

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INTERCAMBIO DE INSECTOS ENTRE BOSQUE Y MATRIZ DE  
CULTIVOS EN CHACO SERRANO FRAGMENTADO**

por

**Biol. Ezequiel González**

**Directora: Dra. Graciela Valladares  
Co-Directora de beca: Dra. Adriana Salvo**

**Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (IMBIV, CONICET)**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2015**



## **COMISIÓN ASESORA**

Dra. Carolina L. Morales, INIBIOMA, Universidad Nacional del Comahue-CONICET.

Dr. Eduardo Trumper, INTA, Manfredi.

Dra. Graciela Valladares, CIEC, IMBIV – CONICET, Universidad Nacional de Córdoba.

## **DEFENSA ORAL Y PÚBLICA**

Lugar y Fecha:

Calificación:

### **TRIBUNAL**

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

Firma: .....

Aclaración: .....

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar quiero agradecer a mi directora, Graciela Valladares. El aporte de Graciela va desde la creación del proyecto hasta darme el lugar de trabajo y la oportunidad de meterme en el mundo de la ciencia y los insectos. ¡Gracias por tus ideas, correcciones y paciencia ante todo! También agradezco a Adriana Salvo, que me codirigió en las becas y siempre estuvo disponible para ayudarme ante cualquier duda, en particular con el mundo de los microhymenópteros.

Gracias a Marisa Defagó por su ayuda en el laboratorio, de varias horas en la lupa separando e identificando los bichos. También a quienes fueron conmigo al campo en distintos momentos: Pablito Darby, Peque, Marcos, Leo y José. Agradezco además a todos los compañeros del CIEC por estos años: Rose, Piqui, Silvi, Martín, Lucho, Hernán, Marta, Magda, Juli, Eli y Nico.

Este trabajo pudo ser llevado a cabo gracias a las becas de postgrado de Conicet y los subsidios de Conicet, Secyt y Ministerio de Ciencia y Tecnología de Córdoba. Muchas gracias a todas estas instituciones. También a los dueños y encargados de los campos, en particular a Raúl y la Estancia Santo Domingo. Carolina Morales y Eduardo Trumper fueron los miembros de la comisión asesora y Raquel Gleiser completó el tribunal, les agradezco a los tres su tiempo, comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar y enriquecer esta tesis. Quiero también mencionar a los profesores con los que hice cursos y aportaron mucho para mí crecimiento como biólogo: José Verdú, Doug Landis, Pilar Gurrea Sanz, José Cano, Juan Morales, Natacha Chacoff, Lucrecia Arellanos, Iliana Martinez, Michael Samways, Santiago Benitez-Vieyra, Tito Svagelj, Arnaldo Mangeaud, Leo Galetto y Guillermo Folguera.

En lo personal, el mayor agradecimiento a Vero por tanto amor, por aguantarse mis malos humores, los días de bajón y los días de estar fijo en la compu escribiendo. Gracias por darme fuerzas y por ir cumpliendo de a poco nuestros proyectos y sueños, empezando por Almendrita. Gracias por dejarme dormir estos últimos meses!!! Mi familia estuvo siempre al lado, gracias ma, pa, Sepo, Maru, Pauli y abuela Coca. Un recuerdo a la abuelita Cris, que se nos fue en el transcurso de estos años pero su amor y enseñanzas nos quedan para siempre.

Una mención especial al grupo de biólogos y amigos con los que pasamos horas y horas discutiendo y delirando sobre todo menos la tesis, lo que aportó muchísimo al mantenimiento de mi bienestar psicológico: Mati, Totoy, Salva y Pablito. También a mis amigos sureños con los que, desde lejos o acá cerca, sigo compartiendo mucho: Alan, Ariel, Dieguito, Bruno, Fabri, Lulo, Juan, Chomi y Peip.

Por último, ninguno va a leer estas líneas, pero estos años hubieran sido muchísimo más duros sin la compañía de la música en todas las etapas. Así que le debo un agradecimiento al flaco Spinetta, Pat Metheny, los Beatles, Pink Floyd, Led Zeppelin, Wes Montgomery, los Rolling Stones, Bob Marley, RHCP y muchos otros más.

## **Listado de publicaciones derivadas de la tesis**

- González, E., Salvo, A. & Valladares, G. (2015). Sharing enemies: evidence of forest contribution to natural enemy communities in crops, at different spatial scales. *Insect Conservation and Diversity*, DOI: 10.1111/icad.12117.

## **ÍNDICE**

RESUMEN.....	1
SUMMARY.....	2
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	9
CAPÍTULO 1: COMUNIDADES DE ARTRÓPODOS EN EL LÍMITE BOSQUE – CULTIVO.....	11
CAPITULO 2: ASPECTOS ESPACIALES Y TEMPORALES DEL MOVIMIENTO DE INSECTOS EN LA INTERFASE BOSQUE-CULTIVO.....	37
CAPÍTULO 3: COMUNIDADES DE INSECTOS EN BOSQUE Y AGROECOSISTEMA: VARIACIONES A ESCALA LOCAL Y DE PAISAJE.....	73
CAPÍTULO 4: EL BOSQUE COMO RESERVORIO Y FUENTE DE ENEMIGOS NATURALES DE INSECTOS PLAGA.....	109
CAPITULO 5: EFECTOS DE LA COBERTURA Y PROXIMIDAD DE BOSQUE SOBRE LOS ARTRÓPODOS Y LA HERBIVORÍA EN SOJA.....	137
DISCUSIÓN FINAL.....	167
CONCLUSIONES.....	180
BIBLIOGRAFÍA.....	181
ANEXO 1: LISTA DE ESPECIES COLECTADAS.....	199
ANEXO 2.....	218
ANEXO 3: Publicaciones derivadas de las tesis.....	219

## RESUMEN

En esta tesis se evaluaron las comunidades de insectos en Chaco Serrano y cultivo de soja en función de la cobertura de bosque y su proximidad, con el objetivo de caracterizar el intercambio entre estos ambientes, con énfasis en la provisión de servicios ecosistémicos. Utilizando diferentes metodologías se registró una gran diversidad de insectos, con más de 1200 especies de diversos órdenes y grupos funcionales. Se observó un movimiento intenso de insectos en ambas direcciones en la interfase bosque-cultivo, con dirección diferenciada para determinados grupos funcionales y taxonómicos. El borde del bosque presentó la mayor diversidad, mientras que las comunidades del cultivo se empobrecieron al disminuir la proximidad del bosque. El efecto de la cobertura de bosque en el paisaje fue positivo para la mayoría de los insectos voladores y caminadores capturados con trampas en ambos ambientes, los artrópodos en plantas de soja, el aporte de enemigos naturales del bosque al cultivo y el control biológico de plagas asociadas al cultivo. La herbivoría en soja disminuyó cerca del bosque y a mayor cobertura boscosa. Se concluye que los remanentes de bosque poseen una marcada importancia para conservación de biodiversidad y como fuente de insectos y servicios ecosistémicos para la agricultura.

## SUMMARY

In this thesis, insect communities present in landscapes with different proportions of Chaco-Serrano forest and soybean crops were analyzed, in order to characterize the exchange between remnants of native vegetation and crops, with emphasis on the provision of ecosystem services. Using a variety of sampling methods, a great diversity of insects was found, with more than 1200 species in various orders and functional groups. At the forest-crop interface, an intense movement of insects in both directions was recorded, with differences in movement direction for some orders and functional groups. Arthropod communities at the forest edge were richer and more diverse than on soybean fields, where fewer species were found at greater distances from the forest. The amount of forest at landscape scale showed a positive effect on most flying and walking insects captured in traps, arthropods associated to soybean crops, forest contribution to natural enemy assemblages on cultivated fields, and biological control of crop pests. Herbivory by chewing insects showed a decrease in landscapes with higher forest cover and was lower near the forest. Therefore, the results indicate that forest remnants are important for biodiversity conservation and also as sources of insects and ecosystem services for agriculture.

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

La destrucción de sistemas naturales por pérdida y fragmentación de hábitat se encuentra entre las mayores amenazas para la biodiversidad (Sala *et al.*, 2000). Mientras que la pérdida de hábitat hace referencia a una reducción en la cantidad de ambientes nativos, la fragmentación de hábitat consiste en la transformación de paisajes extensos o continuos en remanentes o “parches” más pequeños y aislados, rodeados por otros tipos de hábitat, denominados matriz (Fahrig, 2003). Ambos procesos pueden tener importantes consecuencias sobre el funcionamiento y las propiedades de los ecosistemas, afectando los servicios que éstos prestan (Balvanera *et al.*, 2006; Wirth *et al.*, 2008). Si bien se han demostrado numerosos efectos negativos de la pérdida de hábitat, los efectos de la fragmentación de hábitat *per se* son variados y difíciles de medir de forma aislada, ya que el proceso de fragmentación involucra también pérdida de hábitat (Fahrig, 2003). Más aún, una hipótesis reciente postula que la cantidad de hábitat en el paisaje es la variable que mejor predice la riqueza de especies en un determinado parche, por encima del área individual de los fragmentos y el aislamiento entre ellos (Fahrig, 2013).

Un concepto útil para alinear objetivos de conservación e incentivos económicos es el de servicios ecosistémicos (Ghazoul, 2008; Kremen *et al.*, 2008; Mace *et al.*, 2012), más allá de algunas opiniones disidentes (Spangenberg & Settele 2010). Se define a los servicios ecosistémicos como el conjunto de los beneficios que las poblaciones humanas obtienen de los ecosistemas, distinguiéndose servicios de provisión o suministro (alimentos, agua, fibras, recursos energéticos, recursos genéticos), regulación (control de plagas, polinización, purificación de agua), mantenimiento o soporte (formación de suelos, reciclaje de nutrientes) y culturales (recreación, turismo) (Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Harrison & Hester, 2010). El valor de los remanentes de vegetación nativa como unidades de conservación y proveedores de servicios ecosistémicos también es relevante en el debate actual entre *land sparing* y *land sharing* (Fischer *et al.*, 2014). La estrategia de *land sparing* implica, con un concepto más tradicional de conservación, delimitar zonas separadas para conservación y zonas para producción agrícola, mientras que el *land sharing* propone la co-ocurrencia e integración de producción y conservación en una misma área (Green *et al.*, 2005; Grau *et al.*, 2013).

Un grupo de organismos de enorme relevancia para variados servicios ecosistémicos es el de los insectos. En los ecosistemas terrestres, los insectos son los organismos dominantes, tanto en términos de diversidad taxonómica (con más del 50% de todas las especies descritas en el planeta) como de funciones ecológicas, incluyendo gremios tróficos o grupos funcionales como herbívoros, polinizadores, detritívoros, predadores, parásitos y parasitoides. Por su abundancia y su diversidad funcional representan actores clave en la provisión de servicios ecosistémicos tales como regulación de la producción primaria, polinización, reciclado de nutrientes y control de plagas (Schowalter, 2000; Speight *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos insectos también se relacionan con procesos negativos o dis-servicios a la agricultura como la herbivoría, que reducen la productividad o aumentan los costos de producción (Zhang *et al.*, 2007).

Numerosos estudios han demostrado que tanto la diversidad y abundancia de variados grupos de insectos, como sus interacciones y los procesos y servicios en los que están involucrados, son afectados por la fragmentación y la pérdida del hábitat (Hunter, 2002; Fahrig, 2003; Guimarães *et al.*, 2014). En general, el patrón más frecuentemente observado es la disminución en la riqueza y la abundancia de insectos en paisajes con menor cobertura de bosques (With & Christ, 1995; Fahrig, 2003). Esta tendencia se relaciona con la menor cantidad de recursos que ofrecen los remanentes pequeños de vegetación (Root, 1973) y, como explica la teoría de biogeografía de islas, con las mayores tasas de extinción que presentan estos fragmentos (MacArthur & Wilson, 1967). Además, se conoce que no todas las especies son igualmente vulnerables a la pérdida y fragmentación de hábitat, siendo los enemigos naturales más perjudicados que las plagas en paisajes simples, o sea con poca proporción de hábitats naturales y dominados por cultivos, y consecuentemente con escasa heterogeneidad ambiental (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Esta mayor susceptibilidad suele explicarse porque tanto predadores como parasitoides ocupan niveles elevados en las redes tróficas, en los cuales pueden amplificarse los efectos de la fragmentación, y porque suelen tener menores tamaños poblacionales que los fitófagos (Kruess & Tscharntke, 1994; Holt *et al.*, 1999). A su vez esto podría reflejarse en un mayor control de las poblaciones de plagas en paisajes complejos, con alta proporción de ambientes naturales, lo cual ha sido efectivamente documentado (Gardiner *et al.*, 2009; Veres *et al.*, 2013), aunque se conocen también evidencias en sentido

inverso (Monmanny & Aide, 2009) y casos en que la respuesta positiva de los enemigos naturales no se traslada al control de plagas (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011).

Si bien el uso de la tierra para agricultura y la conservación de la biodiversidad tradicionalmente se han considerado incompatibles, recientemente se ha comenzado a indagar sobre los posibles efectos positivos de los intercambios poblacionales entre hábitats con distintos regímenes de perturbación, particularmente en relación a insectos (Ekbohm *et al.*, 2000; Tscharrntke *et al.*, 2005a). En la interfase bosque-cultivo, los bordes determinan la zona de intercambio de recursos entre ambos ambientes. A través de ellos puede ocurrir un “derrame” (Rand *et al.*, 2006) de distintos grupos funcionales (predadores, parasitoides, herbívoros, descomponedores, polinizadores) que subsidiará al otro sistema, afectando su funcionamiento de manera positiva o negativa. Por ejemplo, los servicios de polinización y control de plagas en cultivos pueden incrementarse por la proximidad de bosques que proveen sitios de nidificación y recursos alternativos para los polinizadores, predadores y parasitoides (Chacoff & Aizen, 2006; Olschewski *et al.*, 2007; Bianchi *et al.*, 2008; Chacoff *et al.*, 2008). Por otro lado, la dinámica temporal de la matriz cultivada jugaría un papel importante en el intercambio entre ambientes. Por ejemplo, luego de la siembra se esperaría un mayor movimiento de insectos hacia el cultivo, en términos generales, mientras que durante la etapa de senescencia y cosecha este movimiento se invertiría, para buscar refugios y recursos alternativos en el bosque, afectando la biodiversidad del mismo (Rand *et al.*, 2006).

En la provincia de Córdoba, la reciente expansión de la agricultura ha determinado un cambio sin precedente en el Chaco Serrano, reduciendo dramáticamente su cobertura original y transformándolo en un mosaico de parches fragmentados, tierras seminaturales y tierras cultivadas (Zak *et al.*, 2004). La matriz de cultivos en este sistema está dominada por soja en verano, que en los últimos años ha tenido un crecimiento vertiginoso, favorecido no sólo por el aumento de la superficie cultivada sino también por la incorporación de tecnología moderna, desplazando a otros cultivos (Satorre, 2003; Aizen *et al.*, 2009). Los bosques secos neotropicales a los que pertenece el Chaco, se encuentran entre los biomas más amenazados en el mundo, siendo necesario optimizar el equilibrio entre producción agrícola y conservación de recursos naturales (Grau *et al.*, 2008). Estudios previos en la región revelaron efectos negativos de la fragmentación del Chaco Serrano sobre distintos aspectos de diversidad y funcionamiento del sistema, entre ellos la diversidad florística

(Cagnolo *et al.*, 2006), riqueza de especies de herbívoros y parasitoides (Cagnolo *et al.*, 2009; Salvo *et al.*, 2011), tasas de herbivoría y parasitismo (Valladares *et al.*, 2006; Rossetti *et al.* 2014), redes tróficas de herbívoros y parasitoides (Valladares *et al.*, 2012), visitantes florales y su nidificación (Musicante *et al.*, 2009), artrópodos asociados a la vegetación (González *et al.*, 2015) y composición de las comunidades de insectos de suelo (Molina *et al.*, 2006; Moreno *et al.*, 2013) y descomposición de hojarasca (Moreno *et al.*, 2014). Incluso, Aguilar *et al.* (2006) encontraron que los efectos negativos de la fragmentación sobre la polinización y la reproducción en plantas hallados en el Chaco Serrano se dan también a nivel global.

En Argentina, la soja es uno de los cultivos principales y ocupa más de la mitad del área sembrada del país (Aizen *et al.*, 2009), siendo el avance de la frontera agrícola impulsado por este cultivo la principal causa de la deforestación en la provincia de Córdoba (Zak *et al.*, 2008). El cultivo de soja sufre el ataque de numerosas plagas, siendo las más comunes en Argentina las orugas cortadoras en la etapa de germinación e implantación, orugas defoliadoras (Lepidoptera) durante la etapa vegetativa y chinches (Hemiptera, Heteroptera, Pentatomidae) en la etapa reproductiva (Aragon *et al.*, 1998). Los trips (Thysanoptera) pueden encontrarse durante todo el ciclo de la planta y además del daño que producen son vectores de virus (Gamundi *et al.*, 2005), mientras que las arañuelas rojas (Acari: Tetranychidae) pueden presentar abundancias elevadas en años secos (Molinari *et al.*, 2008a). Aunque las plantas resisten en gran medida la defoliación, los daños causados por estos artrópodos llegan a provocar bajos rendimientos e incluso la pérdida total de algunos lotes.

La regulación de las plagas en un cultivo puede en general atribuirse a dos mecanismos que pueden actuar de manera contrastante o sinérgica: factores relacionados con la calidad y cantidad o disponibilidad del recurso vegetal (bottom-up) y controles originados en niveles tróficos superiores, como predación y parasitismo (top-down) (Hunter & Price, 1992). Frecuentemente, las plagas son controladas por sus enemigos naturales mediante una regulación *top-down* de las poblaciones de herbívoros (Hunter & Price, 2002; Costamagna & Landis, 2006), lo que determina que sólo algunas especies superen los niveles de daño económico (Swinton *et al.*, 2006). Por este motivo, el servicio ecosistémico de control natural de plagas posee una gran importancia, aunque frecuentemente sea ignorado como tal pese a la cantidad de estudios e incluso a la oferta comercial para el

empleo de técnicas de control biológico en cultivos. Se ha calculado que el valor del control biológico natural que realizan los insectos (sin intervención humana), sólo en Estados Unidos, es de 13.600 millones de dólares por año (Losey & Vaughan, 2006). La creciente aceptación del control conservativo como técnica de manejo (Wyckhuys *et al.*, 2013), representa un incipiente reconocimiento de este servicio ecosistémico.

Teniendo en cuenta lo expuesto en los párrafos anteriores, los cambios en el uso de la tierra en la región del Chaco Serrano podrían traducirse en alteraciones de procesos y servicios ecosistémicos tanto en los remanentes de bosque como en el agroecosistema que constituye su matriz. Sin embargo, no se han realizado hasta la fecha investigaciones que evalúen las interacciones entre el bosque y la matriz de cultivos. Por lo tanto esta tesis contribuye al conocimiento de los efectos de la estructura del paisaje sobre las comunidades de insectos y aporta información novedosa sobre el rol de los insectos en las interacciones entre distintos componentes del ecosistema y los servicios que éste provee. Existe creciente consenso en que para comprender cómo el uso agrícola de la tierra afecta, negativa o positivamente, la conservación de la biodiversidad y su relación con los servicios ecosistémicos, se requiere una perspectiva de paisaje que contemple el efecto de la configuración espacial de los mosaicos terrestres a múltiples escalas espaciales y temporales (Tscharntke *et al.*, 2005a). Por ello, se analizó simultáneamente la influencia de factores inherentes a la pérdida del hábitat natural y del contexto de paisaje, sobre la comunidad de insectos y su rol en procesos y servicios ecosistémicos (con énfasis en control de plagas) a nivel local, en la interfase Chaco Serrano - agroecosistema.

## **OBJETIVO GENERAL**

Caracterizar el intercambio de insectos entre los remanentes de vegetación nativa y la matriz de cultivos en Chaco Serrano fragmentado, y su efecto en la provisión de servicios ecosistémicos.

## **OBJETIVOS ESPECIFICOS**

1-Describir la entomofauna presente en la interfase bosque-cultivo en Chaco Serrano fragmentado.

2-Determinar el grado de similitud entre las comunidades de insectos de los ambientes de interior y borde del bosque y el cultivo.

3-Comparar la riqueza y abundancia de distintos grupos funcionales de insectos en función de la cobertura de bosque a escala de paisaje y de la ubicación en bosque, agroecosistema y su interfase, para inferir las posibilidades de intercambio de insectos y sus consecuencias para los procesos y servicios ecosistémicos.

4-Estudiar posibles variaciones temporales en el intercambio de insectos entre ambientes, en función de los cambios fenológicos del cultivo.

5-Characterizar el rol de los remanentes de bosque serrano como reservorio y fuente de enemigos naturales para el control de insectos plaga en cultivos adyacentes

6-Evaluar el efecto de la proximidad y cobertura de ambiente nativo sobre la entomofauna asociada al cultivo y las correspondientes tasas de herbivoría y parasitismo, para inferir la contribución del bosque al cultivo en términos de servicios o dis-servicios ecosistémicos.

## **HIPÓTESIS GENERAL**

Considerando que la mayoría de las especies de insectos dependen de la existencia de ambientes naturales, se espera que los remanentes de bosque constituyan una fuente de biodiversidad de insectos para los cultivos. A su vez, la influencia del bosque sobre la diversidad y los procesos ecosistémicos en el cultivo será mayor en paisajes con mayor representación de ambientes naturales y, a escala local, a menores distancias de los remanentes de bosque.

## **ESTRUCTURA DE LA TESIS**

Esta tesis se organizó en diferentes capítulos que buscan responder a los objetivos propuestos y se caracterizan por el uso de diferentes metodologías. Por este motivo y para profundizar cada aspecto analizado, en cada capítulo se incluyen las hipótesis y predicciones puntuales, una introducción específica en relación a sus objetivos y se detalla la metodología particular utilizada. Luego se incluye una discusión final, la bibliografía citada y un anexo con la lista de especies colectadas y su clasificación taxonómica.

El primer capítulo es principalmente descriptivo, se relaciona estrechamente con el primer objetivo específico y allí se caracterizan las comunidades de artrópodos de la interfase bosque-cultivo propiamente dicha, definida como la franja de aproximadamente 10 metros donde se ponen en contacto ambos ambientes, y se comparan las comunidades obtenidas mediante el uso de distintas metodologías de captura de insectos. El segundo capítulo se centra en el desplazamiento de insectos entre bosque y cultivo con especial énfasis en la dirección del movimiento. Además, se consideran las variaciones temporales y los efectos de la cobertura de bosque en el paisaje sobre dicho movimiento. Por lo tanto, abarca aspectos de los objetivos específicos dos, tres y cuatro. El capítulo tres busca conocer las relaciones de las comunidades de insectos con factores a escala de paisaje (cobertura de bosque) y local (los hábitats de bosque, borde y cultivo, y en este último distintas distancias al bosque), centrándose en el segundo y el tercer objetivo específico de la tesis. El capítulo cuatro se relaciona con el quinto objetivo específico y analiza el papel del bosque como reservorio y fuente de enemigos naturales involucrados en el servicio ecosistémico de control de plagas. Para esto, se evaluó predación y parasitismo en función de la cobertura de bosque en el paisaje, el hábitat bosque/cultivo y la distancia al bosque en el caso del cultivo. También en este contexto se analiza el aporte del bosque a las comunidades de enemigos naturales en los cultivos, explorando las especies compartidas entre ambos ambientes y los cambios en estas comunidades en función de la proximidad al bosque. Finalmente, el quinto capítulo se centra en explorar la influencia de la cobertura y proximidad de bosque sobre los artrópodos presentes sobre las plantas de soja y sobre la herbivoría en el cultivo (objetivo seis).



# CAPÍTULO 1: COMUNIDADES DE ARTRÓPODOS EN EL LÍMITE BOSQUE – CULTIVO

## 1.1 - Introducción

Los bordes, definidos como el límite entre parches de distintos hábitats o ambientes, han adquirido una notable importancia como consecuencia de la pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales. El tipo y la extensión de los bordes son afectados por las actividades humanas y de esta forma se modifica también la influencia mutua entre los distintos ambientes adyacentes (Fagan *et al.*, 1999; Rand *et al.*, 2006).

Los cambios bióticos y abióticos que se producen en los límites entre ambientes son denominados “efecto borde” (Murcia, 1995; Harper, 2005). Históricamente los bordes han sido descritos como ambientes en los que la diversidad aumenta, por lo que se llegó incluso a favorecer su ocurrencia como estrategia de manejo (Ries *et al.*, 2004). Sin embargo, los bordes antropogénicos, caracterizados por marcadas diferencias entre ambientes y generalmente provocados por la destrucción de ecosistemas naturales, pueden asociarse con efectos negativos en algunos procesos ecosistémicos (Ries *et al.*, 2004; Wirth *et al.*, 2008) y con una retroalimentación negativa que cataliza la fragmentación y degradación de los ecosistemas (Cumming *et al.*, 2012). Más allá de estas consideraciones y de la gran variabilidad observada en estudios empíricos, en general suele asociarse a los bordes con mayor riqueza y abundancia debido a que permiten el acceso a los recursos de los ambientes adyacentes y a que presentan especies de ambos ambientes (Ries *et al.*, 2004). La importancia de estos patrones radica en que a través de los bordes se produce el intercambio de organismos entre ambientes (Rand *et al.*, 2006), el cual tendería a ser mayor en paisajes diversos, con mayor cobertura de vegetación nativa (Holzschuh *et al.*, 2008). Sin embargo, los estudios sobre efecto borde consideran mayormente el “borde” en el sistema natural, mientras que los estudios sobre intercambio tienden a enfocarse desde la posición del cultivo (Blitzer *et al.*, 2012), existiendo poca información que analice conjuntamente la interfase entre ambos sistemas (Rand *et al.*, 2006).

La región fitogeográfica del Chaco, que poseía la mayor superficie de bosques xerófilos subtropicales (Moglia & Giménez, 1998), ha sufrido las mayores tasas de deforestación de Argentina (Gasparri & Grau, 2009) y es actualmente uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Hoekstra *et al.*, 2005; Grau *et al.*, 2008). El Chaco

Serrano, ubicado al oeste de la región Chaqueña, ha perdido alrededor del 94% de su extensión en los últimos 30 años debido a las actividades humanas y el avance de la frontera agrícola (Zak *et al.*, 2004). Consecuentemente, se incrementó la cantidad de parches de diferente tamaño y la extensión de los bordes en los que los fragmentos de bosque entran en contacto con los cultivos.

El conocimiento de los insectos del Chaco se remonta a estudios biogeográficos y comparaciones con otras regiones (Stange *et al.*, 1976). Para el bosque Chaqueño Serrano, estudios recientes han indagado los efectos de la fragmentación de hábitat sobre distintos grupos como minadores de hojas y sus parasitoides asociados (Valladares *et al.*, 2001; Cagnolo *et al.*, 2009), visitantes florales (Galletto *et al.*, 2007; Musicante, 2013), insectos de suelo (Molina *et al.*, 2006; Moreno *et al.*, 2013) y artrópodos asociados a la vegetación (González *et al.*, 2015). Sin embargo, muchos otros grupos de insectos han sido poco estudiados y en particular se ha prestado poca atención a la relación entre el bosque y la matriz de cultivos, así como a la importancia de los ambientes de borde en esta región.

