanto a sus parámetros estructurales (diversidad, riqueza y equitatividad taxonómica) dependiendo del ambiente y de la estación del año pero no se diferenciaron en cuanto a los componentes de diversidad funcional dependiendo del ambiente. Estos resultados indican que existe una redundancia funcional entre las especies halladas, es decir, a nivel taxonómico presentan diferencias pero se observa una similitud en cuanto a los grupos funcionales considerados (dependencia de humedad del suelo, hábitos de alimentación y estacionalidad de las especies).

Los rodales de sauce joven presentaron la mayor diversidad de especies, posiblemente debido a la abundante cobertura de los estratos bajos y a la elevada humedad del suelo. Este mismo ambiente

presentó una comunidad más estable y equitativa a lo largo del tiempo, con la presencia de muchas especies con abundancias intermedias y solo unas pocas dominantes. Esto podría relacionarse con el hecho de que este tipo de ambiente mantiene ciertas características similares a los ambientes nativos (e.g., un mayor contenido de humedad de los suelos), razón por la cual una proporción considerable de la biodiversidad original podría persistir dentro de este tipo de ambiente (Daily 2001; Harvey et al. 2004). Aunque su riqueza fue elevada, las forestaciones silvopastoriles presentaron una mayor riqueza. Estas últimas presentan ciertas condiciones ambientales particulares tales como una mayor distancia de plantación que permite el ingreso de luz solar y, por consiguiente, de una temperatura propicia para el desarrollo del ciclo de vida de los coleópteros y de la presencia de un sotobosque abundante, así como una alta disponibilidad de nichos para los afóidos (debido a la abundancia de heces de los vacunos) y la realización de tareas de mantenimiento en las forestaciones. Dichos factores fueron propicios para el establecimiento de comunidades taxonómicamente más ricas que en los demás ambientes estudiados.

La primavera resultó ser la estación más rica, diversa y equitativa en especies además de ser aquella con el mayor número de especies que presentaban actividad (Capítulo III). Durante el verano todos los recursos disponibles estuvieron siendo explotados por las especies que conforman los distintos grupos funcionales considerados por lo que se considera que los ambientes en dicha estación fueron más productivos que en las demás estaciones. Por su parte, la primavera también presentó ambientes productivos en función del tipo de explotación de los distintos grupos funcionales y, como consecuencia, una mayor resiliencia de las comunidades frente a un cambio ambiental antrópico o natural y una baja probabilidad de que posibles especies invasoras se establezcan dado que los recursos están siendo explotados equitativamente por los distintos grupos funcionales.

Sumado a la influencia de la estacionalidad dada por la ecología de las especies de carábidos y afóridos, la influencia de la edad de los rodales que implican diferencias en la estructura vegetal y la influencia de los diferentes tipos de manejo que se realizan en los distintos ambientes, se encontraron evidencias de que la especie forestal plantada tuvo una fuerte influencia en el establecimiento de las especies de escarabajos que conforman cada comunidad.

Por último, los distintos ambientes estudiados fueron lo suficientemente complejos como para proveer un gran número de microhábitats y, por lo tanto, una mayor disponibilidad de presas para los zoófagos. La baja riqueza de especies granívoras podría estar relacionada con el hecho de que las semillas que ofrecen las plantas herbáceas presentes en los ambientes, podrían no ser palatables para los carábidos granívoros. La composición de especies de afóridos presentes en los ambientes ganaderos se relacionaría con la abundancia de recursos para alimentación (detritívora) y de nidificación asociada con la presencia de ganado.

A partir de los resultados obtenidos en el Capítulo V se concluye que las variables ambientales consideradas tuvieron una influencia en la estructuración de las comunidades de carábidos y afóridos en los distintos ambientes estudiados. En este sentido puede plantearse que las mismas funcionarían como un “filtro ambiental” para las especies que conforman las comunidades de carábidos y afóridos dado que condicionan la presencia de especies con requerimientos de hábitat específicos. El monitoreo a futuro de los ambientes de los dos tipos de usos productivos muestreados en esta tesis es necesario para controlar que la elevada conductividad eléctrica y por ende, la concentración de sales en el suelo, no se vuelva un factor limitante para los carábidos y afóridos de la región.

Las especies más importantes, en términos de sus rasgos ecológicos y biológicos, para cada comunidad fueron *Meraulax alatus*, *Loxandrus audouini*, *Argutoridius abacetoides*, *Lomanoxoides*

bitubericolis y *Ataenius piscinus* para las comunidades correspondientes al sauce adulto y joven, *Oxycheila femoralis*, *Polpochila nigra*, *Selenophorus anceps*, ambos *Scarites*, *Ataenius opatroides* y *Ataenius strigicaudus* para las forestaciones con presencia de ganado, mientras que *Paranortes cordicollis* y *Pachymorphus striatulus* fueron especies de importancia para la comunidad del álamo joven sin ganado.

Las actividades productivas en la región estudiada introducen heterogeneidad en el paisaje, incluyendo ambientes que incorporan condiciones ambientales totalmente diferentes a la de los humedales originales que favorecen la instalación de nuevas especies. En las islas del Bajo Delta del Paraná el sistema de manejo del agua empleado por los productores para las forestaciones de salicáceas, la presencia conjunta de rodales de distintas edades y, en los ambientes silvopastoriles, una baja carga ganadera con rotación del ganado vacuno y la implantación de pasturas, favorecen la presencia de distintas comunidades de carábidos y afódidos que aportarían importantes servicios ecosistémicos para las forestaciones tales como el control de plagas, la infiltración de agua, la dispersión secundaria de semillas y el reciclado de nutrientes del suelo. La consideración de estas familias como parte de las herramientas de gestión de los sistemas forestales y silvopastoriles parece esencial para integrar objetivos económicos, de conservación y de usos de la tierra. Por esta razón y en función de los resultados alcanzados en este estudio, se propone mantener un mosaico heterogéneo con forestaciones de distintas edades y distinta especie forestal y una rotación del ganado entre las forestaciones. Esto idealmente combinado con la presencia de parches de ambientes naturales como pajonales o cursos de agua.

6.2 Disparadores para futuras investigaciones

Esta tesis brinda información inédita que puede contribuir al establecimiento de pautas de gestión de los sistemas forestales y silvopastoriles en donde se encuentran estas familias de coleópteros en el Bajo Delta del Río Paraná. El fin último es contribuir a una producción ambientalmente sustentable en estos humedales y mantener la provisión de bienes y servicios ecosistémicos que los mismos brindan a la sociedad. En función de esto, se plantean a continuación algunas sugerencias para investigaciones futuras:

- La presente tesis fue realizada a escala local, evaluando y comparando la diversidad beta entre las distintas comunidades de carábidos y afódidos. Extender el estudio a una escala regional aportaría información acerca de la distribución y abundancia de las especies que componen estas comunidades de escarabajos en el mosaico ecológico del Bajo Delta del Río Paraná.
- La utilización de las descripciones fenológicas de las especies de ambas familias de escarabajos en el área de estudio como información de base para el planteo de futuras estrategias de conservación de las mismas o de la gestión de las plantaciones forestales.
- Resulta importante ampliar el estudio hacia otros tipos de ambientes como pajonales naturales, pastizales ganaderos, bosques secundarios, incluyendo las áreas ecotonales.
- Los altos valores de tolerancia residual en el análisis de nicho de varias especies indican que existe una fuente no identificada de heterogeneidad distinta de las variables consideradas, por lo que se propone incorporar nuevas variables ambientales a fin de mejorar los resultados de dicho análisis.
- Dado que no se observaron diferencias entre ambientes en los componentes de diversidad funcional, resulta necesario evaluar otros rasgos funcionales de las especies estudiadas

(e.g., longitud corporal o capacidad de dispersión) que podrían aportar a la diferenciación funcional entre ambientes.

- Analizar y evaluar los servicios ecosistémicos que brindan estas familias de coleópteros como el control biológico de plagas forestales, dado el impacto económico de esta problemática en las forestaciones de salicáceas.

Anexo de Tablas

Tabla Anexo 1: Abundancias absolutas de las especies de carábidos y afóidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná.

Especie	AA	AJ	SA	SJ	AAG	AJG	Total
<i>Anisostichus posticus</i>	4	0	2	1	0	1	8
<i>Aephnidius bonariensis</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Agutoridius</i> sp 3	0	0	0	0	1	0	1
<i>Argutoridius abacetoides</i>	16	0	44	72	23	26	181
<i>Argutoridius bonaerensis</i>	36	12	47	12	167	38	312
<i>Argutoridius chilensis</i>	0	0	2	0	0	1	3
<i>Aspidoglossa intermedia</i>	3	10	11	105	69	61	259
<i>Bembidion uruguayensis</i>	0	0	1	0	0	2	3
<i>Brachinus olidus</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Bradycellus</i> sp 2	0	0	0	1	1	1	3
<i>Ega montevidiensis</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Galerita collaris</i>	0	0	0	0	1	1	2
<i>Galerita lacordairei</i>	2	0	1	2	0	0	5
<i>Incagonun discosulcatum</i>	1	0	7	4	0	0	12
<i>Lophogenius ebeninus</i>	0	0	2	3	2	1	8
<i>Loxandrus audouini</i>	21	9	62	66	12	4	174
<i>Loxandrus planicollis</i>	0	0	0	0	2	0	2
<i>Loxandrus simplex</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Meraulax alatus</i>	1	0	0	11	0	0	12
<i>Metius circumfusus</i>	0	0	0	2	1	1	4
<i>Oxycheila femoralis</i>	0	0	1	1	7	0	9
<i>Pachymorphus chalcosomus</i>	0	1	1	0	0	0	2
<i>Pachymorphus</i> sp 2	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pachymorphus striatulus</i>	2	2	2	0	11	19	36
<i>Paraclivina breviscula</i>	0	0	3	13	7	9	32
<i>Paranortes cordicollis</i>	7	292	8	12	173	41	533
<i>Pelmatellus egenus</i>	2	0	0	0	0	0	2
<i>Polpochila flavipes</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Polpochila nigra</i>	0	0	0	0	2	1	3
<i>Pseudaptinus mimicus</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Scarites anthracinus</i>	2	3	4	7	22	44	82
<i>Scarites melanarius</i>	3	54	1	4	112	1	175
<i>Selenophorus anceps</i>	0	0	0	0	0	19	19
<i>Selenophorus</i> sp 1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Semiclivina platensis</i>	1	0	0	3	0	0	4
<i>Ataenius gracilis</i>	0	0	5	0	0	2	7
<i>Ataenius luctuosus</i>	0	0	0	0	0	2	2

Tabla Anexo 1: Continuación.

Especie	AA	AJ	SA	SJ	AAG	AJG	Total
<i>Ataenius opatroides</i>	6	40	3	0	72	37	158
<i>Ataenius piscinus</i>	3	0	16	17	11	29	76
<i>Ataenius platensis</i>	15	7	7	1	12	28	70
<i>Ataenius stercorator</i>	0	0	0	0	1	3	4
<i>Ataenius strigicaudus</i>	17	12	5	10	21	18	83
<i>Lomanoxoides bitubericolis</i>	1	2	4	43	2	20	72
<i>Martineziana dutertrei</i>	5	5	88	198	4	11	311
<i>Parataenius simulator</i>	0	0	0	2	2	1	5
	148	451	327	591	741	424	2682

Tabla Anexo 2: Acrónimos de las especies de carábidos y afódidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná.

