

Ensamblajes estacionales de artrópodos epigeos en un bosque de quebracho (*Schinopsis balansae*) en el Chaco Húmedo

Seasonal assemblages of epigeal arthropods in a quebracho forest (*Schinopsis balansae*) in the Humid Chaco

GUILLERMO A. MONTERO¹, NÉLIDA J. CARNEVALE² y GUSTAVO MAGRA³

Resumen: Los bosques Chaqueños poseen alta heterogeneidad estructural y florística debido a sus condiciones edáficas, sus regímenes de incendio y la intensa explotación forestal a que han sido sometidos. Los artrópodos pueden ser buenos indicadores de la heterogeneidad del hábitat, de la diversidad del ecosistema y del estado de estrés al que está sometido el ambiente. Se realizó una descripción taxonómica y funcional de los ensamblajes de artrópodos epigeos de la superficie del suelo en un bosque de quebracho. Los muestreos se realizaron en áreas elevadas con bromeliáceas (EB) y en áreas planas con gramíneas (PS). Se usaron trampas pitfall, que capturaron artrópodos durante cinco días consecutivos en tres estaciones del año (primavera, verano e invierno). En primavera se evaluaron distintas características físico-químicas del suelo y el mantillo. Se capturaron 1668 individuos de 78 morfoespecies; las hormigas fueron el taxón más abundante y Coleoptera el de mayor riqueza específica. Las arañas Lycosidae fueron las más abundantes y los Carabidae y Scarabaeidae presentaron mayor riqueza y abundancia entre los Coleoptera. La composición específica, la estructura trófica de los artrópodos epigeos y los grupos funcionales de hormigas difirieron entre estaciones y entre micrositios. El mayor contenido de cenizas y conductividad en los micrositios EB se atribuye al aporte de la hojarasca de arbustos, rica en calcio, magnesio y potasio. Las condiciones físico-químicas de la interfase mantillo-suelo podrían modificar la presencia o la abundancia de algunas especies detritívoras en los diferentes micrositios acelerando los procesos de descomposición de la hojarasca.

Palabras clave: Bosques Chaqueños. Comunidades de artrópodos. Grupos tróficos. Hojarasca. Hormigas.

Abstract: Chaco forests have high structural and floristic diversity, due to their soil conditions, their fire regimes and the intense logging that they have undergone. Arthropods can be good indicators of habitat heterogeneity, ecosystem biodiversity, as well as the stress of the environment. We carried out a taxonomic and a functional description of the epigeal arthropod assemblages of the soil surface in a quebracho forest. Samples were taken in convex areas with bromeliads (EB) and in flat areas with grasses (PS). Pitfall traps were used to capture arthropods for five consecutive days in three seasons (spring, summer and winter). In spring, we evaluated different physical and chemical characteristics of soil and litter. We captured 1668 individuals from 78 morphospecies; the ants are the most abundant taxa and the Coleoptera had the largest species richness. Lycosidae spiders were the most abundant spiders and Carabidae and Scarabaeidae presented the highest abundance among the Coleoptera. The species composition, trophic structure of epigeal arthropods and ant functional groups differed among seasons and between microsites. The higher ash content and conductivity in microsites EB is attributed to the contribution of shrubs leaves, which are rich in calcium, magnesium and potassium. The physical and chemical conditions of the litter-soil interface could determine the presence or abundance of detritivorous species at different microsites, accelerating the processes of litter decomposition.

Key words: Chaco forests. Arthropod communities. Trophic groups. Litterfall. Ants.

Introducción

El Gran Chaco ocupa un área de más de 1.000.000 km² desde los paralelos 15° a 35° S; se extiende por el centro-norte de Argentina, oeste de Paraguay, sureste de Bolivia y una pequeña porción del sureste de Brasil (Cabrera y Willink 1980). En Argentina la mayoría de los autores distinguen dos grandes áreas: un sector occidental seco y otro oriental húmedo, en cuyo extremo austral se encuentra la Cuña Boscosa santafesina (Prado 1993; Barberis et al. 2005). Esta formación se extiende entre los paralelos 28° y 30° 25' S y limita al este con el valle del río Paraná y al oeste con los Bajos Submeridionales (Lewis 1991).

Los bosques de la Cuña Boscosa santafesina presentan una notable heterogeneidad estructural y florística (Barberis et al. 2005), atribuible tanto al tipo de suelo y diferencias espaciales en la topografía como a los regímenes de incendios y de explotación forestal (Lewis 1991; Barberis et al. 1998,

2002). Estos bosques han sido sometidos desde hace décadas a la explotación selectiva e intensiva del quebracho (*Schinopsis balansae* Engl. 1885, Anacardiaceae), cuya finalidad hasta 1960 fue la extracción de taninos para curtiembres (Marino y Pensiero 2003; Morello et al. 2005). El nivel de deforestación alcanzó el 59% en los últimos tres décadas; este proceso se acentuó en los últimos años debido al aumento sostenido de las actividades agrícolas pampeanas con la expansión de sus fronteras y el desplazamiento de la ganadería hacia áreas marginales (Carnevale et al. 2007). La intensificación de la ganadería en estos bosques aumentó su nivel de degradación, debido a diversos efectos asociados al manejo, como el sobrepastoreo, el incremento de la tasa de deforestación y los incendios. El paisaje resultante presenta un alto grado de fragmentación y las áreas boscosas remanentes corresponden sin excepción a bosques secundarios (Alzugaray et al. 2006). En estas áreas las diferencias topográficas condicionan fuertemente a variables como la intensidad lumínica, temperatura

¹ M.Sc. Cátedra de Zoología. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario. Casilla de Correo 14, S2125ZAA Zavalla, Argentina. gmontero@unr.edu.ar Autor para correspondencia. ² Dra. Cátedra de Ecología Vegetal. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario nelincita@gmail.com. ³ Ing. Agrónomo. Cátedra de Edafología. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario. gmagra@unr.edu.ar

y humedad superficiales del suelo (Espino *et al.* 1983), que a su vez determinan la actividad de la biota edáfica (Martin *et al.* 1994).

Debido a su tamaño pequeño, su gran diversidad y su alta sensibilidad a las variaciones del ambiente, los artrópodos pueden ser buenos indicadores de la heterogeneidad del hábitat, de la diversidad del ecosistema y del estado de estrés al que está sujeto el ambiente (Weaver 1995; Molina *et al.* 1998; Montero 2008). No obstante en Argentina son escasos los estudios de artrópodos al nivel comunitario en áreas boscosas chaqueñas. Sólo se han realizado algunos estudios de comunidades de insectos en bosques xerofíticos de la provincia biogeográfica del Monte (Roig-Juñent *et al.* 2001), del Chaco Seco (Bucher 1974; Gardner *et al.* 1995; Molina *et al.* 1998, 1999) y del Chaco Húmedo (Montero *et al.* 2010; Laffont *et al.* 2007; Bar *et al.* 2008).

Las hormigas constituyen uno de los grupos más abundantes de insectos terrestres (Wilson 1994). Son relevantes tanto en ecosistemas naturales como en ecosistemas muy alterados por la actividad antrópica (Majer 1983) y cumplen una amplia variedad de funciones en los ecosistemas, debido a que tienen un vasto espectro de alimentación, interactúan con numerosas especies de animales y vegetales y utilizan diversos sustratos para su nidificación (Hölldobler y Wilson 1990). Estos insectos son buenos bioindicadores terrestres debido a que son muy sensibles a los cambios ambientales (Alonso y Agosti 2000; Vittar 2008).

El objeto de este trabajo fue: a) identificar la arthropofauna epigea de la superficie del suelo, en dos micrositios con estrato herbáceo y topografía diferentes, en un bosque secundario del Chaco Húmedo; b) determinar especies indicadoras y diferenciar la composición específica, riqueza, abundancia y diversidad de los diferentes grupos tróficos de artrópodos, entre micrositios y estaciones, durante el transcurso de un año.

Material y Métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en un bosque secundario de quebracho de 400 ha localizado en Las Gamas, Santa Fe, en el noreste de la República Argentina (29°28' S 60°28' O, a 58 m.s.n.m). Esta llanura que se incluye en el distrito Chaqueño Oriental (Cabrera y Willink 1980) presenta un clima templado-húmedo (Gorleri 2005), con una temperatura media anual de 20°C y máxima y mínima absolutas de 48°C y -5°C respectivamente. Las precipitaciones siguen un gradiente este-oeste y varían entre 800 a 1000 mm anuales; las principales lluvias son estivales y se presenta una estación seca invernal de duración fluctuante (Burgos 1970); no obstante existe una gran variabilidad interanual con períodos secos tanto en invierno como en verano (Barberis *et al.* 2005). El relieve es suavemente ondulado a plano, con un microrelieve intercalado con numerosas cubetas, que se anegan frecuentemente (Espino *et al.* 1983). Los suelos de las lomadas suaves y las pendientes con monte ralo son natracualfes típicos o álbricos y los de sectores levemente deprimidos son ocracualfes udólicos (Mussetti y Alconchel 1986).