La combinación de diferentes trampas para muestrear comunidades de insectos en movimiento ha sido utilizada en numerosos estudios (por ejemplo Duelli & Obrist, 1998, 2003; Kitching *et al.*, 2001; Pinheiro *et al.*, 2002; Basset *et al.*, 2004; Missa *et al.*, 2009, Macfadyen & Muller, 2013), ya que permite obtener una aproximación de la diversidad y abundancia relativa de las especies y comparar las muestras entre hábitats o a lo largo del tiempo. En general, las trampas que capturan insectos en vuelo (trampas de intercepción de vuelo, trampas de agua y trampas Malaise, por ejemplo) suelen capturar más especies que las trampas de suelo (Duelli & Obrist, 1998), mientras que estas últimas capturan grupos que son poco observados en los otros tipos de trampas. En este capítulo, se describe la fauna de artrópodos de los ambientes de borde entre bosque Chaqueño Serrano y cultivo de soja, incluyendo ambos ambientes a lo largo de la línea de contacto, mediante la utilización de trampas de intercepción de vuelo, de agua y de caída. Además, se realiza una comparación entre las metodologías de captura para caracterizar la eficiencia de cada trampa en términos totales y en relación a grupos taxonómicos y funcionales. La comparación entre trampas se efectúa utilizando métricas variadas, descritas en la metodología, que incluyen la riqueza, abundancia, índices de diversidad y equitatividad y diferentes medidas de diferenciación taxonómica. Si bien estas metodologías pueden estar correlacionadas entre sí, se consideró apropiado incluirlas porque abarcan diferentes

propiedades de las comunidades. Así, el índice de diversidad de Shannon incorpora información sobre la riqueza y la abundancia relativa de las especies, mientras que el índice de equitatividad de Pielou considera la distribución de las abundancias en la comunidad (Magurran, 2004) y las medidas de diferenciación taxonómica incorporan también las relaciones filogenéticas entre las especies (Warwick & Clarke, 1995). Entonces, por ejemplo, una comunidad dada puede tener un mayor número de especies pero una menor diversidad taxonómica, en comparación con otra muestra, si muchas de las especies están muy emparentadas entre sí (Castillo-Campos *et al.*, 2008; Moreno *et al.*, 2009).

### **1.1.2 - Objetivo**

Caracterizar las comunidades de artrópodos capturadas en la interfase bosque-cultivo con diferentes tipos de trampas.

### **1.1.3 - Objetivos particulares**

- 1- Describir las comunidades de artrópodos en el límite bosque-cultivo de soja.
- 2- Comparar riqueza, estructura, diversidad taxonómica, composición taxonómica y funcional entre las comunidades capturadas con los tres tipos de trampa utilizados.
- 3- Analizar el efecto de la cobertura de bosque en el paisaje sobre las comunidades presentes en la interfase bosque-cultivo.

### **1.1.4 - Hipótesis y predicciones**

Las metodologías de captura utilizadas para la colecta de artrópodos difieren en el tipo de especies y la forma en que las capturan. Por lo tanto, se espera que las comunidades de las tres trampas difieran, siendo mayores las diferencias entre las trampas de caída, que capturan principalmente especies caminadoras, y las de agua e intercepción, que capturan especies en vuelo. Además, se predice que la riqueza será mayor en las trampas de agua, debido a que el color amarillo atrae a muchas especies (Missa *et al.*, 2009), y menor en las de caída, que poseen la menor superficie de captura.

Con respecto al efecto de la cobertura de bosque, los insectos con menor capacidad de dispersión son más afectados por la pérdida de hábitat (Kruess & Tschamntke, 2000;

Cagnolo *et al.*, 2009). Por este motivo, se espera que las trampas de caída sean las más efectivas para detectar este efecto, mientras que la efectividad será menor en las trampas de intercepción, con las que se capturan las especies con mejor capacidad de vuelo.

## 1.2 - Materiales y métodos

### 1.2.1 - Área de Estudio

Esta tesis se llevó a cabo en la provincia de Córdoba, Departamento Colón, en el faldeo oriental de las Sierras Chicas, área ubicada dentro del distrito serrano de la provincia fitogeográfica chaqueña (31°4' a 31°17' S y 64°11' a 64°26' O) (Luti *et al.*, 1979). La zona posee una altitud de entre 500 y 600 msnm, una temperatura media anual de 17,5 °C y precipitaciones principalmente concentradas en la estación cálida (octubre-febrero).

El bosque Chaqueño Serrano se caracteriza por un estrato arbóreo abierto de hasta 15 m de altura dominado por *Prosopis* spp., *Fagara coco* Engl. *Celtis iguanaea* (Klotzsch) Liebm y *Lithrea molleoides* (Vell.) Engl. El estrato arbustivo posee una cobertura importante, alcanza 1-3 m de altura y algunas de las especies más comunes son *Celtis pallida* Torrey y *Acacia* spp. Además se encuentran hierbas, pastos, enredaderas y bromeliáceas epífitas (Cabido *et al.*, 1991). Actualmente, la vegetación nativa se encuentra restringida a remanentes de bosque de distinta área inmersos en una matriz de cultivo (principalmente soja y maíz en verano y trigo en invierno; Zak *et al.*, 2004). En los sitios utilizados para el muestreo, el control de plagas y malezas fue convencional, mediante el uso de herbicidas e insecticidas. Para minimizar los efectos de estos agroquímicos sobre las comunidades de insectos, los muestreos se separaron de las aplicaciones por al menos 15 días.

Para este capítulo y los dos siguientes se seleccionaron nueve círculos de paisaje de 500m de diámetro cuya cobertura de bosque varió entre 5 y 80% aproximadamente, estando el resto del área ocupada por cultivos de soja, es decir, la “matriz” (Tabla 1.1; Figura 1.1). Los sitios se seleccionaron en base a imágenes digitales satelitales (Landsat Thematic Mapper) y corroboración a campo.

Sitio	Cobertura de bosque (%)	Latitud	Longitud
1	4,49	31°12'2.24"S	64°15'35.91"O
2	13,85	31°12'8.46"S	64°15'54.71"O
3	20,74	31°12'12.84"S	64°16'15.53"O
4	29,75	31°11'56.03"S	64°16'35.06"O
5	39,35	31°11'50.11"S	64°16'0.93"O
6	48,77	31°11'37.61"S	64°16'14.13"O
7	56,38	31°11'39.93"S	64°15'42.95"O
8	69,18	31°11'21.19"S	64°15'21.44"O
9	79,05	31°11'7.49"S	64°15'37.19"O

Tabla 1.1 – Círculos de paisaje utilizados para muestreos con diferentes tipos de trampas en la interfase bosque-cultivo. Se indican el porcentaje de bosque y la latitud y longitud del centro del círculo.

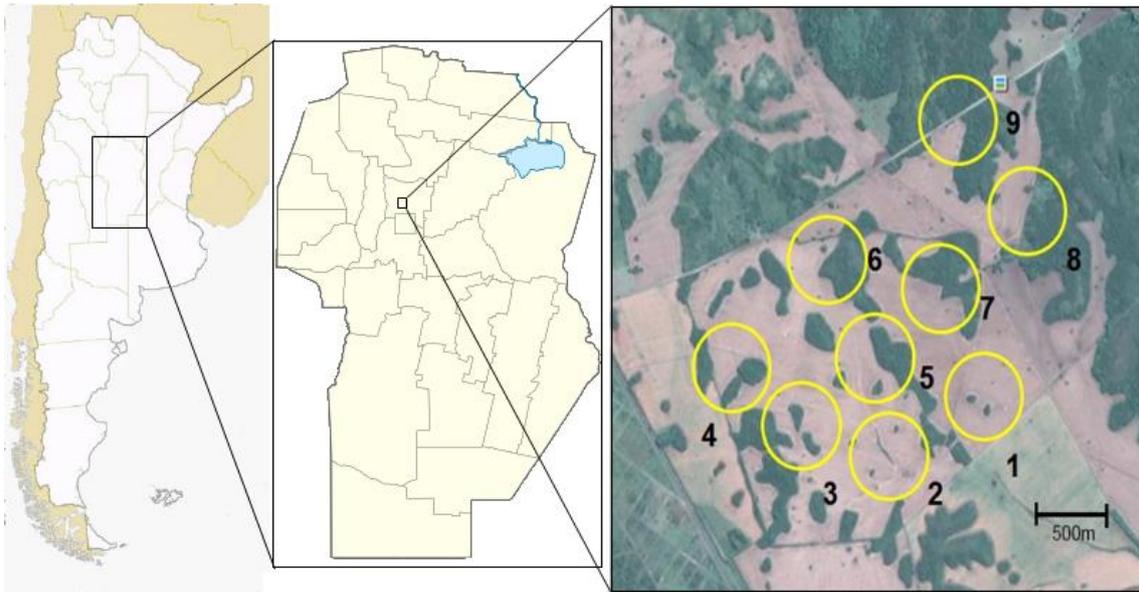


Figura 1.1 – Ubicación geográfica de los círculos de paisaje utilizados para muestreos con distintos tipos de trampas en la interfase bosque-cultivo.

### 1.2.2 - Obtención y procesamiento de los datos

Se utilizaron trampas de intercepción de vuelo (Dudziak, 2007), de agua (Gibb & Hochuli, 2002) y de caída (Southwood & Henderson, 2000) para la obtención de datos. Las trampas de intercepción de vuelo se colocaron a 50 cm del suelo, entre el cultivo de soja y el borde del remanente de bosque, orientadas de forma paralela al límite entre ambos sistemas, de modo de registrar la dirección del movimiento. Se colocó una trampa por sitio, que permaneció activa por siete días. Cada trampa tuvo una superficie de captura de 0,6 m<sup>2</sup> (1 m de ancho y 0,6 m de alto), constituida por una lámina transparente de PVC montada en los extremos laterales sobre varillas hierros de 25,4 mm de diámetro. Debajo de cada cara de la lámina se colocó una canaleta de tubo de PVC de 110 mm de diámetro y 1 m de largo con tapas en sus extremos (Figura 1.2a). Las canaletas, abiertas a lo largo de la superficie superior, fueron llenadas con etilenglicol 20% para capturar los insectos que caían al chocar con la lámina. Para minimizar el efecto del viento en el movimiento de los insectos, en todos los sitios las trampas fueron colocadas en bordes de bosque expuestos al oeste, paralelas a la dirección predominante de los vientos en la región (norte y sur; Figura 1.2b).

Las trampas de agua consistieron en recipientes amarillos de 7 l de volumen (34 cm de diámetro y 9 cm de profundidad), que se colocaron sobre el nivel del suelo y se llenaron con 3 l de agua con algunas gotas de detergente para disminuir la tensión superficial. Las trampas de caída fueron vasos plásticos de 350 ml de volumen (8,5 cm de diámetro y 10 cm

de altura), colocados al ras del suelo y conteniendo aproximadamente 150 ml de etilenglicol 20%. Estas dos trampas se colocaron en el borde del bosque (los primeros cinco metros) y en el cultivo a 5m del bosque. Se colocó una trampa de agua en cada hábitat y se las retiró luego de tres días, mientras que se colocaron tres trampas pitfall por hábitat (separadas entre sí por al menos 10 m), que permanecieron en el campo durante siete días. A fin de describir las comunidades de la interfase, en este capítulo se trabajó con datos adicionales de las muestras de ambos ambientes a cada lado del límite.

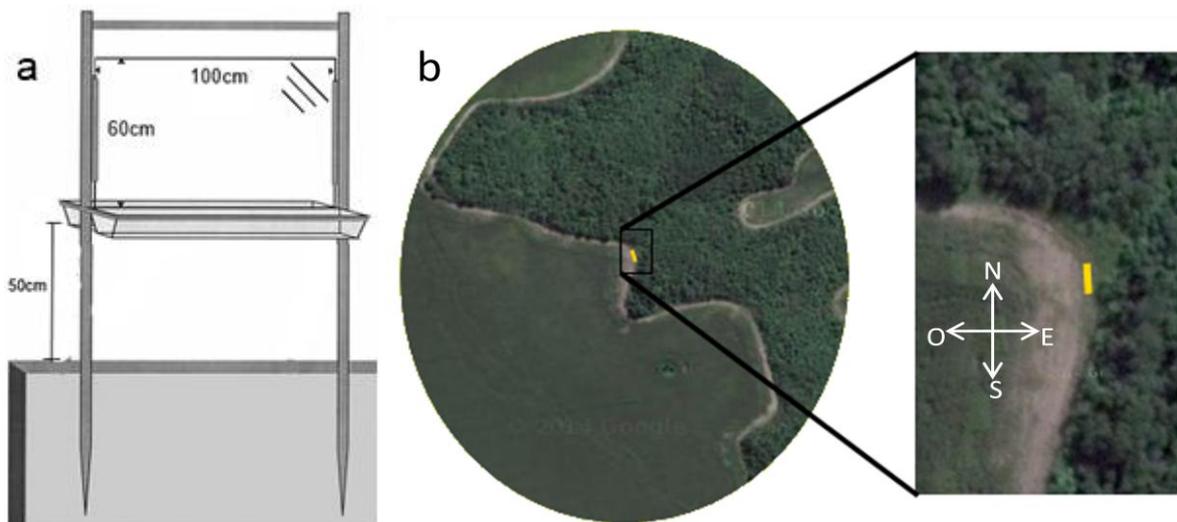


Figura 1.2 – (a) Esquema de trampa de interceptación de vuelo. (b) Orientación de las trampas de interceptación de vuelo (líneas amarillas) en los círculos de paisaje. Las superficies de captura se orientan hacia el este y el oeste.

Los muestreos se realizaron durante la temporada de cultivo de la soja. Se realizaron capturas con las trampas de interceptación de vuelo en tres ocasiones (de aquí en adelante, etapas) durante la temporada 2010-2011. Las etapas de muestreo coincidieron con períodos particulares del ciclo de la soja. El primer muestreo se realizó en la etapa vegetativa (fecha de colocación de las trampas: 13/12/2010), el segundo durante la etapa de floración (20/01/2011) y el tercero durante la etapa de fructificación (28/02/2011). Las trampas de agua y de caída sólo se utilizaron en la etapa vegetativa. Por lo tanto, para la descripción general de la comunidad se utilizó la totalidad de los datos, mientras que las comparaciones estadísticas de las capturas realizadas con diversos métodos de muestreo se realizaron sólo con datos de la etapa vegetativa. Luego de retirar las trampas, el contenido de cada una fue filtrado y almacenado en recipientes plásticos con alcohol 70%, rotulados con el tipo de trampa, el número de sitio y la ubicación de la trampa. Las muestras fueron llevadas a laboratorio, donde se conservaron en alcohol 70% para su posterior análisis.

Los artrópodos contenidos en cada muestra fueron separados primeramente en órdenes y familias utilizando claves dicotómicas (Triplehorn & Johnson, 2005) y posteriormente los ejemplares de cada familia fueron separados en morfoespecies (de aquí en adelante, especies), basándose en características morfológicas (color, forma, tamaño), utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Lumi DV4. Adicionalmente, los ejemplares fueron asignados a grupos funcionales según el hábito dominante de la familia a que pertenecen, como: fitófagos / predadores / parasitoides / polinizadores / detritívoros / otros (Triplehorn & Johnson, 2005). Además, para aquellas familias en las que el rol funcional de los estados inmaduros posee una mayor importancia en términos de procesos ecosistémicos que el de los adultos, como por ejemplo parasitoides o dípteros de la familia Drosophilidae, se consideró el hábito de los estados inmaduros para la asignación a grupos funcionales. Con el material identificado se realizaron colecciones de referencia, depositadas en el Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba.

Se decidió trabajar a nivel de morfoespecie debido a la gran diversidad de insectos colectada y a la falta de especialistas o claves específicas para la mayoría de los grupos, además del tiempo que esto requeriría (Oliver & Beattie, 1996). Este enfoque es particularmente útil en regiones donde el conocimiento taxonómico es limitado y se ha comprobado que el número de morfoespecies muestra una muy buena correlación con el número de especies identificadas por especialistas de cada grupo (Duelli & Obrist, 1998; Abadie *et al.*, 2008; Obrist *et al.*, 2010). Además, al posibilitar la asignación de morfoespecies a grupos funcionales o gremios tróficos particulares, basándose en el hábito a nivel de familia, permite evaluar posibles cambios en grupos relacionados con la provisión de servicios o dis-servicios ecosistémicos para la agricultura (Obrist & Duelli, 2010). En el resto de la tesis, se empleará el término “especie” en referencia a estas morfoespecies, por razones de simplicidad y en concordancia con el uso en trabajos similares (Basset *et al.*, 1996; Basset *et al.*, 2000; Borgelt & New, 2006).

### **1.2.3 - Análisis de datos**

Para la descripción general de las comunidades de artrópodos capturadas se sumaron los datos de las tres etapas (trampas de intercepción) por cada sitio y se determinaron los órdenes y los grupos funcionales más abundantes y diversos. Para la

comparación entre trampas se utilizaron las capturas de la etapa vegetativa y se calculó la abundancia y riqueza (número de especies) promedio por día para cada trampa, de manera de homogeneizar el esfuerzo muestral. Se calculó también la riqueza y abundancia para los grupos funcionales más importantes: detritívoros, enemigos naturales, fitófagos, polinizadores y “otros” (incluyó grupos con abundancias y riquezas bajas, y a la familia Formicidae que no fue asignada a un grupo particular debido a su diversidad de hábitos). Además, con estos datos se calcularon el índice de diversidad de Shannon y la equitatividad de Pielou (Magurran, 2004). Debido a que cada metodología capturó un número diferente de artrópodos, se obtuvo un valor de riqueza corregida por rarefacción mediante el software PRIMER (versión 5.2.4; Clarke & Gorley, 2001), calculándose la riqueza estimada para 541 ejemplares, que fue el menor número colectado por sitio. Estas variables fueron utilizadas como variables respuesta en Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs; Zuur *et al.*, 2009), con los que se analizó conjuntamente el efecto de la cobertura de bosque en el paisaje y el tipo de trampa. En todos los modelos, el sitio (cada círculo de paisaje) se utilizó como factor aleatorio para contemplar la dependencia de los datos. Se incorporó también la interacción entre las variables independientes para examinar posibles diferencias de pendientes entre las trampas. En este capítulo y para el resto de la tesis, en aquellos análisis en los que se encontró una interacción entre la cobertura de bosque en el paisaje y otra variable independiente en las tablas se representa el valor de  $p$  de la variable cobertura en general. Sin embargo, la presencia de la interacción generalmente indica que para algún nivel del factor restante, la relación con la cobertura es significativa. Por lo tanto, en los gráficos se representa sólo la pendiente que difirió de cero.

Con el objetivo de comparar la eficiencia de cada trampa en la obtención de una muestra representativa de las comunidades de cada sitio, se calculó la representatividad muestral (*Sample coverage*; Westphal *et al.*, 2008). Esta medida se obtiene dividiendo el número de especies colectadas con una metodología en un determinado sitio sobre el número total de especies colectadas en ese sitio con todas las metodologías combinadas. Para determinar la complementariedad de las metodologías de captura, definida como la disimilitud en la composición de especies, se calculó la similitud entre trampas para cada sitio. Se utilizó el índice de Chao-Sorensen basado en abundancias como medida de similitud (Chao *et al.* 2005, 2006) y se calculó el promedio  $\pm$  error estándar para cada combinación de trampas.

Se analizó también la composición taxonómica de las comunidades mediante Análisis Multidimensional No Métrico (NDMS) y análisis de similitud (Anosim) mediante el software PRIMER (versión 5.2.4; Clarke & Gorley, 2001). Para los dos análisis se utilizaron los datos de presencia-ausencia para quitarle peso a la abundancia de las especies y con estos valores se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis. El Anosim permite determinar si la composición taxonómica difirió significativamente entre trampas y entre tipos de paisajes mediante modelos nulos que calculan la probabilidad de que las diferencias observadas sean mayores que las esperadas por azar. Debido a que este método no contempla el uso de variables independientes continuas, para buscar diferencias en la composición asociadas a la estructura del paisaje, la cobertura de bosque se transformó en un factor con dos niveles: paisajes con cobertura de bosques baja (menor o igual al 30%; incluye a 4 sitios) y alta (40% o más de bosque en el paisaje; 5 sitios). Esta división se realizó considerando la teoría del umbral del 20-30% (Fahrig, 2003), que postula que en paisajes con coberturas de hábitats naturales menores a 20-30% se producen extinciones que aumentarían los efectos del aislamiento y la fragmentación. Se realizó asimismo un Análisis de Componentes Principales con la abundancia de los grupos funcionales, transformada con  $\log(N + 1)$ , para determinar si determinados grupos se asociaron a cierto tipo de trampa.

Se analizó además la diversidad taxonómica de las comunidades mediante un análisis de la diferenciación taxonómica (“taxonomic distinctness”; Warwick & Clarke, 1995). El análisis se realizó utilizando la clasificación Linneana de las especies, con los siguientes niveles: especie, subfamilia (en aquellos casos en los que fue posible su identificación), familia, superfamilia, infraorden, suborden, orden, superorden, infraclase, clase, subphylum y phylum (ver Anexo 1 con la lista de especies y su clasificación). Con esta clasificación se calcularon la diversidad taxonómica ( $\Delta$ , medida de la distancia taxonómica promedio entre dos organismos de la comunidad), la diferenciación taxonómica total ( $s\Delta^+$ , calcula la amplitud taxonómica de una comunidad, considerando la riqueza de la muestra y las relaciones entre las especies) y la variación de la diferenciación taxonómica ( $\Lambda^+$ , mide la equidad en la distribución de taxones en una muestra y a partir de sus valores se puede determinar si hay grupos sub o sobre-representados). Las tres variables fueron utilizadas como variables dependientes en GLMMs como los descriptos anteriormente.

Todos los GLMMs fueron realizados en R (versión 2.15.3). Para los datos de riqueza y abundancia promedio por día y los índices de diversidad de Shannon y diferenciación taxonómica se utilizaron GLMMs con distribución gaussiana y función de enlace identidad con el paquete nlme (Pinheiro *et al.*, 2013). Para la equitatividad se utilizó una distribución binomial de los errores y una función de enlace logit, mediante la función *lmer* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). La diferenciación taxonómica total mostró sobredispersión, por lo que se utilizó una distribución binomial negativa para los errores y una función de enlace log, mediante la función *glmer.nb* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Para la selección del mejor modelo, se compararon todos los modelos posibles comenzando con el modelo más complejo que incluyó las interacciones entre las variables mediante AICc (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson 2002), seleccionando el modelo con el menor valor de AICc. Los valores de AICc fueron calculados con el paquete MuMIn (Barton, 2009). Para analizar si existió autocorrelación espacial, se realizaron gráficos de los residuos de los modelos en función de las coordenadas geográficas utilizando el paquete gstat (Pebesma, 2004) y variogramas de los residuos (Zuur *et al.*, 2009), sin encontrarse ningún patrón evidente.

### **1.3 - Resultados**

#### **1.3.1 - Comunidades de artrópodos en la interfase**

Se capturaron 108.654 ejemplares en el límite entre bosque y cultivo, correspondientes a 1263 especies y 176 familias. El 37% de la abundancia correspondió a Diptera y el 33% a Thysanoptera, órdenes marcadamente dominantes. Los siguieron Hymenoptera (11%) y Collembola (8%). En cuanto a la riqueza, Hymenoptera se destacó como el orden más diverso con 451 especies (36%), seguido por Coleoptera (274; 22%), Diptera (182; 15%) y Hemiptera (173; 14%). En cuanto a los grupos funcionales, los fitófagos (48%) y detritívoros (34%) fueron los más abundantes, mientras que la mayor riqueza la mostraron los parasitoides (336 spp.; 28%), seguidos por los fitófagos (320; 26%) y los predadores (248; 27%). En el Anexo 1 se presenta una lista con las especies capturadas, su clasificación taxonómica y hábitos alimenticios.

#### **1.3.2 - Comparación entre trampas**

En total, durante la etapa vegetativa de la soja se capturaron 28.208 artrópodos con las trampas de intercepción de vuelo colocadas en el límite entre bosque y cultivo, 23.011 con las trampas de agua y 15.730 con las trampas de caída, mientras que el número de especies registradas fue 702 para las trampas de intercepción, 514 para las de agua y 330 para las de caída. Las trampas de intercepción de vuelo presentaron la mayor representatividad muestral ( $0,59 \pm 0,02$ ), seguidas por las trampas de agua ( $0,45 \pm 0,02$ ) y las de caída ( $0,21 \pm 0,02$ ).

La Figura 1.3 muestra la abundancia y riqueza de los principales órdenes capturados con los tres tipos de trampas. Puede observarse que los órdenes dominantes variaron según la metodología (Figura 1.3b), siendo Diptera el más abundante en las trampas de intercepción (alrededor del 77% de los ejemplares), Thysanoptera en las trampas de agua (61%) y Collembola e Hymenoptera en las trampas de caída (44 y 39% respectivamente). Por otro lado, los órdenes más diversos fueron los mismos con las tres metodologías de captura, siendo Hymenoptera, Diptera, Coleoptera y Hemiptera los que presentaron más especies, aunque en las trampas de caída también se destaca Araneae (Figura 1.3a). Con respecto a los grupos funcionales, fitófagos, parasitoides y predadores fueron los más diversos excepto en las trampas de caída, donde otros grupos funcionales considerados en

conjunto, reunieron el mayor número especies (Figura 1.4a), principalmente por la presencia de muchas especies de hormigas que no pudieron ser asignadas a un grupo en particular. Los detritívoros, seguidos por los fitófagos, fueron los más abundantes en las trampas de intercepción y de caída, mientras que en las trampas de agua hubo una dominancia marcada de los fitófagos (64%), seguidos por los predadores (Figura 1.4b).