Especie	Acrónimo	Especie	Acrónimo
<i>Anisostichus posticus</i>	Apos	<i>Pachymorphus striatulus</i>	Pastry
<i>Aephnidius bonariensis</i>	Aebo	<i>Paraclivina breviscula</i>	Pabre
<i>Agutoridius sp 3</i>	Ar sp3	<i>Paranortes cordicollis</i>	Paco
<i>Argutoridius abacetoides</i>	Arab	<i>Pelmatellus egenus</i>	Peeg
<i>Argutoridius bonaerensis</i>	Arbo	<i>Polpochila flavipes</i>	Pofla
<i>Argutoridius chilensis</i>	Arch	<i>Polpochila nigra</i>	Poni
<i>Aspidoglossa intermedia</i>	Asin	<i>Pseudaptinus mimicus</i>	Psmi
<i>Bembidion uruguayensis</i>	Beur	<i>Scarites anthracinus</i>	Scaan
<i>Brachinus olidus</i>	Brol	<i>Scarites melanarius</i>	Scame
<i>Bradycellus sp 2</i>	Br sp2	<i>Selenophorus anceps</i>	Sean
<i>Ega montevidiensis</i>	Egmo	<i>Selenophorus sp 1</i>	Se sp1
<i>Galerita collaris</i>	Gaco	<i>Semiclivina platensis</i>	Sepla
<i>Galerita lacordairei</i>	Gala	<i>Ataenius gracilis</i>	Atgra
<i>Incagonun discosulcatum</i>	Indi	<i>Ataenius luctuosus</i>	Atlu
<i>Lophogenius ebeninus</i>	Loeb	<i>Ataenius opatroides</i>	Atop
<i>Loxandrus audouini</i>	Loau	<i>Ataenius piscinus</i>	Atpi
<i>Loxandrus planicollis</i>	Lopla	<i>Ataenius platensis</i>	Atpla
<i>Loxandrus simplex</i>	Losim	<i>Ataenius stercorator</i>	Atste
<i>Meraulax alatus</i>	Meal	<i>Ataenius strigicaudus</i>	Atstri
<i>Metius circumfusus</i>	Mecir	<i>Lomanoxoides bitubericolis</i>	Lobi
<i>Oxycheila femoralis</i>	Oxfe	<i>Martineziana dutertrei</i>	Madu
<i>Pachymorphus chalcosomus</i>	Pacha	<i>Parataenius simulator</i>	Pasim
<i>Pachymorphus sp 2</i>	Pa sp2		

Anexo de figuras

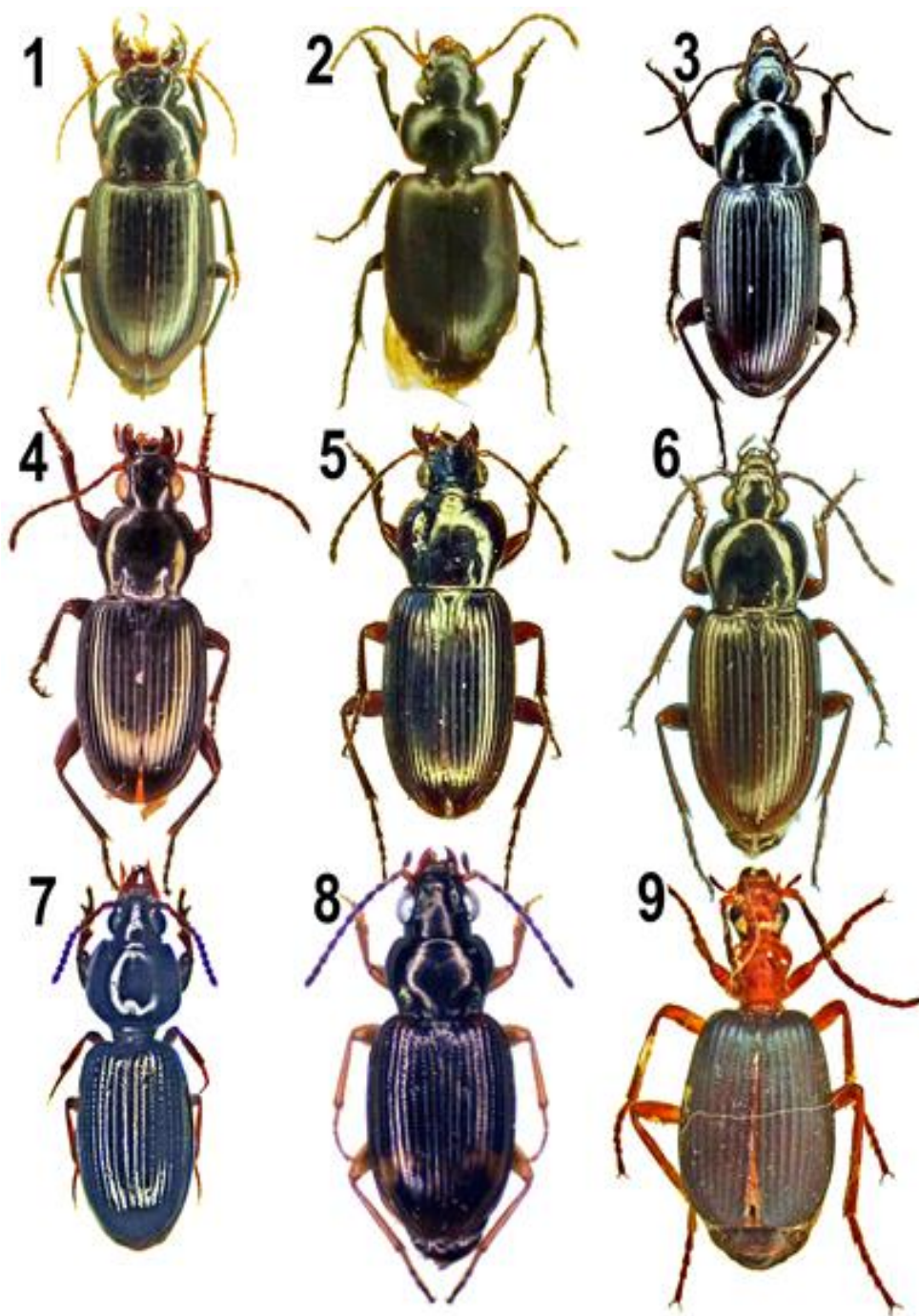


Figura Anexo 1: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 1- *Aephnidius bonariensis* 2- *Anisostichus posticus* 3- *Argutoridius abacetoides* 4- *Argutoridius bonariensis* 5- *Argutoridius* sp 3 6- *Argutoridius chilensis* 7- *Aspidoglossa intermedia* 8- *Bembidion uruguayense* 9- *Brachinus olidus*.

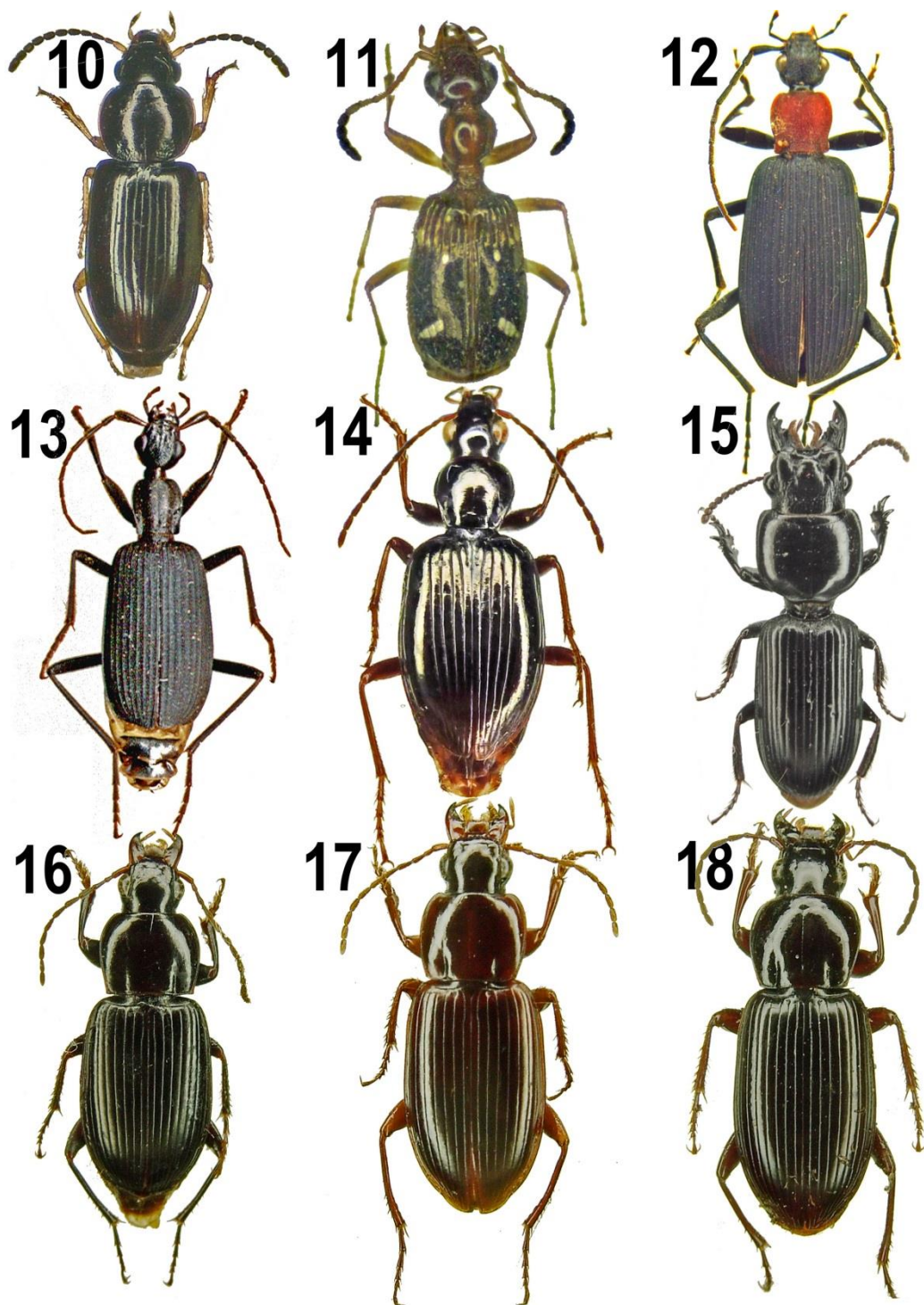


Figura Anexo 2: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 10- *Bradycellus* sp 2 11- *Ega montevidensis* 12- *Galerita collaris* 13- *Galerita lacordairei* 14- *Incagonun discosulcatum* 15- *Lophogenius ebeninus* 16- *Loxandrus audouini* 17- *Loxandrus planicollis* 18- *Loxandrus simplex*.

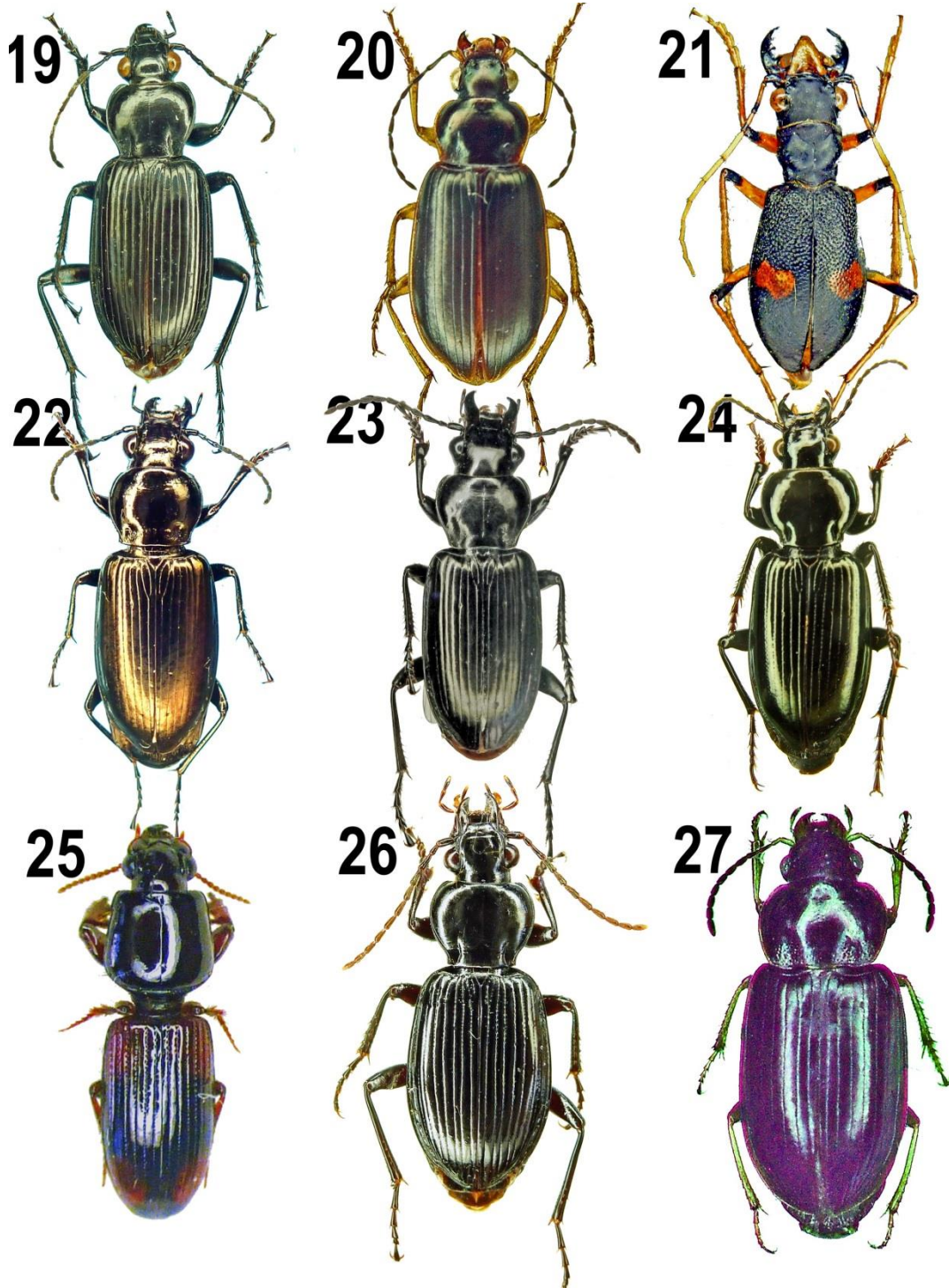


Figura Anexo 3: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 19- *Meraulax alatus* 20- *Metius circumfusus* 21- *Oxycheila femoralis* 22- *Pachymorphus chalceus* 23- *Pachymorphus* sp 2 24- *Pachymorphus striatulus* 25- *Paraclivina breviscula* 26- *Paranortes cordicollis* 27- *Pelmatellus egenus*.