En los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina la estructura del bosque varía en distancias de decenas de metros en relación con diferencias de microrelieve y humedad de suelo (Barberis *et al.* 2005). Las especies arbóreas dominantes son *S. balansae*, *Acacia praecox* (Griseb.) y *Sideroxylon obtusifolium* ((Roem. & Schult.) T.D. Penn.); entre

los arbustos las especies más frecuentes son *Capparis retusa* (Griseb.), *Achatocarpus praecox* (Griseb.), *Grabowskia duplicata* (Arn.) y *Maytenus vitis-idaea* (Griseb.) (Barberis *et al.* 2002). Las áreas más elevadas del quebrachal, con relieve convexo, tienen cobertura leñosa continua, con alta densidad de árboles y arbustos; el estrato herbáceo con frecuencia está dominado por bromeliáceas espinosas que forman matorrales de "caraguatá" (*Aechmea distichantha* Lem. y *Bromelia serrata* Griseb.) (Barberis *et al.* 2005). Por el contrario las áreas planas tienen una cobertura leñosa discontinua, baja proporción de arbustos y el estrato herbáceo del sotobosque está dominado por gramíneas cespitosas, o en algunos casos, el suelo se encuentra desnudo por efecto del sobrepastoreo de ganado bovino (Pire y Prado 2001).

Muestreo de suelo y mantillo. Dada la heterogeneidad microtopográfica del suelo del bosque en estudio, se seleccionaron micrositios marcadamente diferentes como áreas de muestreo. Por un lado zonas elevadas (EB) con mayor presencia de arbustos, donde la superficie del suelo es convexa y el sotobosque está dominado por bromeliáceas terrestres y por otro lado, áreas planas extendidas (PS) con menos arbustos, cuya principal cobertura es proporcionada por gramíneas. En cada micrositio se seleccionaron cinco áreas homogéneas de muestreo de 16m² (4 × 4m), separadas a más de 50m, que se utilizaron tanto para los muestreos de suelo y mantillo, como para la captura de artrópodos.

Durante el mes de octubre de 2003 (primavera) se extrajeron en cada área de muestreo, cuatro muestras simples de suelo de 20×20cm y 7cm de profundidad, retirando previamente la hojarasca. El material se secó al aire en laboratorio, se molió y se tamizó con malla de 2mm. Se determinó el contenido de carbono orgánico a través del método de Walkley-Black (Nelson y Sommers 1982); sobre una suspensión suelo-agua destilada (1:2,5) se evaluó el pH y la conductividad eléctrica, a una temperatura de 25°C (Marbán y Ratto 2005). También se extrajeron tres muestras del mantillo superficial de 50×20cm en cada área; el material se secó en estufa a 60 °C durante 72 hs, se trituró y se tamizó. Se determinó el peso seco, el contenido de humedad, el porcentaje de materia orgánica (Nelson y Sommers 1982) y por calcinación en mufla a 900 °C durante dos horas se estimó el porcentaje de cenizas del mantillo (Rodrigues *et al.* 1995).

Muestreo de macroartrópodos. En los meses de julio (invierno) y octubre (primavera) de 2003 y en febrero (verano) de 2004 se realizaron los muestreos; no fue posible extraer datos durante el otoño de ambos años debido a precipitaciones excesivas que provocaron inundaciones locales. En cada área de muestreo se colocaron cuatro trampas pitfall de 11 cm de diámetro, que contenían 200cm³ de solución conservante (ácido acético 5% y formaldehído 2,5%). Las trampas se dispusieron en los vértices de un cuadrado de aproximadamente 4 m de lado. Los muestreos se realizaron durante cinco días consecutivos, contabilizando un esfuerzo total de captura de 600 trampa-día [2 micrositios × 5 áreas/micrositio × 4 trampa/área × 3 estaciones × 5 días/estación = 600 trampa-día]. El material recolectado se conservó en alcohol al 70% para su posterior determinación. Se registró el número de individuos de cada morfoespecie capturada en cada trampa; la riqueza y la abundancia de artrópodos en cada ambiente se expresaron en número de morfoespecies y número de individuos por trampa, respectivamente.

Identificación y agrupamiento del material. Los nombres de los taxones superiores se consignaron según Borror *et al.* (1992); mientras que para la mayor parte de los géneros y especies se siguió la clasificación usada por Morrone y Coscarón (1998) y Claps *et al.* (2008). Los estados inmaduros se clasificaron utilizando diversas claves compiladas por Stehr (1991). El material recolectado se identificó al nivel de orden y familia; cuando fue posible se determinó hasta la categoría de especie. El resto del material se identificó como unidades taxonómicas reconocibles o “morfoespecies” diferentes de las anteriores. La determinación hasta la categoría de especies demanda mucho tiempo y en algunos casos resulta prácticamente imposible por la falta de taxónomos expertos para los grupos involucrados. En muchos casos, el detalle taxonómico no mejora los resultados ecológicos obtenidos a pesar del tiempo requerido para la adquisición de este conocimiento (de la Fuente *et al.* 2003).

La estructura trófica de la comunidad se estudió asignando cada morfoespecie capturada a un grupo trófico según la información disponible en la bibliografía. Se definieron cuatro grandes grupos: herbívoros, predadores, detritívoros y hormigas (Root 1973; Hawkins y Mac Mahon 1989). Las hormigas se consideraron como un grupo independiente debido a que la mayoría de las especies explotan diversas fuentes de alimentos de modo oportunista (Stork 1987; Stuntz *et al.* 2002). Cada especie o morfoespecie de hormiga fue asignada a un grupo funcional, siguiendo el criterio propuesto por Bestelmeyer y Wiens (1996) para las hormigas del Chaco Occidental.

Análisis de resultados. Con el fin de evaluar diferencias en las condiciones edáficas superficiales entre los distintos micrositios se utilizó la prueba de permutaciones de respuestas múltiples (MRPP; Biondini *et al.* 1985). Debido a que los atributos se miden en diferentes unidades, se relativizó la matriz original ajustando los datos por la desviación estándar (Legendre y Legendre 1998); los cálculos se realizaron con el programa PC-ORD, versión 4.0 (<http://mjm-software-design.software.informer.com/>) (McCune y Mefford 1995). Cada variable se analizó en forma independiente utilizando una prueba *t* de diferencia de medias; se utilizó el programa InfoStat, versión 2010 (<http://www.infostat.com.ar/>) (Di Rienzo *et al.*, 2010).

Las diferencias en la composición específica de la artropofauna entre micrositios y entre estaciones se evaluaron con MRPP, utilizando el programa PC-ORD. Con el objeto de detectar las especies de mayor fidelidad a cada ambiente en cada período de muestreo se realizó un análisis de especies indicadoras (Dufrene y Legendre 1997). El valor indicador combina información de abundancia y frecuencia relativas, de manera que se construye un índice para cada especie en cada micrositio en particular. La significancia estadística del indicador se evalúa a través una prueba de permutaciones de Montecarlo (Legendre y Legendre 1998; McCune y Mefford 1999). El valor indicador (VI) varía entre 0 (no indicador) y 100 (indicador perfecto).

Se calculó la diversidad α a través del índice de Shannon-Weaver (Pielou 1966); la equidad se calculó utilizando el índice de Pielou (Magurran 1988) y la diversidad β se estimó a través de un índice cualitativo de reemplazo de especies (índice de Whittaker; Moreno 2001) y de un índice de similitud cuantitativo (índice de Bray-Curtis; Legendre y Legendre 1998; Moreno 2001).

Las diferencias en la riqueza, abundancia, diversidad y equidad totales y la abundancia y riqueza de cada grupo trófico se evaluaron por medio de modelos lineales generales, utilizando un diseño de tipo factorial, con la estación y el micrositio como factores fijos y verificando si existen interacciones entre los mismos. Los valores de las variables que no presentaron distribución normal se transformaron como $\log_{10}(x+1)$ para cumplir los supuestos de normalidad y heteroscedasticidad. Los valores de probabilidad se ajustaron por Bonferroni; los cálculos se realizaron con el programa Infostat, versión 2010 (Di Rienzo *et al.* 2010).

Resultados

Condiciones edáficas primaverales. Las condiciones físico-químicas de la interfaz mantillo-suelo difirieron entre micrositios durante el período primaveral (MRPP; $T=-6,819$; $P<0,001$). El contenido de materia seca del mantillo no se diferenció entre micrositios; no obstante el porcentaje de humedad y de materia orgánica fue mayor en los micrositios PS, mientras que fue mayor el porcentaje de cenizas en los micrositios EB. El pH y el contenido de materia orgánica del suelo no difirieron entre micrositios pero la conductividad del mismo fue mayor en los micrositios EB (Tabla 1).