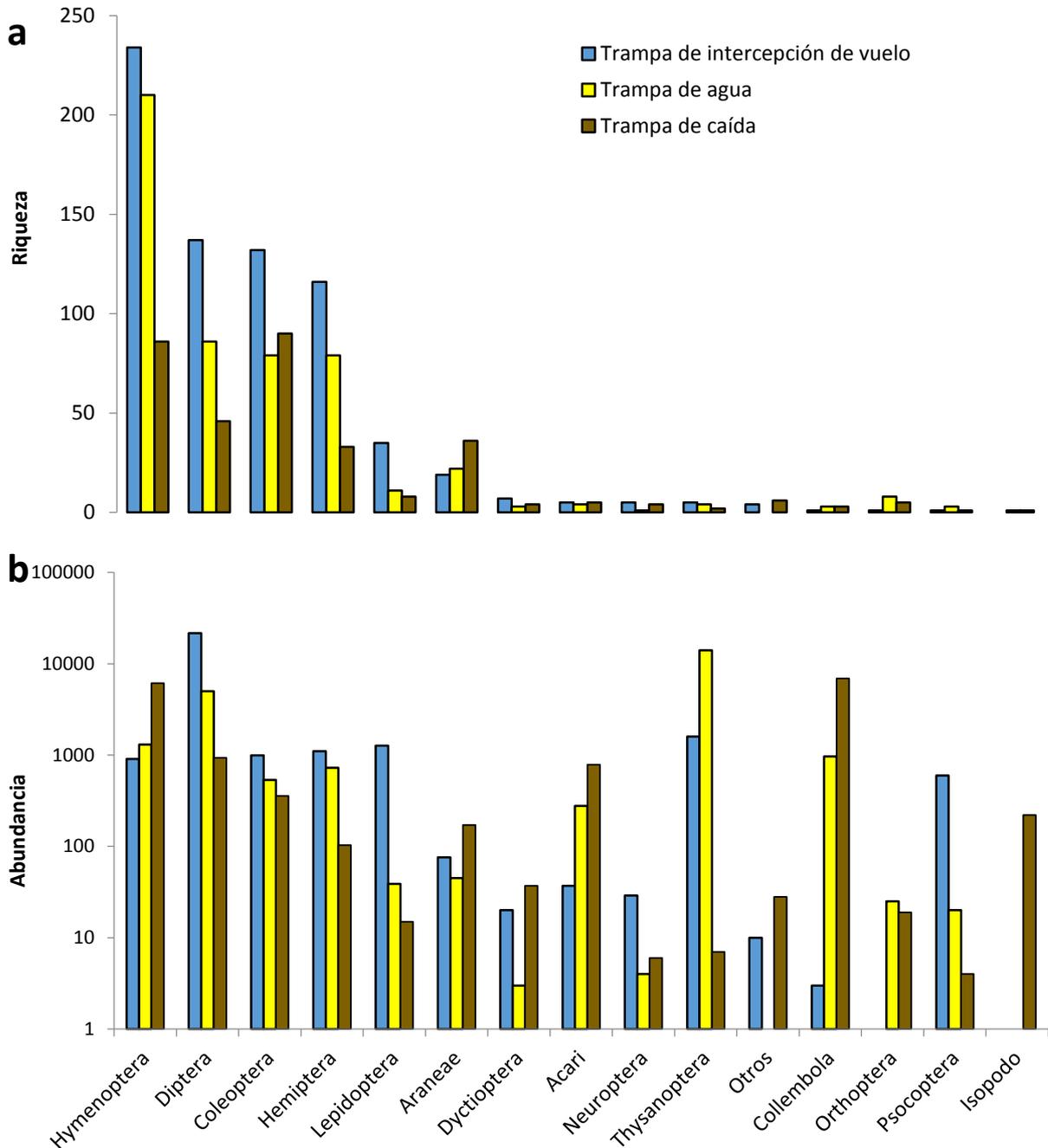


Figura 1.3 – (a) Riqueza y (b) abundancia de los órdenes de artrópodos capturados en la interfase bosque-cultivo con diferentes metodologías (trampas de intercepción de vuelo en azul, de agua en amarillo y de caída en marrón. La abundancia se muestra en escala logarítmica). “Otros” agrupa a aquellos órdenes en los que la abundancia y la riqueza no superaron el 1% del total.

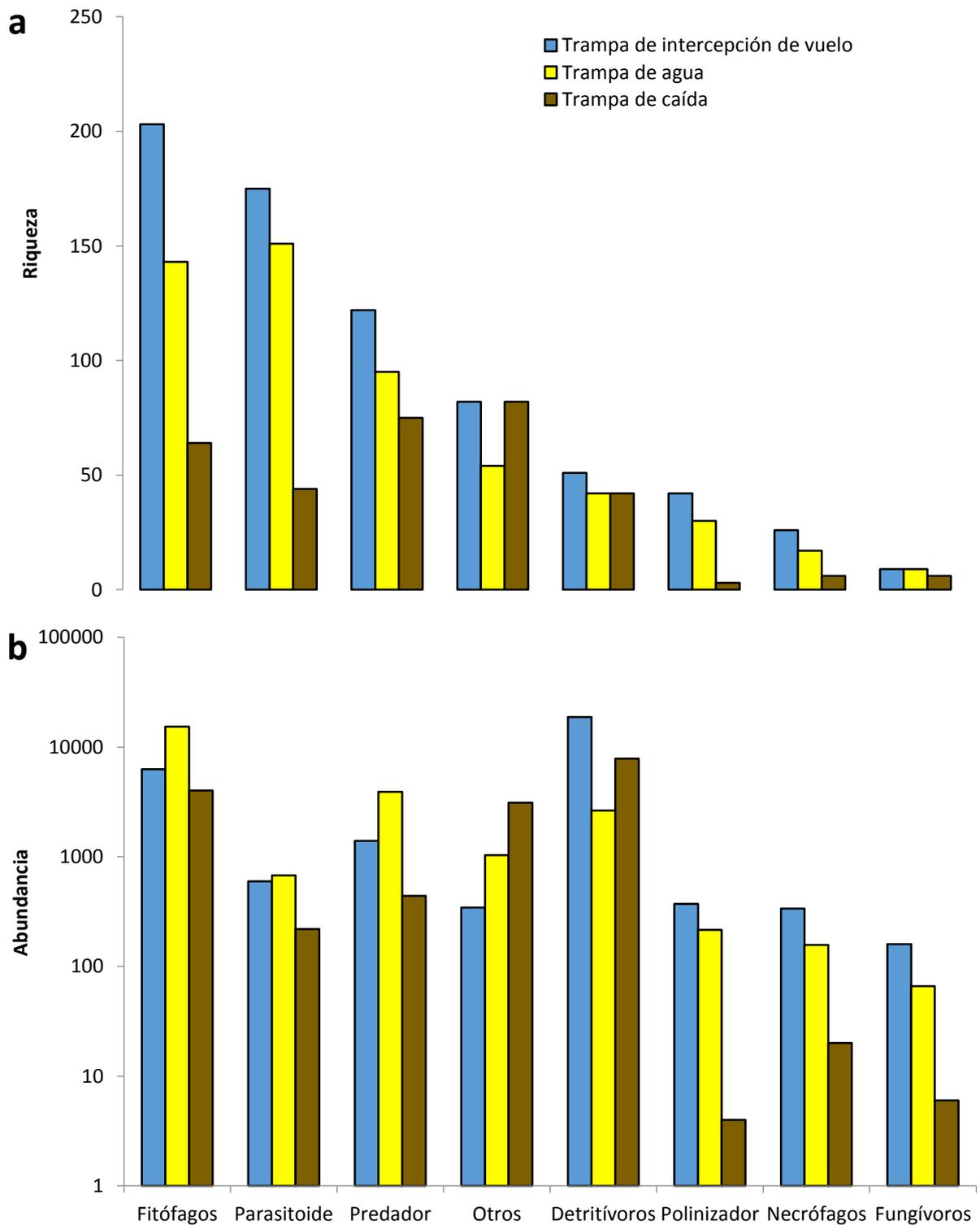


Figura 1.4 – (a) Riqueza y (b) abundancia de los grupos funcionales de artrópodos capturados en la interfase bosque-cultivo con diferentes metodologías (trampas de intercepción de vuelo en azul, de agua en amarillo y de caída en marrón. La abundancia se muestra en escala logarítmica). “Otros” agrupa a aquellos grupos funcionales en los que la abundancia y la riqueza no superaron el 1% del total.

El número de especies y la abundancia por día fueron mayores en las trampas de agua, alcanzando valores intermedios en las trampas de intercepción de vuelo y menores en

las trampas de caída (Tabla 1.2; Figura 1.5a y b). Al considerar la riqueza corregida por rarefacción se observó nuevamente un menor número de especies capturado mediante trampas de caída, mientras que las trampas de intercepción de vuelo presentaron una riqueza marginalmente superior a la de las trampas de agua (Tabla 1.2; Figura 1.5c). La diversidad de las muestras, medida con el índice de Shannon, fue menor en las trampas de caída en comparación con los otros métodos (Tabla 1.2; Figura 1.5d), mientras que la equitatividad no presentó diferencias significativas ( $0,50 \pm 0,03$  para las trampas de intercepción,  $0,51 \pm 0,03$  para las trampas de agua y  $0,45 \pm 0,06$  en las trampas de caída; Tabla 1.2). Las curvas de rango-abundancia de las tres trampas mostraron perfiles similares (Figura 1.6), con más importancia relativa de las especies dominantes en las trampas de intercepción de vuelo.

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	P
Riqueza <sup>n</sup>	173,9	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,77 0,18
Abundancia <sup>n</sup>	395,5	Trampa Cobertura Interacción	<b>0,001</b> 0,37 0,57
Riqueza corregida por rarefacción <sup>n</sup>	235,2	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,29 0,10
Índice de diversidad de Shannon <sup>n</sup>	57,3	Trampa Cobertura Interacción	<b>0,01</b> 0,24 0,25
Equitatividad <sup>b</sup>	41,9	Trampa Cobertura Interacción	0,78 0,82 0,55
Diversidad taxonómica ( $\Delta$ ) <sup>n</sup>	213,3	Trampa Cobertura Interacción	<b>0,04</b> 0,28 0,23
Diferenciación taxonómica total ( $s\Delta^*$ ) <sup>bn</sup>	487,7	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,29 <b>0,002</b>
Variación de la diferenciación taxonómica ( $\Lambda^+$ ) <sup>n</sup>	271	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,75 0,70

Tabla 1.2 – Efectos fijos de GLMMs para la riqueza, abundancia, riqueza corregida por rarefacción, índice de diversidad de Shannon y equitatividad. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y los valores de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (n=normal; b=binomial; bn=binomial negativa).

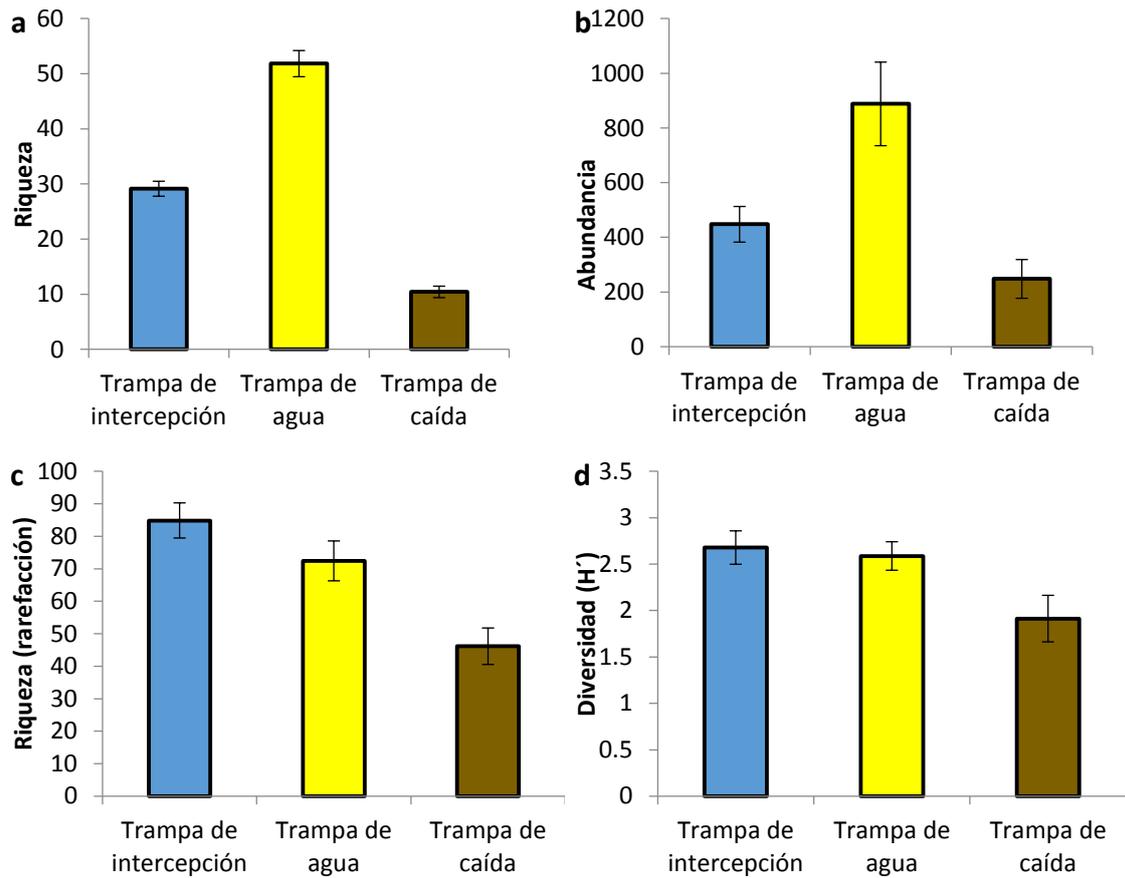


Figura 1.5 – Riqueza (a), abundancia por día de captura (b), riqueza corregida por rarefacción (c) e índice de diversidad de Shannon (d) en función de la metodología de captura utilizada. Columnas azules representan las trampas de intercepción de vuelo, amarillas las trampas de agua y marrones las trampas de caída.

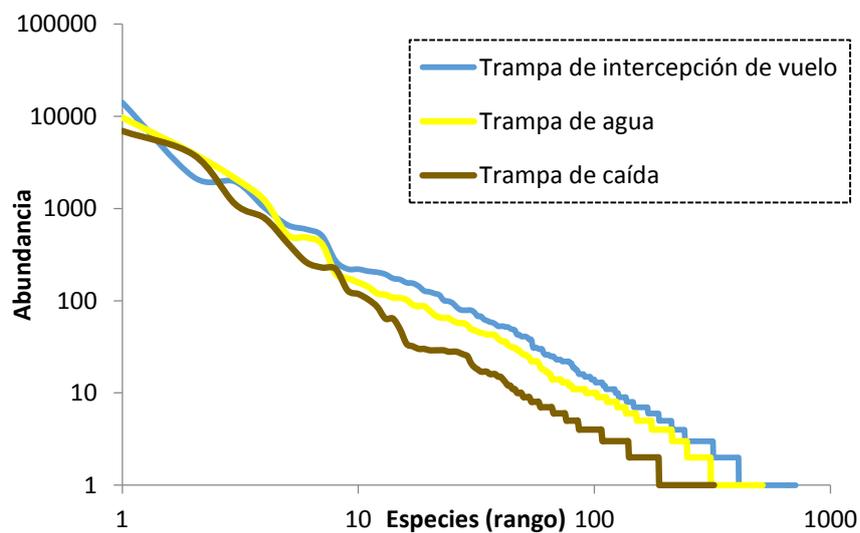


Figura 1.6 –Curvas de rango – abundancia para los tres tipos de trampas en la interfase bosque - cultivo.

La mayor similitud en la composición entre metodologías, y por lo tanto menor complementariedad, se encontró entre las trampas de agua y de intercepción ( $0,81 \pm 0,04$ ),

mientras que la composición de las trampas de caída mostró grandes diferencias ( $0,16 \pm 0,05$  similitud con las trampas de intercepción;  $0,10 \pm 0,04$  con las de agua). La composición taxonómica de las comunidades, analizada mediante NDMS, reveló diferencias claras entre las trampas, siendo las trampas de caída las que más se separaron, mientras que las trampas de agua y las de intercepción de vuelo obtuvieron valores muy similares en el eje 1 y algún grado de superposición (Figura 1.7). El Anosim confirmó estos resultados, ya que se encontraron diferencias significativas entre las tres trampas (valores de R entre 0,917 y 0,971;  $p=0,001$  en todos los casos). Por otro lado, la cobertura de bosque en el paisaje no influyó sobre la composición de las comunidades de la interfase ( $R=0,017$ ;  $p=0,25$ ). Con respecto a la composición funcional, el primer eje del Análisis de Componentes principales explicó aproximadamente un 67% de la variabilidad y a lo largo de sus valores se separaron los tres tipos de trampas, con algunos sitios mostrando cierta superposición (Figura 1.8). Las trampas de intercepción de vuelo se asociaron con la abundancia de insectos detritívoros y en menor medida con los polinizadores, mientras que las de agua lo hicieron con los fitófagos y los enemigos naturales.

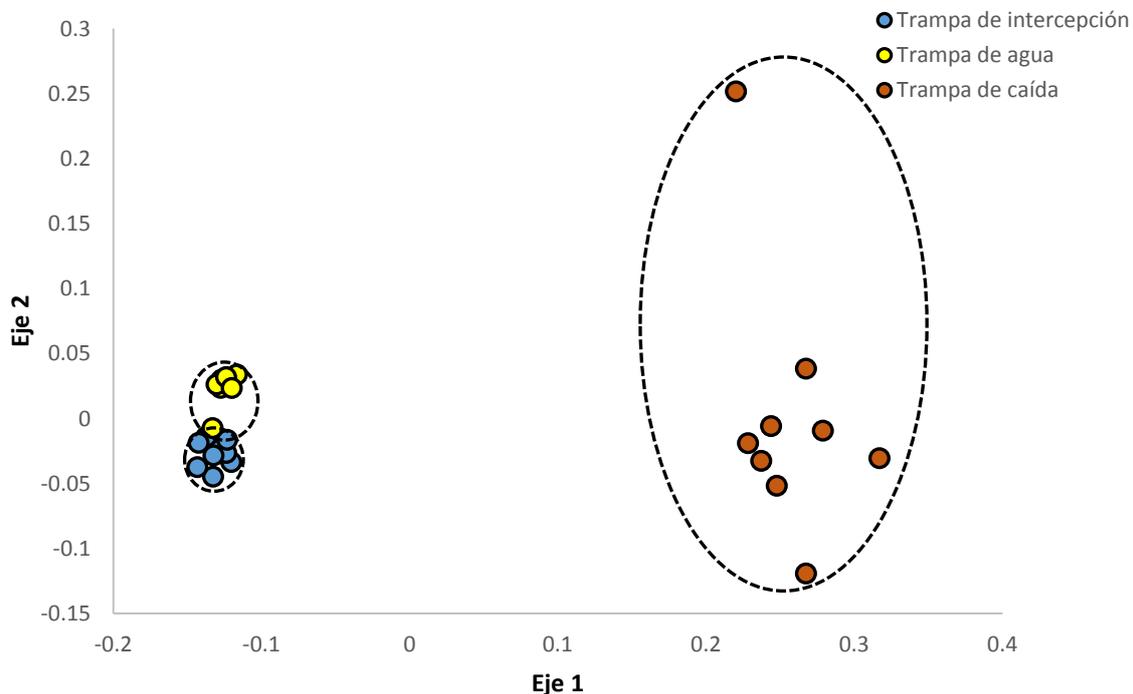


Figura 1.7 - NDMS para las comunidades capturadas en la interfase bosque – cultivo. Círculos azules representan a las trampas de intercepción de vuelo, amarillos las trampas de agua y marrones las trampas de caída. Las líneas de puntos envuelven a los tres tipos de trampa.

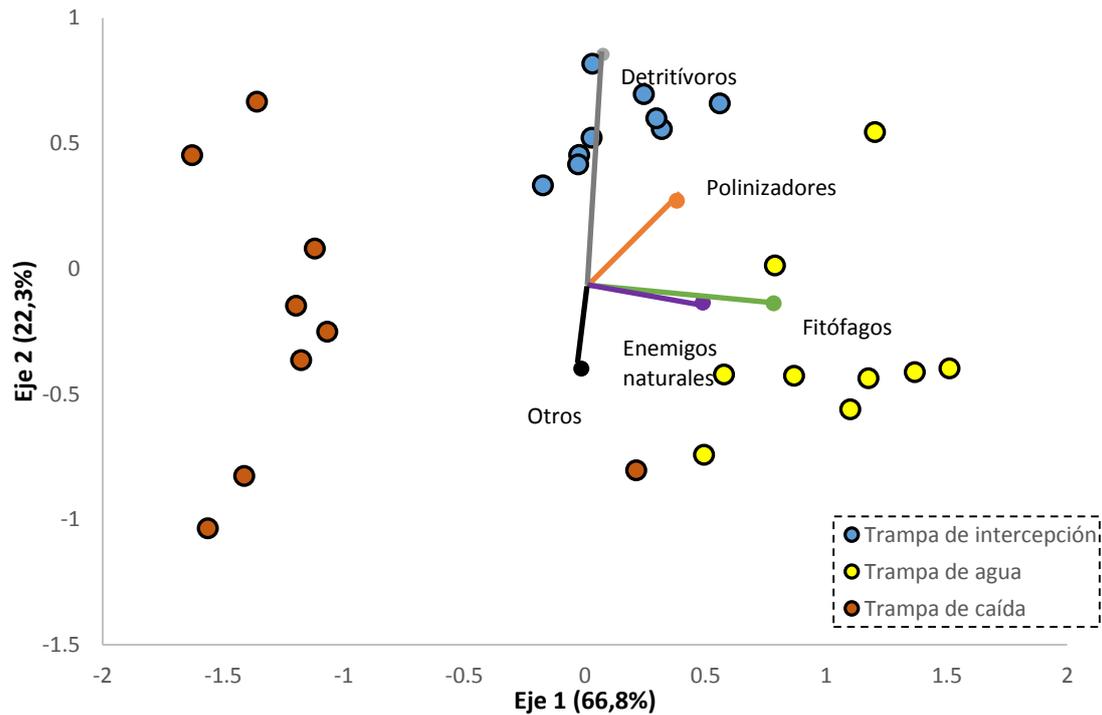


Figura 1.8 – Análisis de Componentes Principales para la composición funcional de las tres metodologías de captura.

Según el análisis de diferenciación taxonómica, la diversidad taxonómica ( $\Delta$ ) fue menor en las trampas de caída en comparación con las de agua e intercepción (Tabla 1.2; Figura 1.9a). La diferenciación taxonómica total ( $s\Delta+$ ) presentó una interacción entre el tipo de trampa y la cobertura de bosque (Tabla 1.2), ya que sólo en las trampas de caída, donde se observaron los menores valores, estos aumentaron con la proporción de bosque en paisaje, mientras que este factor no afectó los valores observados en las demás trampas (Figura 1.10). Por otro lado, la diferenciación de la diversidad taxonómica fue mayor en las trampas de caída, media en las de agua y menor en las de intercepción (Tabla 1.2; Figura 1.9b).

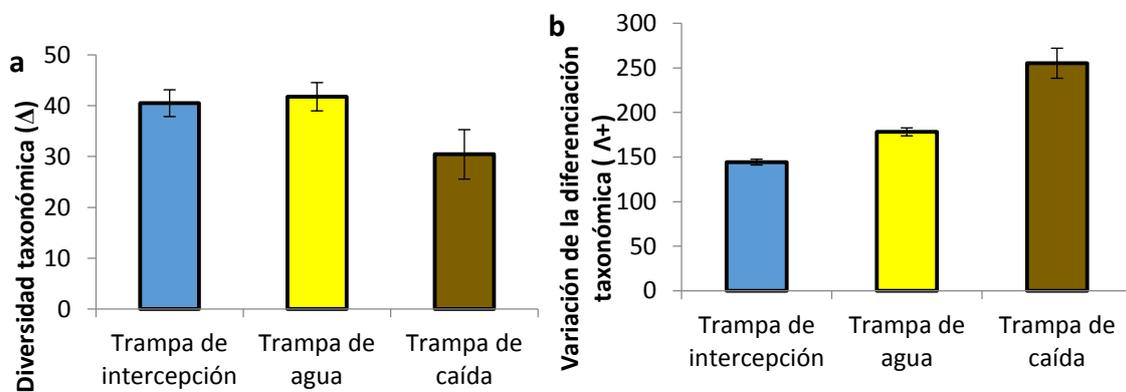


Figura 1.9 – (a) Diversidad taxonómica ( $\Delta$ ) y (b) variación de la diferenciación taxonómica ( $\Delta+$ ) en función de la metodología de captura utilizada. Columnas azules representan las trampas de intercepción de vuelo, amarillas las trampas de agua y marrones las trampas de caída.

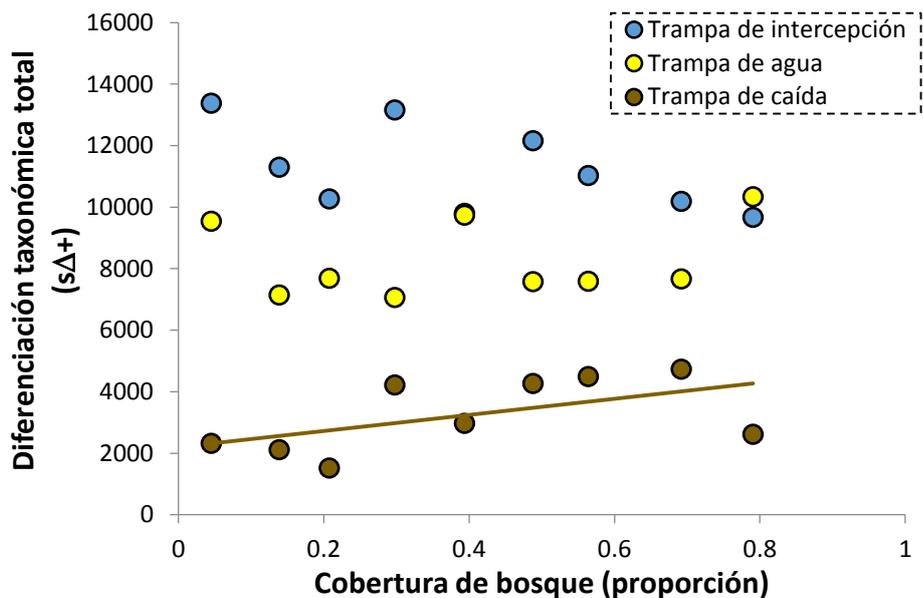


Figura 1.10 – Diferenciación taxonómica total ( $s\Delta^*$ ) en función de la proporción de cobertura de bosque en el paisaje y el tipo de trampa. Círculos azules indican trampas de intercepción de vuelo, amarillos trampas de agua y marrones trampas de caída.

La riqueza y abundancia de artrópodos fitófagos y detritívoros fueron mayores en las trampas de agua, intermedias en las de intercepción y menores en las de caída, mientras que los polinizadores fueron más diversos y abundantes en las trampas de agua e intercepción (Tabla 1.3; Figura 1.11a). En los enemigos naturales, la riqueza presentó una interacción entre el tipo de trampa y la cobertura de bosque (Tabla 1.3): en las trampas de caída se encontró la menor riqueza y no hubo relación con la cobertura de bosque, en las trampas de intercepción la riqueza disminuyó y en las trampas de agua la riqueza fue mayor y aumentó en paisajes con mayor proporción de bosque (Figura 1.12). La abundancia de enemigos naturales fue más alta en las trampas de agua, media en las de intercepción y menor en las de caída (Tabla 1.3; Figura 1.11b).