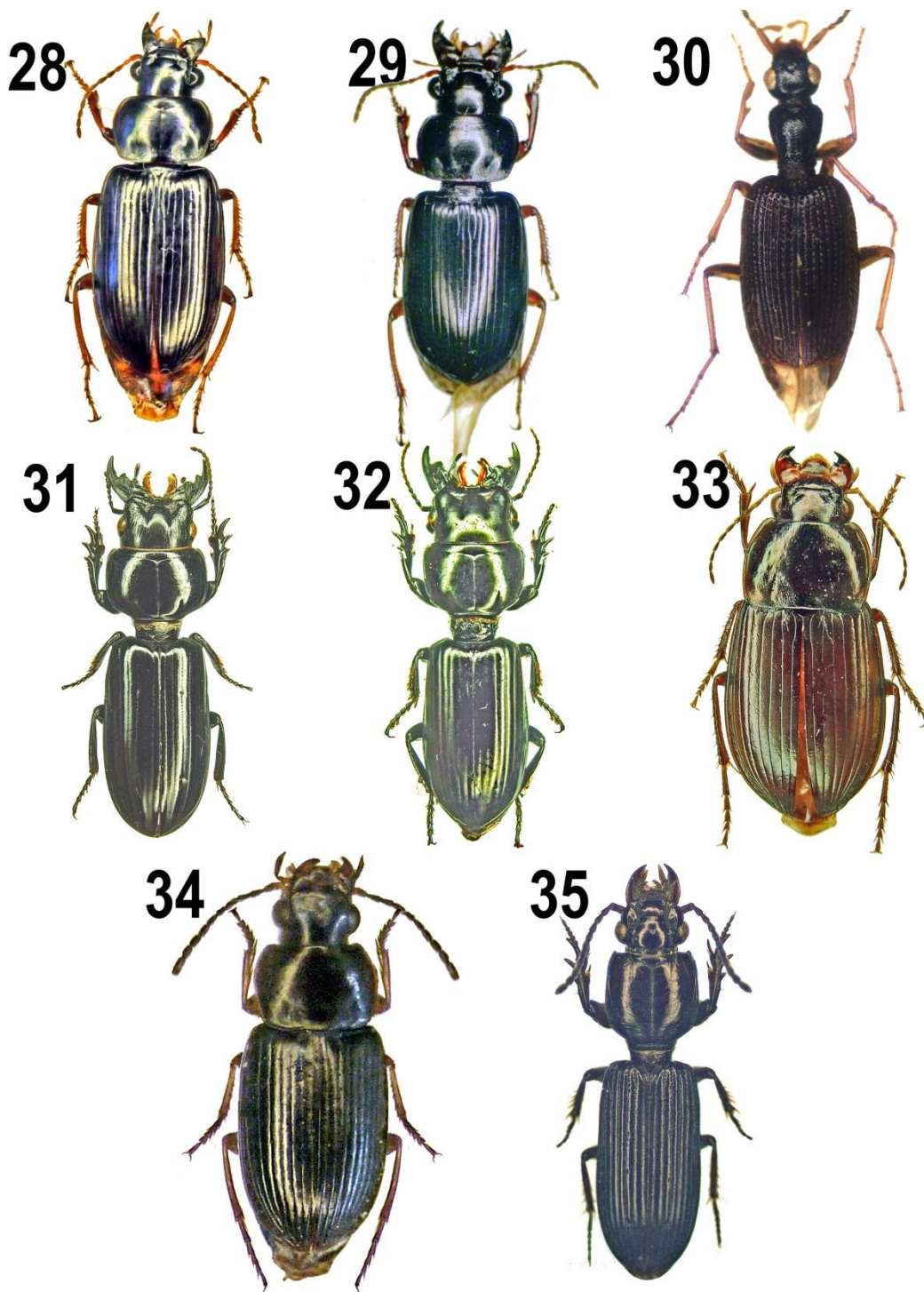


Figura Anexo 4: Imágenes de las especies de carábidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 28- *Polpochila flavipes* 29- *Polpochila nigra* 30- *Pscudaptinus mimicus* 31- *Scarites anthracinus* 32- *Scarites melanarius* 33- *Selenophorus* sp 1 34- *Selenophorus anceps* 35- *Semiclivina platensis*.

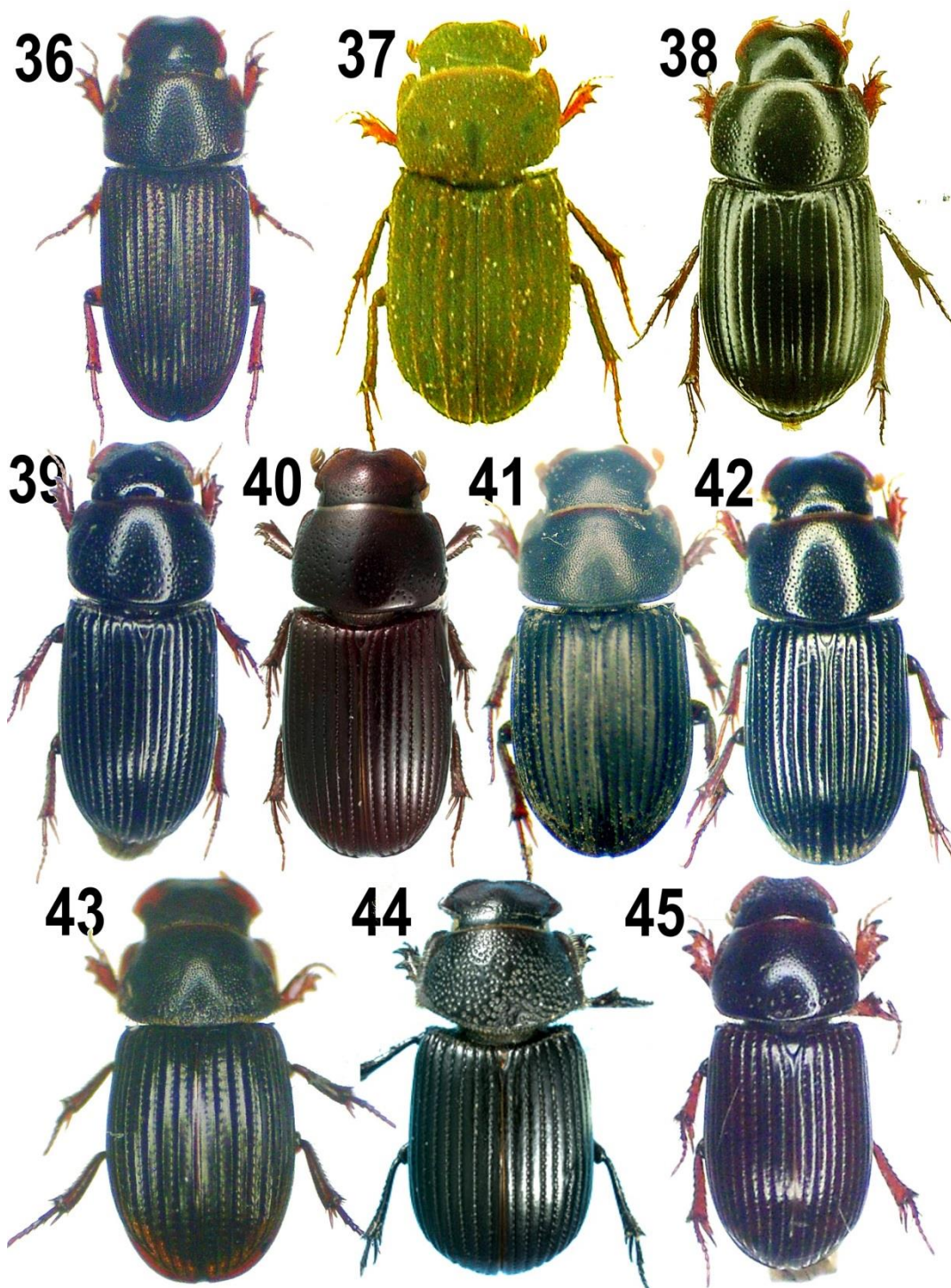


Figura Anexo 5: Imágenes de las especies de afóidos encontradas en el Bajo Delta del Río Paraná. 36- *Ataenius gracilis* 37- *Ataenius luctuosus* 38- *Ataenius opatroides* 39- *Ataenius picinus* 40- *Ataenius platensis* 41- *Ataenius stercorator* 42- *Ataenius strigicaudus* 43- *Lomanoxoides bituberculis* 44- *Martineziana dutertrei* 45- *Parataenius simulator*.

Anexo de análisis estadísticos

Anexo 1: Riqueza y Diversidad

Riqueza específica

La riqueza específica (S) es la forma más sencilla de medir la biodiversidad, ya que se basa únicamente en el número de especies presentes, sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas. La forma ideal de medir la riqueza específica es contar con un inventario completo que permita conocer el número total de especies (S) obtenido por un censo de la comunidad.

Jacknife de Primer Orden (Jack1)

Es un estimador no paramétricos en el sentido estadístico, ya que no asumen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Moreno y Halffter 2001).

$$\text{Jack 1} = S + L (m-1/m)$$

donde: m = número de muestras

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra (L). Es una técnica para reducir el sesgo de los valores estimados; en este caso para reducir la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad con base en el número representado en una muestra reduciendo el sesgo del orden 1/m (Krebs 1989).

Índice de Shannon-Wiener (H')

Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo

escogido al azar de una colección (Moreno y Halffter 2001). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran 2013).

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

donde: p_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Anexo 2: Diversidad funcional

La diversidad funcional puede definirse como el rango, la dispersión y la abundancia relativa de los rasgos funcionales de los organismos en un ecosistema dado (Díaz et al. 2007), donde esos rasgos pueden ser características morfológicas, fenológicas o fisiológicas que puedan influir en la aptitud de los organismos y afectando, por consiguiente, su desempeño o gobernando el funcionamiento del ecosistema (Violle et al. 2007). Según Mason et al. (2005), los distintos componentes de la diversidad funcional pueden ser utilizados para entender los distintos patrones comunitarios y su relación con variables ambientales así como su cambio a lo largo del tiempo (Cadotte et al. 2011). Córdova-Tapia y Zambrano (2015), proponen cuatro componentes principales de la diversidad funcional: la riqueza funcional, la equitatividad funcional, la divergencia funcional y la especialización funcional. La riqueza funcional es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias. Una baja riqueza funcional indica que algunos de los recursos potencialmente disponibles no están siendo explotados y podría tener como consecuencia una reducción en la productividad del ecosistema (Mason et al. 2005). La equitatividad funcional es la homogeneidad en la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad en un espacio funcional. Una baja equitatividad implicaría que algunas

partes del nicho funcional están siendo ocupadas, pero subutilizadas. Esto podría reducir la productividad e incrementar la oportunidad de que posibles invasores se establezcan (Mason et al. 2005). La divergencia funcional es una medida de similitud funcional entre las especies dominantes de una comunidad. Una alta divergencia refleja un alto grado de diferenciación de nicho en las especies dominantes, lo que podría reducir la competencia e incrementar la magnitud de los procesos del ecosistema como resultado de un uso más eficiente de los recursos (Mason et al. 2005). Por último, la especialización funcional es una medida de las diferencias generales de las especies, independientemente de sus abundancias. Una especie es funcionalmente más especialista mientras más alejada se encuentre del centro de gravedad de la comunidad regional (Villéger et al. 2010). Los cuatro componentes de la diversidad funcional son complementarios, independientes entre sí y no dependen de la riqueza, equitatividad y diversidad taxonómica (Córdova-Tapia y Zambrano 2015).