Identificación de la artropofauna. Se capturaron 1668 individuos de 78 morfoespecies, agrupadas en cuatro clases, 16 órdenes y 43 familias (Apéndice I). El 81% de la abundancia correspondió a 63 morfoespecies de Insecta, que se agruparon en 10 órdenes y 31 familias. Los Arachnida concentraron el 16% de la abundancia (Fig. 1A) y el 15% de la riqueza (Fig. 1B); Diplopoda y Crustacea fueron escasos y en conjunto sólo alcanzaron el 3 y 4% de la abundancia y la riqueza, respectivamente (Fig. 1A y B). Los Hymenoptera fueron el orden de mayor abundancia y los Coleoptera el de mayor riqueza específica (Fig. 1C y D). Lycosidae fue la familia de mayor abundancia y riqueza entre las arañas y los Coleoptera concentraron mayor riqueza y abundancia en las familias Carabidae y Scarabaeidae (Fig. 1E y F). El 72% de los coleópteros pertenece a las familias Carabidae, Scarabaeidae y Tenebrionidae; las familias Gryllidae y Acrididae concentran el 97% de la abundancia de ortópteros. Ocho especies de hormigas alcanzaron el 41% de la abundancia total de artrópodos (Fig. 1E). El 66% de la abundancia de hormigas capturadas en trampas pitfall correspondió a *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Ponerinae); *Neivamyrmex diversinodis* Borgmeier, 1933 (Ecitoninae) llega al 14% de la abundancia y el resto de las especies son poco abundantes.

Tabla 1. Variables físico-químicas del suelo y el mantillo en dos micrositios (EB y PS) de un quebrachal del Chaco Húmedo, durante el período primaveral. Los valores expresan media \pm error estándar.

Variables	Micrositio		<i>t</i>	<i>P</i>
	EB	PS		
<i>Suelo</i>				
Materia orgánica (%)	7,52 \pm 0,67	7,03 \pm 0,72	0,493	0,627
pH _{agua}	5,00 \pm 0,05	5,12 \pm 0,05	1,752	0,094
Conductividad (mS/cm)	0,61 \pm 0,03	0,36 \pm 0,05	4,218	<0,001
<i>Mantillo</i>				
Materia seca (g/m ²)	213,8 \pm 17,0	220,5 \pm 21,6	0,246	0,808
Humedad (%)	47,37 \pm 1,79	64,83 \pm 1,35	7,800	<0,001
Materia orgánica (%)	57,18 \pm 2,88	65,50 \pm 2,75	2,091	0,048
Cenizas (%)	42,83 \pm 2,88	34,50 \pm 2,75	2,091	0,048

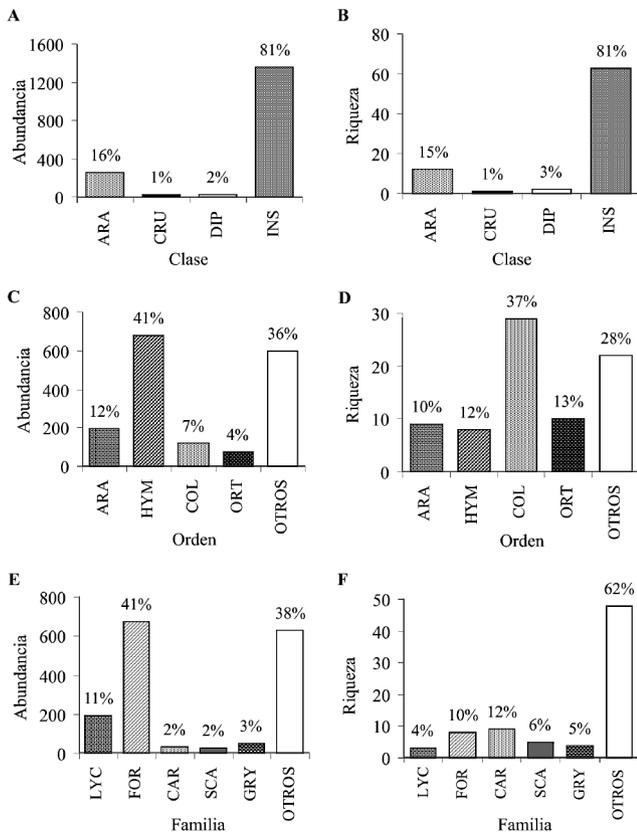


Figura 1. Abundancia y riqueza de las principales clases, órdenes y familias de artrópodos epigeos en un quebrachal del Chaco Húmedo. Clases: ARA= Arachnida, CRU= Crustacea, DIP= Diplopoda e INS= Insecta. Órdenes: ARA= Araneae, HYM= Hymenoptera, COL= Coleoptera y ORT= Orthoptera. Familias: LYC= Lycosidae, FOR= Formicidae, CAR= Carabidae, SCA= Scarabaeidae y GRY= Gryllidae. El valor sobre la barra indica abundancia o riqueza relativa según corresponda.

Estructura trófica. La estructura trófica de las comunidades de artrópodos epigeos difirió durante el año (Fig. 2A). La proporción de detritívoros varió entre 37 y 48% en los periodos invernal y primaveral, mientras que en verano su abundancia fue inferior al 7%; en invierno la proporción de detritívoros fue mayor en los micrositios PS. Los herbívoros nunca superaron el 23% de la abundancia total y en las tres estaciones su proporción fue mayor en los micrositios PS. Los predadores, cuya proporción fue siempre inferior al 23%, fueron más abundantes en los micrositios PS, tanto en invierno como en primavera. Por el contrario las hormigas alcanzaron más del 77% de la abundancia total en verano en ambos micrositios, mientras que en invierno y primavera hubo mayor proporción en los micrositios EB (Fig. 2A).

La estructura trófica de los ensambls de hormigas epigeas capturadas con pitfall varió, tanto entre micrositios como entre estaciones (Fig. 2B). Las “ponerinas grandes epigeas” fueron las hormigas dominantes en las tres estaciones; en invierno alcanzaron el 93% en los micrositios EB y no se capturaron en los micrositios PS, su proporción llegó a 55 y 84% en ambos micrositios en primavera y verano, respectivamente. Estas hormigas son preferentemente depredadoras y elevaron notablemente la proporción total de predadores en todos los micrositios y estaciones. En primavera las “especies nómadas” representaron el 28 y 26% en los micrositios EB y PS, respectivamente; el resto de los grupos tróficos siempre

se presentaron en baja proporción (Fig. 2B) Variaciones estacionales de la composición, abundancia, riqueza y diversidad. Se capturaron 251 individuos en invierno, 1001 en primavera y 416 en verano de 25, 48 y 39 morfoespecies respectivamente (Fig. 2A). Las hormigas estuvieron representadas por 54 individuos en invierno, 309 en primavera y 315 en verano de 5, 7 y 5 morfoespecies, respectivamente (Fig. 2B).

La composición específica de los ensambls de artrópodos epigeos varió entre estaciones climáticas (MRPP; $T=-22,842$; $P<0,001$). No se detectaron especies indicadoras características del periodo invernal. En primavera dos especies de Arachnida de alta abundancia y frecuencia relativa alcanzaron los mayores valores indicadores (*Lycosa malitiosa* Tullgren, 1905 VI=53; $P<0,001$ y *Caiza argentina* Ringuet, 1959, VI=43; $P<0,001$). La hormiga *P. striata* fue la especie de mayor valor indicador en el periodo estival (VI=42; $P=0,002$).

En primavera se registró mayor abundancia y riqueza de artrópodos (Fig. 3A y B; Tabla 2); la diversidad α y la equidad no diferenció entre estaciones (Fig. 3C y D; Tabla 2). Durante el periodo estival la diversidad α alcanzó el mínimo valor registrado, en contraposición la diversidad $\beta_{temporal}$ evaluada a través del índice de Whittaker alcanzó su máximo valor ($I_{\beta inv}$