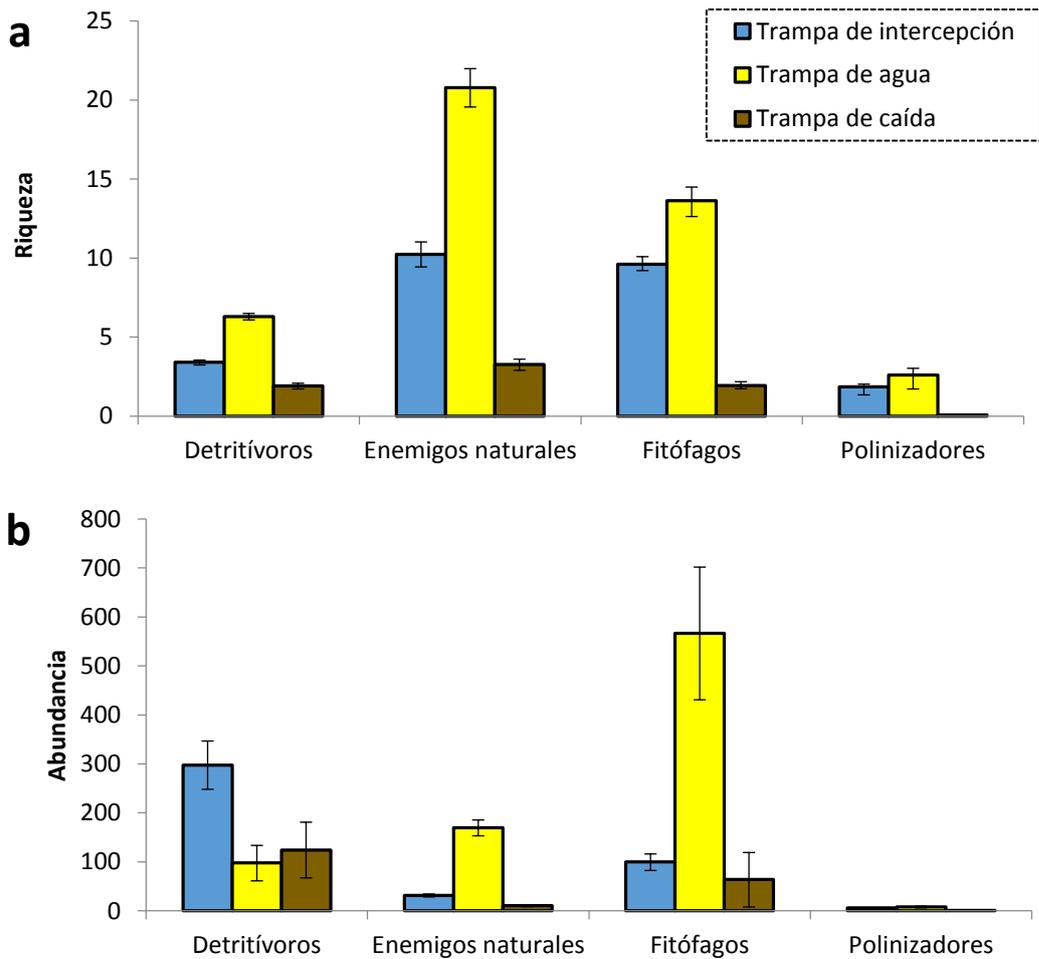


Figura 1.11 – Riqueza (a) y abundancia (b) por día de grupos funcionales en función de la metodología de captura utilizada. Columnas azules representan las trampas de intercepción de vuelo, amarillas las trampas de agua y marrones las trampas de caída. La abundancia se representa en escala logarítmica.

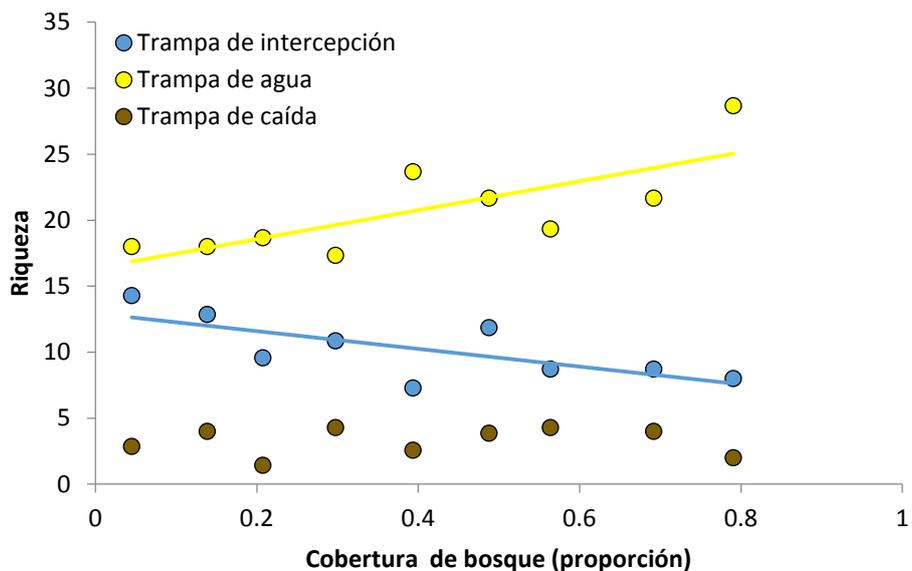


Figura 1.12 – Riqueza de enemigos naturales en función de la proporción de cobertura de bosque en el paisaje y el tipo de trampa. Círculos azules indican trampas de intercepción de vuelo, amarillos trampas de agua y marrones trampas de caída.

Grupo funcional	Variable respuesta	AICc	Variable independiente	P
Detritívoros	Riqueza <sup>n</sup>	53,4	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,82 0,34
	Abundancia <sup>n</sup>	351,5	Trampa Cobertura Interacción	<b>0,001</b> 0,27 0,75
Enemigos naturales	Riqueza <sup>n</sup>	128,2	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> <b>0,04</b> <b>0,003</b>
	Abundancia <sup>n</sup>	226,1	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,72 0,55
Fitófagos	Riqueza <sup>n</sup>	111,4	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,99 0,71
	Abundancia <sup>n</sup>	363	Trampa Cobertura Interacción	<b>0,003</b> 0,78 0,53
Polinizadores	Riqueza <sup>n</sup>	34,5	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,37 0,46
	Abundancia <sup>n</sup>	90,2	Trampa Cobertura Interacción	<b>&lt;0,0001</b> 0,35 0,62

Tabla 1.3 – Efectos fijos de GLMMs para la riqueza y abundancia de los grupos funcionales capturados. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y los valores de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (n=normal).

#### **1.4 – Discusión**

En primera instancia se destaca que las comunidades de artrópodos capturados en la interfase bosque-cultivo utilizando diferentes metodologías presentaron una gran riqueza, con 1.263 especies y 176 familias. Si bien la información disponible para el bosque Serrano es escasa, Diodato *et al.* (2005) encontraron en el Chaco Semiárido 114 familias muestreando insectos en vuelo mediante trampas Malaise. Estos autores encontraron que Coleoptera, Diptera e Hymenoptera fueron los órdenes con mayor riqueza de familias, lo que coincide con nuestros resultados a nivel de número de especies. Estos órdenes, usualmente reconocidos como megadiversos (Grimaldi & Engel, 2005) fueron también los más ricos en especies en Chaco Húmedo en muestreos con red de arrastre y trampas de caída (Laffont *et al.*, 2007). Jara (2013) también halló a estos órdenes como los más importantes en muestras con aspirador G-vac en las que detectaron 694 morfoespecies de artrópodos, coincidiendo además con los resultados de esta tesis al señalar a Formicidae como la familia mejor representada (mayor número de especies e individuos) en bosque y borde, en el orden Hymenoptera, Chrysomelidae en Coleoptera y Cicadellidae en Hemiptera. A diferencia de los antecedentes citados, en el límite bosque-cultivo la notable abundancia de Thysanoptera podría atribuirse a la presencia de la soja en la matriz del paisaje, que aporta recursos favorables para el desarrollo de poblaciones de estos insectos (Gamundi & Perotti, 2009).

Coincidiendo con las expectativas planteadas, las trampas de agua capturaron, en promedio, más riqueza de artrópodos en general y en todos los grupos funcionales, así como la mayor abundancia total y en varios de los grupos. Missa *et al.* (2009) también encontraron mayor riqueza en trampas de agua amarillas y se explica por el hecho de que las trampas de caída y de intercepción de vuelo son trampas pasivas, mientras que las de agua colectan a aquellos artrópodos atraídos por el color amarillo (Leong & Thorp, 1999; Southwood & Henderson, 2000). Por otro lado las trampas de caída colectaron menor riqueza y abundancia que las de intercepción, lo que probablemente se relacione con la menor superficie de captura ( $0.006 \text{ m}^2$  contra  $0,6 \text{ m}^2$  de las trampas de intercepción) y el tipo de movimiento de los insectos colectados. Al considerar la riqueza por rarefacción, que permite estandarizar los tamaños de muestra en diferentes ensamblajes ecológicos (Simberloff, 1978), ésta fue levemente superior en las trampas de intercepción, sugiriendo

que el mayor número de especies capturado con las trampas de agua se relaciona con la mayor cantidad de individuos que son atraídos por el color. Las trampas de caída presentaron los menores valores tanto de riqueza como de diversidad (Shannon), aunque la equitatividad y las curvas de rango-abundancia fueron similares para las tres metodologías, sugiriendo que la riqueza y abundancia explicarían la menor diversidad de las comunidades de suelo.

El análisis de diferenciación taxonómica ofrece información complementaria a la riqueza de las comunidades, ya que considera las relaciones entre especies bajo la premisa de que un conjunto de especies relacionadas posee una menor diversidad filogenética que otro conjunto de especies de grupos menos emparentados (Warwick & Clarke, 1995). En estudios entomológicos, estos métodos han sido poco aplicados, con algunas excepciones en comunidades acuáticas (Heino *et al.*, 2005; Marchant, 2007) y en menor medida en comunidades terrestres de grupos particulares como hormigas (Anu & Sabu, 2007) y carábidos (Paschetta *et al.*, 2012). Al comparar algunos de estos índices entre los métodos de captura, se observó que la diversidad taxonómica, que calcula un promedio de la distancia entre especies, fue menor en las trampas de caída. Por lo tanto, este método no sólo captura menos especies, sino que además éstas están más emparentadas entre sí, probablemente reflejando relaciones evolutivas en la asociación con el particular hábitat del suelo.

La diferenciación taxonómica total, medida que combina datos de riqueza y distancia entre especies, fue también menor para las trampas de caída, en concordancia con la diversidad taxonómica; sus valores en estas trampas se relacionaron positivamente con la cobertura de bosque, coincidiendo con estudios que muestran una relación similar entre el número de especies y la cobertura de ecosistemas naturales en artrópodos de suelo (Schmidt *et al.*, 2005; Gardiner *et al.*, 2010a). Los efectos sobre la diferenciación taxonómica sugieren que en sitios con poco bosque se pierden especies o grupos de especies relacionadas, llevando a un empobrecimiento taxonómico que podría reflejar una pérdida de diversidad filogenética, que puede tener efectos sobre las funciones ecosistémicas (Srivastava *et al.*, 2012). Finalmente, la variación de la diferenciación taxonómica presentó los menores valores en las trampas de intercepción y los mayores en las de caída. Este índice mide la equidad en la que se distribuyen los taxa en la comunidad y cuando toma valores altos indica que hay grupos que están sobre-representados (Clarke & Warwick,

1998; Moreno *et al.*, 2009). Por lo tanto, los mayores valores en las trampas de caída pueden deberse a la presencia de muchas especies de hormigas, que harían que la distribución de especies en la clasificación de la comunidad sea poco equitativa.

Con respecto a la composición de las comunidades capturadas con cada trampa, si bien se observaron diferencias significativas entre los tres tipos, el NDMS muestra claramente que las trampas de caída capturaron grupos de especies muy diferentes a las de agua e intercepción, cuyas comunidades fueron más similares entre sí. De acuerdo a las hipótesis planteadas en este capítulo, esto se relacionaría con el tipo de movimiento de los organismos asociado al mecanismo de captura en cada caso (especies voladoras en trampas de agua e intercepción y caminadoras en las de caída) y coincide con los resultados de Missa *et al.* (2009). En concordancia con estas diferencias, la mayor complementariedad entre métodos se encontró al considerar las trampas de caída junto con las de agua y en segundo lugar las de caída con las de intercepción. Por otro lado, y a pesar de que las trampas de caída han sido mencionadas como uno de los métodos con capturas menos variables entre sitios (Kitching *et al.*, 2001), en el presente estudio estas trampas fueron las que presentaron la mayor dispersión entre sitios en el análisis multivariado. La razón de esta variabilidad puede relacionarse con la menor riqueza capturada, que llevaría a que diferencias de pocas especies se traduzcan en una mayor dispersión en el análisis.

En el análisis de los distintos grupos funcionales, se observó en general la mayor eficacia de las trampas de agua, que capturaron la mayor riqueza en todos los grupos. Por otra parte, la composición funcional basada en abundancias reveló que las trampas de intercepción están fuertemente asociadas a los detritívoros, lo cual se debe a que capturaron grandes cantidades de dípteros que poseen estos hábitos en su estado larval. En el caso de los fitófagos y enemigos naturales, se relacionaron en mayor medida con las trampas de agua, ya que esta metodología colectó a las familias más abundantes de estos grupos funcionales (Thripidae y Dolichopodidae, respectivamente). Ambos resultados coinciden con lo observado por Missa *et al.* (2009) y la asociación de insectos fitófagos con trampas de agua amarillas ha sido también notada anteriormente por Kirk (1984). A pesar de que la colecta de abejas polinizadoras suele ser más efectiva en trampas de agua amarillas (Westphal *et al.*, 2008), en la interfase bosque-cultivo se ubicaron en una posición intermedia entre las trampas de agua y las de intercepción en el multivariado. Esta diferencia puede deberse a que en el trabajo citado las trampas de agua fueron colocadas

por encima de la vegetación herbácea, mientras que en esta tesis las trampas de intercepción se colocaron en esa altura y las de agua a nivel del suelo. Con respecto a las trampas de caída, la escasez de individuos capturados podría explicar la falta de asociación de algún grupo a este método, pese a que la abundancia fue transformada con logaritmo para suavizar las diferencias.

Por otra parte, llama la atención el patrón hallado para la riqueza de enemigos naturales en relación con la cobertura de bosque, consistente en una relación positiva en las trampas de agua y negativa en las de intercepción de vuelo. En general, la tendencia más frecuente descrita en numerosos estudios es la relación positiva entre la riqueza y la proporción de ambientes naturales (Fahrig, 2003; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), coincidiendo con los resultados de las trampas de agua. La diferencia con las trampas de intercepción puede radicar en el tipo de movimiento que detecta cada trampa. Las trampas de agua, con el estímulo que representa el color amarillo de las mismas, atraen insectos visualmente a una distancia limitada, relacionada con el rango de percepción de cada especie (Schellhorn *et al.*, 2014), mientras que las trampas de intercepción capturan insectos con un vuelo direccional de manera aleatoria (Boiteau, 2000). Por lo tanto, las trampas de agua podrían reflejar la diversidad local de los alrededores de la trampa y las de intercepción, la diversidad de especies moviéndose entre ambientes. En paisajes fragmentados, el movimiento desde un ambiente hacia otro no es igual para todas las especies sino que depende de numerosos factores externos e internos (Fahrig, 2007). Para algunas especies, se ha observado que la probabilidad de cruzar los ambientes de borde es mayor en fragmentos pequeños (Hill *et al.*, 1996), y este tipo de fragmentos predomina en paisajes con escasa cobertura de bosque (Fahrig, 2003), por lo que independientemente de la riqueza presente en cada sitio, en aquellos paisajes con menos proporción de bosque más especies podrían moverse entre el bosque y el cultivo.

#### 1.4.2 - Síntesis y conclusiones

Utilizando diferentes metodologías de captura, se encontraron comunidades muy diversas de artrópodos en el límite entre el bosque Chaqueño-Serrano y el cultivo de soja. Estos resultados indican una elevada actividad y diversidad en esta interfase, las cuales

pueden verse reflejadas en el cultivo, como se verá en los siguientes capítulos. Los efectos de la cobertura de bosque en el paisaje fueron poco frecuentes al considerar la suma de los datos de la interfase, sugiriendo que incluso en sitios con reducida representación del ambiente nativo, éste puede actuar como fuente y reservorio de biodiversidad, por lo que debería incentivarse su conservación.

En general, las trampas de agua fueron las más eficientes en términos de abundancia y riqueza, capturando el mayor número de especies en todos los grupos funcionales. Además, estas trampas son las más simples de colocar y las que menos daños sufrieron durante los muestreos, ya que las trampas de caída suelen ser desenterradas por micromamíferos y las de intercepción de vuelo están sujetas a daños por vientos fuertes. Sin embargo, aunque la composición de las comunidades difirió entre los tres tipos de trampa, las trampas de caída capturaron grupos de especies muy diferentes a las de agua e intercepción, con los mayores valores de complementariedad, probablemente reflejando los distintos tipos de movilidad implicados en el mecanismo de captura. En consecuencia, la combinación de uno de los métodos de captura de insectos voladores (trampas de agua y de intercepción) con las trampas de caída, diseñadas para capturar artrópodos caminadores, sería recomendable para obtener una muestra representativa de las especies presentes en esta región.

## **CAPITULO 2: ASPECTOS ESPACIALES Y TEMPORALES DEL MOVIMIENTO DE INSECTOS EN LA INTERFASE BOSQUE-CULTIVO**

### **2.1 - INTRODUCCIÓN**

La continua expansión de los ambientes de borde a medida que avanza la intensificación agrícola favorece el “derrame entre hábitats” (across-habitat spillover), intercambio de grandes cantidades de organismos entre los distintos elementos del paisaje (Rand *et al.*, 2006; Blitzer *et al.*, 2012). El alto grado de contraste entre los ambientes naturales y los cultivos determina que el grado de dureza (medida que refleja la permeabilidad del borde) varíe para cada especie. Así, algunas especies evitan los bordes y tienden a permanecer en los parches de vegetación nativa mientras que otras pueden atravesar los límites fácilmente, por lo que se dice que los bordes son en realidad semi-permeables (Duelli *et al.*, 1990; Rand *et al.*, 2006). En general, se espera que grupos de especies funcionalmente similares perciban a un borde de la misma manera (Dudziak, 2007).

El “derrame funcional” (Blitzer *et al.*, 2012) implica el movimiento de organismos que participan en un mismo proceso ecosistémico, de manera que dejan de cumplir esta función en el hábitat de donde provienen para realizarla en el hábitat al que se dirigen. Esto trae consecuencias positivas o negativas al modificar los procesos ecosistémicos (Sala *et al.*, 2000) y, por lo tanto, la provisión de servicios ecosistémicos en los sistemas a uno y otro lado del borde. Por ejemplo, durante la floración de un cultivo, el movimiento de polinizadores provenientes del ambiente natural puede tener un efecto positivo en las plantas cultivadas al favorecer su polinización y un efecto negativo en plantas nativas cuya floración coincida con la del cultivo, las cuales verán restringidos sus ensambles polinizadores (Blitzer *et al.*, 2012). Por lo tanto, los estudios de movimiento entre ambientes a nivel comunitario permiten comprender cómo cambian la riqueza y composición entre parches de hábitat (Dudziak, 2007) y, al considerar la composición funcional de las comunidades, inferir los efectos sobre procesos y servicios ecosistémicos.

Por otra parte, al estar la matriz frecuentemente representada por agroecosistemas, la dinámica temporal relacionada con los cambios fenológicos de los cultivos tiene una influencia importante sobre el desplazamiento de los artrópodos en ambientes fragmentados (Rand *et al.*, 2006). Las distintas etapas fenológicas determinan

modificaciones en el grado de contraste y la permeabilidad de los bordes a lo largo de la temporada de desarrollo de los cultivos (Macfayden & Muller, 2013), ya que el límite entre el bosque y una matriz con suelo desnudo es más duro que aquel entre el bosque y una matriz con plantas desarrolladas. En términos generales, se espera que luego de la siembra predomine el movimiento desde los ambientes naturales hacia los cultivos, mientras que durante la etapa de senescencia y cosecha, la dirección del movimiento se invertiría hacia los ambientes naturales, donde las especies buscarían refugio y recursos alternativos (French *et al.*, 2001; Rand *et al.*, 2006). Estos cambios en la dirección preponderante del movimiento estarían en relación con las variaciones en calidad y cantidad de recursos que los cultivos ofrecen a los insectos, dependiendo de sus hábitos alimentarios. Así, la matriz resulta atractiva para los insectos herbívoros una vez que las plantas cultivadas comienzan a crecer, mientras que los enemigos naturales se verán atraídos cuando las poblaciones de fitófagos se establezcan en la matriz, por lo que habría cierto desfase temporal entre estos dos niveles tróficos. Sin embargo, algunos grupos de fitófagos pueden llegar más tardíamente, por ejemplo especies que se alimenten de frutos o semillas, las cuales tenderían a colonizar el cultivo en etapas fenológicas avanzadas y a volver a los ambientes naturales luego de la cosecha.

Los artrópodos, particularmente los insectos, son un componente fundamental de la biodiversidad tanto en ambientes naturales como en agroecosistemas. Duelli & Obrist (2003) demostraron que más del 63% de la especies animales encontradas en paisajes agrícolas suizos dependen en alguna medida de la presencia de ambientes naturales, sugiriendo que el intercambio entre los ambientes es necesario al menos en alguna parte del ciclo biológico. A pesar de que se han usado diversas metodologías para conocer el uso que los artrópodos asociados a agroecosistemas hacen de los ambientes nativos, las trampas bidireccionales que permiten estudiar variaciones en la dirección del movimiento han sido poco utilizadas (Macfayden & Muller, 2013).

Finalmente, cabe señalar que si bien en los últimos años se ha incrementado marcadamente el conocimiento de la magnitud y consecuencias de los intercambios de organismos entre ambientes (ej. Macfayden & Muller, 2013; Schellhorn *et al.*, 2014), la mayoría de los estudios se han centrado en los aportes de los ambientes naturales a los cultivados, dejando relegado el movimiento inverso (Blitzer *et al.*, 2012) y los cambios en función de la fenología del cultivo (Schellhorn *et al.*, 2014). Más aún, no se ha evaluado

hasta el momento el efecto de la cobertura de ecosistemas naturales sobre el movimiento entre ambientes propiamente dicho. Por ello, conocer cómo los insectos se desplazan entre ambientes naturales y cultivados utilizando una perspectiva de paisaje, cómo influye el estado fenológico del cultivo sobre la dirección del movimiento y cómo varían los patrones de desplazamiento según el grupo funcional (gremio trófico) y taxonómico al que pertenecen los organismos, resulta de gran importancia para comprender la dinámica de cultivos y ambientes naturales.

En este capítulo, se analiza el desplazamiento de insectos entre bosque y cultivo con especial énfasis en la dirección del movimiento. Para esto, las comunidades fueron separadas en grupos funcionales relacionados con procesos y servicios ecosistémicos y en los órdenes más importantes. Además, se consideran las variaciones temporales en relación a los cambios fenológicos del cultivo de soja y los efectos de la cobertura de bosque en el paisaje sobre dicho movimiento. Los resultados se separan en tres secciones principales: comunidad total de artrópodos en movimiento, grupos funcionales y grupos taxonómicos. Para facilitar la comprensión y abordar conjuntamente las principales respuestas halladas, la discusión se organiza en función de las variables independientes analizadas: dirección del movimiento, cobertura de bosque y cambios temporales.

### **2.1.2 – Objetivo**

Estudiar el intercambio de insectos entre bosque Chaqueño Serrano y cultivo de soja, a escala de paisaje y considerando variaciones temporales.

### **2.1.3 - Objetivos particulares**

- 1-Conocer la dirección dominante del vuelo de los insectos entre el bosque y el cultivo de soja, teniendo en cuenta afinidades funcionales (gremios tróficos), evolutivas (órdenes) y el estado fenológico del cultivo
- 2-Evaluar la influencia de la cobertura de bosque en el paisaje sobre el movimiento

### **2.1.4 - Hipótesis y predicciones**

Los parches de bosque nativo actúan como refugio para los insectos durante el período del año en el que la matriz, desprovista de cultivos, no ofrece recursos para los

insectos. Luego de la siembra de la soja y a medida que las plantas crecen, la matriz resulta más atractiva y el bosque actúa como fuente para la colonización del cultivo. Por lo tanto, en primer lugar se predice que la dirección predominante del movimiento durante la etapa vegetativa de la soja será desde el bosque hacia el cultivo. Por el contrario, hacia el final de la etapa de fructificación, cuando se produce la senescencia de las plantas de soja, los insectos buscarán nuevamente refugiarse en el bosque y se predice que la dirección predominante se invertirá hacia el bosque. Además, al separar las comunidades a nivel funcional (gremios tróficos) y taxonómico (órdenes) se espera encontrar respuestas diferenciales, particulares de cada grupo. En este sentido se espera que, dentro de la tendencia general propuesta, el movimiento de enemigos naturales hacia el cultivo esté retardado con respecto a los herbívoros, por lo que sería más marcado en la segunda etapa que en la primera. Los polinizadores, por su parte, se verán atraídos a la matriz cuando comience la floración de la soja, por lo que se predice que en esta etapa presentarán mayor actividad y diferencias más marcadas entre direcciones.

Con respecto a la cobertura de bosque, los paisajes complejos dominados por bosque presentan mayor riqueza y abundancia de insectos (Fahrig, 2003; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), por lo que se espera que el movimiento en ambas direcciones sea más elevado en estos sitios. Por otro lado, otra hipótesis sugiere que en paisajes dominados por cultivos los remanentes de bosque son pequeños (Fahrig, 2003) y ofrecen menos recursos para las poblaciones de insectos (Root, 1973), por lo que se predice mayor movimiento hacia el cultivo y menor movimiento hacia el bosque a medida que disminuye la cobertura de bosque en el paisaje. Sin embargo, la gran cantidad de evidencia a favor de la mayor diversidad en paisajes con cobertura alta de ambientes naturales permite inclinarse por la primera hipótesis.

## **2.2 - MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.2.1 - Área de Estudio**

Los datos se colectaron en los mismos sitios mencionados en el capítulo 1, nueve círculos de paisaje de 500 m de diámetro con aproximadamente 5 a 80% de cobertura de bosque Chaqueño Serrano.

### **2.2.2 - Obtención y procesamiento de los datos**

La toma de datos se realizó utilizando las trampas de intercepción de vuelo mencionadas en el capítulo 1 (sección 1.2.2). Los muestreos se realizaron durante la temporada de cultivo de la soja. Las trampas estuvieron activas durante una semana en tres ocasiones (de aquí en adelante, etapas) durante la temporada 2010/2011. Las etapas de muestreo correspondieron a etapas fenológicas particulares del ciclo de la soja. El primer muestreo se realizó en la etapa vegetativa (fecha de colocación de las trampas: 13/12/2010), el segundo durante la etapa de floración (20/01/2011) y el tercero durante la etapa de fructificación (28/02/2011). Se colocó una trampa por cada sitio (dos direcciones por trampa x 9 sitios x 3 etapas = 54 muestras en total). Los lotes con soja fueron sembrados en fechas muy próximas, de manera que las distintas etapas del cultivo coincidieron en todos los sitios seleccionados.

Luego de siete días, el contenido de cada trampa fue filtrado y almacenado en recipientes plásticos con alcohol 70%, rotulados con el número de sitio, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento (hacia el cultivo o hacia el bosque). Las muestras fueron llevadas a laboratorio, donde se conservaron en alcohol 70% para su posterior análisis.