El campo de la diversidad funcional se encuentra en un rápido crecimiento y entre sus aplicaciones se encuentran, por ejemplo, las diferencias de la biodiversidad que influyen en los procesos ecosistémicos y su relación con las condiciones ambientales así como las reglas de ensamble en las comunidades y su relación con la diversidad funcional (Cadotte et al. 2009; Mouchet et al. 2010). También son útiles para comparar diferentes escenarios ecológicos (por ejemplo, el tipo de uso del suelo) y evolutivos (por ejemplo, regiones biogeográficas), bajo el supuesto de que los cambios en la riqueza de especies y la identidad se reflejan en los valores de la diversidad funcional (Petchey y Gaston 2007; Schleuter et al. 2010). Incluso se ha integrado con éxito a las investigación de las comunidades de carábidos y afódidos (Schirmel et al. 2012; Barragán et al. 2011; Gerisch et al. 2011; Slade et al. 2007; Pakeman y Stockan 2014; Audino et al. 2014).

Anexo 3: Análisis de nicho, Outlying Mean Index (OMI)

El OMI maximiza la varianza en la ocurrencia de especies a lo largo de ejes de ordenamiento derivados de una matriz de datos ambientales. A diferencia de otros análisis directos de ordenamiento, el OMI da un peso más equitativo a los sitios de muestreo aun cuando la abundancia de especies sea baja (Dolédec et al. 2000).

El análisis OMI descompone la inercia total de una especie (i.e., la variabilidad de la abundancia de la especie en los sitios caracterizados por determinadas variables ambientales) en tres variables: marginalidad o valor de OMI, tolerancia y tolerancia residual (Dolédec et al. 2000; Galassi et al. 2009). La inercia total es proporcional a la marginalidad media y representa una cuantificación de la influencia de las variables ambientales en la separación de los nichos de las especies. Para una especie dada, su marginalidad representa cuánto se desvía de una especie hipotética que se distribuye uniformemente en condiciones ambientales de referencia "promedio". Es decir, es una medida de la distancia entre el promedio de las condiciones ambientales donde la especie está presente y el promedio de las condiciones ambientales de los sitios muestreados. Un valor de marginalidad alto indica que la especie está presente en condiciones ambientales específicas y, por lo tanto, su nicho específico incluirá un subconjunto de las condiciones ambientales presentes. La tolerancia es una medida de la amplitud del nicho de una dada especie y corresponde a la dispersión de los sitios en donde la especie está presente a lo largo del gradiente ambiental considerado. La tolerancia residual representa a la proporción de la variabilidad del nicho que no es explicada por las variables ambientales consideradas. De este modo, la tolerancia residual puede ser utilizada como un índice para evaluar cuán confiable es el conjunto de variables ambientales medidas para definir el nicho de las especies (Dolédec et al. 2000; Galassi et al. 2009).

Referencias bibliográficas

- Acciares, H. A., y Zuluaga, M. S. (2006). Effect of plant row spacing and herbicide use on weed aboveground biomass and corn grain yield. *Planta Daninha*, 24(2), 287-293.
- Aizen, M. A., Garibaldi, L. A., Dondo, M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura Argentina. *Ecología Austral*, 19:45–54.
- Allegro, G. y Sciaky, R. (2003). Assessing the potential role of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators in poplar stands, with a newly proposed ecological index (FAI). *Forest Ecology and Management* 175, 275–284.
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 74(1), 19-31.
- Alzogaray, R. (2010). La sexta amenaza. Premios a la Comunicación Pública de la Ciencia y la Tecnología.
- Anderson, S. (1985). The theory of range-size (RS) distribution. *American Museum Novitates*, 2833, 1-20.
- Arribas, P., Andújar, C., Abellán, P., Velasco, J., Millán, A., y Ribera, I. (2014). Tempo and mode of the multiple origins of salinity tolerance in a water beetle lineage. *Molecular ecology*, 23(2), 360-373.
- Azeria, E. T., y Kolasa, J. (2008). Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos*, 117(7), 1006-1019.
- Baker, C., Lawrence, R. L., Montagne, C., Patten, D. (2007). Change detection of wetland ecosystems using Landsat imagery and change vector analysis. *Wetlands* 27:610–619. doi: 10.1672/0277-5212(2007)27[610:CDOWEU]2.0.CO;2.
- Barsoum, N., Fuller, L., Ashwood, F., Reed, K., Bonnet-Lebrun, A. S., y Leung, F. (2014). Ground-dwelling spider (Araneae) and carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) community assemblages in mixed and monoculture stands of oak (*Quercus robur L./Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and Scots pine (*Pinus sylvestris L.*). *Forest Ecology and Management*, 321, 29-41.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G., y Navarrete, D. (2011). Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS One*, 6(3), e17976.
- Bartholomew, A., Diaz, R.J. y Cicchetti, G. (2000) New dimensionless indices of structural habitat complexity: Predicted and actual effects on a predator's foraging success. *Marine Ecology — Progress Series*, 206, 45–58.
- Batáry, P., Báldi, A., Szél, G. et al. (2007). Responses of grassland specialist and generalist beetles to management and landscape complexity. *Diversity and Distributions* 13(2): 196-202.

- Batáry, P., Holzschuh, A., Orci, K.M., Samu, F. y Tscharrntke, T. (2012). Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 146, 130–136.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Fowles, A.P. (2006). Condition-dependent dispersal of a patchily distributed riparian ground beetle in response to disturbance. *Oecologia*, 150, 50–60.
- Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. (1999). *Ecología – Individuos, poblaciones y comunidades*. (Eds.) Omega, Barcelona, 886 p.
- Bennett, A. F., Radford, J. Q., y Haslem, A. (2006). Properties of land mosaics: implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*, 133(2), 250-264.
- Benton, T. G., Vickery, J. A., y Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: is hábitat heterogeneity the key?. *Trends in Ecology y Evolution*, 18(4), 182-188.
- Bergeron, J., Spence, J., y Volney, W. (2011). Landscape patterns of species-level association between ground-beetles and overstory trees in boreal forests of western Canada (Coleoptera, Carabidae). *ZooKeys*, (147), 577.
- Binkley, D. y Giardina, C. (1998). Why do trees affect soils? The warp and woof of tree soil interactions. *Biogeochemistry*, 42, 89-106.
- Binimelis, R., Pengue, W. y Monterroso, I. (2009). “Transgenic treadmill”: Responses to the emergence and spread of glyphosate-resistant johnsongrass in Argentina. *Geoforum* 40:623–633. doi: 10.1016/j.geoforum.2009.03.009.
- Bicknell, J. E., Phelps, S. P., Davies, R. G., Mann, D. J., Struebig, M. J., y Davies, Z. G. (2014). Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological indicators*, 43, 154-161.
- Binkley, D., y Fisher, R. (2012). *Ecology and management of forest soils*. John Wiley y Sons.
- Biondi, M. L., Bó, M. S. y Favero, M. (2005). Dieta del chimango (*Milvago chimango*) durante el periodo reproductivo en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 16: 31-42.
- Blubaugh, C. K., Caceres, V. A., Kaplan, I., Larson, J., Sadof, C. S., y Richmond, D. S. (2011). Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) phenology, diversity, and response to weed cover in a turfgrass ecosystem. *Environmental entomology*, 40(5), 1093-1101.
- Bó, R. y Malvárez, A. (1999). Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre. En: A. I. Malvárez (Ed.). *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para America Latina y el Caribe, ORCYT, Montevideo, Uruguay: 140-161 p.

- Bó, R. F. (1995). Diagnóstico de Fauna Silvestre en el área de influencia de la Hidrovía. Ecorregión Delta del Paraná. Informe Final. Evaluación del impacto ambiental del mejoramiento de la Hidrovía Paraguay-Paraná. UNOPS/PNUD/BID/CIH, Buenos Aires. 95pp.
- Boyer, A. G., y Jetz, W. (2014). Extinctions and the loss of ecological function in island bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, 23(6), 679-688.
- Bolger, D. T., Suarez, A. V., Crooks, K. V., Morrison, S. A. y Case, J. T. (2000). Arthropods in urban habit fragments in Southern California: area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 4: 1230-1248.
- Bonfils, C. (1962). Los suelos del Delta del Río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Revista de Investigación Agrícola* 16 (3): 5 p. Buenos Aires. Argentina.
- Borodowski, E. D. (2006). Álamos y sauces en el Delta del Paraná: situación del sector y silvicultura. *Actas Jornadas de Salicáceas* 61–70.
- Borodowski, F. y Suárez, R. (2005). Caracterización forestal de la región del Delta del Paraná. Documento NEF Delta. Proyecto Forestal de Desarrollo. SAGPyA. 8 pg.
- Brandmayr, P., Zetto, T. y Pizzolotto, R. (2005). I coleotteri Carabidi per la valutazione ambientale e la conservazione della biodiversità. APAT, Roma.
- Bremer, L. L., y Farley, K. A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, 19(14), 3893-3915.
- Brockhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., y Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity?. *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 925-951.
- Brose, U. (2003). Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Plant Animal Interactions. Oecologia*, 135:407–413.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124:255–279
- Burkart, A. (1957). Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Paraná. *Darviniana* 11: 457-561.
- Cabrero-Sañudo F. J. y Lobo, J. M. (2003). Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: El caso de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en la península ibérica. *Graellsia*, 59(2-3): 155-177.

- Cadotte, M. W., Carscadden, K., y Mirotnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079-1087.
- Callahan, M. A., Richter, D. D., Coleman, D. C. y Hofmockel, M. (2006). Long-term land-use effects on soil invertebrate communities in Southern Piedmont soils, USA. *European Journal of Soil Biology* 42: 150–156.
- Campbell, D. J., y Henshall, J. K. (1991). Bulk Density. En: *Soil Analysis: Physical Methods*, New York. Pp 329-366.
- Cano, E. B. y Schuster, J. C. (2004). Beetles as indicators for forest conservation in Central America. *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. 26 p.
- Cardoso, P., Erwin, T. L., Borges, P. A. V., y New, T. R. (2011). The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144: 2647-2655.
- Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A., Díaz S. (2010). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology y Evolution* doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x
- Casaubon, E. A., Gurini, L. B., y Cueto, G. R. (2001). Diferente calidad de estación en una plantación de *Populus deltoides* cv *Catfish 2* del Bajo Delta bonaerense del Río Paraná (Argentina). *Forest Systems*, 10(2), 217-231.
- Casey, T. M., y Joos, B. A. (1983). Morphometrics, conductance, thoracic temperature, and flight energetics of noctuid and geometrid moths. *Physiological Zoology* 56: 160–173.
- Castro, A. V., Porrini, D. P., y Cicchino, A. C. (2014). Annual Activity Density of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of a *Celtis ehrenbergiana* (Rosales: Celtidaceae) Forest of Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Insect Science* 14(1): 252.
- Castro, A. (2014). Ensamble de Carabidae (Insecta, Coleoptera) del talar más austral del sudeste bonaerense y de su entorno modificado. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Cardo, M. V., Vezzani, D., y Carbajo, A. E. (2013). The role of the landscape in structuring immature mosquito assemblages in wetlands. *Wetlands ecology and management*, 21(1), 55-70.
- Cartellieri, M., y Lövei, G. L. (2003). Seasonal dynamics and reproductive phenology of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in fragments of native forest in the Manawatu, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 30(1), 31-42.
- Cailly, P., Balenghien, T., Ezanno, P., Fontenille, D., Toty, C., y Tran, A. (2011). Role of the repartition of wetland breeding sites on the spatial distribution of Anopheles and Culex, human disease vectors in southern France. *Parasit Vectors* 4:65.

Ceballos, D. S., Frangi, J., y Jobbágy, E. G. (2013). Soil volume and carbon storage shifts in drained and afforested wetlands of the Paraná River Delta. *Biogeochemistry*, 112(1-3), 359-372.

Céspedes, V., Pallarés, S., Arribas, P., Millán, A., y Velasco, J. (2013). Water beetle tolerance to salinity and anionic composition and its relationship to habitat occupancy. *Journal of insect physiology*, 59(10), 1076-1084.

Chungu, D., Muimba-Kankolongo, A., Wingfield, M. J., y Roux, J. (2010). Plantation forestry diseases in Zambia: Contributing factors and management options. *Annals of forest science*, 67(8), 802.

Chungu, D. (2014). Impact of land use on assemblages of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in Zambia. Tesis doctoral. Departamento de Biología de la Universidad de Marburg.