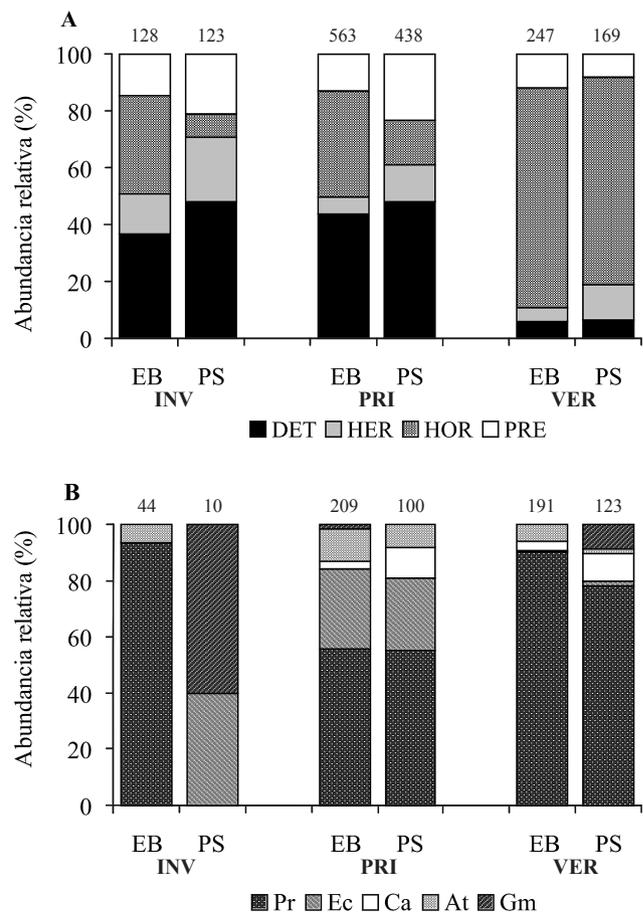


Figura 2. Estructura trófica estacional de artrópodos **A.** y grupos funcionales de hormigas epigeas **B.** capturadas con pitfall en dos micrositios (EB y PS) de un quebrachal del Chaco Húmedo. **A:** DET= detritívoros, HER= herbívoros, HOR= hormigas y PRE= predadores. **B:** Pr= depredadoras (Ponerinae), Ec= ecitoninas (Ecitoninae), Ca= camponotinas (Formicinae), At= atinas cortadoras (Attini: Myrmicinae) y Gm= myrmicinas generalistas (Myrmicinae). INV= invierno, PRI= primavera y VER= verano. El número sobre la barra indica la abundancia individual en cada micrositio y estación.

= 7,41; $I_{\beta\text{pri}} = 7,68$ y $I_{\beta\text{ver}} = 16,08$). La similitud de las comunidades entre las distintas estaciones es muy baja ($I_{\text{BCinv-pri}} = 0,31$; $I_{\text{BCinv-ver}} = 0,29$ y $I_{\text{BCpri-ver}} = 0,32$).

La abundancia de detritívoros fue menor en verano (Fig. 3 E; Tabla 2) y su riqueza fue mayor en primavera (Fig. 3F; Tabla 2). La abundancia y la riqueza de herbívoros fueron mayores en invierno y fueron mínimas en verano; durante la primavera se presentó una situación intermedia (Fig. 3G y H; Tabla 2). Fue mayor la abundancia de predadores en primavera que la de verano e invierno, que no se diferenciaron entre sí (Fig. 3I; Tabla 2); la riqueza de predadores no difirió entre estaciones (Fig. 3J; Tabla 2). La abundancia y la riqueza de hormigas fue menor en invierno y fue semejante en primavera y verano (Fig. 3K y L; Tabla 2). Las ecitoninas (Ecitoninae) fueron más abundantes en primavera y no se diferenciaron en verano e invierno ($F = 6,45$; $P = 0,007$). La abundancia de hormigas depredadoras (Ponerinae) fue menor en invierno, mientras que no se diferenció en primavera y verano ($F = 5,56$; $P = 0,012$).

Variaciones ambientales de la composición, abundancia, riqueza y diversidad. En los micrositios EB se capturaron 938 individuos de 60 morfoespecies y 730 individuos de 51 morfoespecies en los micrositios PS (Fig. 2A). Veintiocho morfoespecies sólo se capturaron en los micrositios EB y 19 en los micrositios PS. Se registró un sólo individuo en 20 y en 16 morfoespecies, de los micrositios EB y PS, respectivamente. En cuanto a las hormigas se detectaron 444 individuos de 6 morfoespecies en los micrositios EB y 233 individuos de 7 morfoespecies en los micrositios PS (Fig. 2B).

La composición específica de los ensambles de artrópodos epigeos varió entre micrositios en las tres estaciones relevadas (MRPP; $T_{\text{INV}} = -6,326$; $P < 0,001$; $T_{\text{PRI}} = -6,924$; $P < 0,001$; $T_{\text{VER}} = -5,184$; $P = 0,002$). La hormiga *P. striata* fue la especie de mayor fidelidad a los micrositios EB durante el todo año, alcanzando altos valores de abundancia y frecuencia relativa; su valor indicador fue máximo en invierno ($VI = 92$; $P < 0,001$) y mínimo en verano ($VI = 61$; $P = 0,020$). En primavera *Anadenobolus* sp. 815 (Diplopoda) alcanzó también un alto valor

indicador en los micrositios EB ($VI = 56$; $P < 0,001$). No se detectaron especies indicadoras de los micrositios PS en las tres estaciones relevadas.

La abundancia, riqueza, diversidad α y equidad no se diferenciaron entre micrositios dentro de cada estación (Fig. 3A a D; Tabla 2). En verano la diversidad β evaluada a través del índice de Whittaker fue mayor en los micrositios PS ($I_{\beta\text{PS}} = 12,2$; $I_{\beta\text{EB}} = 8,62$). La similitud de las comunidades entre los distintos micrositios es relativamente alta ($I_{\text{BCmicrositios}} = 0,66$).

No se detectaron diferencias entre micrositios en la abundancia y la riqueza de detritívoros, herbívoros y predadores (Fig. 3E a K; Tabla 2). La abundancia de hormigas fue mayor en los micrositios EB, tanto en invierno como en primavera; durante el verano no se diferenció entre micrositios (Fig. 3K; Tabla 2). La riqueza de hormigas no difirió entre micrositios en las estaciones relevadas (Fig. 3L; Tabla 2). En los micrositios EB fue mayor la abundancia de hormigas depredadoras ($F = 20,26$; $P < 0,001$) y de atinas cortadoras (Atini) ($F = 7,49$; $P = 0,013$). Las mirmicinas generalistas (Myrmicinae) fueron más abundantes en los micrositios PS ($F = 11,48$; $P = 0,003$).

Discusión

Ensamblés de artrópodos epigeos. Los órdenes más abundantes y de mayor riqueza específica fueron Hymenoptera, Arachnida, Coleoptera y Orthoptera, el resto de los órdenes tuvo escasa representación. La mayoría de las familias estuvieron escasamente representadas, siendo las más abundantes Formicidae y Lycosidae. Si bien los Carabidae se encuentran en baja abundancia, alcanzan la mayor riqueza específica. En términos generales estos resultados coinciden con otros trabajos realizados en bosques chaqueños (Bucher 1974, 1982; Molina *et al.* 1998, 1999; Laffont *et al.* 2007; Bar *et al.* 2008). Sin embargo la abundancia relativa de cada taxa puede variar tanto por las condiciones ambientales del hábitat (Molina *et al.* 1998) como por el tamaño de las trampas (Abensperg-Traun y Steven 1995) o el líquido conservante utilizado (Le-

Tabla 2. Resultados del ANAVA para los efectos estación, micrositio y sus interacciones sobre la abundancia, riqueza, diversidad y equidad totales y sobre la abundancia y riqueza de distintos grupos tróficos de artrópodos epigeos en un quebrachal del Chaco Húmedo. Las fuentes en negrita indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Variables	Estación		Micrositio		Estación-Micrositio	
	<i>F</i> (2;30)	<i>P</i>	<i>F</i> (1;30)	<i>P</i>	<i>F</i> (2;30)	<i>P</i>
Abundancia (ind./4 trampas)	9,64	<0,001	2,57	0,125	0,45	0,624
Riqueza (spp./4 trampas)	11,11	<0,001	1,92	0,181	0,83	0,449
Diversidad (Shannon)	3,03	0,071	0,17	0,687	2,02	0,159
Equidad (Pielou)	0,51	0,611	1,47	0,239	1,83	0,187
Abundancia DET (ind./4 trampas)	38,42	<0,001	0,20	0,660	0,06	0,939
Riqueza DET (spp./4 trampas)	13,24	<0,001	0,10	0,754	0,58	0,569
Abundancia HER (ind./4 trampas)	3,71	0,043	0,13	0,723	0,58	0,571
Riqueza HER (spp./4 trampas)	3,42	0,053	0,16	0,697	1,15	0,337
Abundancia PRE (ind./4 trampas)	12,63	<0,001	2,04	0,168	0,75	0,484
Riqueza PRE (spp./4 trampas)	1,51	0,245	2,81	0,110	1,00	0,386
Abundancia HOR (ind./4 trampas)	7,63	0,004	12,87	0,002	0,45	0,645
Riqueza HOR (spp./4 trampas)	4,46	0,025	0,51	0,485	1,37	0,276