Los artrópodos contenidos en cada muestra fueron separados en órdenes utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Lumi DV4. Posteriormente, cada orden fue separado en familias utilizando claves dicotómicas (Triplehorn & Johnson, 2005) y los ejemplares de cada familia fueron separados en morfoespecies (de aquí en adelante, especies), basándose en características morfológicas (color, forma, tamaño, estructuras particulares, etc.). Adicionalmente, los ejemplares fueron asignados a grupos funcionales según el hábito dominante de la familia a que pertenecen (fitófagos / predadores / parasitoides /

polinizadores / detritívoros / otros) (Triplehorn & Johnson, 2005). Con el material identificado se confeccionaron colecciones de referencia, depositadas en el Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba.

### 2.2.3 - Análisis estadísticos

Para cada etapa, sitio y dirección del movimiento se calculó la abundancia y riqueza (número de especies) totales por trampa. También se calcularon riqueza y abundancia para los principales grupos funcionales relacionados con procesos y servicios ecosistémicos (fitófagos, enemigos naturales, detritívoros y polinizadores) y para los órdenes más importantes en términos de abundancia y riqueza (ambas variables para Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera; sólo abundancia para Thysanoptera).

Con los datos de las tres etapas se calculó la completitud del muestreo utilizando estimadores no paramétricos de la diversidad (Chao 1, Jackknife 1 y Bootstrap) mediante el software Estimates versión 9.1.0 (Colwell, 2013). En los gráficos de completitud del muestreo se incluyeron también el número de *singletons* (especies representadas por un único individuo) y de *doubletons* (especies representadas por dos individuos). Además, para cada etapa se confeccionaron curvas de rango-abundancia para comparar la estructura de las comunidades.

Se analizó la composición taxonómica de las comunidades mediante Análisis Multidimensional No Métrico (NDMS) y análisis de similitud (Anosim) mediante el software PRIMER (versión 5.2.4; Clarke & Gorley, 2001). Para ambos análisis se utilizaron los datos de presencia-ausencia de todas las especies para quitar peso a la abundancia y con estos valores se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis. El Anosim permite determinar si la composición taxonómica difirió significativamente entre direcciones, etapas y cobertura de bosque mediante modelos nulos que calculan la probabilidad de que las diferencias observadas sean mayores que las esperadas por azar. Debido a que este método no contempla el uso de variables independientes continuas, para buscar diferencias en la composición asociadas a la estructura del paisaje, la cobertura de bosque se transformó en un factor con dos niveles: paisajes con baja cobertura de bosque (menor o igual al 30%, 17% en promedio; incluye a 4 sitios) y con alta cobertura (40% o más de bosque en el paisaje, 59% en promedio; 5 sitios). Esta división se realizó considerando la teoría del umbral del 20-30% (Fahrig, 2003), que postula que en paisajes con coberturas de

hábitats naturales menores a 20-30% se producen extinciones que aumentarían los efectos de la fragmentación de hábitat.

Se realizó un análisis de partición de la diversidad (Lande, 1996) para determinar la contribución de los distintos componentes a la diversidad total. Este análisis divide la diversidad total ( $\gamma$ ) del conjunto de los datos en los componentes de diversidad promedio dentro de muestras ( $\alpha$ ) y diversidad entre muestras ( $\beta$ ). A su vez, siguiendo la estructura anidada del diseño de muestreo, el componente  $\beta$  puede descomponerse considerando las diferentes escalas. Por lo tanto, la diversidad total ( $\gamma$ ) se dividió en: la diversidad promedio por trampa ( $\alpha_T$ ), la diversidad entre trampas ( $\beta_T$ ), la diversidad entre sitios ( $\beta_S$ ), la diversidad entre tipos de cobertura de bosque en el paisaje ( $\beta_C$ ) y la diversidad entre etapas ( $\beta_E$ ). Este análisis se realizó con el software Partition (versión 3.0; Veech & Crist, 2009). Mediante aleatorizaciones, el programa calcula además si las diversidades  $\alpha$  y  $\beta$  halladas en cada escala fueron mayores a lo esperado por azar.

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs) para evaluar los efectos de la cobertura de bosque, la dirección del movimiento y la etapa sobre la abundancia y riqueza total, de los grupos funcionales y de los órdenes mencionados anteriormente. En todos los modelos se utilizaron como variables de efectos fijos la cobertura de bosque, la dirección del movimiento y la etapa, y se incluyeron las interacciones Cobertura x Dirección, Cobertura x Etapa y Dirección x Etapa. Además, el sitio se incluyó como factor aleatorio para considerar la dependencia de los datos y la estructura anidada del diseño.

Todos los GLMMs fueron realizados en R (versión 2.15.3). Para los datos de riqueza se utilizó una distribución Poisson de los errores y una función de enlace log, mediante la función *lmer* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Los datos de abundancia (y en algunos casos de riqueza, se detalla en las tablas de resultados) mostraron sobredispersión, por lo que se utilizó una distribución binomial negativa para los errores y una función de enlace log, mediante la función *glmer.nb* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Para la obtención del mejor modelo, se compararon todos los modelos posibles comenzando con el modelo más complejo que incluyó las interacciones entre las variables mediante AICc (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson 2002), seleccionando el modelo con el menor valor de AICc. Los valores de AICc fueron calculados con el paquete MuMIn (Barton, 2009). Para analizar si existió auto-

correlación espacial, se realizaron gráficos de los residuos de los modelos en función de las coordenadas geográficas utilizando el paquete gstat (Pebesma, 2004) y variogramas de los residuos (Zuur *et al.*, 2009), sin encontrarse ningún patrón evidente.

## 2.3 - RESULTADOS

### 2.3.1 - Comunidad total de artrópodos en movimiento

Se capturaron con las trampas de intercepción de vuelo un total de 54.783 ejemplares correspondientes a 19 órdenes, 164 familias y 1.041 especies (Anexo). La curva de acumulación de especies por esfuerzo de muestreo (Figura 2.1) no alcanzó una asíntota y los valores de singletons y doubletons se estabilizaron alrededor de las 30 muestras, sin mostrar una disminución en el número de singletons. Alrededor del 29% de las especies sólo fueron encontradas en una muestra y 14% en dos. Sin embargo, el porcentaje de completitud del muestreo varió entre 75-87%, dependiendo del estimador que se utilizó para determinarlo (Tabla 2.1), por lo que la muestra puede considerarse representativa.

	Chao 1	Jack 1	Bootstrap
Riqueza estimada	1349,03 ± 46,07	1371,76 ± 32,59	1193,78
Compleitud (%)	77,17	75,89	87,2

Tabla 2.1 – Valores de riqueza calculados mediante estimadores no paramétricos y porcentaje de completitud del muestreo para cada estimador.

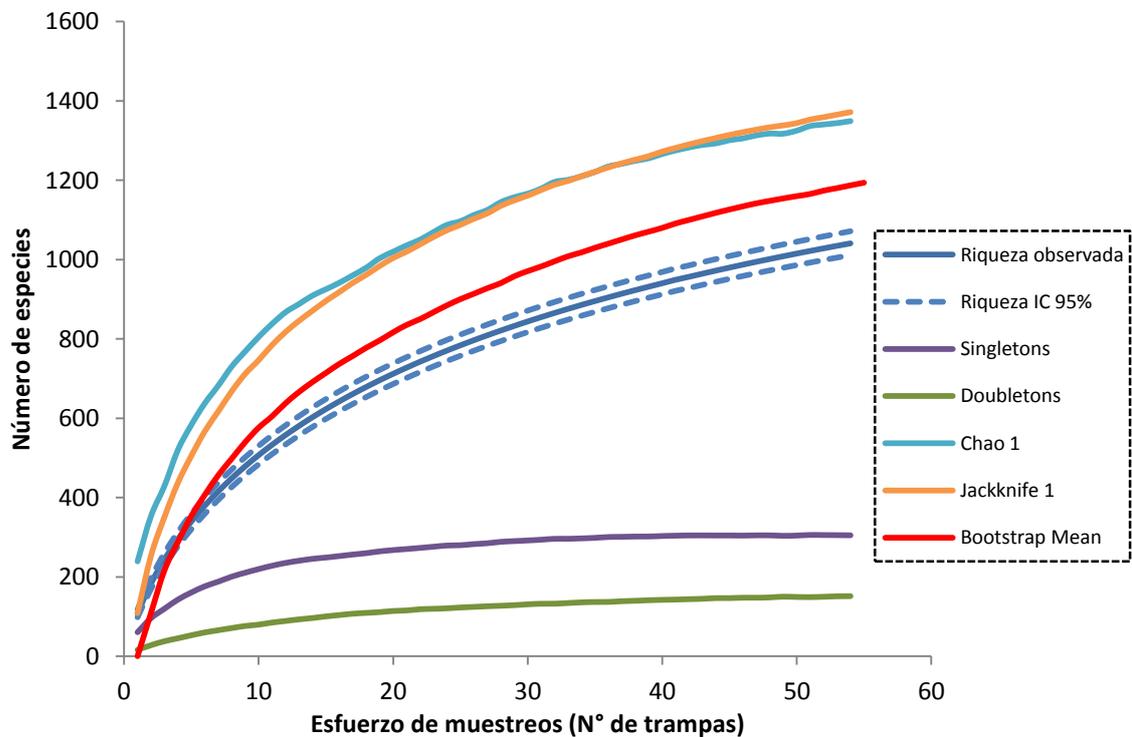


Figura 2.1 - Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo muestral para la riqueza observada, su intervalo de confianza del 95% y los estimadores Chao 1, Jackknife 1 y Bootstrap. Se muestran además el número de singletons y doubletons.

El número total de insectos disminuyó a medida que avanzó la temporada, con 51,5% de los ejemplares capturados en la etapa vegetativa de la soja, 37,1% en la etapa de floración y el 11,4% restante en la etapa de fructificación. Los valores de abundancia equivalen a aproximadamente 747 insectos moviéndose por día y por metro cuadrado en la interfase bosque-cultivo en la etapa vegetativa, 537 en la floración y 165 en la fructificación. En cuanto al número de especies, también mostró un patrón de disminución temporal, aunque las diferencias no fueron tan marcadas. Un total de 713 especies fueron capturadas en la etapa vegetativa, 664 en la etapa de floración y 403 en la de fructificación. Con respecto a los órdenes dominantes, los grupos más abundantes fueron los mismos en las tres etapas (Diptera, Thysanoptera e Hymenoptera), con escasas variaciones temporales. La estructura de las comunidades no fue constante a lo largo del tiempo (Figura 2.2). Se observó en la etapa vegetativa una marcada dominancia de una especie (Diptera, Drosophilidae Sp. 1), seguidas por otras también muy abundantes. En la etapa de floración también se observó la dominancia de un grupo de especies, mientras que en la de fructificación la distribución de individuos en las especies fue más equitativa.

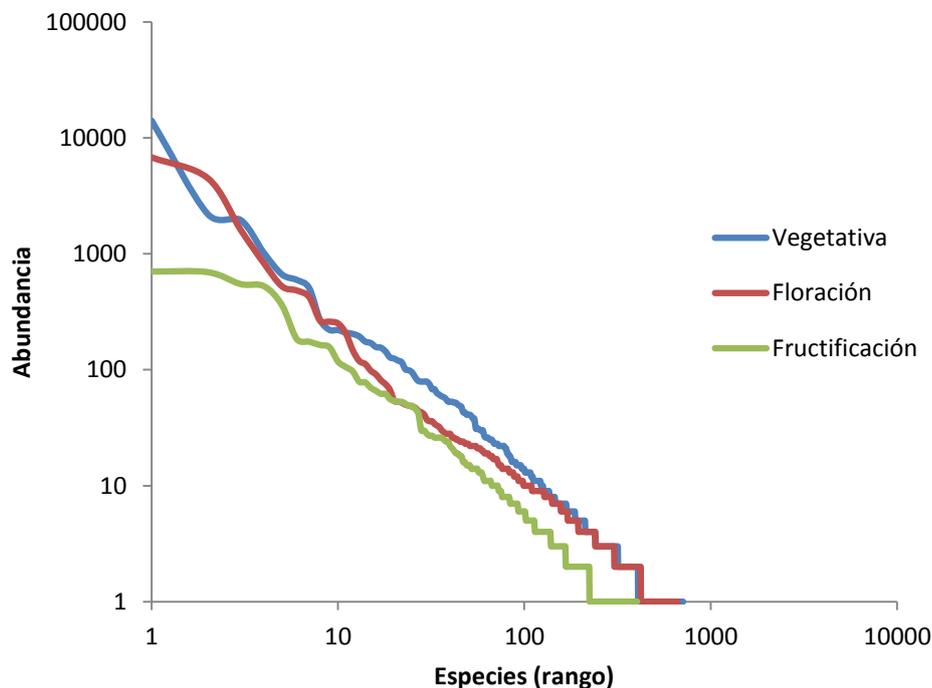


Figura 2.2 – Curvas de rango – abundancia de las comunidades de insectos capturadas con trampas de intercepción de vuelo en cada etapa de muestreo.

Según el análisis de partición aditiva de la diversidad, la diversidad  $\beta$  entre tipos de cobertura y la diversidad  $\beta$  temporal fueron las únicas que presentaron valores mayores a

los esperados por azar (Tabla 2.2). La  $\beta$  entre paisajes representó el 19% de la diversidad y, mientras que la  $\beta$  temporal representó el 36%, siendo el componente que más aportó a la diversidad total.

Nivel	Observado	Esperado
Dirección	$\alpha_d = 108,1$ $\beta_d = 58,37$	$\alpha_d = 139,9$ $\beta_d = 74,1$
Sitio	$\alpha_s = 166,48$ $\beta_s = 300,69$	$\alpha_s = 214$ $\beta_s = 309$
Cobertura	$\alpha_c = 467,17$ <b><math>\beta_c = 198,83^*</math></b>	$\alpha_c = 523$ $\beta_c = 189,4$
Etapas	$\alpha_t = 666$ <b><math>\beta_t = 375^*</math></b>	$\alpha_t = 712,3$ $\beta_t = 328,7$

Tabla 2.2 – Partición aditiva de la diversidad. Para cada nivel se muestran los valores observados y esperados por azar para los componentes  $\alpha$  y  $\beta$ . El \* indica valores mayores a los esperados por azar.

Considerando la riqueza de insectos capturados por etapas en cada sitio, no hubo diferencias entre direcciones pero sí entre etapas, con menos especies en la etapa de fructificación (Tabla 2.3; Figura 2.3a). Además, la relación entre la riqueza y la cobertura de bosque reveló una interacción con la etapa: durante la etapa vegetativa y la de floración la riqueza no se relacionó con la cobertura, pero en la etapa de fructificación la riqueza aumentó en paisajes con mayor cobertura de bosques (Figura 2.4). En cuanto al número de ejemplares, se encontró una disminución en la abundancia a lo largo de la temporada (Tabla 2.3; Figura 2.3b), sin diferencias considerando la dirección del movimiento y sin relación con la cobertura de bosque en el paisaje.

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	P
Riqueza <sup>b</sup>	569,8	Dirección	0,56
		Cobertura	0,40
		Etapas	<b>&lt;0,0001</b>
		Cobertura * Etapas	<b>0,02</b>
Abundancia <sup>b</sup>	726,8	Dirección	0,38
		Cobertura	0,53
		Etapas	<b>&lt;0,0001</b>

Tabla 2.3 – Efectos fijos de GLMMs para la abundancia (N) y la riqueza de especies (S) en trampas de intercepción de vuelo. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y los valores de p para las variables independientes utilizadas. Las interacciones que no se mencionan en la tabla tuvieron un valor de  $p > 0,05$ . Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (<sup>p</sup>=poisson; <sup>b</sup>=binomial negativa).

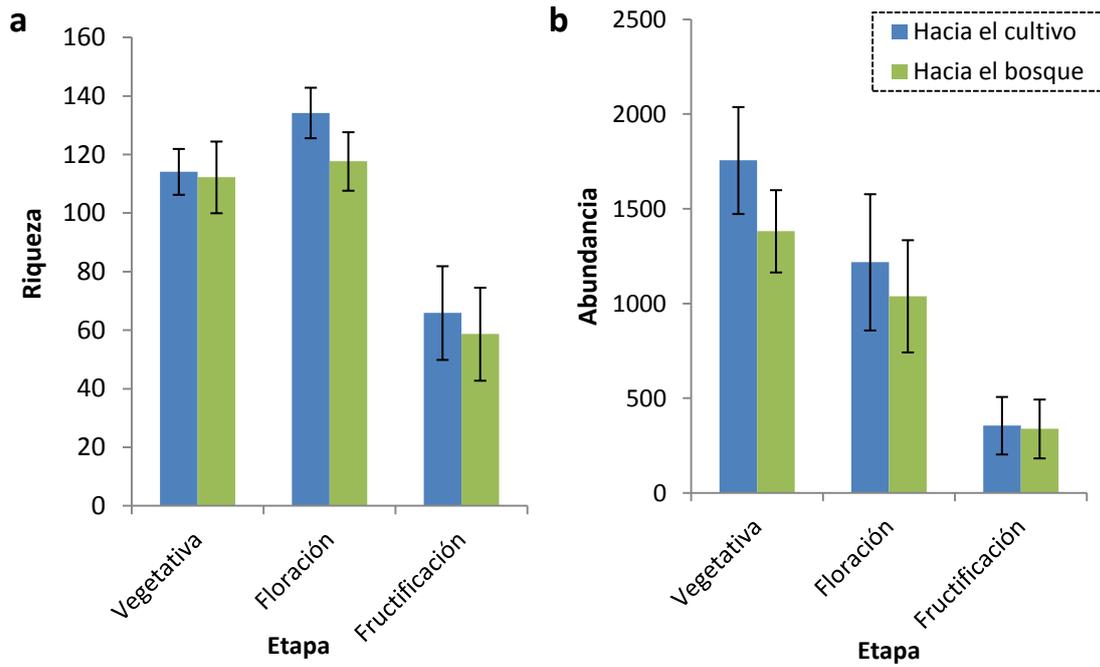


Figura 2.3—Riqueza total (a) y abundancia (b) en trampas de intercepción de vuelo en función de la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Columnas azules representan el movimiento desde el bosque hacia el cultivo y columnas verdes desde el cultivo hacia el bosque.

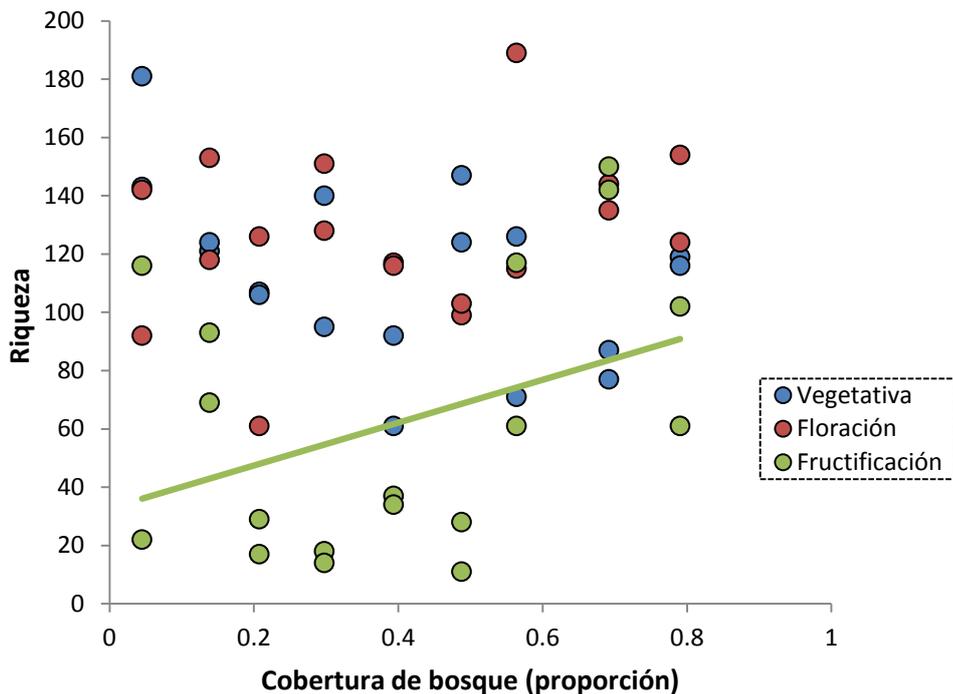


Figura 2.4—Riqueza total en trampas de intercepción de vuelo en función de la proporción de cobertura de bosque en el paisaje y la etapa de muestreo. Círculos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. La recta representa la relación entre la riqueza y la cobertura en las etapas en las que la pendiente fue significativa, utilizándose los mismos colores que en los círculos.

La composición taxonómica de las comunidades de insectos desplazándose entre bosque y cultivo de soja mostró fuertes variaciones temporales, con las muestras de las tres

etapas formando tres grupos (Figura 2.5). Además, dentro de cada etapa hubo una tendencia, principalmente en la etapa vegetativa y de floración, a que los sitios con baja y alta cobertura de bosque se separen. El Anosim para la composición reforzó estos resultados, ya que hubo diferencias significativas entre etapas ( $R=0,674$ ;  $p=0,001$  para el test global y para todas las combinaciones) y entre coberturas de bosque ( $R=0,321$ ;  $p=0,001$ ), mientras la composición no varió entre las direcciones del movimiento ( $R=-0,02$ ;  $p=0,88$ ).

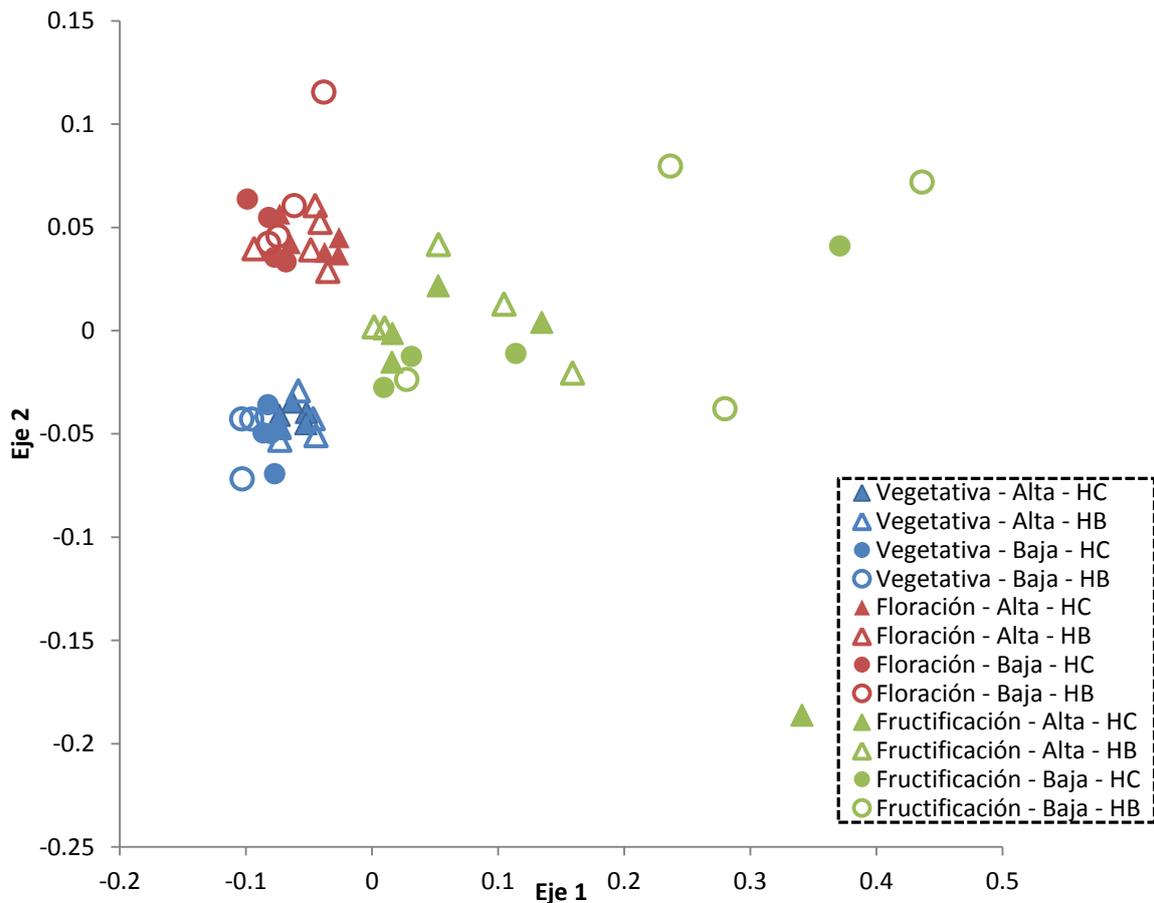


Figura 2. 5 – NDMS para la composición taxonómica de las comunidades capturadas con trampas de intercepción de vuelo en la interfase bosque-cultivo. Símbolos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Los triángulos representan sitios con cobertura alta de bosque y los círculos sitios con baja cobertura. Símbolos rellenos representan movimiento desde el bosque hacia el cultivo (HC) y símbolos vacíos desde el cultivo hacia el bosque (HB).

### 2.3.2 - Grupos funcionales

Con respecto a los diferentes grupos funcionales, se observó que la riqueza de fitófagos sólo varió en función de la etapa del cultivo (Tabla 2.4; Figura 2.6a), siendo mayor en la etapa vegetativa ( $47,22 \pm 1,94$ ), media en la floración ( $31 \pm 1,81$ ) y menor en la de fructificación ( $19,56 \pm 3,09$ ). Los enemigos naturales presentaron menor riqueza en la fructificación (Tabla 2.4; Figura 2.6b) (Etapa vegetativa  $45 \pm 2,41$ ; Floración  $49,06 \pm 3,61$ ;

Fructificación  $19,17 \pm 3,86$ ) y una interacción entre Cobertura y Etapa, con una relación positiva entre la riqueza y la cobertura de bosque únicamente durante la fructificación (Figura 2.7). La riqueza de insectos polinizadores mostró el mismo patrón que la de enemigos naturales, presentando un menor número de especies durante la fructificación (Tabla 2.4; Figura 2.6c) (Etapa vegetativa  $5,72 \pm 0,66$ ; Floración  $6,5 \pm 0,69$ ; Fructificación  $1,89 \pm 0,49$ ) y, únicamente en esta etapa, una relación positiva entre riqueza y cobertura de bosque (Figura 2.8). Finalmente, la riqueza de detritívoros fue menor en la etapa de fructificación (Tabla 2.4; Figura 2.6d) y presentó una interacción significativa Cobertura x Dirección: el número de especies que se movieron desde el cultivo al bosque aumentó con la cobertura de bosque, mientras que los que se desplazaron desde el bosque al cultivo no presentaron ninguna relación (Figura 2.9).