Cicchino, A., Marasas, M., y Paleologos, M. (2003). Características e importancia de la carabidofauna edáfica de un cultivo experimental de trigo y sus bordes con vegetación espontánea en el partido de La Plata, Provincia de Buenos Aires. *Revista de Ciencia y Tecnología*, 8: 41-55.

Cicchino, A. C. (2005). Carabidocenosis edáfica del talar de Nahuel Rucá, partido de Mar Chiquita, Buenos Aires. Resultados preliminares. En: V REBIOS, San Salvador de Jujuy, 2005, Área temática I, Comunidades Terrestres II, pp. 1-13.

Cicchino, A. C., y Farina, J. L. (2005). Carabidofauna de los suelos lindantes con la laguna litoral de la Reserva Natural del Puerto de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. En: V REBIOS, San Salvador de Jujuy, 2005, Área temática I, Comunidades Terrestres III, pp. 1-15.

Cicchino, A. C., Marasas, M. E., y Paleologos, M. F. (2005). Fenología y densidad actividad de cinco especies de Carabidae (Coleoptera) edáficas en un cultivo experimental de trigo y su entorno en el partido de La Plata, provincia de Buenos Aires. En: V REBIOS, San Salvador de Jujuy, 2005, Área temática I, Comunidades Terrestres I, pp. 1-14.

Cicchino, A. C. (2006) a. Diversidad de Carábidos (Insecta, Coleoptera, Carabidae) de dos asocies de tala en la Laguna de los Padres, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires. En: E. Mérida y J. Athor (Editores), *Talares Bonaerenses y su Conservación*, Fundación de Historia Natural Félix de Azara-Universidad Maimónides, Buenos Aires. 128-136 p.

Cicchino, A. C. (2006) b. Diversidad de Carábidos (Insecta, Coleoptera, Carabidae) de un talar joven de la Laguna Nahuel Rucá, partido de mar chiquita, provincia de Buenos Aires. En E. Mérida y J.

Cicchino, A. C. (2007). La Carabidofauna edáfica de los ambientes litorales marítimos, dunales y retrodunales del Partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires. Su importancia como herramienta de manejo de estos espacios. En: VI REBIOS, Río Cuarto, 2007, pp. 1-19.

Cicchino, A. C., y Farina, J. L. (2007) a. Riqueza, dominancia y fenología primaveral, estival y otoñal de los carábidos edáficos (Insecta, Coleoptera) de los currales serranos y periseranos de las Sierras de Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina. En: VI REBIOS., Río Cuarto, 2007, pp. 1-14.

Cicchino, A. C., y Farina, J. L. (2007) b. Los carábidos (Insecta, Coleoptera) de los suelos serranos y periserranos de las Estancias Paititi y El Abrojo, Sierra de Difuntos, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires, Argentina. En: VI REBIOS, Río Cuarto, 2007, pp. 1-15.

Cicchino, A. C. (2010). Los carábidos edáficos (Insecta, Coleoptera, Carabidae) de una vivienda urbana típica del gran La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. En: VII REBIOS, San Miguel de Tucumán, 2010, pp. 233-250.

Cicchino, A. C. y Farina, J. L. (2010). Dominancia estacional y fenología de los carábidos (Insecta, Coleoptera) de los suelos serranos de la Sierra de Difuntos, Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina. VII Reunión Nacional Científico Técnica de biología del suelo y fijación biológica del nitrógeno. Meso y microfauna del suelo: 206-232 p. Athor (Editores), Talares Bonaerenses y su Conservación, Fundación de Historia Natural Félix de Azara-Universidad Maimónides, Buenos Aires. 137-145 p.

Cicchino, A. C., Castro, A. V., y Porrini, D. P. (2010). Dominancia estacional de las carabidae edáficas (INSECTA, COLEOPTERA) en dos ambientes de la reserva integral Laguna de los Padres, Partido de General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires. XXII congreso argentino de la ciencia del Suelo – Rosario, Argentina. ISBN: 976-967-24771 -3-4

Cicchino, A. C., Nanni, A. S., Fracassi, N. G., y Quintana, R. D. (2013). Las Carabidae de los suelos del Bajo Delta Bonaerense del Rio Paraná. Estado actual de su conocimiento. Libro de Actas, Tercer Congreso Nacional de Ecología y Biología de Suelos. Diversidad, Monitoreo y Conservación. ISBN 978-987-688-037-4: 8 p.

Colwell, R. K. (2005). Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. Available from URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

Colwell, R. K., Mao, C. X., y Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85, 2717–2727.

Cole, L. J., McCracken, D. I., Dennis, P., Downie, I. S., Griffin, A. L., Foster, G. N., ... y Waterhouse, T. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture, ecosystems y environment*, 93(1), 323-336.

Córdova-Tapia, F., y Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*, 24(3), 78-87.

Crawley, M. J. (1983). *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications.

Cumming Geoff, F. F., y David, L. V. (2007). Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, Vol. 177, No. 1: 7–11.

Danks, H. V. (1987). Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Ottawa.

Danks, H. V. (2002). The range of insect dormancy responses. *EJE*, 99(2), 127-142.

Darmon, G., Calenge, C., Loison, A., Jullien, J. M., Maillard, D., y Lopez, J. F. (2012). Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 35(1), 44-53.

Day, K.R., Marshall, S., y Heaney, C. (1993). Associations between forest type and invertebrates: Ground beetle community patterns in a natural oakwood and juxtaposed conifer plantations. *Forestry* 66(1), 37-50.

Daily, G. (2001). Ecological forecasts. *Nature* 411:245.

De Lima, R. F., Dallimer, M., Atkinson, P. W., y Barlow, J. (2013). Biodiversity and land-use change: understanding the complex responses of an endemic-rich bird assemblage. *Diversity and Distributions*, 19(4), 411-422.

Dennis, P., Aspinall, R.J. y Gordon, I.J. (2002) Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management. *Basic and Applied Ecology*, 3, 183–193.

Díaz, S., y Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in ecology y evolution*, 16(11), 646-655.

Díaz, A. M., Alonso, M. L. S., y Gutierrez, M. R. V. A. (2008). Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: Patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology*, 53, 1–21.

Diefenbach, L. M. G., y Becker, M. (1997). Biology and population ecology of *Parhypates (Paranortes) cordicollis* (Col.: Carabidae). 1. Daily rhythm of locomotor activity influence of the meteorological conditions on pitfall trap catches and habitat preference under urban conditions in subtropical Brazil. *Revista Brasileira de Biología*, 57 (4): 619-627.

Dirzo, R., y Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137-167.

Di Rienzo, J. A. (2011). "InfoStat versión 2011." Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Dolédec, S., Chessel, D., y Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81(10), 2914-2927.

Dray, S., y Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw* 22:1–20.

- Duflot, R., Aviron, S., Ernoult, A., Fahrig, L., y Burel, F. (2015). Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecological research*, 30(1), 75-83.
- Dunning, J.B., Borgella, R., Clements, K., y Meffe, G. K. (1995). Patch isolation, corridor effects, and colonization by a resident sparrow in a managed pine woodland. *Cons. Biol.*, 9: 542-550.
- Dunn, R. R. (2005). Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation Biology*, 19(4), 1030-1036.
- Edenius, L., y Elmberg, J. (1996). Landscape level effects of modern forestry on bird communities in North Swedish boreal forests. *Landscape Ecology*, 11(6), 325-338.
- Ehrlich, P., y Ehrlich, A. (1992). The value of biodiversity. *Ambio*, 21(3): 219-226.
- Ehrlich, P. R., y Wilson, E. O. (1991). Biodiversity studies: Science and Policy. *Science*, 253:758-762.
- Escobar F, Halffter G, Arellano L (2007) From forest to pasture: an evaluation of the influence of environmental and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193–208.
- Evans, J., y Turnbull, J. W. (2004). *Plantation forestry in the tropics: The role, silviculture, and use of planted forests for industrial, social, environmental, and agroforestry purposes* (No. 3. ed.). Oxford University Press.
- Farias, A. (2000). *Composición y variación estacional de la dieta del zorro gris pampeano (Pseudalopex gymnocercus) en la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina)*. Tesis de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Farley, G. H., Ellis, L. M., Stuart, J. N., y Scott, N.J. (1994). Avian species richness in differentaged stands of riparian forest along the middle Rio Grande, New Mexico. *Conservation Biology*, 8(4), 1098-1108.
- Feinsinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy. Island Press, Washington, DC.
- Fiene, J. G., Connior, M. B., Androw, R., Baldwin, B., y McKay, T. (2011). Surveys of Arkansas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae): phenologies, mass occurrences, state and distributional records. *The American Midland Naturalist*, 165(2), 319-337.
- Fierro Tapia, A., Zúñiga Alvarez, A., Aguilera Puente, A., y Rebolledo Ranz, R. (2011). Carábidos (Coleoptera: Carabidae) presentes en un relicto vegetacional del llano central de La Araucanía. *Idesia (Arica)*, 29(3), 87-94.
- Finch, O. D. (2005). Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (Coleoptera: Carabidae; Araneae). *Forest Ecology and Management*, 204, 21–34.

- Fleischner, T. L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation biology*, 8(3), 629-644.
- Flores, G. E., Lagos, S. J., y Roig-Juñent, S. (2004). Artrópodos epígeos que viven bajo la copa del Algarrobo (*Prosopis flexuosa*) en la reserva Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* 13: 71-90 p.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... y Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570-574.
- Fonseca, C.R., Ganade, G., 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.* 89, 118–125.
- Fournier, E., y Loreau, M. (2002). Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in field margin habitats. *Agriculture Ecosystems and Environment* 89: 253-259.
- Fracassi, N., Quintana, R., Pereira, J., Mujica, G., y Landó, R. (2015). Protocolo de Estrategias de Conservación de la Biodiversidad en Bosques Plantados de Salicáceas del Bajo Delta del Paraná. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina, pp. 58.
- Fracassi, N. (2012). Diversidad de mamíferos y aves en pajonales y forestaciones de salicáceas del Bajo Delta del río Paraná. Magister de la Universidad de Buenos Aires, Área Recursos Naturales, Facultad de Agronomía.
- Fracassi, N., Moreyra, P. A., Lartigau, B., Teta, P., Landó, R. y, Pereira, J. (2010). Nuevas especies de mamíferos para el Bajo Delta del Paraná y bajíos ribereños adyacentes, Buenos Aires, Argentina *Mastozoología neotropical* vol.17 no.2.
- French, B. W., y Elliot, N. C. (1999). Temporal and spatial distribution of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in grasslands and adjacent wheat fields. *Pedobiologia* 43: 73-84.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E. y Benton, T.G. (2010) Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales. *Ecology Letters*, 13, 858–869.
- Galafassi, G. P. (2005). La pampeanización del Delta: sociología e historia del proceso de transformación productiva, social y ambiental del Bajo Delta del Paraná. Extramuros Ediciones.
- Galafassi, G. (2011). Sistemas productivos, actores sociales y manejo del ambiente en el Bajo Delta Insular del río Paraná. En: *El Patrimonio natural y cultural del Bajo Delta Insular del Río Paraná. Bases para su conservación y uso sostenible* (Eds. R. D. Quintana y otros) 317: 161-178.
- Galassi, D. M., Stoch, F., Fiasca, B., Di Lorenzo, T., y Gattone, E. (2009). Groundwater biodiversity patterns in the Lessinian Massif of northern Italy. *Freshwater Biology*, 54(4), 830-847.

- García, R. A., Cabeza, M., Altwegg, R., y Araújo, M. B. (2016). Do projections from bioclimatic envelope models and climate change metrics match?. *Global ecology and biogeography*, 25(1), 65-74.
- García-Tejero, S., y Taboada, A. (2009). Efecto de los incendios sobre la distribución de carábidos en robledales arbustivos de *Quercus pyrenaica* en la provincia de León. In *Congresos Forestales*.
- Gardner, R. C., Barchiesi, S., Beltrame, C., et al. (2015) *State of the World's Wetlands and their Services to People : A compilation of recent analyses*. Gland, Switzerland.
- Gardner, T. A., Hernández, M. I., Barlow, J., y Peres, C. A. (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of applied ecology*, 45(3), 883-893.
- Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., y Dziöck, F. (2012). More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos*, 121(4), 508-515.
- Ghys, M. I., y Favero, M. (2004). Espectro trófico de la gaviota capucho café (*Larus maculipennis*) en agroecosistemas del sudeste de la provincia De buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 15: 493-500.
- Gibb, H. y Hochuli, D. (2002). Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* 106: 91-100.
- Gitay, H., Suárez, A., Watson, R. T., y Dokken, D. J. (2002). *Climate change and biodiversity*. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Gobbi, M. (2014). Application of the mean individual biomass of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to assess the assemblage successions along areas of recent glacier retreats. *European Journal of Entomology*, 111(4), 537.
- Gómez, L. A., y Ferrao, F. (1986). Carta semidetallada de suelos del área Arroyo Ñancay-Brazo Largo. Escala 1:50000. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Castelar, p 160.
- González, A. (2013). Biodiversity: The ecological deficit. *Nature*, 503(7475), 206-207.
- González-Megías, A., y Sánchez-Piñero, F. (2003). Effects of brood parasitism on host reproductive success: evidence from larval interactions among dung beetles. *Oecologia*, 134: 195-202.
- Gormally, M., y Fahy, O. (1998). A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management*: 110 (1998) 263-273, 11p.