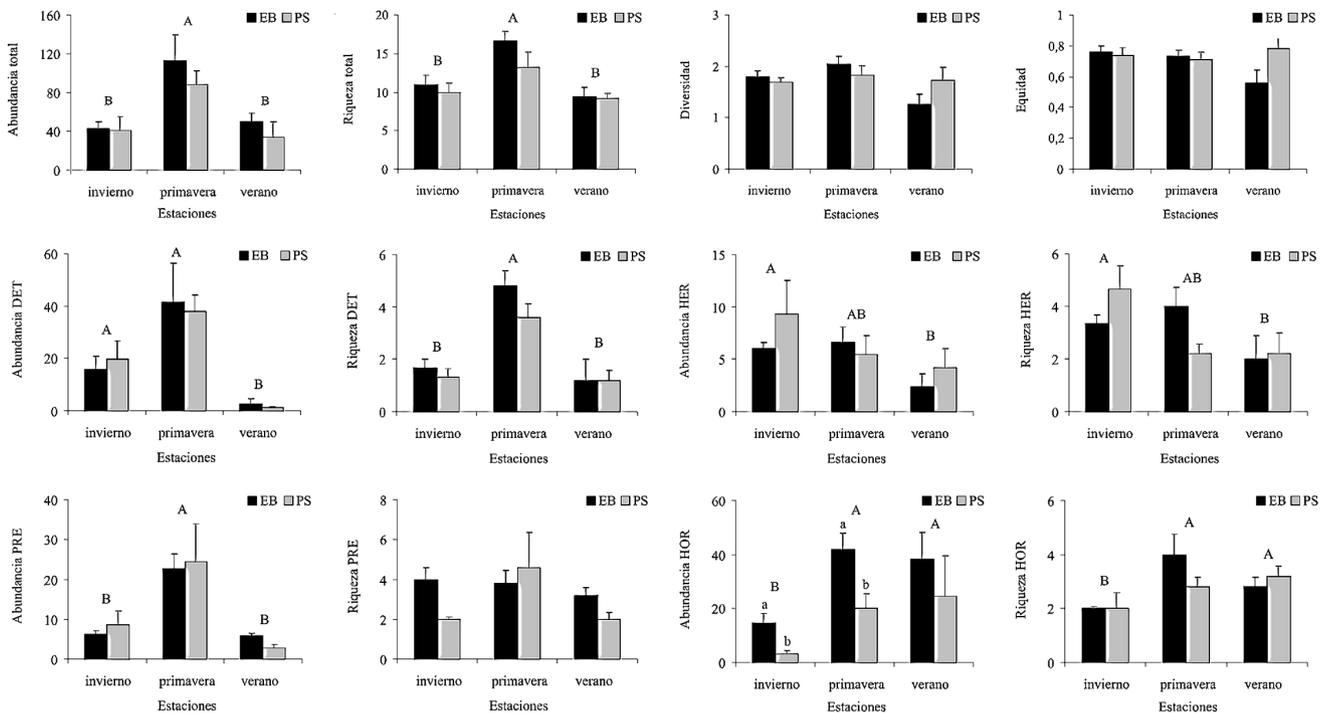


Figura 3. Abundancia, riqueza, diversidad y equidad totales (A a D) y abundancia y riqueza de distintos grupos tróficos de artrópodos epigeos (E a L) en cada estación y en cada micrositio (EB y PS) de un quebrachal del Chaco Húmedo. Las barras representan el error estándar de la media. Distintas letras mayúsculas indican diferencias significativas entre estaciones y distintas letras minúsculas indican diferencias significativas entre micrositios ($P < 0,05$).

mieux y Lindgrenn 1999). No obstante este método continúa siendo el más utilizado para este tipo de capturas, sobre todo si se desean comparar diferentes sitios (Greenslade 1964; Niemelä *et al.* 1992; Bestelmeyer y Wien 1996; Pekár 2002). En nuestro trabajo sólo se evaluaron las fluctuaciones estacionales de las comunidades de artrópodos epigeos durante un año de muestreo, por lo cual los resultados sólo deben tomarse como una primera aproximación al problema de la estacionalidad en estos bosques.

Gran parte de las diferencias que detectamos con los ensamblados de artrópodos de los bosques del Chaco Occidental muy probablemente se deban a la extrema diferencia en las condiciones de humedad relativa entre los dos ambientes. El Chaco Oriental, donde se realizó el presente trabajo, corresponde a un sitio mucho más húmedo que el evaluado por Molina *et al.* (1999), que presenta aproximadamente un 50% menos de precipitaciones anuales (Burgos 1970). Esta diferencia hídrica se pone en evidencia en la abundancia de opiliones y de carábidos capturados en el presente trabajo, que constituyen una fauna típica de ambientes muy húmedos. Al mismo tiempo, en el Chaco Occidental se verifica una predominancia de fauna adaptada a ambientes más xéricos como Tenebrionidae (Flores 1998).

Mantillo, suelo y detritívoros. En los bosques del Chaco Húmedo la caída de hojarasca ocurre a lo largo del año; no obstante es mayor a partir de mayo y comienza a disminuir a partir de agosto (Carnevale y Lewis 2001). La cantidad de hojarasca caída es baja y varía según las características estructurales del bosque. Es superior en las áreas de dosel cerrado con mayor abundancia de arbustos (EB), mientras que en las áreas de dosel semi cerrado o abierto (PS) es muy inferior

(Carnevale y Lewis 2001). Sin embargo en nuestro trabajo no encontramos diferencias en el contenido de materia seca del mantillo durante la primavera, luego de la caída de la mayor parte de la hojarasca; esto puede explicarse por un mayor aporte del estrato herbáceo al mantillo del bosque en las áreas abiertas, que equipara la menor caída de hojarasca. El mayor contenido de cenizas del mantillo y la mayor conductividad de la capa superficial de suelo en los micrositios EB durante el período primaveral, la atribuimos al mayor aporte de hojarasca proveniente de arbustos (Carnevale 2001), cuyo contenido de calcio, magnesio y potasio es significativamente mayor al de la hojarasca proveniente de árboles (Carnevale y Lewis 2001). Por razones operativas sólo pudimos efectuar muestreos de hojarasca y suelo durante la primavera, por este motivo no realizamos comparaciones estacionales de estas variables.

No encontramos diferencias en la riqueza y abundancia de detritívoros epigeos entre micrositios en las estaciones relevadas. En concordancia Carnevale y Lewis (2001) determinaron que pese a que el material proveniente de los arbustos, más abundantes en los micrositios EB, se descompone más rápido que el de los árboles, el proceso de descomposición de la hojarasca es independiente del micrositio donde ésta se deposita. En primavera el porcentaje de humedad y de materia orgánica del mantillo son mayores en los micrositios PS, creando condiciones más propicias para la acción de los detritívoros; sin embargo no detectamos mayor abundancia de este grupo trófico. Por el contrario en esta estación la abundancia de Isopoda y Diplopoda detritívoros fue significativamente mayor en los micrositios EB ($F=3,27$; $P=0,002$). Posiblemente esto se deba a que ambos grupos de artrópodos seleccionan micrositios cuya hojarasca retiene mayor canti-

dad de calcio y magnesio, que es utilizado en la constitución de su exoesqueleto (Nicolai 1988; Kostanjsek *et al.* 2006).

Diversos estudios realizados en bosques del Chaco occidental destacan la importancia de los insectos detritívoros como macro descomponedores en sistemas áridos y semiáridos (Bucher 1974; Gardner *et al.* 1995; Molina *et al.* 1998), donde otros agentes descomponedores tienen acción limitada debido a que les son desfavorables las condiciones ambientales. Molina *et al.* (1998) registraron que los insectos detritívoros alcanzaron el 70% de la abundancia total de artrópodos en bosques del Chaco Occidental; destacándose en riqueza y abundancia especies xerofíticas de las familias Tenebrionidae, Nitidulidae y Scarabaeidae. Por el contrario en el bosque que estudiamos los detritívoros sólo alcanzaron entre 37 y 48% de la abundancia total en invierno y primavera, respectivamente, destacándose por su abundancia especies higrófilas de la clase Diplopoda y de las familias Entomobriidae y Porcellionidae, entre los Insecta. Durante el período estival, particularmente seco durante este estudio, los detritívoros no superaron el 7% de la abundancia total. En bosques húmedos altoandinos, Varela *et al.* (2007) determinaron que la tasa de descomposición de la hojarasca no difirió cuando fue excluida la edafofauna, por lo cual consideraron que su rol es poco relevante sobre la descomposición de la hojarasca en estos bosques. Si bien la tasa de descomposición de la hojarasca tiende a ser más alta en los bosques húmedos respecto a los bosques secos (Swift *et al.* 1981; del Valle 2003), este efecto no se debería a la mayor acción individual de los artrópodos detritívoros sino a la combinación de diversos agentes descomponedores tales como hongos, bacterias y protistas.

No obstante los detritívoros no sólo descomponen hojarasca, sino que también se pueden alimentar de restos animales en descomposición o de sus deyecciones (Borror *et al.* 1992) cumpliendo otras importantes funciones ecosistémicas. Los opiliones, quienes si bien en general son predadores, también son capaces de ingerir presas ya muertas (Acosta y Maury 1998).