Variable respuesta	AICc	Variables independientes	Valores de p
Riqueza fitófagos <sup>bn</sup>	434,8	Dirección Cobertura Etapa	0,34 0,70 <b>&lt;0,0001</b>
Riqueza enemigos naturales <sup>bn</sup>	464,3	Dirección Cobertura Etapa Cobertura * Etapa	0,40 0,47 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,008</b>
Riqueza polinizadores <sup>p</sup>	244,3	Dirección Cobertura Etapa Cobertura*Etapa	0,87 0,71 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,002</b>
Riqueza detritívoros <sup>bn</sup>	355,2	Dirección Cobertura Etapa Cobertura*Dirección	0,21 0,18 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,02</b>
Abundancia fitófagos <sup>bn</sup>	747,8	Dirección Cobertura Etapa Cobertura * Etapa	0,99 0,64 <b>0,0006</b> <b>0,03</b>
Abundancia enemigos naturales <sup>bn</sup>	570,7	Dirección Cobertura Etapa Cobertura*Etapa	<b>0,07</b> 0,91 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,02</b>
Abundancia polinizadores <sup>bn</sup>	357,6	Dirección Cobertura Etapa	0,95 0,92 <b>&lt;0,0001</b>
Abundancia detritívoros <sup>bn</sup>	720,8	Dirección Cobertura Etapa Dirección * Etapa	0,43 0,85 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,004</b>

Tabla 2.4– Efectos fijos de GLMMs para la riqueza y abundancia de insectos fitófagos, enemigos naturales, polinizadores y detritívoros. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y los valores de p para las variables independientes utilizadas. Las interacciones no mencionadas en la tabla tuvieron un  $p > 0,05$ . Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada ( $p$ =poisson;  $bn$ =binomial negativa).

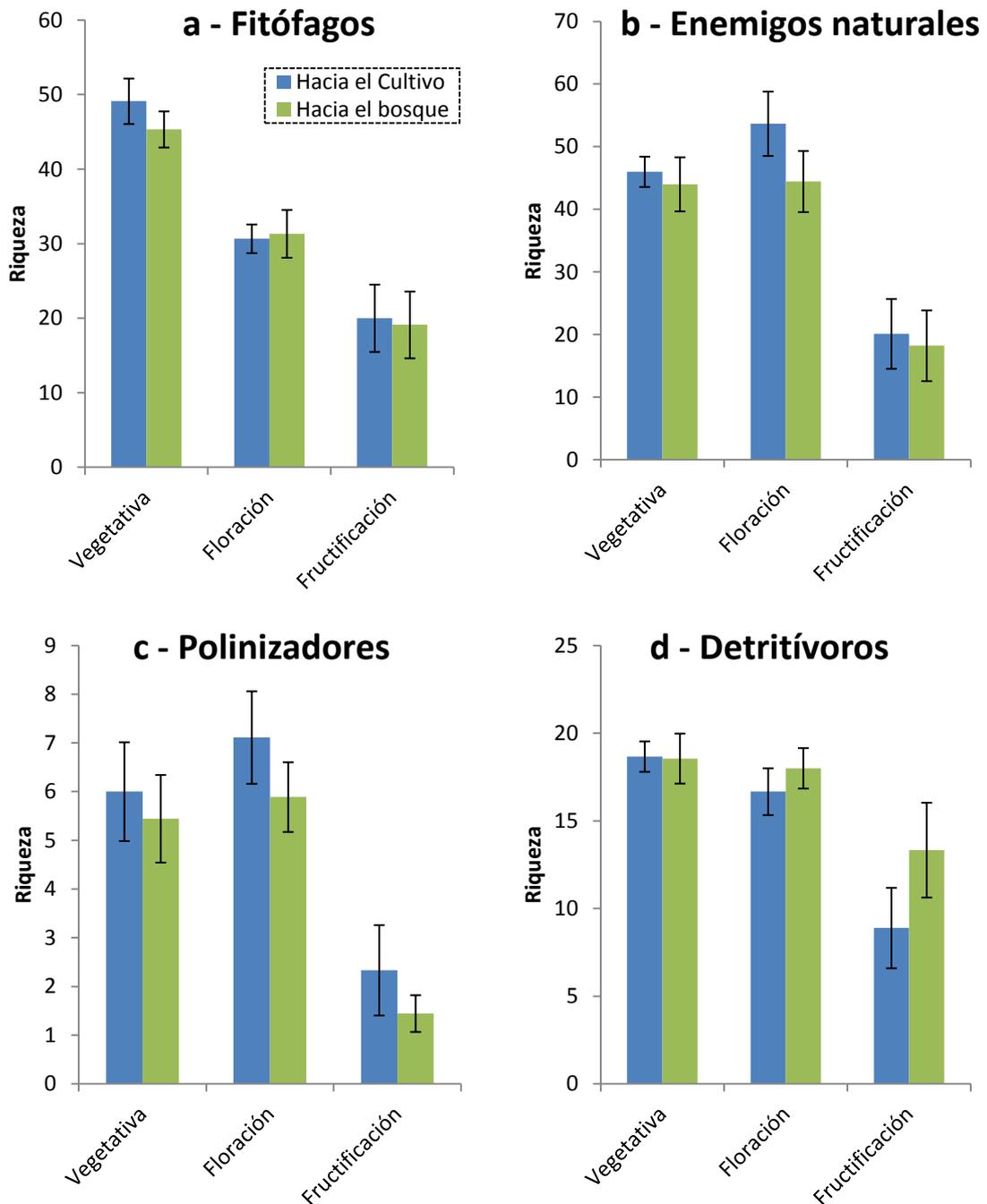


Figura 2.6 – Riqueza de insectos fitófagos (a), enemigos naturales (b), polinizadores (c) y detritívoros (d) en trampas de intercepción de vuelo en función de la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Columnas azules representan el movimiento desde el bosque hacia el cultivo y columnas verdes desde el cultivo hacia el bosque.

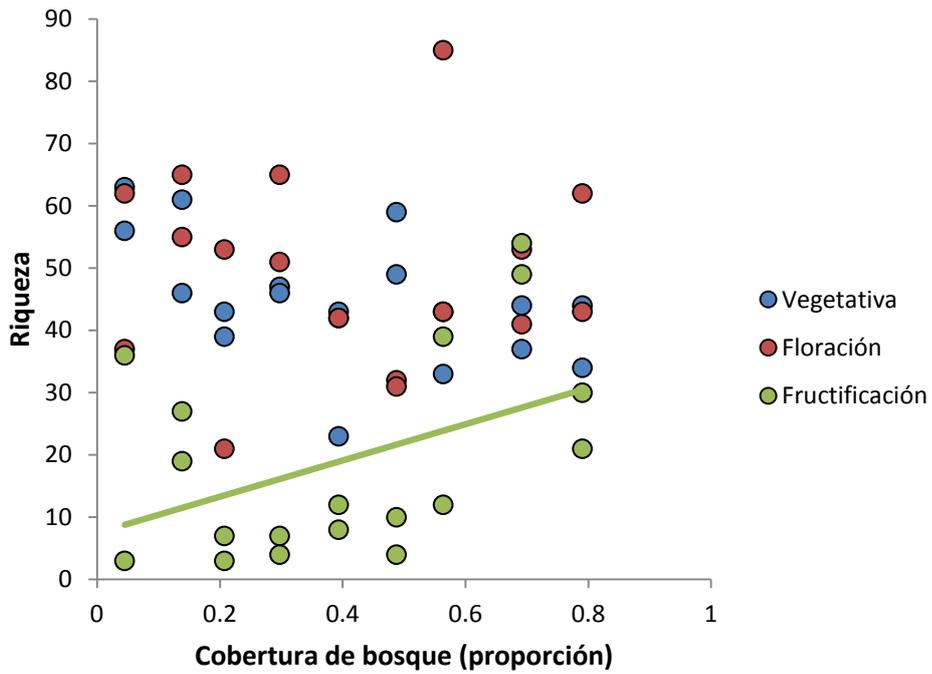


Figura 2.7 – Riqueza de enemigos naturales en trampas de interceptación de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo: vegetativa (círculos azules), floración (círculos rojos) y fructificación (círculos verdes).

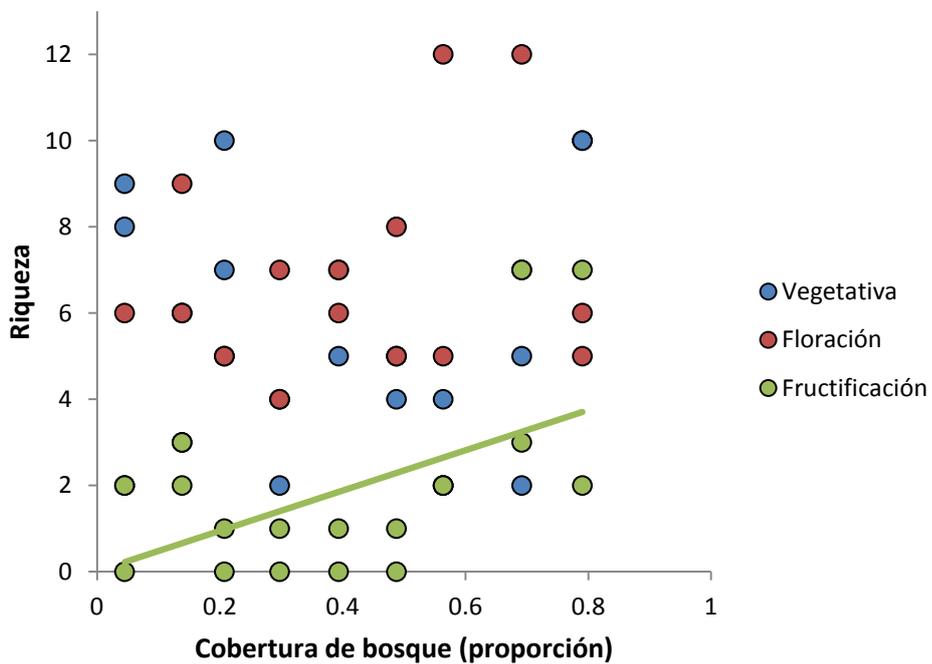


Figura 2.8 – Riqueza de polinizadores en trampas de interceptación de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo: vegetativa (círculos azules), floración (círculos rojos) y fructificación (círculos verdes).

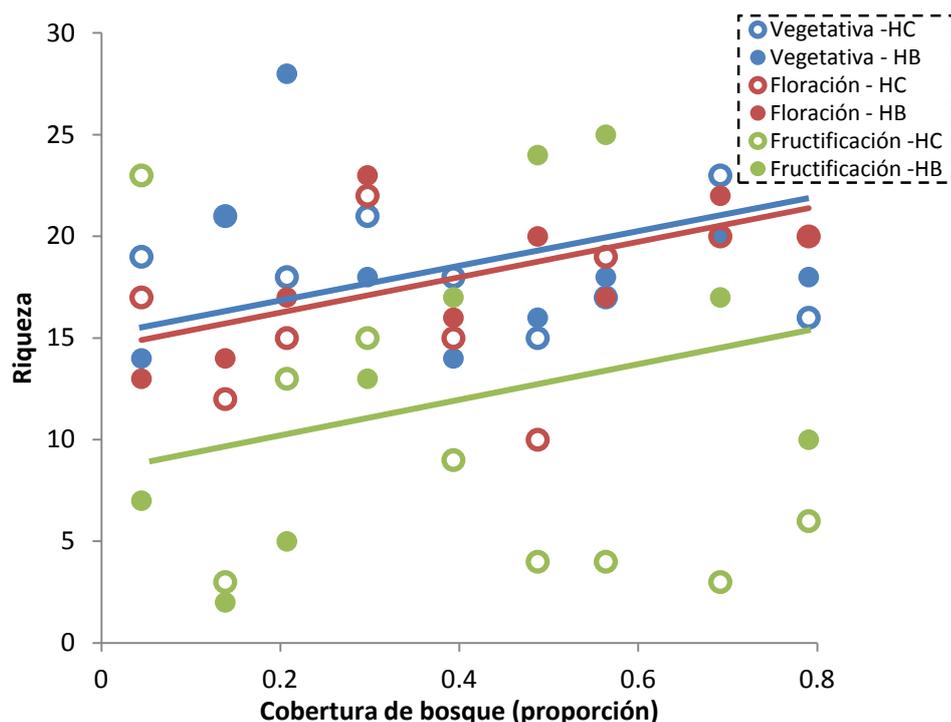


Figura 2.9 – Riqueza de detritívoros en función de proporción de cobertura de bosque, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Círculos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Símbolos rellenos representan movimiento desde el cultivo hacia el bosque y símbolos vacíos desde el bosque hacia el cultivo.

La abundancia de los insectos fitófagos fue menor en la fructificación (Etapa vegetativa  $349,11 \pm 45,28$ ; Floración  $764,17 \pm 210,85$ ; Fructificación  $165,5 \pm 54,5$ ) y se detectó una interacción significativa Cobertura x Etapa, con relaciones positivas entre la cobertura de bosques y la abundancia para floración y fructificación (Tabla 2.4; Figura 2.10). La abundancia de enemigos naturales fue menor en la fructificación, y se relacionó positivamente con la cobertura de bosque en esa etapa (interacción Cobertura x Etapa significativa; Tabla 2.4; Figura 2.11a). En las tres etapas, el número de insectos desplazándose hacia el cultivo fue mayor que el número que se desplazó hacia el bosque (Figura 2.11b). La abundancia de insectos polinizadores no se relacionó con la cobertura de bosque ni se observaron variaciones en el número de insectos moviéndose en distintas direcciones, pero fue mayor en la floración ( $19,67 \pm 2,44$ ), menor en la fructificación ( $3,61 \pm 0,97$ ) y media en la etapa vegetativa ( $12 \pm 1,87$ ; Tabla 2.4; Figura 2.12a). Por último, la abundancia de insectos detritívoros presentó variaciones en el tiempo, disminuyendo a lo largo de la temporada ( $1041,94 \pm 141,74$  ejemplares en la etapa vegetativa;  $189,61 \pm 23,57$  en floración y  $94,44 \pm 34,15$  en fructificación). Además, se registró una interacción significativa Dirección x Etapa, ya que sólo en la etapa de fructificación existieron

diferencias entre direcciones, moviéndose más ejemplares desde el cultivo al bosque (Bosque a Cultivo:  $41,78 \pm 19,01$ ; Cultivo a Bosque:  $147,11 \pm 62,47$ ) (Tabla 2.4; Figura 2.12b).

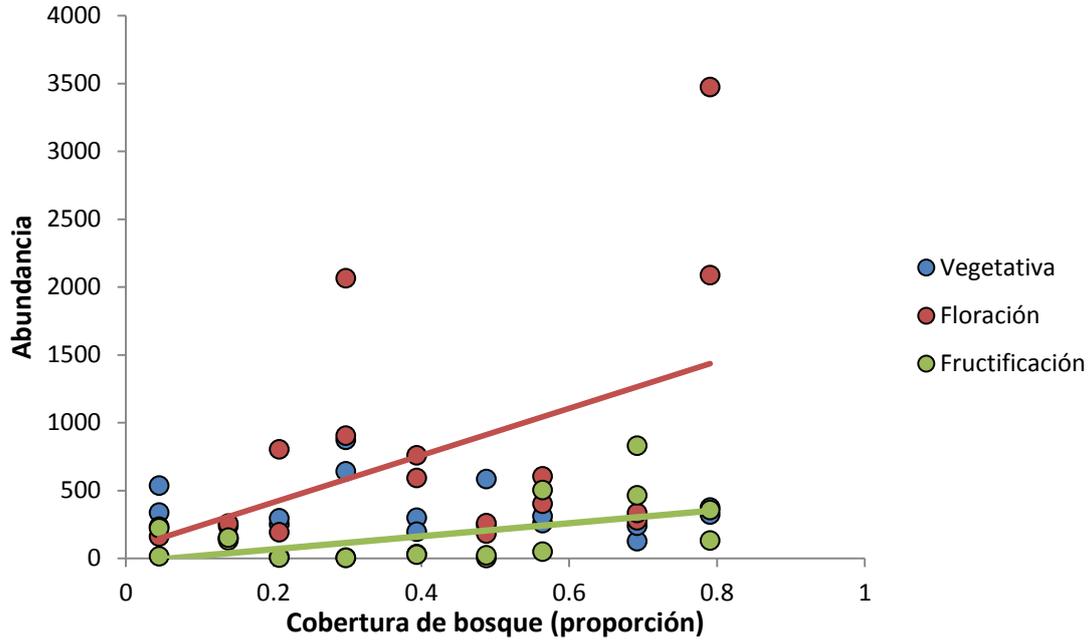


Figura 2.10 –Abundancia de insectos fitófagos en trampas de intercepción función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo. Círculos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación.

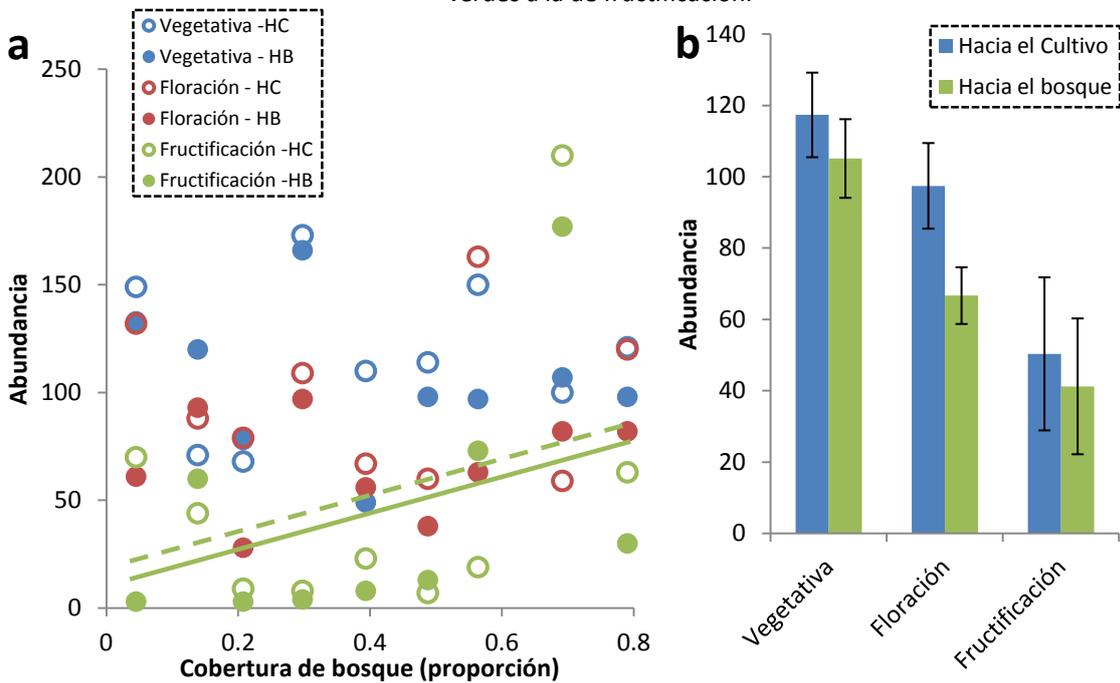


Figura 2.11–Abundancia de enemigos naturales en función de (a) la cobertura de bosque, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Círculos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Símbolos rellenos representan movimiento desde el cultivo hacia el bosque y vacíos desde el bosque hacia el cultivo. Para la etapa de fructificación, la línea sólida representa la relación entre la cobertura de bosque y el número de ejemplares desplazándose hacia el bosque y la línea con guiones desde el bosque hacia el cultivo (b) la dirección del movimiento y la etapa.

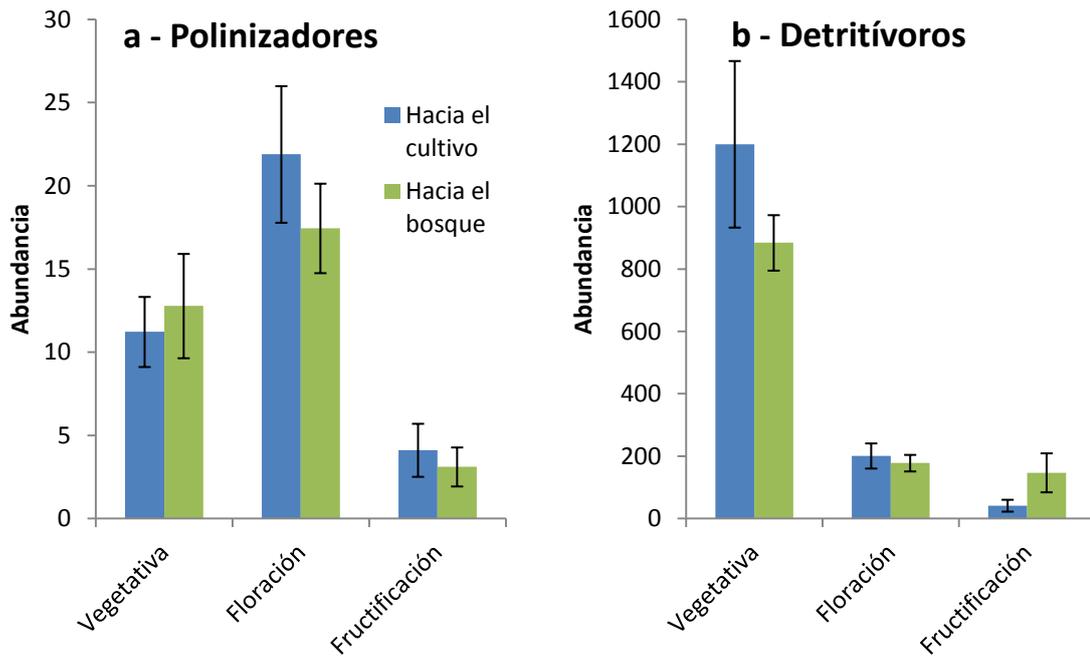


Figura 2.12 – Abundancia de (a) insectos polinizadores y (b) detritívoros en función de la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Columnas azules representan el movimiento desde el bosque hacia el cultivo y columnas verdes desde el cultivo hacia el bosque.

### 2.3.3 - Grupos taxonómicos más relevantes

Los órdenes más importantes capturados con las trampas de intercepción mostraron diferentes patrones de movimiento entre el bosque y el cultivo (Tabla 2.5). La riqueza de Coleópteros fue menor en la etapa de fructificación, presentó diferencias marginalmente significativas entre direcciones, con más especies moviéndose desde el bosque hacia el cultivo (Tabla 2.5; Figura 2.13a), y además presentó una interacción entre la dirección del movimiento y la cobertura de bosque, ya que el número de especies que se desplazaron desde el bosque disminuyó con la cobertura de bosque (Figura 2.13b). El número de especies de Hymenoptera presentó una interacción entre la dirección y la etapa: más especies se desplazaron desde el bosque al cultivo en la etapa vegetativa, no hubo diferencias en la de floración y en la de fructificación más especies se desplazaron desde el cultivo hacia el bosque (Tabla 2.5; Figura 2.14a). También hubo una interacción entre dirección y cobertura de bosque, ya que la cantidad de especies moviéndose hacia el bosque se relacionó de forma positiva con la cobertura (Figura 2.14b). Por otra parte, las riquezas de Hemiptera y Diptera presentaron el mismo patrón, una disminución a lo largo de la temporada y una interacción Dirección x Cobertura, con un aumento en las especies moviéndose desde el cultivo hacia el bosque a medida que aumentó la cobertura de bosque en el paisaje (Tabla 2.5; Figura 2.15). Finalmente, la riqueza de Lepidoptera fue mayor en la

etapa vegetativa y mostró una interacción entre la dirección y la etapa, ya que en la etapa vegetativa no hubo diferencias significativas entre direcciones, mientras que en las etapas de floración y fructificación más especies se dirigieron desde el cultivo hacia el bosque (Tabla 2.5; Figura 2.16).

Orden	Variable respuesta	AICc	Variables independientes	Valor de p
Coleoptera	Riqueza <sup>b</sup>	394,3	Dirección Cobertura Etapa Dirección x Cobertura	<b>0,07</b> <b>0,05</b> <b>&lt;0,0001</b> <b>0,07</b>
	Abundancia <sup>b</sup>	485,9	Dirección Cobertura Etapa	0,66 0,83 <b>&lt;0,0001</b>
Hymenoptera	Riqueza <sup>b</sup>	435,7	Dirección Cobertura Etapa Dirección x Cobertura Dirección x Etapa	<b>0,009</b> 0,21 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,008</b> <b>0,001</b>
	Abundancia <sup>b</sup>	545,5	Dirección Cobertura Etapa	0,66 0,59 <b>&lt;0,0001</b>
Hemiptera	Riqueza <sup>b</sup>	376,9	Dirección Cobertura Etapa Dirección x Cobertura	0,15 0,21 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,01</b>
	Abundancia <sup>b</sup>	486,5	Dirección Cobertura Etapa Cobertura x Etapa	0,56 0,78 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,01</b>
Diptera	Riqueza <sup>b</sup>	428,8	Dirección Cobertura Etapa Dirección x Cobertura	0,20 0,12 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,005</b>
	Abundancia <sup>b</sup>	755,5	Dirección Cobertura Etapa	0,13 0,79 <b>&lt;0,0001</b>
Lepidoptera	Riqueza <sup>p</sup>	275,9	Dirección Cobertura Etapa Dirección x Cobertura	0,42 0,59 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,05</b>
	Abundancia <sup>b</sup>	453,9	Dirección Cobertura Etapa Cobertura x Etapa	0,31 <b>0,006</b> <b>&lt;0,0001</b> <b>0,002</b>
Thysanoptera	Abundancia <sup>b</sup>	355,2	Dirección Cobertura Etapa	0,47 <b>0,01</b> <b>&lt;0,0001</b>

Tabla 2.5 – Efectos fijos de GLMMs para la riqueza y abundancia de coleópteros, himenópteros, hemípteros, dípteros y lepidópteros y abundancia de thysanópteros. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y los valores de p para las variables independientes utilizadas. Las interacciones no mencionadas en la tabla tuvieron un  $p > 0,05$ . Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (<sup>p</sup>=poisson; <sup>b</sup>=binomial negativa).

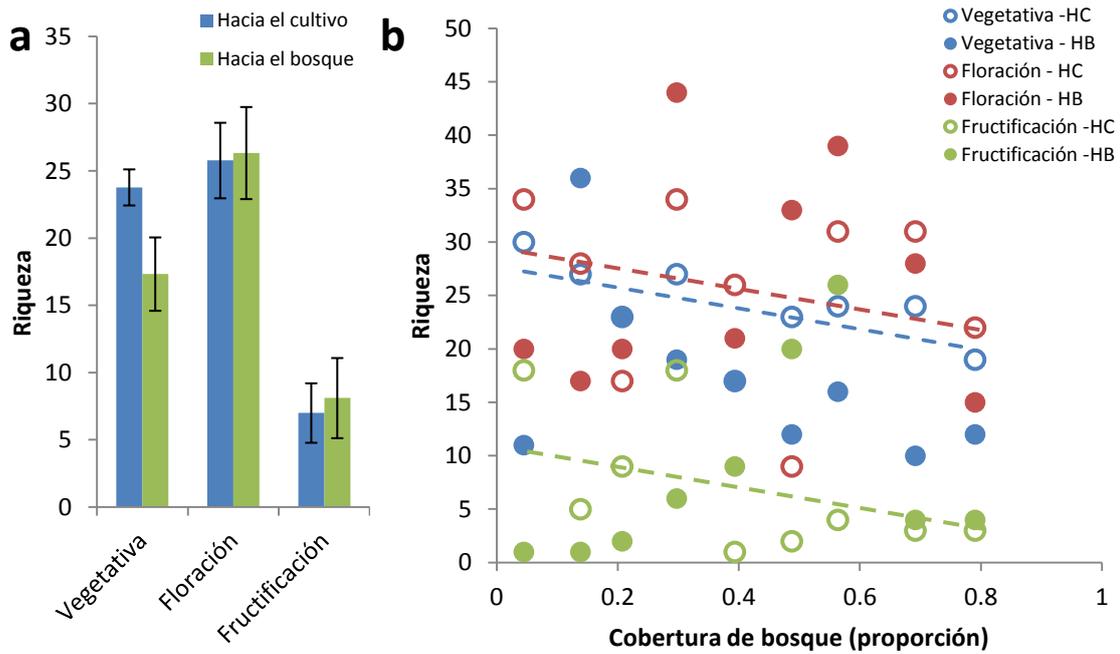


Figura 2.13 - Riqueza de coleópteros en trampas de intercepción de vuelo (a) en función de la dirección del movimiento y la etapa y (b) en función de proporción de cobertura de bosque, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Círculos y líneas azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Símbolos rellenos representan movimiento desde el cultivo hacia el bosque y símbolos vacíos desde el bosque hacia el cultivo.