- Gregory, R. D., Van Strien, A., Vorisek, P., Meyling, A. W. G., Noble, D. G., Foppen, R. P., y Gibbons, D. W. (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 269-288.
- Grimbacher, P. S., y Stork, N. E. (2009). Seasonality of a Diverse Beetle Assemblage Inhabiting Lowland Tropical Rain Forest in Australia. *Biotropica* 41(3): 328–337.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontología Electronica* 4(1): 9pp.
- Hangay, G., y Zborowski, P. (2010). A guide to the beetles of Australia. CSIRO Publishing, 248 pp.
- Hanski, I. (1991). The dung insect community. In: I. Hanski y Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey, 5-21 p.
- Harry, I., Drees, C., Höfer, H., y Assmann, T. (2011). When to sample in an inaccessible landscape: a case study with carabids from the Allgäu (northern Alps) (Coleoptera, Carabidae). *ZooKeys*, 100: 255–271.
- Harvey, C. A., Tucker, N., y Estrada, A. (2004). Live fences, isolated trees and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes? In Schroth, G; Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac, AMN. eds. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Washington, DC, US, Island Press. p. 261-289.
- Heino, J. (2005). Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position?. *Ecography*, 28(3), 345-354.
- Heino, J., y Grönroos, M. (2016). Exploring species and site contributions to beta diversity in stream insect assemblages. *Oecologia*, 1-10.
- Hendrickx, F. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44.2: 340-351.
- Hernández, B., Maes, J. M., Harvey, C. A., Vílchez, S., Medina, A., y Sánchez, D. (2003). Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas*, 10(39-40), 93-102.
- Heywood, V. H. (1995). *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press.
- Hölldobler, B. y Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Hoffman, J., y Garcia, L. (1968). The maritime influence of the climate of the River Plate zone. In *Proceedings XXI International Geographic Congress*, New Delhi, India.
- Honěk, A. (1997). The effect of temperature on the activity of Carabidae (Coleoptera) in a fallow field. *European Journal of Entomology*, 94: 97-104.

Honěk, A., y Jarošík, V. (2000). The role of crop density, seed and aphid presence in diversification of field communities of Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Entomology*, 97: 517- 525.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... y Schmid, B. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.

Hortal, J., Lobo, J. M. y del Rey, L. (2006). Distribución y patrones de diversidad de los afóidos en la comunidad de madrid (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA, APHODIIDAE, APHODIINAE Y PSAMMODIINAE). *Graellsia*, 62(número extraordinario): 439-460.

INTA, (1989). Mapa de Suelos de la Provincia de Buenos Aires. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca, Proyecto PNUD ARG 85/019, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, CIRN- Instituto de Evaluación de Tierras.

Jeannel, R. (1962). Les Trechides de la Paleantarctide occidentale. *Biologie de l'Amerique Australe*, 1: 529-655

Jelaska, L. y Paula, D. (2009). Comparison of the body size and wing form of carabid species (Coleoptera: Carabidae) between isolated and continuous forest habitats. *Annales de la Société Entomologique de France*. Vol. 45. No. 3: 327-338.

Junk, W. J., An, S., Finlayson, C. M., Gopal, B., Květ, J., Mitchell, S. A., ... y Robarts, R. D. (2013). Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquatic sciences*, 75(1), 151-167.

Kaizuka, J., y Iwasa, M. (2015). Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in coniferous plantations in Hokkaido, Japan: effects of tree species and environmental factors. *Entomological Science*, 18(2), 245-253.

Kalesnik, F., y Kandel, C. (2004). Reserva de Biosfera Delta del Paraná. Formación en educación para el ambiente y el desarrollo. Editado por UNESCO y Municipalidad de San Fernando.

Kalesnik, F., Valles, L., Quintana, R. y Aceñolaza, P. (2008). Parches relictuales de Selva en Galería (Monte Blanco) en la región del Bajo Delta del Río Paraná. *INSUGEO, Serie Miscelánea*, 17.

Kandus, P. (1997). Análisis de Patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta del Río Paraná (Argentina). Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 235 pp.

Kandus, P., Quintana, R. D., Bó, R. F. (2006) Patrones de paisaje y Biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Mapa de ambientes, 1ed edn. Pablo Casamajor, Buenos Aires, Argentina.

Kandus, P., Morandeira, N., Schivo, F. (eds.). (2010). Bienes y Servicios Ecosistémicos de los Humedales del Delta del Paraná. Fundación Humedales / Wetlands International, Buenos Aires. 28p.

Kandus, P., y Minotti, P. (2010). Distribución de terraplenes y áreas endicadas en la región del Delta del Paraná. Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná: Situación, efectos ambientales y marco jurídico. Fundación para la Conservación y el Uso Sustentable de los Humedales. Buenos Aires, Argentina. Wetlands Internacional, 15-32. Kandus P, Minotti PG, Borro M (2011) Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná: herramientas para la evaluación de la sustentabilidad.

Kavanaugh, D. H. (1982). Notiokasiini – A new tribe of Carabidae (Coleoptera) from southeastern South America. *The Coleopterists Bulletin*, 36 (4): 549-566.

Kent, M., y Coker, P. (1992). *Vegetation description and analysis: A practical approach*. Johns Wiley y Sons. 365 p.

Keller, T., y Håkansson, I. (2010). Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma* 154: 398-406

King, D. I., Griffin, C. R. y Degraaf, R. M. (1996). Effects of clearcutting on habitat use and reproductive success of the Ovenbird in forested landscapes. *Cons. Biol.*, 10: 1380-1386.

Koivula, M. (2001) Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in boreal managed forests – meso-scale ecological patterns in relation to modern forestry. PhD thesis, University of Helsinki, 120 pp

Kotze, D. J., y O'hara, R. B. (2003). Species decline—but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 135(1), 138-148.

Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M. J., Lövei, G. L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R. y Zetto, T. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe: from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, 100: 55-148.

Krebs, C.J. (1989). *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers.

Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8: 468–479.

Krug, C. P., Sica, Y. V., Nanni, A., Quintana, R. D. Gavier Pizarro, G. y Cicchino, A. (2014). Forestaciones de Salicáceas del Bajo Delta de Río Paraná como hábitat para Aves, Anuros y Coleópteros (Carabidae y Aphodiidae). Libro de Actas: Jornadas Nacionales de Ambiente. ISBN 978-950-658-369-9. 91-101 p.

Kwiatkowski, A. (2011). Assemblages of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in humid forest habitats of different stage of succession in the Puszcza Knyszynska Forest (northeastern Poland). *Zookeys* 100: 447-459.

Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S., Vesk, P.A., Mayfield, M.M., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* 13, 76–86.

Landis, D. A., Wratten, S.D., y Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annuals Review Entomological* 45: 175-201.

Lassau, S. A., Hochuli, D. F., Cassis, G., y Reid, C. A. (2005). Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distribution* 11, 73–82.

Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S., Garden, D., Dorrough, J., ... y Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field—methodology matters!. *Functional Ecology*, 22(1), 134-147.

Lindenmayer, D. B., y FRANKLIN, J. F. (2002). *Conserving Forest Biodiversity: a Comprehensive Multiscaled Approach*. Island Press, WA.

Litsios, G., Pellissier, L., Forest, F., Lexer, C., Pearman, P. B., Zimmermann, N. E., y Salamin, N. (2012). Trophic specialization influences the rate of environmental niche evolution in damselfishes (Pomacentridae). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1743), 3662-3669.

Liu, Y., Duan, M., Zhang, X., Zhang, X., Yu, Z., y Axmacher, J. C. (2015). Effects of plant diversity, habitat and agricultural landscape structure on the functional diversity of carabid assemblages in the North China Plain. *Insect Conservation and Diversity*, 8(2), 163-176.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... y Tilman, D. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *science*, 294(5543), 804-808.

Lövei, G. L., y Sunderland, K. D. (1996). The ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 241-256.

MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Macchi, L., Grau, H. R., Zelaya, P. V., y Marinero, S. (2013). Trade-offs between land use intensity and avian biodiversity in the dry Chaco of Argentina: A tale of two gradients. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 174: 11–20.

Maclaren, V. (1996). Urban sustainability reporting. *Journal of the American Planning Association*, 62: 184-201.

Madanes, N., Quintana, R. D., Biondini, M., y Loponte, D. (2010). Relationships between photosynthetic plant types in the diet of herbivore mammals and in the environment in the lower Paraná river basin, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83: 309-319.

Malvárez, A. I. (1999). "El Delta del río Paraná como mosaico de humedales". En: *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. A. I. Malvárez (Ed.). Oficina Regional de Ciencia y Técnica para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay. P. 35-54.

Malvárez, A. I., y Bó, R. F. (2004). Documentos del Curso-Taller "Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina". Buenos Aires, 30 de septiembre – 4 de octubre de 2002.

Magnano, A. L. (2010). Patrón espacial y temporal de la comunidad de aves en diferentes usos de la tierra del Bajo Delta del Río Paraná. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

MAGyP, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (República Argentina). (2011). Programa de servicios agrícolas provinciales. Proyecto desarrollo sustentable del Delta Bonaerense. Anexo VI. Estudio de Impacto Ambiental y Social, Buenos Aires.

MAGyP, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (República Argentina). (2010) Mapa de plantaciones forestales 2008-2009. Bajo Delta Bonaerense y Entrerriano. Área de Sistema de Información Geográfica e Inventario Forestal. Dirección de Producción Forestal. Ministerio de Agricultura, Ganadería y pesca.

Magura, T., Tothmeresz, B., y Bordan, Z. (2000). Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93, 95–102.

Magura, T. (2002). Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*. 257:23-37.

Magura, T., Tothmeresz, B., y Elek, Z. (2003). Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity Conservation* 12, 73–85.

Magurran, A. E. (2005). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Company.

Magurran, A.E. (2013). *Ecological diversity and its measurement*. Springer Science y Business Media.

Marasas, M. E., Cicchino, A. C., y Urrutia, M. I. (1997). Variación numérica de los coleópteros del suelo en un cultivo de frutilla sujeto a fertilización orgánica convencional. *Revista de la Facultad de Agronomía* 102 (1): 81-85.

Marasas, M. E., Sarandón, S. J., y Cicchino, A. C. (2001). Changes in soil functional groups in a wheat crop under conventional and no-tillage systems in Argentina. *Applied Soil Ecology* 18: 61-68.

Marasas, M. E. (2002). Efecto de los sistemas de labranza sobre la abundancia y diversidad de la coleóptero fauna edáfica, con especial referencia a las especies de Carabidae, en un cultivo de trigo y los ambientes naturales circundantes. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.

Marasas, M. E., Sarandón, S. J., y Cicchino, A. C. (2010). Semi-Natural Habitats and Field Margins in a Typical Agroecosystem of the Argentinean Pampas as a Reservoir of Carabid Beetles. *Journal of Sustainable Agriculture*, (34): 1-16.

Martínez, A. (1952). Scarabaeidae nuevos o poco conocidos, III. Publicaciones Misión de Estudios de Patalogia Regional Argentina, Buenos Aires, 23(81-82): 53-118 p.

Martinez, M. I., y Cruz, R. M. (2002). Fenología y ciclos reproductivos en *Ataenius apicalis* Hinton y *A. sculptor* Harold (Coleoptera, Aphodiidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 107(2), 177-186.

Martínez, A., Iturrondobeitia, J. C., y Goldarazena, A. (2009). Effects of some ecological variables on carabid communities in native and non native forests in the Ibaizabal basin (Basque Country: Spain). *Annals of forest science*, 66(3), 1-14.

Maruyama, M. (2010). A new genus and species of myrmecophilous aphodiine beetle (Coleoptera, Scarabaeidae) inhabiting the myrmecophytic epiphyte *Platyserium* sp. (Polypodiaceae) in the Bornean rainforest canopy. *ZooKeys* 34: 49-54.

Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., y Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.

Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P., & Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta universitaria*, 25(2), 03-19.

McGeoch, M. A. (2002). Bioindicators. In: Sons J. W, (eds). *Encyclopedia of Environmetrics* Chichester. Vol. 1. p. 186-189.