Herbívoros y predadores. Si bien la abundancia de herbívoros nunca superó en la zona el 23% se registró una mayor proporción que en estudios similares realizados en el Chaco Occidental (Gardner *et al.* 1995; Molina *et al.* 1998), donde este grupo trófico no superó el 11% de la abundancia total. Laffont *et al.* (2007) obtuvieron resultados similares a los nuestros en bosques húmedos de la provincia de Formosa (Argentina). La mayor proporción de herbívoros en los micrositios PS puede explicarse por la presencia de un estrato herbáceo de alta riqueza dominado por gramíneas (Marino y Pensiero 2003), que permiten una oferta alimenticia más amplia para estos artrópodos. Por el contrario el estrato herbáceo de los micrositios EB, dominado por bromeliáceas terrestres que forman matorrales densos y de baja diversidad vegetal, brinda una oferta alimenticia más restringida. En concordancia con estos resultados, Montero *et al.* (2010) determinaron que los ensambles de macrofauna del follaje de la bromeliácea *A. distichantha* se caracterizan por la baja riqueza y abundancia de herbívoros.

Los predadores se encontraron bien representados en los ensambles de artrópodos epigeos de la superficie del suelo del bosque en estudio, tanto en abundancia como en riqueza específica. Arañas, opiliones y carábidos son los taxa de mayor abundancia si se excluyen las hormigas; no obstante la abundancia total de predadores se incrementa notablemente

si se incluyen en este grupo trófico dos especies de hormigas de la subfamilia Ponerinae, que son depredadoras epigeas generalistas. Las trampas pitfall constituyen el método de muestreo más utilizado para artrópodos que se desplazan por la superficie del suelo; no obstante sus capturas son más bien indicadoras de la actividad superficial que de los niveles poblacionales (Montero 2008). Si bien es posible que se esté sobrestimando la abundancia de predadores epigeos en estos bosques, en estudios realizados con el mismo método de muestreo en bosques del Chaco occidental (Gardner *et al.* 1995; Molina *et al.* 1998, 1999) la abundancia de predadores es muy inferior a la que nosotros detectamos.

Las arañas constituyen el principal grupo de predadores que habitan en el follaje de la bromeliácea *A. distichantha* (Montero *et al.* 2010); sin embargo no encontramos diferencias en la abundancia de arañas entre micrositios con y sin bromeliáceas. Esto puede explicarse por la alta movilidad de algunas especies de arañas como las Lycosidae, que utilizan extensas superficies como sitio de caza de sus presas. En el caso de *Aglaoctenus lagotis* (Lycosidae) sólo fue detectado en los micrositios EB, que es donde construye sus nidos con forma de embudo, utilizando la estructura foliar de las bromeliáceas (Rubio *et al.* 2005).

Si bien la abundancia y riqueza de Carabidae fue baja respecto a la detectada en pastizales y áreas agrícolas del sur de Santa Fe (Montero 2008), es mucho mayor a la detectada en los bosques del Chaco occidental (Molina *et al.* 1998). Entre las especies de Carabidae capturadas, la más abundante, *Bradycellus* sp. 810 y *Aspidoglossa intermedia* son reconocidas como especies hidrófilas (Cicchino *et al.* 2003). Los micrositios PS que son los más alterados por el pastoreo de ganado bovino, mostraron una mayor abundancia y riqueza de carábidos en concordancia con lo detectado por Gardner *et al.* (1995) y Molina *et al.* (1999) en sitios perturbados por el ganado en bosques del Chaco occidental.

Grupos funcionales de hormigas. Si bien las trampas pitfall no son las más indicadas para realizar un análisis cuantitativo de la abundancia de hormigas, debido a que no capturan individuos al azar sino que la probabilidad de captura aumenta con la cercanía a la colonia (Lagos 1999), se incluyeron en este estudio teniendo en cuenta la ausencia de grandes hormigueros de *Atta vollenweideri* Forel, 1893, en las proximidades del área de muestreo y la alta abundancia de Ponerini patrulleras, frecuentemente muestreadas con pitfall (Bestelmeyer y Wiens 1996; Silvestre *et al.* 2003).

El grupo funcional más abundante son las depredadoras (Ponerinae), que son hormigas generalistas que forrajean en forma aislada en el suelo y poseen muy alta movilidad, lo cual explica su alta proporción de captura en trampas pitfall (Silvestre *et al.* 2003; Brandão *et al.* 2009). Una de las causas que podrían explicar su menor abundancia en el invierno de 2003 fueron las inundaciones ocurridas en el otoño de ese año; la mayor abundancia en los micrositios EB se relaciona con una mayor altura topográfica de los mismos. Las camponotinas (Formicidae) son hormigas omnívoras oportunistas, consideradas agentes potenciales de control de plagas en agroecosistemas tropicales (Jaffe y Sánchez 1984). La ecitonina *Neivamyrmex diversinodis* (Ecitoninae) es una especie depredadora o necrófaga que causa grandes impactos sobre los invertebrados de la hojarasca y las capas superficiales del suelo (Berghoff *et al.* 2003; O'Donnell *et al.* 2005). Tres especies de Myrmicinae de los géneros *Solenopsis*, *Pheidole* y

Crematogaster son principalmente depredadoras generalistas o necrófagas (Wilson 2003), aunque pueden utilizar semillas o frutos como recurso alimenticio secundario (Johnson 2000). Las "atintas cortadoras" (Myrmicinae) son especies herbívoras que cultivan hongos a partir de hojas frescas. Si bien estas hormigas suelen ser más abundantes en áreas abiertas con predominio de gramíneas (Bestelmeyer y Wiens 1996; Forti *et al.* 2006), como los micrositios PS, en el bosque en estudio detectamos mayor abundancia en los micrositios EB. Esto se relaciona con la mayor presencia de hormigueros en los micrositios más elevados.

Agradecimientos

Agradecemos a Rodolfo Comuzzi y Sergio Acosta por su invaluable ayuda en el trabajo de campo realizado en Las Gamas (Ministerio de la Producción, Provincia de Santa Fe). A Ignacio Barberis por la lectura crítica del manuscrito y a Patricia Torres por su asesoramiento estadístico.