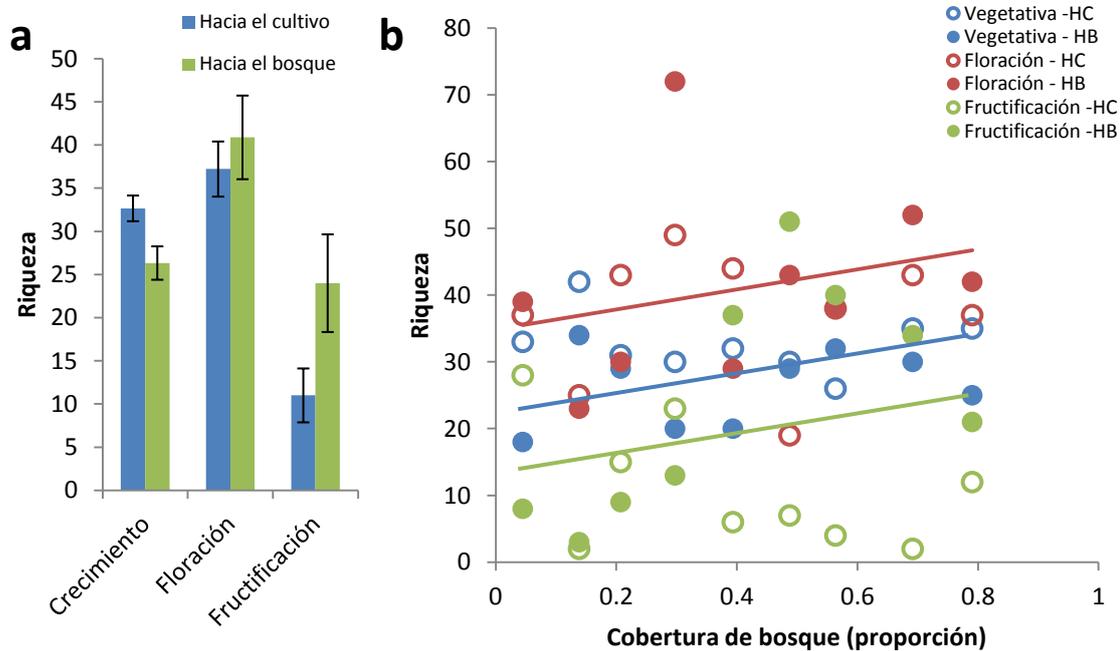


Figura 2.14 – Riqueza de himenópteros en trampas de intercepción de vuelo (a) en función de la dirección del movimiento y la etapa y (b) en función de proporción de cobertura de bosque, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Círculos y líneas azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Símbolos rellenos representan movimiento desde el cultivo hacia el bosque y símbolos vacíos desde el bosque hacia el cultivo.

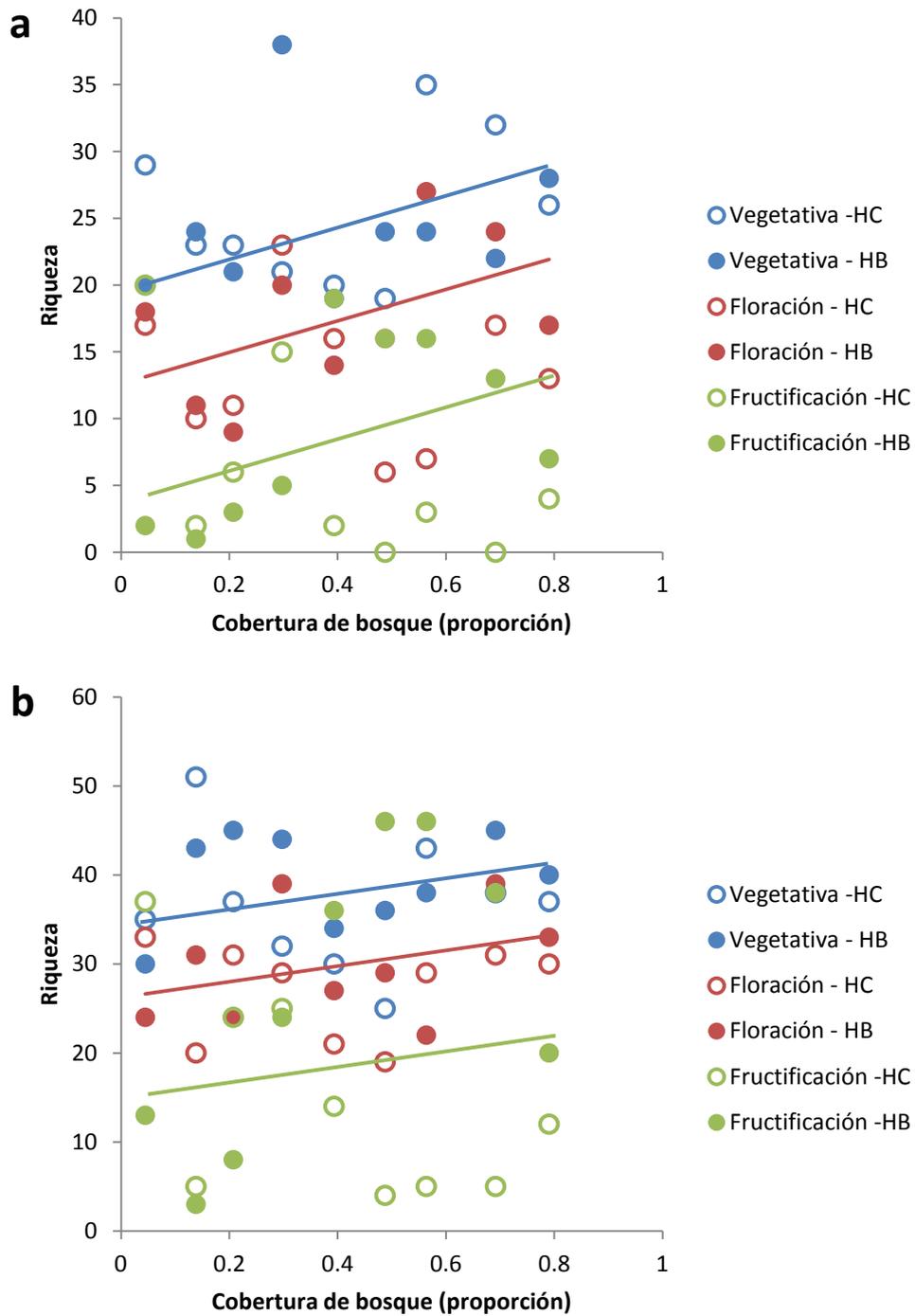


Figura 2.15 - Riqueza de (a) hemípteros y (b) dípteros en trampas de intercepción de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque, la etapa de muestreo y la dirección del movimiento. Círculos y líneas azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación. Símbolos rellenos representan movimiento desde el cultivo hacia el bosque y símbolos vacíos desde el bosque hacia el cultivo.

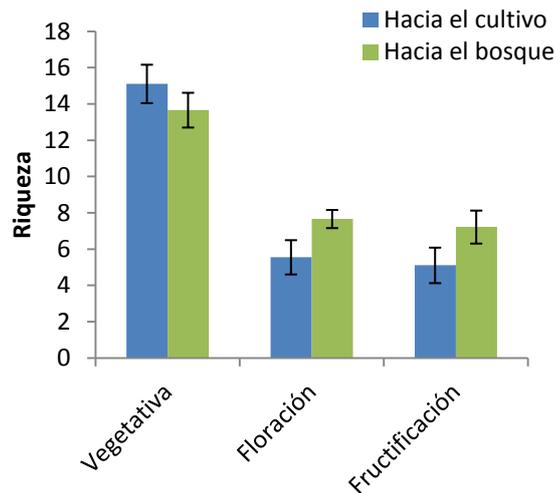


Figura 2.16 - Riqueza de lepidópteros en trampas de intercepción de vuelo en función de la dirección del movimiento y la etapa.

Al considerar la abundancia por órdenes, no se observaron diferencias significativas entre el movimiento desde o hacia el cultivo. Coleoptera y Diptera sólo mostraron diferencias entre etapas, con una disminución progresiva en el número de ejemplares desplazándose en ambas direcciones a lo largo de la temporada (Tabla 2.5; Figura 2.17a y b). En Hymenoptera, en cambio, se observaron más ejemplares en movimiento en la etapa de floración (Tabla 2.5; Figura 2.17c). La abundancia de Hemiptera disminuyó a lo largo de la temporada y mostró una interacción entre etapas y cobertura de bosque (Tabla 2.5), ya que más ejemplares se desplazaron en paisajes con mayor cobertura de bosque en la etapa de fructificación (Figura 2.18). La abundancia de Lepidoptera presentó una interacción entre la cobertura de bosque y la etapa, ya que el movimiento en ambas direcciones durante la etapa vegetativa fue mayor en paisajes con menor cobertura de bosque (Tabla 2.5; Figura 2.19). Por último, la abundancia de Thysanoptera no varió entre direcciones, pero se relacionó positivamente con la cobertura de bosque y fue mayor en la etapa de floración (Tabla 2.5; Figura 2.20).

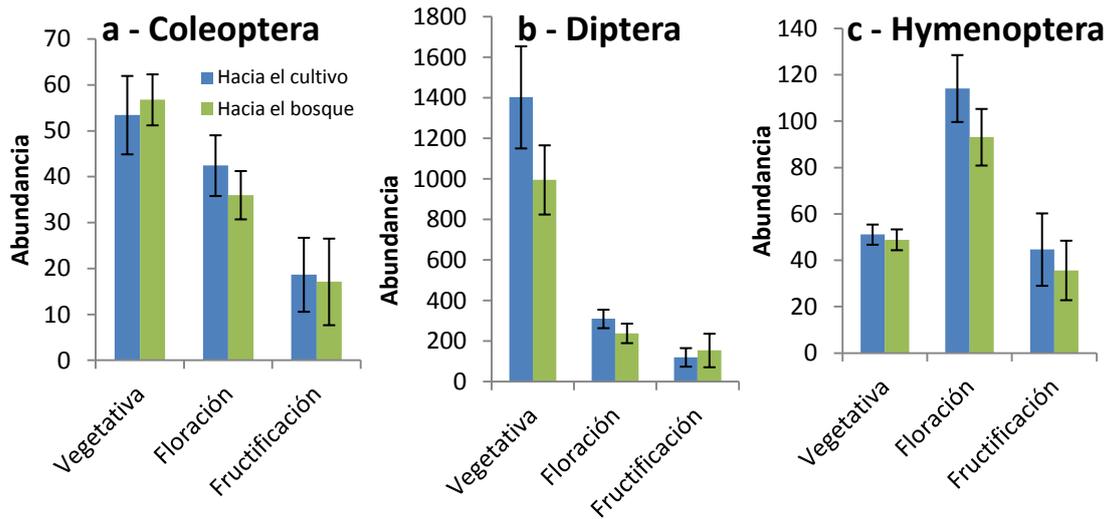


Figura 2.17 - Abundancia de (a) coleópteros, (b) dípteros y (c) himenópteros en trampas de intercepción de vuelo en función de la dirección del movimiento y la etapa.

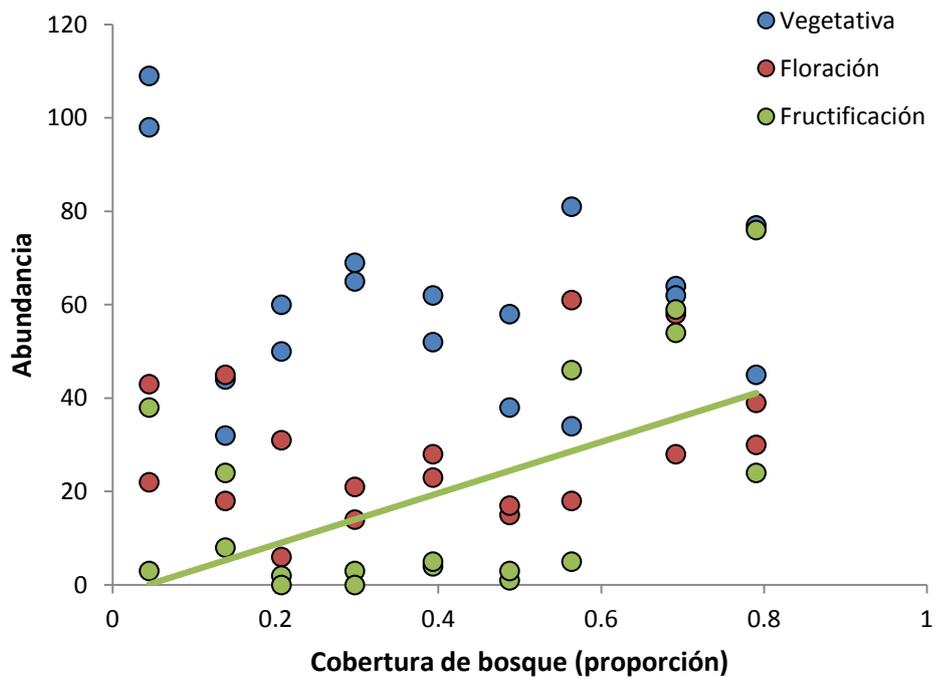


Figura 2.18 - Abundancia de hemípteros en trampas de intercepción de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo. Círculos azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación.

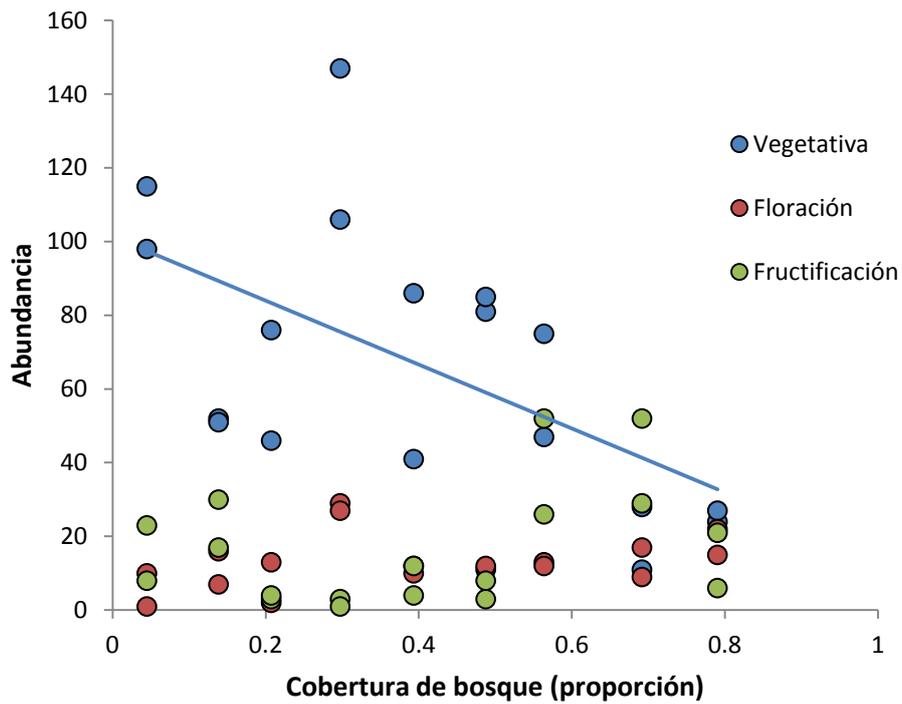


Figura 2.19 – Abundancia de lepidópteros en trampas de intercepción de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo. Círculos y líneas azules representan a la etapa vegetativa, rojos a la de floración y verdes a la de fructificación.

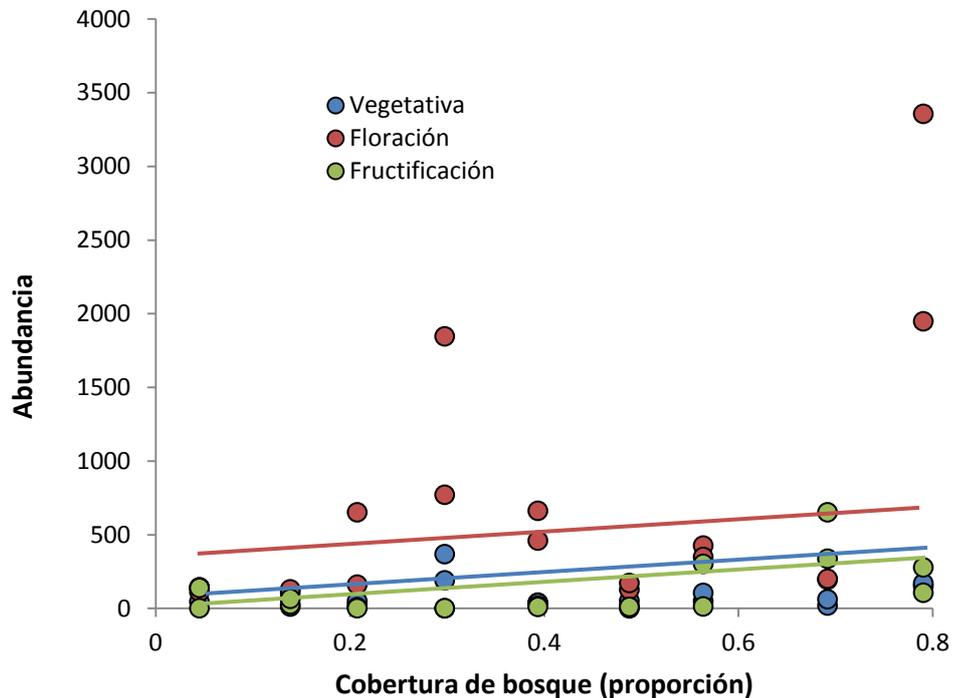


Figura 2.20 – Abundancia de trips en trampas de intercepción de vuelo en función de proporción de cobertura de bosque y la etapa de muestreo. Círculos y líneas azules representan a la etapa vegetativa, rojas a la de floración y verdes a la de fructificación.

## **2.4 - DISCUSIÓN**

### **2.4.1 - Dirección del movimiento**

Mediante el uso de trampas de intercepción de vuelo se registraron numerosas especies presentes en la interfase bosque Chaqueño Serrano – cultivo de soja. El principal motivo por el que se utilizó esta metodología fue la posibilidad de registrar la dirección del movimiento de los insectos voladores en esta zona, para cuantificar el aporte de insectos del bosque al cultivo y viceversa. Además, se presume que estas trampas interceptan insectos en vuelo de manera aleatoria, es decir, sin que sean atraídos o repelidos (Boiteau, 2000), lo que favorecería la obtención de una muestra representativa y equilibrada de la fauna en movimiento. Se encontraron diferencias significativas entre direcciones sólo para algunos grupos funcionales y órdenes, lo que podría sugerir que las trampas no fueron tan efectivas en este sentido. Una posible explicación se relaciona con el tipo de vuelo, ya que si bien las trampas de intercepción permiten capturar una gran diversidad de insectos (Helle & Muona, 1985; Pinheiro *et al.*, 2002), son más efectivas en grupos con un menor control del vuelo que caigan al chocar con la superficie de la trampa, como los coleópteros (Peck & Davies, 1980; Hill & Cermak, 2007; Solís, 2007; Missa *et al.*, 2009). Sin embargo, esta eficiencia no se generaliza para todo el orden, ya que en un estudio de laboratorio se determinó que *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Chrysomelidae), una plaga de plantaciones de papa, tiene la capacidad de modificar su vuelo a fin de evitar el choque con estas trampas (Boiteau, 2000).

Por otro lado, en relación a la dirección del movimiento, otro supuesto es que las trampas bi-direccionales permiten capturar insectos dispersándose activamente en ambas direcciones, aunque es probable que no todos los insectos capturados estuviesen dispersándose de un ambiente al otro. Estudios a nivel de especie han determinado que, dentro de una población, una gran proporción de los individuos tiende a realizar vuelos cortos, también llamados triviales o de rutina, que se relacionan con actividades diarias como forrajeo o búsqueda de refugios, mientras que los vuelos largos, más relacionados a la dispersión, son menos frecuentes (Johnson, 1969; Davis, 1980; Naranjo, 1990; Van Dyck & Baguette, 2005). Por lo tanto, es posible que cierto porcentaje de los insectos capturados hayan caído en las trampas mientras realizaban vuelos no direccionados y no como consecuencia de un movimiento de dispersión entre ambientes.

Sin embargo, cabe destacar que incluso los vuelos triviales podrían llevar al intercambio entre el bosque y el cultivo, ya que aquellos individuos capturados en la interfase son los más propensos a cruzar límites entre hábitats (Fahrig, 2007). De este modo, sólo con moverse pequeñas distancias, estos insectos se encontrarían en el nuevo ambiente y, si éste ofrece recursos adecuados, favorecería el asentamiento o colonización como etapa final del proceso de dispersión (Ims & Yoccoz, 1997). En este sentido, es posible que los insectos se desplacen periódicamente desde un ambiente al otro y luego regresen al ambiente original, desdibujándose la dirección del vuelo en la colecta acumulada, si se equilibran las capturas de insectos que “van” e insectos que “vuelven”. Por ejemplo, algunos insectos pueden desplazarse durante el día desde el bosque al cultivo para alimentarse, y volver a pasar la noche en el bosque, donde encuentran más refugios; o algunas polillas pueden volar durante la noche al cultivo para oviponer y regresar para refugiarse durante el día en el bosque. Por lo tanto, más allá de que los ejemplares hayan caído en las trampas como consecuencia de un vuelo de rutina o un vuelo especial de dispersión, el sólo hecho de cruzar el límite entre ambientes puede traer consecuencias en los procesos ecosistémicos del bosque y el cultivo (Blitzer *et al.*, 2012).

#### 2.4.2 - Dirección del movimiento y fenología del cultivo

La principal predicción sobre el cambio en la dirección predominante del movimiento según la fenología del cultivo indicaba un mayor movimiento desde el bosque al cultivo al inicio del ciclo de la soja, durante el crecimiento y la floración y un movimiento inverso hacia el final del ciclo (Rand *et al.*, 2006). Contrariamente a lo esperado, muchos grupos se desplazaron en ambas direcciones en magnitudes similares en las tres etapas. Esta falta de diferencias concuerda en líneas generales con una revisión reciente que sugiere, con base en evidencias limitadas, que el movimiento de “regreso” desde cultivos hacia ambientes naturales no sería un fenómeno exclusivo del final de la temporada de cultivo, sino más bien un proceso continuo (Schellhorn *et al.*, 2014). Además, las escalas temporales asociadas al movimiento y a las etapas del cultivo serían diferentes, lo que dificultaría la detección de diferencias en la dirección del movimiento con la metodología utilizada. Los cambios fenológicos se producen a lo largo de varios meses y los muestreos se realizaron en períodos de una semana, mientras que el movimiento de los insectos puede

abarcas escalas aún menores si se considera la posibilidad de movimientos diarios mencionada en la sección anterior.

La dirección del movimiento de insectos de algunos de los órdenes estudiados difirió entre etapas (resumido en Tabla 2.6). Hymenoptera presentó más especies moviéndose desde el bosque al cultivo en la etapa vegetativa, un número similar en ambas direcciones en la floración y más especies yendo desde el cultivo al bosque en la etapa de fructificación. Esto indica que el bosque Chaqueño Serrano actúa como fuente de himenópteros para el cultivo de soja y al mismo tiempo como refugio para estos insectos una vez que la matriz deja de ofrecer recursos. Ambas funciones resultan relevantes en un marco de provisión de servicios ecosistémicos (Blitzer *et al.*, 2012), ya que la mayoría de las especies de Hymenoptera son parasitoides, predadores y/o polinizadores y, por ende, benéficos para el cultivo. Esta tendencia no se vio reflejada en la abundancia, lo que puede deberse a que algunas especies abundantes no presentaron este patrón. Por ejemplo, la abundancia de polinizadores, que fueron principalmente himenópteros, no varió entre direcciones y pudo haber enmascarado las diferencias observadas en los enemigos naturales (donde los himenópteros fueron un grupo importante) que se desplazaron mayormente desde el bosque al cultivo, como se discute más abajo.

La riqueza de lepidópteros también presentó cambios en la dirección del movimiento en las distintas etapas del cultivo. En este caso, en la etapa vegetativa se observó la mayor riqueza y una tendencia (si bien no significativa) a que más especies se desplazaran desde el bosque al cultivo. Teniendo en cuenta que durante la etapa vegetativa de la soja se registra la mayor presencia de orugas defoliadoras (Aragón, 2002), el desplazamiento de mariposas y polillas podría estar dirigido a oviponer en el cultivo en el momento más adecuado para su explotación por las larvas. Por otra parte, durante la floración y la fructificación, más especies se desplazaron desde el cultivo al bosque. Este “regreso” al ambiente natural podría estar relacionado con la menor calidad y cantidad de recursos ofrecidos por las plantas para las orugas, al dejar de producir nuevas hojas para invertir energías en flores y frutos, con lo que aumentaría la competencia intra e interespecífica de los insectos en el cultivo, determinando que más especies elijan desplazarse al bosque (Fahrig, 2007). Sin embargo, durante la floración las plantas de soja aún poseen abundante cantidad de hojas y la calidad de éstas sólo decae en la etapa de fructificación avanzada (a partir de la etapa R5; Fehr *et al.*, 1971), por lo que esta

explicación sería válida sólo para la última etapa muestreada. Más allá de que el recurso no haya sido limitante por su calidad y cantidad, el movimiento desde el bosque observado en la etapa vegetativa puede haber generado poblaciones importantes en el cultivo que determinen la competencia previamente mencionada. Esto llevaría a los adultos a dirigirse al bosque, ya que cuando la densidad poblacional es alta algunas especies tienden a volar mayores distancias (Thompson & Pellmyr, 1991).