Menéndez, R. y Gutiérrez, D. (1996). Altitudinal effects on habitat selection of dung Beetles (Scarabaeoidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography* 19: 313-317 p.

Menalled, F. D., Smith, R. G., Dauer, J. T., y Fox, T. B. (2007). Impact of agricultural management on carabid communities and weed seed predation. *Agriculture, ecosystems y environment*, 118(1), 49-54.

Merritt, R. W. y Anderson, J. R. (1977). The effects of different pasture and rangeland ecosystems on the annual dynamics of insects in cattle droppings. *Hilgardia* 45(2): 31-71 p.

Montero, G. A., y Lietti, M. M. (1998). Hibernación de *Calosoma argentinense* (Coleoptera: Carabidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 57(1-4), 23-26.

Moonen, A. C., y Barberi, P. (2008). Functional biodiversity: an agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 127(1), 7-21.

Morandeira, N. (2014). Tipos funcionales de plantas en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná (Entre Ríos, Argentina) y su observación con datos polarimétricos de radar. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Moreno, C. E., y Halffter, G. (2001). Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 10, 367–382.

Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* 28, 167–177.

Mueller-Dombois, D., y Ellenberg, H. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*.

Nanni, A. S. (2010). Variaciones espaciales y temporales de las comunidades de Carábidos en distintos tipos de uso de la tierra en el Bajo Delta del Río Paraná. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Argentina. 79 p.

Nanni, A., Cicchino, A., y Quintana, R. (2014). Las forestaciones de Salicáceas del Bajo Delta del Río Paraná como hábitat para artrópodos del suelo. Análisis de las comunidades de Carábidos y Afódidos (Insecta, Coleoptera). Libro de Actas, Jornadas de las Salicáceas. ISSN: 1850-3543.

Nanni, A., Cicchino, A., y Quintana, R. D. (2015). ¿Pueden los Carábidos del delta del Paraná controlar plagas forestales? Libro trabajos completos: Enfoques interdisciplinarios para la sustentabilidad del ambiente. II Congreso Internacional de Ciencia y Tecnología Ambiental. II Congreso Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencia y Tecnología Ambiental. ISBN 978-987-46096-1-8. 151-156 p.

Nanni, A. S., Quintana, R. D., Fracassi, N. G., y Cicchino, A. C. (2016). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting anthropogenic habitats in the lower delta of the Paraná river, Argentina: geographic distribution and ecological characteristics. *Austral Entomology*.

Navarrete-Heredia, J.L. (2001). Beetles associated with *Atta* and *Acromyrmex* ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Transactions of the American entomological society* 127: 381-429.

Neiff, J. J., Iriondo, M. H., y Carignan, R. (1994). Large tropical South American wetlands: an overview. 156-165 in *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*. G.L. Link y R.J. Naiman (Eds.), University of Washington, Seattle, WA, USA. 225 pp.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Phillips, H. R., Hill, S. L., Contu, S., Lysenko, I., ... y Purvis, A. (2014). A global model of the response of tropical and sub-tropical forest biodiversity to anthropogenic pressures. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141371.
- Niemelä, J., Spence, J. R., Langor, D., Haila, Y., Tukia, H., Gaston, K. J., ... y Samways, M. J. (1993). Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation. *Perspectives on insect conservation*. 29-50.
- Niemelä, J. (2001). Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *European Journal of Entomology* 98: 127-132.
- Niemelä, J., Koivula, M., y Kotze, D. J. (2007). The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation*, 11(1), 5-18.
- Niemi, G. J., y McDonald, M. E. (2004). Application of Ecological Indicators. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:89–111.
- Noriega, J. A., Solis, C., Escobar, F., y Realpe, E. (2007). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Biota Colombiana* 8: 77-86.
- Noss, R. F. (1990). Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*, 4 (4): 355-364.
- Oesterheld, M. (2008). Impacto de la agricultura sobre los ecosistemas. *Fundamentos ecológicos y problemas más relevantes. Ecología Austral* 18:337–346.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, O'Hara, P. R., Gavin, R. B., Simpson, L., Solymos, P. M., Henry, Stevens, H., Szoecs, E. y Wagner, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pakeman, R. J., y Stockan, J. A. (2014). Drivers of carabid functional diversity: abiotic environment, plant functional traits, or plant functional diversity?. *Ecology*, 95(5), 1213-1224.
- Paleologos, M. F. (2011). Los carábidos como componentes clave de la agrobiodiversidad. Su rol en la sustentabilidad de los agroecosistemas de vid de la zona de Berisso, Provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Bs. As., Argentina.
- Paleologos, M., Cicchino, A., Marasa, M. E., y Sarandon, S. J. (2007). Las estructuras de dominancia de los ensambles carabidológicos como indicadoras de disturbio en agroecosistemas. Un ejemplo en dos viñedos bajo diferentes manejo en la costa de Berisso, Buenos Aires. *Revista Brasileira de Agroecologia*.2 (2): 655-659.

- Paritsis, J., y Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management* 255: 1575–1583.
- Parker, J. (2016). Myrmecophily in beetles (Coleoptera): evolutionary patterns and biological mechanisms. *Myrmecological News*, 22, 65-108.
- Paruelo, J. M., Guerschman, J. P., Piñeiro, G., et al. (2006). Cambios En El Uso De La Tierra En Argentina Y Uruguay: Marcos Conceptuales Para Su Análisis. *Agrociencia* 10:47–61. doi: 10.2307/2577037
- Pawson, S. M., Brockerhoff, E. G., Meenken, E. D., y Didham, R. K. (2008). Nonnative plantation forests as alternative habitat for native forest beetles in a heavily modified landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 1127-1148.
- Pengue, W. A. (2004). Producción agroexportadora e (in)seguridad alimentaria: El caso de la soja en Argentina. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica* 1:46–55.
- Pereira, J., Haene, E., y Babarskas, M. (2003). Mamíferos de la Reserva Natural Otamendi. Pp. 115–140 en: HAENE, E. Y J. PEREIRA (Eds.). *Fauna de Otamendi. Inventario de los Vertebrados de la Reserva Natural Otamendi*, Pdo. De Campana, Buenos Aires, Argentina. *Temas de Naturaleza y Conservación* N° 3:1–192, AOP, Bs. As.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402–411.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S., y Gaston, K. J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977–985.
- Petry, E. (2000). Las actividades relativas al cultivo y la utilización del álamo y del sauce. Período 1966-1999. Comisión Nacional del Álamo de Argentina.
- Pimm, S. L., Russell, G., Gittleman, J., y Brooks, T. (1995). The Future of Biodiversity. *Science*, 269 (5222): 347-350.
- Pinilla, G. A. (1998). Indicadores Biológicos en ecosistemas acuáticos continentales de Colombia: Compilación Bibliográfica. Centro de Investigaciones científicas. Publicado por Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 5-17 p.
- Porrini, D., Castro, A., y Cicchino, A. (2010). Distribución espacial y temporal de *Paranortes cordicollis* y *Pachymorphus striatulus* (Coleóptera, Carabidae) en dos ambientes edáficos de la laguna Nahuel Rucá, Buenos Aires, Argentina. .XXII Congreso Argentino de la ciencia del suelo.

- Pozsgai, G., y Littlewood, N. A. (2014). Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) population declines and phenological changes: Is there a connection?. *Ecological Indicators*, 41, 15-24.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361.
- Purtauf, T., Dauber, J. y Wolters, V. (2005a) The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- Quintana, R. D., Monge, S., y Malvárez, A. I. (1998). Agroecosistema de la región central de Entre Ríos, Argentina. *Ecotrópicos*, 11(1), 33-44.
- Quintana, R. D., Bó, R., y Kalesnik, F. (2002). La vegetación y la fauna de la porción terminal de la cuenca del Plata. Consideraciones ecológicas y biogeográficas. In: UBA y Ediciones Infinito ed. El Río de la Plata como Territorio. Facultad de Arquitectura y Urbanismo, Argentina. 99-124.
- Quintana, R. D., Madanes, N., Malvárez, A. I., Kalesnik, F., y Cagnoni, M. (2005). Análisis de la vegetación en tres tipos de hábitat de Carpinchos en la baja cuenca del Río Paraná, Argentina. *INSUGEO, Misc.*, 14: 183-200.
- Quintana, R. D., y Kalesnik, F. A. (2008). Wetlands modification and wildlife habitat suitability: can capybaras survive in a matrix of poplar and willow afforestations? *Insugeo, Miscelánea* 17: 161-168.
- Quintana, R. D., y Bó, R. F. (2011). ¿Por qué el Delta del Paraná es una región única dentro del territorio de la Argentina? In: RD Quintana, V Villar, E Astrada, P Saccone, S Malzof ed. El Patrimonio natural y cultural del Bajo Delta Insular del Río Paraná. Bases para su conservación y uso sostenible, 317: 43-53.
- Quintana, R. D., y Bó, R. F. (2013). Humedales del complejo litoral del Paraná Inferior. En: Inventario de los humedales de Argentina: sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná Paraguay / edición literaria a cargo de Laura Benzaquén ... [et.al.]. - 1a ed. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación – Buenos Aires.
- Quintana, R. D., Bó, R., Astrada, E., y Reeves, C. (2014). Lineamientos para una ganadería ambientalmente sustentable en el Delta del Paraná. 1ª Edición. Fundación Humedales/Wetlands International, Buenos Aires. 116 pp.
- Rainio, J., y Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. – *Biodiversity and Conservation* 12: 487–506.
- Ramankutty, N., y Foley, J. A. (1999). Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4):997-1027.
- Reichardt, H. (1977). A synopsis of the genera of neotropical Carabidae (Insecta: Coleoptera). *Quaestiones entomologicae*, 13 (4): 346-493.

- Reich, P. B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S. E., Eissenstat, D. M., ... y Tjoelker, M. G. (2005). Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8(8), 811-818.
- Rice, S. K., Westerman, B., y Federici, R. (2004). Impacts of the exotic, nitrogenfixing black locust (*Robinia pseudoacacia*) on nitrogen-cycling in a pine-oak ecosystem. *Plant Ecology*, 174(1), 97-107.
- Ribera, I., Barraclough, T. G., y Vogler, A. P. (2001). The effect of habitat type on speciation rates and range movements in aquatic beetles: inferences from species-level phylogenies. *Molecular Ecology* 10, 721-735.
- Ridsill-Smith, T. J., y Kirk, A. A. (1981). Dung beetles and dispersal of cattle dung. *Proceedings of the Australian Conference on Grassland Invertebrate*. *Ecology*, 3: 215-219.
- Ringuelet, R. A. (1961). Rasgos Fundamentales de la Zoogeografía Argentina. *Physis* 22:151 – 170. doi: 10.1023/B:VEGE.0000049101.30809.27
- Riordan, E. C., y Rundel, P. W. (2014). Land Use Compounds Habitat Losses under Projected Climate Change in a Threatened California Ecosystem. *PloS one*, 9(1), 86487.
- Ritchie, M. y Olf, H. (1999) Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400, 557-560.
- Roig-Juñent, S. (1998). Carabidae. En: Morrone, J.J. y S. Coscarón (eds.), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonomica*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 194-209.
- Roig-Juñent, S., Ruiz-Manzanos, E., y Agrain, F. A. (2013). La exploración científica en el sur de América del Sur a lo largo de 237 años: Un ejemplo con Carabidae (Coleoptera). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 15(2), 151-160.
- Rös, M., Escobar, F., y Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distribution* 18, 377-389.
- Roslin, T. (1999). Spatial ecology of dung beetles. Department of Ecology and Systematics Division of Population Biology. P.O.Box 17 (Arkadiankatu 7). University of Helsinki Finland. 25 p.
- Rubio, A. (2004). Variaciones en comunidades de artrópodos durante el turno de cosecha del Sauce Americano (*Salix babylonica*) en el Delta del Paraná. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Ecología, Genética y Evolución. 46 p.
- Runge, C. A., Martin, T. G., Possingham, H. P., Willis, S. G., y Fuller, R. A. (2014). Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(7), 395-402.
- R CoreTeam(2013)R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>.

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... y Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.

SAGPyA - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. (2001). Argentina, investment opportunities in plantation forests. Buenos Aires, Argentina.

SAGPyA - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. (1999). Estado del avance del 1. Inventario de bosques cultivados a marzo de 1999: Informe de consultoría. Buenos Aires, Argentina.

Samways, M.J., Caldwell, P.M., y Osborn, R. (1996). Ground-living invertebrate assemblages in native, planted and invasive vegetation in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 59, 19-32.