Literatura citada

- ABENSPERG-TRAUN, M.; STEVEN, D. 1995. The effects of pitfall trap diameter on ant species richness (Hymenoptera: Formicidae) and species composition of the catch in a semi-arid eucalypt woodland. *Australian Journal of Ecology* 20: 282-287.
- ACOSTA, L. E.; MAURY, E. A. 1998. Opiliones. p. 569-580. En: Morrone, J. J.; Coscarón, S. (Dir.). Biodiversidad de artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur. La Plata, Buenos Aires. 599 pp.
- ALONSO, I. E.; AGOSTI, D. 2000. Biodiversity studies, monitoring and ants: an overview. p.1-8. En: Agosti, D.; Majer, J. D.; Alonso, I. E.; Schultz, T. S. (eds.). *Ants. Standard methods methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 280 p.
- ALZUGARAY, C.; BARBERIS, I.; CARNEVALE, N. J.; DI LEO, N.; LEWIS, J.P.; LOPEZ, D. 2006. Estado actual de las comunidades vegetales de la Cuña Boscosa de Santa Fe. p. 113-116. En: Brown, A.; Martínez Ortiz, U.; Acerbi, M.; Corcuera, J. (eds.). *La situación ambiental Argentina*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina. 577 p.
- BAR, M. E.; OSCHEROV, E. B.; DAMBORSKY, M. P.; ÁVALOS, G.; NÚÑEZ BUSTOS, E. 2008. Primer inventario de la fauna de Arthropoda de la región chaqueña húmeda. *INSUGEO, Miscelánea (Argentina)* 17 (2): 331-354.
- BARBERIS, I. M.; PIRE, E. F.; LEWIS, J. P. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46: 515-524.
- BARBERIS, I. M.; BATISTA, W. B.; PIRE, E. F.; LEWIS, J. P.; LEÓN, R. J. 2002. Spatial distribution of woody populations in relation to environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13: 607-614.
- BARBERIS, I. M.; LEWIS, J. P.; BATISTA, W. B. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. p. 43-58. En: Oesterheld, M.; Aguiar, M.; Ghersa, C.; Paruelo, J. M. (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas*. Editorial Facultad de Agronomía - UBA, Buenos Aires, Argentina. 430 p.
- BERGHOFF, S. M.; WEISSFLOG, A.; LINSENMAIR, K. E.; HASHIM, R.; MASCHWITZ, U. 2003. Foraging of a hypogaic army ant: a long neglected majority. *Insectes Sociaux* 49: 133-141.
- BESTELMEYER, B.; WIENS, J. 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.
- BIONDINI, M. E.; BONHAM, C. D.; REDENTE, E. F. 1985. Secondary successional patterns in a sagebrush (*Artemisia tridentata*) community as they relate to soil disturbance and soil biological activity. *Vegetatio* 60: 25-36.
- BORROR, D. J.; TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. 1992. *An introduction to the study of insects*. Sixth edition. Sanders College Publishing, Harcourt Brace Publishers. Orlando, USA. 875 p.
- BRANDÃO, C. R.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. 2009. Formigas (Hymenoptera). p. 323-369. En: Panizzi, A. R.; Parra, J. R. (eds.). *Bioecología e nutrição de insetos. Base para o manejo integrado de pragas*. EMBRAPA Informação tecnológica, Brasília, Brasil. 1164 p.
- BUCHER, E. 1974. Observaciones ecológicas sobre los artrópodos del Bosque Chaqueño de Tucumán. *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Serie biología I (Argentina)* 35-122.
- BUCHER, E. 1982. Chaco and Caatinga. South American arid savannas, woodland and thickets. p. 47-59. En: Huntley, B. J.; Walter, B.H. (eds.). *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin. 669 p.
- BURGOS, J. J. 1970. El clima en la región noreste de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica II (Suplemento)* 37-102.
- CABRERA, A. L.; WILLINK, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografías científicas, serie biología 13, Secretaría General de la OEA. Washington, USA. 122 p.
- CARNEVALE, N. J. 2001. La caída de hojarasca y su descomposición en un quebrachal de *Schinopsis balansae* del Chaco Oriental. Tesis Doctoral, UNC, Argentina. 124 p.
- CARNEVALE, N. J.; LEWIS, J. P. 2001. Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of eastern Chaco (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 49 (1): 203-212.
- CARNEVALE, N. J.; ALZUGARAY, C.; DI LEO, N. 2007. Estudio de la deforestación en la Cuña Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. *Quebracho (Argentina)* 14: 47-56.
- CICCHINO, A. C.; MARASAS, M. E.; PALEOLOGOS, M. F. 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, Buenos Aires. *Revista de Ciencia y Tecnología, FA-UNSD E (Argentina)* 8: 41-55.
- CLAPS, L. E.; DEBANDI, G.; ROIG-JUÑENT, S. 2008. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Volumen 2. Sociedad Entomológica Argentina. San Miguel de Tucumán, Argentina. 615 p.
- DE LA FUENTE, E. B.; SUÁREZ, S. A.; GHERSA, C. M. 2003. Weed and insect communities in wheat crops with different management practices. *Agronomy Journal* 95: 1542-1549.
- DEL VALLE, J. I. 2003. Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico Colombiano. *Interciencia* 28: 148-153.
- DI RIENZO, J. A.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M. G.; GONZALEZ, L.; TABLADA, M.; ROBLEDO, C. W. 2010. InfoStat versión 2010. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DUFRENE, M.; LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- ESPINO, L. M.; SEVESO, M. A.; SABATIER, M. A. 1983. Mapa de suelos de la provincia de Santa Fe. Tomo II, MAGSF y EERA Rafaela INTA. Buenos Aires, Argentina. 220 p.
- FLORES, G. E. 1998. Tenebrionidae. p. 232-240. En: Morrone, J. J.; Coscarón, S. (Dir.). Biodiversidad de artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur. La Plata, Buenos Aires. 599 pp.
- FORTI, L. C.; de ANDRADE, M. L.; ANDRADE, A. P.; LOPES, J. F.; RAMOS, V. M. 2006. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. *Sociobiology* 48: 135-153.
- GARDNER, S. M.; CABIDO, M.; VALLADARES, G.; DÍAZ, N. 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversi-

- ty in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 349-356.
- GORLERI, M. C. 2005. Caracterización climática del Chaco Húmedo. p. 13-25. En: Di Giacomo, A. G.; Krapovickas, S. F. (eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación. Aves Argentinas. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.* 592 p.
- GREENSLADE, P. J. M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 33, 301-310.
- HAWKINS, C. P.; Mac MAHON, J. A. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology* 34: 423-451.
- HÖLDOBLER, B.; WILSON, E. O. 1990. *The ants.* Belknap Press Harvard University Press. Cambridge, USA. 732 p.
- JAFFE, K.; SÁNCHEZ, C. 1984. Comportamiento alimentario y sistema de reclutamiento en la hormiga *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Científica Venezolana* 35: 270-277.
- JOHNSON, R. A. 2000. Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America: an overview of ecology and biogeography. *Sociobiology* 36: 89-122.
- KOSTANJŠEK, R.; ŠTRUS, J.; LAPANJE, A.; AVGUŠTIN, G.; RUPNIK, M.; DROBNE, D. 2006. Intestinal microbiota of terrestrial isopods. p. 115-131. En: König, H.; Varma, A. (eds.). *Intestinal Microorganisms of Soil Invertebrates.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 483 p.
- LAFFONT, E. R.; CORONEL, J. M.; GODOY, M. C.; TORALES, G. J. 2007. Entomofauna de bosques nativos del Chaco Húmedo (Provincias de Chaco y Formosa, Argentina): Aportes al conocimiento de su diversidad. *Quebracho (Argentina)* 14: 57-64.
- LAGOS, S. 1999. Comunidades de artrópodos epigeos de áreas pastoreadas y no pastoreadas del desierto mendocino. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina* 15 (2): 9-10.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology.* Second edition. Elsevier Science. Amsterdam, Netherlands. 853 p.
- LEMIEUX, J. P.; LINDGREN, B. S. 1999. A pitfall traps for large-scale trapping of Carabidae: comparison against conventional design, using two different preservatives. *Pedobiología* 43: 245-253.
- LEWIS, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forest of Chaco. *Journal of Vegetation Science* 3: 125-130.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Princeton University Press. New Jersey, USA. 179 p.
- MAJER, J. D. 1983. Ants: bioindicators of mine site rehabilitation, land use and conservation. *Environmental Management* 7: 375-383.
- MARBÁN, L.; RATTO, S. 2005. Tecnologías en análisis de suelos. *Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo.* Buenos Aires, Argentina. 216 p.
- MARINO, G.; PENSIERO, J. F. 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana (Argentina)* 41: 17-28.
- MARTIN, A.; RAPP, M.; SANTA REGINA, I.; GALLARDO, J.F. 1994. Leaf litter decomposition dynamics in some mediterranean deciduous oaks. *European Journal of Soil Biology* 30: 119-124.
- McCUNE, B.; MEFFORD, M. J. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data.* Version 4.0. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA. 237 p.
- MOLINA, S.; VALLADARES, G.; GARDNER, S.; CABIDO, M. 1998. Comunidad de insectos capturados en trampas de intercepción (pitfall traps) en una reserva del Chaco semiárido en el centro de Argentina. *Acta Entomológica de Chile* 22: 57-62.
- MOLINA, S.; VALLADARES, G.; GARDNER, S.; CABIDO, M. 1999. The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid Chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments* 42: 29-42.
- MONTERO, G. A. 2008. Comunidades de artrópodos en vegetación de áreas no cultivadas del sudeste de Santa Fe. MSc Tesis. Maestría en Manejo y Conservación de Recursos Naturales. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario. Zavalla, Argentina. 208 p.
- MONTERO, G. A.; FERUGLIO, C.; BARBERIS, I. M. 2010. The phytotelm and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity* 3: 92-102.
- MORELLO, J.; PENGUE, W.; RODRÍGUEZ, A. 2005. Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. *Fronteras (Argentina)* 4: 1-17.
- MORENO, C. E. 2001. *Métodos para medir biodiversidad.* Manuales y Tesis, SEA. Volumen 1. Zaragoza, España. 84 p.
- MORRONE, J. J.; COSCARÓN, S. 1998. *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos.* Volumen 1. Ediciones Sur. La Plata, Argentina. 599 p.
- MUSSETTI, M.; ALCONCHEL, D. 1986. Mapa de suelos del centro operativo Dr. Tito Livio Coppa, Las Gamas, Departamento Vera, Santa Fe. Dirección General de Extensión e Investigaciones Agropecuarias. Santa Fe, Argentina. 22 p.
- NELSON, D. W.; SOMMERS, L. E. 1982. Total carbon, organic carbon and organic matter. p. 539-579. En: Page, A. L.; Miller, R. H.; Keeney, D. R. (eds.). *Methods of soil analysis: chemical and microbiological properties.* Second edition, American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, Madison, USA. 1159 p.
- NICOLAI, V. 1988. Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems. *Oecologia* 75: 575-579.
- NIEMELÄ, J.; SPENCE, R. y SPENCE, D. H. 1992. Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) in Central Alberta. *Canadian Entomology* 124: 521-540.
- O'DONELL, S.; KASPARI, M.; LATTKE, J. 2005. Extraordinary predation by the neotropical army ant *Cheliomyrmex andicola*: implications for the evolution of the army ant syndrome. *Biotropica* 37: 706-709.
- PEKÁR, S. 2002. Differential effects of formaldehyde concentration and detergent on the catching efficiency of surface active arthropods by pitfall traps. *Pedobiología* 46: 539-547.
- PIELOU, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 12: 131-144.
- PIRE, E. F.; PRADO, D. E. 2001. Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la Cuña Boscosa santafesina. p. 257-260. En: Bertoni, C.; Corcuera, J. (eds.). *Situación ambiental argentina 2000.* Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina. 392 p.
- PRADO, D. E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. *Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco V. Candollea* 48: 145-172.
- RODRIGUES, A. M.; FERREIRA, L. J.; FERNANDO, A. L.; URBANO, P.; SANTOS OLIVEIRA, J. 1995. Co-composting of sweet sorghum biomass with different nitrogen sources. *Bioresource Technology* 54: 21-27.
- ROIG-JUÑENT, S.; FLORES, G.; CLAVER, S.; DEBANDI, G.; MARVALDI, A. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47: 77-94.
- ROOT, R. B. 1973. Organization of plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-123.
- RUBIO, G. D.; MEZA TORRES, E. I.; AVALOS, G. 2005. Aspectos ecológicos de *Aglaotenus lagotis* (Araneae: Lycosidae) con én-

- fasis en la preferencia de hábitat. Corrientes, Argentina. Revista Colombiana de Entomología 31: 229-232.
- SILVESTRE, R.; BRANDÃO, C. R.; ROSA da SILVA, R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. p. 113-124. En: Fernández, F. (ed.). Introducción a las hormigas de la región Neotropical: 113-124. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- STEHR FW. 1991. Immature insects. Kendall-Hunt Publishing Company. Dubuque, USA. Volumen I: 754 p. Vol. II: 975 p.
- STORK, N. E. 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. Ecological Entomology 12: 69-80.
- STUNTZ, S.; ZIEGLER, C.; SIMON, U.; ZOTZ, G. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. Journal of Tropical Ecology 18: 161-176.
- SWIFT, M. J.; RUSSEL-SMITH, A.; PERFECT, T. J. 1981. Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerating bush-fallow in the sub-humid tropical Nigeria. Journal of Ecology 69: 981-995.
- VARELA, A.; CORTÉS, C.; COTES, C. 2007. Cambios en edaofauna asociados a la descomposición de hojarasca en un bosque nublado. Revista Colombiana de Entomología 33 (1): 45-53.
- VITTAR, F. 2008. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la Mesopotamia Argentina. Temas de biodiversidad del Litoral. INSUGEO, Miscelánea (Argentina) 17 (2): 447-466.
- WEAVER, J. C. 1995. Indicator species and scale of observation. Conservation Biology 94: 939-942.
- WILSON, E. O. 1994. The diversity of life. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, USA. 422 p.
- WILSON, E. O. 2003. *Pheidole* of the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus. Harvard University Press. Cambridge, USA. 794 p.

Recibido: 18-jun-2010 • Aceptado: 18-may-2011

Apéndice I. Grupos tróficos y abundancia total de artrópodos epigeos en dos microsítios (EB y PS) de un quebrachal del Chaco Húmedo. Grupos tróficos: DET= detritívoros, HER= herbívoros, HOR= hormigas y PRE= predadores. Grupos funcionales de hormigas: Pr= depredadoras (Ponerinae), Ec= ecitoninas (Ecitoninae), Ca= camponotinas (Formicinae), At= atinas cortadoras (Attini: Myrmicinae) y Gm= mirmicinas generalistas (Myrmicinae). (A)= adultos, (L)= larvas.

Clase	Orden	Familia	Especie/Morfoespecie	Grupo Trófico	Micrositio					
					EB	PS				
Arachnida	Araneae	Araneidae	<i>Argiopes</i> sp. 855	PRE	0	1				
			Araneidae sp. 844	PRE	1	0				
			Clubionidae sp. 870	PRE	0	2				
		Filistatidae	Filistatidae sp. 887	PRE	1	0				
			Lycosidae	Lycosidae sp. 807	PRE	10	9			
		Oxipoda	Oxiopidae	<i>Aglaoctenus lagotis</i> Holmberg, 1876	PRE	4	0			
				<i>Lycosa malitiosa</i> Tullgren, 1905	PRE	83	85			
				Oxiopidae sp. 814	PRE	1	0			
				Salticidae	<i>Psecas splendidus</i> Badcock, 1932	PRE	0	1		
				Opiliona	Gagrelidae	<i>Caiza argentina</i> Ringuelet, 1959	PRE	39	19	
					Gonileptidae	Gonileptidae sp. 823	PRE	0	1	
				Scorpionida	Buthidae	<i>Tityus confluens</i> Borelli, 1899	PRE	2	0	
					Porcellionidae	Porcellionidae sp. 712	DET	24	1	
				Crustacea	Isopoda	Rhinocricidae	<i>Anadenobolus</i> sp. 815	DET	15	2
				Diplopoda	Polydesmida	Oniscodesmidae	<i>Crypturodesmus</i> sp. 801	DET	5	5
		Blattaria	Blattellidae			<i>Ischnoptera</i> sp. 705	DET	1	0	
		Insecta	Coleoptera	Indeterminada	Blattaria sp. 816	DET	3	9		
					Entomobryidae	Entomobryidae sp. 401	DET	198	219	
				Bostrichidae	Bostrichidae sp. 851	DET	1	0		
Brentidae	Brentidae sp. 860				DET	0	1			
Carabidae	<i>Trirammatius moerens</i> Brullé, 1843				PRE	0	1			
	<i>Aspidoglossa intermedia</i> Dejean, 1831				PRE	0	2			
	<i>Ega montevidiensis</i> Tremoleras, 1917				PRE	1	0			
Lampyridae	<i>Inna megala</i> Reichardt, 1966				PRE	0	1			
	<i>Scarites trivialis</i> Chaudoir, 1890				PRE	0	1			
	Pterostichini sp. 874				PRE	0	2			
Scarabaeidae	<i>Bradycellus</i> sp. 810				PRE	0	19			
	Lebiini sp. 875				PRE	0	2			
	<i>Lebia</i> sp. 888			PRE	2	1				
	Coccinellidae			<i>Cycloneda sanguinea</i> Linnaeus, 1763	PRE	1	1			
				Curculionidae	Curculionidae sp. 826	HER	2	3		
	Elateridae			Elateridae sp. 878	DET	1	0			
				<i>Ptesimopsia parallela</i> Germain, 1841	PRE	1	0			
	Lampyridae			Lampyridae sp. 850	PRE	8	0			
				Scarabaeidae sp. 854	DET	1	0			
	Archophileurus			<i>Archophileurus chaconus</i> Kolbe, 1910	HER	10	13			
<i>Aphodius</i> sp. 842				HER	1	1				
<i>Dyscinetus gagates</i> Burmeister, 1847				HER	1	0				
<i>Archophileurus</i> sp. 886				HER	1	0				
Coleoptera				Staphylinidae	Staphylinidae sp. 615	PRE	1	13		
				Tenebrionidae	Tenebrionidae sp. 617	DET	8	3		
				Indeterminada	Coleoptera sp. 319	DET	7	12		
Dermaptera				Anisolabiduridae	<i>Euborellia annulipes</i> Lucas, 1847	PRE	4	2		
				Diptera	Syrphidae	Syrphidae sp. 880	PRE	2	0	
Tephritidae					Tephritidae sp. 847	HER	1	0		
Indeterminada	Diptera sp. 885				DET	2	5			
Hemiptera	Belostomatidae			Belostomatidae sp. 883	PRE	4	0			
				Lygaeidae	Lygaeidae sp. 861	HER	1	1		
	Pyrrochoridae			Pyrrochoridae sp. 827	HER	0	3			
	Reduviidae			Reduviidae sp. 817	PRE	0	1			
Homoptera	Cicadidae			Cicadidae sp. 618	HER	8	7			
Hymenoptera	Formicidae			<i>Odontomachus chelifer</i> Latreille, 1802	HOR-Pr	1	31			
				<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	HOR-Pr	329	120			
				<i>Pheidole</i> sp. 818	HOR-Gm	0	2			
				<i>Solenopsis</i> sp. 839	HOR-Gm	1	15			
				<i>Crematogaster</i> sp. 837	HOR-Gm	2	0			
				<i>Acromyrmex striatus</i> Roger, 1863	HOR-At	39	10			
				<i>Camponotus rufipes</i> Fabricius, 1775	HOR-Ca	12	23			
		<i>Neivamyrmex diversinodis</i> Borgmeier, 1933	HOR-Ec	60	32					
		Lepidoptera	Pyalidae	<i>Aglossa caprealis</i> Hübner, 1809	HER	2	6			
		Indeterminada	Lepidoptera sp. 621	HER	4	1				
Orthoptera	Acrididae	Acrididae sp. 623	HER	6	14					
		Gryllidae	Gryllidae sp. 642	HER	25	26				
		Proscopidae	Proscopidae sp. 853	HER	1	0				
		Tettigonidae	Tettigonidae sp. 838	HER	0	1				