Saska, P., van der Werf, W., Hemerik, L., Luff, M. L., Hatten, T. D., y Honěk, A. (2013). Temperature effects on pitfall catches of epigeal arthropods: a model and method for bias correction. *Journal of Applied Ecology*, 50: 181-189.

Saska, P., Martinkova, Z., y Honek, A. (2010). Temperature and rate of seed consumption by ground beetles. *Biological Control*, 52: 91-95.

Scampini, E. M., Cicchino, A. C., y Osterrieth, M. L. (2000). La carabidofauna edáfica asociada a los suelos bajos anegadizos próximos a la desembocadura del Arroyo de los Padres, Partido de General Pueyrredón, Buenos Aires. Resultados preliminares. Trabajos XVII Congreso argentino de la Ciencia del Suelo (Mar del Plata, 11-14 de abril 2000) II (44), 4 pp.

Scharff, N., Coddington, J. A., Griswold, C. E., Hormiga, G. y Bjorn, P. (2003). When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. *Journal of Arachnology* 32, 246–276.

Schwerk, A., y Szyszko, J. (2006). Succession of carabid fauna (Coleoptera: Carabidae) on post-industrial areas near Bełchatów (Central Poland). *Wiad. entomol*, 25(Suppl 1), 71-85.

Schwerk, A., y Szysko, J. (2007). Increase of Mean Individual Biomass (MIB) of Carabidae (Coleoptera) in relation to succession in forest habitats. *Wiadomości Entomologiczne*, 26 (3): 195-206.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., y Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.

Serrano, J., y Gallego, D. (2004). Evaluación de la regeneración y el estado de salud de las masas forestales de Sierra Espuña (Murcia) mediante el análisis de la biomasa media individual en coleópteros carábidos. *Anales de Biología* 26: 191-211.

Servicio Meteorológico Nacional. 1980. "Estadística Climatológica", Serie B n° 6, Fuerza Aérea Argentina, Buenos Aires, Argentina, 156 p.

Shafer, C. L. (1990). *Nature reserves: island theory and conservation practice*. Smithsonian Institution Press.

Sica, Y. (2016). *Cambios en el uso del suelo y sus efectos a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la diversidad de aves en el Bajo Delta del río Paraná*. Tesis Doctoral de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas.

Sica, Y. V., Quintana, R. D., Radeloff, V. C., y Gavier-Pizarro, G. I. (2016). Wetland loss due to land use change in the Lower Paraná River Delta, Argentina. *Science of the Total Environment*, 568, 967-978.

Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F., y Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1094-1104.

Slatyer, R. A., Hirst, M., y Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecol Lett* 16:1104–1114.

Sloan, S., Jenkins, C. N., Joppa, L. N., Gaveau, D. L., y Laurance, W. F. (2014). Remaining natural vegetation in the global biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 177, 12-24.

Smith, A. B. T., y Skelley, P. E. (2007). A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Magnolia Press. Zootaxa* 1458.

Sodhi, N.S., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Biotropica, S., Jan, N., Lee, T.M., Brook B W 9 Linked references are avai a e on J TOR for this artic e: A Meta-Analysis Biotas of the Impact of Anthropogenic Forest Disturbance on Southeast Asia's Biotropica 41, 103–109.

Soil Survey Staff (2010). *Keys to soil taxonomy*. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.

Sorensen, M. (2006). *Composición y riqueza específica de carábidos (Coleoptera: Carabidae) en paisajes agrícolas de la E.E.A. INTA Balcarce, sudeste de Buenos Aires*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas, FCEyN, UNMdP, Mar del Plata.

Souza, D. M., Teixeira, R. F., y Ostermann, O. P. (2014). Assessing biodiversity loss due to land use with Life Cycle Assessment: Are we there yet?. *Global Change Biology*.

Southwood, T. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 37: 171–214.

Southwood, T. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337–365.

Southwood, T. (1978). *Ecological methods*. Second Edition, Chapman y Hall. England. 570 p.

- Spagarino, C., Martínez Pastur, G., y Peri P. L. (2001). Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle. *Biodiversity and Conservation* 10: 2077–2092.
- Srivastava, D. S. y Vellend, M. (2005). Biodiversity-Ecosystem Function Research: Is It Relevant for Conservation? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 267-94.
- Stastna, P. (2012). Diversity of ground beetles (Carabidae) in the plantations of fast growing trees. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, Volumen LX: 6, 309-315
- Stephens, S., y Wagner, M. R. (2007). Forest plantations and biodiversity: a fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105(6), 307-313.
- Stebnicka, Z. T. (2001). Aphodiinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). *Fauna of New Zealand* 42. Manaaki Whenua Press, Lincoln, Canterbury, New Zealand, 64 pp.
- Stebnicka, Z. (2005). The New World species of *Ataenius* Harold, 1867. VI. Revision of the *A. aequalis-platensis*-group (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 48(3-1), 99-138.
- Stebnicka, Z. T. (2007). New species of *larupea* Martinez and morphological specializations among related taxa associated with ants and termites (Coleoptera: Scarabaeidae: Eupariini). *Revue Suisse de Zoologie* 114: 573-590.
- Storch, I. (1997). The importance of Scale in Habitat conservation for an Endangered Species: The Capercaillie in Central Europe. (Eds) Bissonette John A. *Wildlife and Landscape Ecology. Effects of Pattern and Scale*. 310-330 p.
- Stork, N. E., y Paarman, W. (1992). Reproductive seasonality of the ground and tiger beetle (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae) fauna in North Sulawesi (Indonesia). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 27: 101-115.
- Szysko, J., Vermeulen, H. J. W., Klimaszewski, K., Abs, M., y Schwerk, A. (2000). Mean Individual Biomass (MIB) of ground beetles (Carabidae) as an indicator of the state of the environment. In *Natural history and applied ecology of carabid beetles*. Pensoft, 289-294 p.
- Taylor, R. J., y Haseler, M. E. (1995). Effects of partial logging systems on bird assemblages in Tasmania. *Forest Ecology and Management*, 72: 131-149.
- Team, R. C. (2005). *R: A language and environment for statistical computing*, ISBN 3-900051-07-0. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2013. url: <http://www.R-project.org>.
- Tejeda-Cruz, C., Mehlreter, K., y Sosa, V. J. (2006). Indicadores ecológicos multi-taxonómicos. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz*, capítulo 20, 271-278 p.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. y Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the important of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, 79–92.

Tischler W. (1949). *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*. ISBN 978-3-663-00636-7

Thomas, M. B., y Marshall, E. J. P. (1999). Arthropod abundance and diversity in differently vegetable margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 72: 131-144.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., ... y Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.

Thomas, J. A. (2005). Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 339-357.

Thiele, H. U. (1977). *Carabid Beetles in their Environment*. Springer-Verlag ed. Berlin- Heidelberg, 369.

Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., y Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292:281-284.

Toïgo, M., Paillet, Y., Noblecourt, T., Soldati, F., Gosselin, F., y Dauffy-Richard, E. (2013). Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles?. *Biological conservation*, 157, 215-224.

Torres Robles, S. S. y Tur, N.M. (2006). Los talares de la provincia de Buenos Aires. En: Brown, A., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi y J. Corcuera (eds.), *La situación ambiental argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, pp. 246-250.

Tonkin, J. D., Heino, J., Sundermann, A., Haase, P., y Jähnig, S. (2016 a). Context dependency in biodiversity patterns of central German stream metacommunities. *Freshwater Biology* 61:607–620.

Tonkin, J. D., Stoll, S., Jähnig, S. C., y Haase, P. (2016 b). Anthropogenic land-use stress alters community concordance at the river-riparian interface. *Ecological Indicators*, 65, 133-141.

Trager, M. D., Ristau, T. E., Stoleson, S. H., Davidson, R. L., y Acciavatti, R. E. (2013). Carabid beetle responses to herbicide application, shelterwood seed cut and insect defoliator outbreaks. *Forest Ecology and Management*, 289: 269-277.

Traugott, M. (1998). Larval and adult species composition, phenology and life cycles of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in an organic potato field. *European Journal of Soil Biology*, 34 (4) 189-197.

- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., y Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and applied ecology*, 14(3), 235-245.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batary, P., ... y Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661-685.
- Tulli, M. N., Carmona, D. M., López, A. N., Manetti, P. L., Vincini, A. M., y Cendoya, G. (2009). Predation on the slug *Deroceras reticulatum* (Pulmonata: Stylommatophora) by *Scarites anthracinus* (Coleoptera: Carabidae). *Ecología Austral*, 19: 55-61.
- Turienzo, P. (2006). Estudio de una comunidad estival de Carabidae (Insecta: Coleoptera) en seis ambientes diferentes del centro del partido de Balcarce (Buenos Aires). Tesis de Licenciatura en Producción Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. 142 p.
- Ulrich, W., Buszko, J., y Czarnecki, A. (2004). The contribution of poplar plantations to regional diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in agricultural landscapes. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 501-512). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Vallone, R., Ostinelli, M., y Carreira, D. (2007). Primer ensayo de comparación interlaboratorios. RISLAV.
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Watt, A. D., y Niemela, J. (2005). Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography*, 28, 3–16.
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D. J., Bolger, T., ... y Lencina, J. L. (2010). Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: a pan-European study. *Ecological Entomology*, 35(2), 226-235.
- Vander Meer, R. K., y Wojcik, D. P. (1982). Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* 218: 806-808.
- Viglizzo, E. F., Roberto, Z. E., Lértora, F., et al. (1997). Climate and land-use change in field-crop ecosystems of Argentina. *Agricultural Ecosystem Environment*, 66:61–70. doi: 10.1016/S0167-8809(97)00079-0.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., y Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.

- Vogel, J., y Dunger, W. (1991). Carabiden und Staphyliniden als Besiedler rekultivierter Tagebau-Halden in Ostdeutschland. *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, 65: 1-31.
- Werner, S. M., y Raffa, K. S. (2003). Seasonal Activity of Adult, Ground-Occurring Beetles (Coleoptera) in Forests of Northeastern Wisconsin and the Upper Peninsula of Michigan. *American Midland Naturalist*, 149 (1): 121-133.
- Weyland, F. (2005). Efecto de prácticas de conservación de suelo sobre la diversidad de artrópodos en lotes de soja. Tesis de Licenciatura. EEA INTA Paraná. 54 p.
- Whittaker, R. H., Levin, S. A., y Root, R. B. (1973). Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist*, 107(955), 321-338.
- Wojcik, D. P. (1990). Behavioral Interactions of Fire Ants and Their Parasites, Predators and Inquilines. In: R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno (Eds.). San Francisco, Oxford. 329-344 p.
- Wood, A., Stedman-Edwards, P., y Mang, J. (2013). *The root causes of biodiversity loss*. Routledge.
- Woodcock, B.A., Leather, S.R., y Watt, A.D. (2003). Changing management in Scottish birch woodlands: a potential threat to local invertebrate biodiversity. *Bulletin of Entomological Research*, 93, 159–167.
- Work, T., Buddle, C., Korinus, L. y Spence, J. (2002). Pitfall Trap Size and Capture of Three Taxa of Litter-Dwelling. Arthropods: Implications for Biodiversity Studies. Department of Biological Sciences, University of Alberta, CW-405 Biological Sciences Building, Edmonton, AB, Canada T6G 2E9. *Environmental and Entomology*, 31(3): 438-448.
- Work, T., Jacobs, J., Spence, J., y Volney, W. (2010). High levels of green-tree retention are required to preserve ground beetle biodiversity in boreal mixedwood forests. *Ecological Applications*, 20(3), 741-751.
- Yaacobi, G., Ziv, Y. y Rosenzweig, M.L. (2006). Effects of interactive scale-dependent variables on beetle diversity patterns in a semi-arid agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 22, 687– 703.
- Zaccagnini, M. E., Calamari, N. C., Goijman, A., Solari, L., Suárez, R., Decarre, J., y Gavier, G. (2014). El agroecosistema como hábitat de la biodiversidad. En: *Manual de buenas prácticas para la conservación del suelo, la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos*. Pp. 19-30.
- Zagal, E., y Sadzawka, A. R. (2007). *Protocolo de métodos de análisis para suelos y lodos*. Chillán, Chile: Universidad de Concepción. Facultad de Agronomía de Chillán.
- Zedler, J. B., y Kercher, S. (2005). Status, Trends, Ecosystem Services, and Restorability. *Rev Lit Arts Am* 39–74. doi: 10.1146/annurev.energy.30.050504.144248.
- Zeuss, D., Brandl, R., Brändle, M., Rahbek, C., y Brunzel, S. (2014). Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature communications*, 5.

Zurita, G., Rey, N., Varela, D., Villagra, M., y Bellocq, M.I. (2006). Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management*, 235: 164-17.