A nivel de grupos funcionales, la abundancia de enemigos naturales presentó diferencias en la dirección del movimiento, con un mayor número de ejemplares desplazándose desde el bosque hacia el cultivo particularmente durante la etapa de floración, lo cual apoya la idea de una demora con respecto a la instalación de los herbívoros (por ejemplo, los lepidópteros que llegaron en la etapa vegetativa) debido a que los enemigos son más atraídos a medida que aumenta la densidad de sus presas u hospedadores (Schellhorn *et al.*, 2014). Este resultado también es interesante desde la perspectiva de provisión de servicios ecosistémicos, ya que sugiere que el bosque está actuando como fuente de insectos que podrían regular las poblaciones de plagas en el cultivo. Como consecuencia, podría esperarse mayores niveles de control de plagas en las proximidades del bosque, patrón que se ha descrito en otros estudios (Tscharntke *et al.*, 1998; Thies & Tscharntke, 1999; Kruess & Tscharntke, 2000).

La dirección del movimiento de los insectos detritívoros también presentó variaciones significativas e interactuó con la etapa fenológica del cultivo, ya que sólo en la etapa de fructificación se observaron más ejemplares moviéndose desde el cultivo hacia el bosque. Esto indicaría que hacia el final del ciclo de la soja existe un mayor flujo de insectos detritívoros que buscan refugio o recursos adicionales en el bosque, a pesar de que la siembra directa favorecería la permanencia de recursos para ellos en el campo, al evitar el arado y la remoción de los restos del cultivo (Marasas *et al.*, 2001; Zaccagnini & Calamari, 2001).

#### 2.4.3 - Vuelo en la interfase bosque-cultivo y proporción de bosque en el paisaje

La proporción de ambientes naturales a escala de paisaje suele relacionarse positivamente con la riqueza y la abundancia de insectos (Fahrig, 2003;). Aunque no existen estudios que cuantifiquen el intercambio de insectos entre ambientes cultivados y naturales

en función de la cobertura de estos últimos, el hecho de que a mayor complejidad de paisaje se encuentren más especies en ambos ambientes y mayores niveles de servicios ecosistémicos como el control de plagas y la polinización (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Tschardtke *et al.*, 2005b) lleva a suponer que en estos sitios el intercambio es más intenso. Por esta razón, se esperaba que el movimiento de insectos entre los remanentes de vegetación nativa y el cultivo aumentara en paisajes con mayor presencia relativa de bosques. Esta relación se observó en algunos casos (riqueza total y de polinizadores, riqueza y abundancia de enemigos naturales, abundancia de hemípteros) sólo durante la etapa de fructificación, cuando el flujo de estos insectos fue menos intenso (resumen en Tabla 2.7). En estos casos, la disminución de insectos en movimiento durante la fructificación del cultivo fue más marcada en paisajes con menor cobertura de bosque, mientras que en paisajes con mayor proporción de bosque el flujo de insectos se mantuvo con una intensidad más cercana a los observados durante las etapas vegetativa y de floración. De este modo, mantener mayores superficies de vegetación nativa contribuiría a estabilizar el derrame de insectos entre ambientes contribuyendo a la resiliencia en los procesos y servicios ecosistémicos (Tschardtke *et al.*, 2007), tanto en los remanentes de bosque como en los cultivos adyacentes. Particularmente para los enemigos naturales volando en el límite bosque-cultivo, esto resulta especialmente relevante para el control de plagas dada la alta susceptibilidad del cultivo durante la fructificación, cuando el consumo de vainas de soja por chinches fitófagas (Frana *et al.*, 2008) y el daño por insectos defoliadores (Begum & Eden, 1965) producen las mayores pérdidas en la producción. Por lo tanto, en esta etapa crítica, los cultivos en paisajes con mayor cobertura de bosques recibirían un mayor aporte de enemigos naturales, lo que sumado al mayor desplazamiento de estos organismos hacia el cultivo (ver sección 2.4.2), podría traducirse en aumentos en el control biológico en estos sitios.

La abundancia de fitófagos aumentó en paisajes con mayor proporción de bosque en las etapas de floración y fructificación, patrón que coincidió con y probablemente reflejó el de Thysanoptera, orden dominante entre los fitófagos. La relación con la cantidad de bosque en el paisaje fue más marcada (aunque las pendientes no fueron significativamente diferentes) en la floración, momento de mayor cantidad de fitófagos en movimiento, especialmente trips, sin que se detectara un movimiento direccional entre ambientes. La relación positiva entre la cobertura de bosques y la abundancia podría relacionarse con la

cantidad y calidad de recursos y la competencia intra-gremio. En paisajes dominados por bosques, extensiones de cultivo reducidas ofrecerían menor cantidad de recursos para insectos asociados a agroecosistemas (Root, 1973), por lo que en momentos de alta densidad de fitófagos, aumentaría la competencia entre ellos y disminuiría la calidad del hábitat. El aumento en la densidad poblacional puede proveer una señal de reducción en la calidad del hábitat que es “medida” por los individuos, aumentando la probabilidad de movimiento (Dingle & Drake, 2007; Fahrig, 2007). De esta forma, en paisajes con mayor cobertura de bosque las poblaciones de fitófagos en general y de trips en particular se desplazarían, sin una dirección particular, en busca de hábitat de mayor calidad especialmente durante la floración del cultivo, cuando su abundancia fue mayor, y en la fructificación, momento en el que la calidad de las plantas disminuye para estos herbívoros.

Contrariamente, la abundancia de Lepidoptera, otro importante grupo de fitófagos, mostró el patrón opuesto a los trips, relacionándose negativamente con la cobertura de bosque en la etapa vegetativa, cuando fueron más abundantes. Hill *et al.* (1996) describieron un patrón similar con una mayor tasa de emigración e inmigración en parches pequeños que en parches grandes, que atribuyeron a que en remanentes pequeños, con una alta relación perímetro/área, los insectos encontrarían más fácilmente los límites del parche. Considerando que las orugas de lepidópteros son plagas importantes en la soja (Aragon *et al.*, 1998), estos resultados sugieren que en paisajes con mayor cobertura de bosques los remanentes de ambientes naturales podrían proporcionar menos dis-servicios a la agricultura. Sin embargo, también se deben considerar los posibles efectos negativos en la vegetación nativa, ya que remanentes pequeños son más afectados por el derrame de insectos provenientes de los cultivos (Blitzer *et al.*, 2012).

Un patrón particular se observó para la riqueza de detritívoros y de los órdenes Hemiptera y Diptera, con una interacción entre la cobertura de bosque y la dirección del movimiento: a todo lo largo del ciclo del cultivo, el número de especies moviéndose desde el cultivo al bosque aumentó con la proporción de bosque en el paisaje, sin efectos en la dirección opuesta. En ambientes fragmentados rodeados por una matriz riesgosa para los animales, muchas especies pueden detectar un hábitat adecuado a la distancia (Conradt *et al.*, 2001; Fahrig, 2007). En este sentido, parches de bosque relativamente grandes y cercanos a otros parches (paisajes con mayor cobertura de bosque) tienen mayor probabilidad de ser detectados y colonizados (Hill *et al.*, 1996), lo que podría explicar el

patrón encontrado, es decir más especies dirigiéndose hacia el bosque al aumentar la proporción de su cobertura en el paisaje.

Pocos estudios han analizado el movimiento desde áreas manejadas hacia ambientes naturales y las posibles consecuencias sobre los procesos ecosistémicos (Blitzer *et al.*, 2012). Rand *et al.* (2006) resaltaron la importancia del impacto de predadores subsidiados en ambientes agrícolas sobre sus presas en fragmentos de ambientes naturales. En el caso de Hemiptera, algunas de las especies capturadas son predadores y podrían influir sobre sus presas en el bosque, pero la mayoría son fitófagos. En algunos sistemas se ha estudiado el impacto negativo del derrame de herbívoros desde cultivos a ambientes naturales, observándose mayor abundancia cerca del cultivo y consecuencias negativas sobre la reproducción (McKone *et al.*, 2001) y daños en hojas y frutos de plantas nativas de la misma familia que el cultivo que atacan (Squires *et al.*, 2009). Sin embargo, en esta tesis no se encontraron más individuos fitófagos moviéndose hacia el bosque y, además, los efectos negativos serían más importantes en fragmentos pequeños (Blitzer *et al.*, 2012). En el caso de los detritívoros, grupo en el que se incluyen muchas especies de dípteros, no existen trabajos que analicen este intercambio, cuyas consecuencias podrían verse reflejadas en los niveles de descomposición dentro de los fragmentos. Por ejemplo, la mayor riqueza moviéndose hacia el bosque en paisajes con más cobertura de este ambiente, sumado a la mayor abundancia moviéndose en esa dirección durante la etapa de fructificación podrían relacionarse con la relación positiva entre tasas de descomposición y área de bosque registrada en la misma zona de estudio (Moreno *et al.*, 2014).

También la riqueza de Coleoptera mostró una interacción entre cobertura de bosque y dirección del movimiento pero con un patrón diferente, ya que el número de especies desplazándose desde el bosque hacia el cultivo disminuyó al aumentar la proporción de bosque en el paisaje. Esto sugiere que en paisajes con poco bosque, éste actúa como fuente de más especies de coleópteros para el cultivo. Las consecuencias de este intercambio para el cultivo pueden ser variadas debido a los numerosos procesos ecosistémicos en lo que participa este orden. La mayor probabilidad de encuentro con el límite entre ambientes mencionada para Lepidoptera podría relacionarse con esto, ya que ambos órdenes fueron los únicos que mostraron la relación negativa con la cobertura de bosque planteada en la segunda hipótesis (sección 2.1.3). Esto indica que no sería una relación común en las

comunidades, sino que se observa para grupos de especies particulares como ha sido previamente descrito en mariposas (Hill *et al.*, 1996; Wahlberg *et al.*, 2002).

#### 2.4.4 - Fenología del cultivo y ensamblajes de insectos voladores en la interfase bosque-cultivo

Los cambios temporales, relacionados con la fenología del cultivo de soja, tuvieron efectos marcados en la riqueza y abundancia de insectos desplazándose entre ambientes. En general se observaron disminuciones a lo largo del tiempo y tanto abundancia como riqueza fueron menores en la etapa de fructificación. Estas diferencias podrían relacionarse con cambios en la calidad y cantidad de los recursos ofrecidos por el cultivo a lo largo de su ciclo. Frecuentemente, los cambios en abundancia y diversidad se asocian a variaciones en las condiciones climáticas, principalmente precipitaciones y temperatura (Pinheiro *et al.*, 2002). Sin embargo, en la zona de estudio las condiciones son favorables para los insectos durante todo el periodo comprendido por el cultivo de soja, ya que las precipitaciones coinciden con la época cálida y se concentran entre octubre-noviembre y marzo (Capitanelli, 1979; Moglia & Giménez, 1998).

Además de la disminución en riqueza y abundancia, se observaron cambios en la estructura de las comunidades reflejados en las curvas de rango-abundancia, con menores niveles de dominancia a medida que avanzó la temporada. Esto se relaciona estrechamente con los cambios descritos para la abundancia, ya que las especies dominantes en la etapa vegetativa y de floración representaron un porcentaje alto de la abundancia total. Más allá de este empobrecimiento temporal, los paisajes con baja cobertura de bosque fueron los que menos especies y abundancia presentaron en la fructificación, lo que se relacionaría más con los recursos presentes en los fragmentos pequeños de bosque, como fue explicado anteriormente. Por otro lado, durante la etapa de fructificación de la soja, las plagas que dañan los frutos producen las mayores pérdidas (Edelstein *et al.*, 2008; Frana *et al.*, 2008) por lo que se intensifica el uso de insecticidas para poder controlarlas y esto puede haber impactado sobre los insectos presentes en la interfase bosque-cultivo.

Los mayores aportes a la diversidad total estuvieron dados por la diversidad  $\beta$  entre etapas, cuyo valor fue mayor al esperado por azar, por lo que se infiere que el recambio de especies en los ensamblajes de insectos volando entre el bosque y el cultivo estuvo relacionado principalmente con los cambios temporales ligados a la fenología del cultivo. La

variación temporal de los componentes de la biodiversidad ha sido poco estudiada, sin embargo se espera que sea particularmente importante en ambientes con cambios importantes en los recursos, como son los agroecosistemas (Tylianakis *et al.*, 2006). La diversidad  $\beta$  entre paisajes con diferente cobertura de bosque fue otro componente importante de la diversidad, y evidenció el impacto de la representación relativa de ambientes nativos y cultivados en el paisaje, sobre el movimiento de determinadas especies de insectos. En regiones heterogéneas se espera encontrar diversidades  $\beta$  altas entre parches y esto puede llevar a una mayor estabilidad en la provisión de servicios ecosistémicos luego de algún disturbio (Tscharrntke *et al.*, 2005a). Por otro lado, la diversidad entre sitios no difirió de lo esperado por azar, lo que puede sugerir un cierto nivel de conectividad entre fragmentos de bosque (Dieköter *et al.*, 2008).

Corroborando los cambios observados al analizar riqueza y abundancia, la composición taxonómica de las comunidades de insectos de la interfase mostró fuertes cambios temporales. Las comunidades observadas en las tres etapas se separaron claramente en el NDMS, diferenciándose especialmente aquellas más empobrecidas a nivel de riqueza y abundancia observadas en la etapa de fructificación. Se espera que la variabilidad en la composición sea mayor en comunidades poco diversas (Cottingham *et al.*, 2001) y esto ha sido observado para plantas luego de la aplicación de insecticidas (Houseman *et al.*, 2008) y para parasitoides de pulgones en paisajes con mayor intensificación agrícola (Gagic *et al.*, 2014). La cobertura de bosque tuvo también un efecto significativo sobre la composición y se observó una divergencia temporal entre los sitios. Por otro lado, y en concordancia con la mayoría de los resultados mencionados anteriormente, no se hallaron diferencias significativas entre la composición de las comunidades moviéndose en cada dirección, reafirmando que no hubo un grupo particular de especies desplazándose hacia alguno de los dos ambientes, al menos al considerar la comunidad total, sino más bien un flujo continuo entre bosque y cultivo. Nuevamente, la posibilidad de que los movimientos direccionales se produzcan en una escala temporal menor a la que abarcaron los muestreos semanales llevaría a homogenizar las diferencias entre direcciones.

#### 2.4.5 - Síntesis y conclusiones

En la interfase bosque Chaqueño Serrano – cultivo de soja se registró el movimiento de numerosas especies de insectos en ambas direcciones, demostrando que el borde entre estos ambientes es permeable y permite el intercambio de diferentes grupos. Las diferencias entre direcciones fueron limitadas, lo que sugiere que muchas de estas especies se desplazan activamente entre los remanentes de vegetación nativa y la matriz de cultivos de manera continua a lo largo de la temporada de cultivo. Sin embargo, para algunos grupos se pudo detectar un flujo direccional en cuanto a número de especies y ejemplares que apoya la hipótesis del bosque como fuente de insectos para el cultivo y como refugio al finalizar el ciclo de la soja (ver Tabla 2.6). Lo interesante es que los grupos donde se detectó este movimiento direccional están relacionados con la provisión de servicios ecosistémicos (enemigos naturales, detritívoros e himenópteros en general) y de dis-servicios (lepidópteros, en relación a los daños que producen sus larvas), por lo que se deduce que este intercambio tiene consecuencias funcionales en los dos ambientes.

La proporción de bosque a escala de paisaje tuvo efectos sobre los insectos moviéndose en los bordes, con una relación positiva con la cobertura durante la etapa de fructificación del cultivo como el patrón más repetido (ver Tabla 2.7), coincidiendo con la principal hipótesis planteada. La disponibilidad de recursos en paisajes con poco bosque y las poblaciones pequeñas y comunidades poco diversas que sostendrían estos remanentes podrían ser los principales factores que causan estas relaciones. No obstante, algunos grupos mostraron patrones opuestos indicando la necesidad de considerar grupos funcionales y/o taxonómicos por separado en estudios a escala de paisaje. Por otro lado, las variaciones temporales a nivel de riqueza, abundancia y composición, sumadas al reemplazo de especies denotado por la importancia de la diversidad  $\beta$  entre etapas, resaltan la importancia de incluir más de un muestreo puntual para obtener un panorama completo de la comunidad de insectos.

Como conclusión, los remanentes de bosque en paisajes agrícolas son un elemento importante para las especies de insectos y se relacionan estrechamente con los cultivos a través del movimiento en los bordes. La presencia de estos ambientes naturales probablemente influya sobre distintos procesos ecosistémicos en la matriz de cultivos y, al mismo tiempo, los recursos que el cultivo ofrece a los insectos determinarán una influencia

de la matriz sobre los remanentes de bosque. Entonces, el mantenimiento de ambientes naturales, al ofrecer una mayor diversidad de hábitats y recursos, contribuirá a sostener niveles altos de biodiversidad en todo el paisaje y una provisión más estable de servicios ecosistémicos mediados por insectos.

VARIABLE INDEPENDIENTE	VARIABLE RESPUESTA	RESULTADOS
Dirección del movimiento 	Riqueza órdenes	<u>Coleoptera</u> : más especies hacia el cultivo 
		<u>Hymenoptera</u> : cambios en función de la etapa  Vegetativa  Floración  Fructificación
		<u>Lepidoptera</u> : cambios en función de la etapa  Vegetativa  Floración  Fructificación
	Abundancia grupos funcionales	Enemigos naturales: más hacia el cultivo 
		Detritívoros: más hacia el bosque en fructificación  Vegetativa  Floración  Fructificación

Tabla 2.6 – Resumen de las diferencias en la dirección del movimiento. Como variable respuesta se mencionan únicamente aquellas con resultados significativos. Las flechas indican la dirección predominante del movimiento, mientras que flechas bidireccionales se utilizan cuando no hubo diferencias. Con flechas negras se simbolizan efectos en el movimiento durante las tres etapas, mientras que flechas de colores simbolizan efectos en una etapa en particular (azul: vegetativa; rojo: floración; verde: fructificación).

VARIABLE INDEPENDIENTE	TIPO DE RESPUESTA	DIRECCIÓN / ETAPA	GRUPO
Cobertura de bosque 	Positiva	Movimiento en general	Abundancia fitófagos y <u>Thysanoptera</u>  
		Movimiento en fructificación	Riqueza total y de enemigos naturales. Abundancia enemigos naturales, Polinizadores y <u>Hemiptera</u>  
		Movimiento hacia el bosque	Riqueza <u>Diptera</u> , <u>Hemiptera</u> , <u>Hymenoptera</u> y detritívoros  
	Negativa	Movimiento hacia el cultivo	Riqueza <u>Coleoptera</u>  
		Movimiento en vegetativa	Abundancia <u>Lepidoptera</u>  

Tabla 2.7 – Resumen de los efectos significativos de la cobertura de bosque sobre el movimiento. Las respuestas se separan en positivas y negativas según la variable respuesta haya aumentado o disminuido con la cobertura, respectivamente. Las flechas indican la dirección del movimiento en la que se observó la relación con la cobertura, mientras que flechas bidireccionales se utilizan cuando la relación se observó en ambas direcciones. Con negro se simbolizan efectos en el movimiento durante las tres etapas, mientras que flechas de colores simbolizan efectos en una etapa en particular (azul: vegetativa; rojo: floración; verde: fructificación). En los gráficos de la derecha, los mismos colores se utilizan para representar en que etapa se observaron mayores valores.

## **CAPÍTULO 3: COMUNIDADES DE INSECTOS EN BOSQUE Y AGROECOSISTEMA: VARIACIONES A ESCALA LOCAL Y DE PAISAJE**

### **3.1 - INTRODUCCIÓN**

La intensificación y expansión de la agricultura ha llevado a la transformación de los ecosistemas en múltiples escalas. A escala de paisaje se observa la transformación de sistemas complejos y diversos, con alta proporción de ambientes naturales, en ecosistemas simplificados y taxonómicamente empobrecidos (Sala *et al.*, 2000; Tilman *et al.*, 2001). A escala local, la intensificación se ve reflejada en el manejo, que incluye un mayor uso de agroquímicos y fertilizantes y la disminución en la diversidad de cultivos, con crecientes extensiones dedicadas a un mismo cultivo, lo que implica mayores distancias desde ese cultivo a un hábitat diferente (Tscharntke *et al.*, 2005a; Aizen *et al.* 2009).

En las últimas décadas se ha manifestado un creciente reconocimiento de la importancia de procesos que operan a escala de paisaje sobre la distribución de las poblaciones de organismos (Tscharntke *et al.*, 2005a y b), particularmente en mosaicos de ambientes naturales y productivos, donde los intercambios entre estos ambientes son una consecuencia directa del manejo y las características de cada hábitat (Thies *et al.*, 2003). Numerosos estudios empíricos han demostrado que la cobertura de ambientes naturales en el paisaje se relaciona de manera positiva con la diversidad y abundancia de variados grupos de insectos (Steffan-Dewenter, 2002; Fahrig, 2003). Esta relación se observa tanto en los ecosistemas naturales como en la matriz de cultivos, que en general suele presentar más especies e individuos en paisajes complejos (Benton *et al.*, 2003; Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011).

En los paisajes productivos, una de las consecuencias de la reducción de ecosistemas naturales es la creación de nuevos ambientes de borde donde los remanentes de vegetación nativa limitan con la matriz agrícola. Si bien los cambios en riqueza y abundancia registrados en función del efecto borde son extremadamente variables, el patrón más observado es el de un incremento en el borde (Harris & Burns, 2000; Wirth *et al.*, 2008), particularmente para los límites entre ambientes naturales y cultivos donde suelen acumularse especies presentes en ambos tipos de hábitat (Rand *et al.*, 2006). Por otra parte, otro patrón recurrente es el de mayor riqueza y abundancia en el interior de los ambientes naturales en comparación con el borde (Harris & Burns, 2000; Barbosa &

Marquet, 2002), que se observa cuando las comunidades son dominadas por especies con mayor afinidad por estos ambientes.

Los patrones de diversidad y abundancia en los bordes y los ambientes adyacentes pueden reflejar la distribución de las especies en estos hábitats. Existe evidencia de que numerosas especies dependen de la presencia de ambientes naturales o seminaturales en el paisaje, ya sea porque allí cumplen parte de su ciclo, hibernan o se ven obligadas a habitar estos ambientes cuando no existen recursos en la matriz de cultivos, pudiendo este grupo representar casi dos tercios del total de las especies presentes en ambientes cultivados (Duelli & Obrist, 2003). Sin embargo, existen también especies ubicuas cuya abundancia no se relaciona con el tipo de ambiente y otras que son favorecidas por los ambientes cultivados (Duelli & Obrist, 1995).

El contexto espacial a escala de paisaje y las diferencias entre ambientes no son percibidos por todas los organismos de la misma manera, sino que las respuestas suelen ser especie-específicas (Wiens *et al.*, 1997). Sin embargo, es probable que especies de un mismo nivel trófico sean afectadas por procesos similares y a escalas particulares (Holt, 1999; Thies *et al.*, 2003), por lo que la consideración de gremios o grupos funcionales puede contribuir a mejorar la comprensión de los patrones de distribución (Summerville & Crist, 2002; Dudziak, 2007). Si bien esto implica hacer generalizaciones para un conjunto de especies con características variables, como puede ser su grado de especialización o las características de su presa u hospedador, estudios teóricos y empíricos apoyan esta propuesta. Por ejemplo, Holt (1996) postuló que la diversidad de especies en los niveles tróficos superiores (predadores y parasitoides) es determinada por factores operando a escalas mayores que la de herbívoros y plantas, ya que necesitan colonizar los parches donde encuentran a sus hospedadores. Aunque en algunos casos estas diferencias no fueron encontradas (por ejemplo Thies *et al.*, 2003), un reciente meta-análisis del efecto de la complejidad del paisaje muestra evidencias de que los enemigos naturales son más afectados que los insectos fitófagos por la disminución en la complejidad del paisaje (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011).

En este capítulo se analizan la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de insectos capturadas con trampas de agua y de caída en Chaco Serrano y cultivos de soja adyacentes, a escala de paisaje (en función de la cobertura de bosque) y a escala local (hábitats de bosque, borde y cultivo y, en éste, distancia al bosque), con énfasis

en las respuestas de los distintos grupos funcionales para inferir las posibles consecuencias del intercambio de insectos para los procesos y servicios ecosistémicos. El empleo de dos metodologías de captura apunta a obtener una mejor representación del intercambio entre el ambiente nativo y el cultivado, al considerar tanto los insectos que se desplazan mediante el vuelo (trampas de agua) como aquellos que lo hacen caminando sobre el suelo (trampas de caída).

### **3.1.2 - Objetivo**

Conocer cómo varían las comunidades de insectos en la interfase bosque-cultivo, a nivel local (desde el interior del bosque al cultivo y hacia el interior de éste) y a escala de paisaje (según la cobertura de bosque en el mismo), con énfasis en los aspectos funcionales de estas variaciones.

### **3.1.3 - Objetivos particulares**

- 1- Analizar conjuntamente los efectos de la cobertura de bosque a escala de paisaje y de la ubicación bosque-borde-cultivo sobre las comunidades de insectos.
- 2- Determinar el grado de similitud entre las comunidades de insectos de los ambientes de bosque y cultivo, como indicador de posibles intercambios y consecuentes aportes entre sistemas.
- 3- Comparar la riqueza y abundancia a nivel de grupos funcionales para inferir las posibles consecuencias del intercambio de insectos para los procesos y servicios ecosistémicos.

### **3.1.4 - Hipótesis y predicciones**

Con respecto a la diversidad taxonómica de insectos, el bosque posee una mayor complejidad estructural, en términos de número de especies vegetales y de arquitectura espacial (Strong *et al.*, 1984; Lewinsohn *et al.*, 2006) y, además, es un ambiente más estable en comparación con la matriz cultivada, que está sujeta a numerosas perturbaciones (Petit, 2009). Por lo tanto, los recursos disponibles y las condiciones en cada ambiente llevan a predecir que, a escala local, el bosque presentará una mayor riqueza de insectos con respecto al cultivo. A su vez, por ser el borde una zona de transición entre el bosque y el cultivo, se espera que presente la mayor diversidad de insectos, acumulando especies de

ambos ambientes (Rand *et al.*, 2006; Wirth *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, el cultivo presentaría, a mayores distancias del bosque, menor diversidad por un menor aporte de la fauna de este ambiente (Tscharrntke *et al.*, 1998; Miliczky & Horton, 2005).

Por otro lado, la diversidad de insectos en ambientes naturales y cultivados se relaciona directamente con la cobertura de ecosistemas naturales en el paisaje (Fahrig, 2003; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Esto se debe a que en paisajes dominados por cultivos se limita el aporte que pueden efectuar los remanentes de vegetación nativa (Root, 1973), lo que se vincula con su tamaño promedio más pequeño y la relación especies-área (MacArthur & Wilson, 1967; Connor & McCoy, 1979). Por lo tanto, en ambos ambientes se espera un aumento de la riqueza y la abundancia de insectos a mayor proporción de bosque en el paisaje.

En cuanto a los diferentes grupos funcionales, los niveles tróficos superiores son más susceptibles a la pérdida de hábitat (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), debido a que en general necesitan mayores áreas de hábitat, tienen menores tamaños poblacionales y sufren los efectos acumulados sobre las poblaciones de sus presas/hospedadores (Kruess & Tscharrntke 1994; Cagnolo *et al.*, 2009). Entonces, se espera que los enemigos naturales sean más afectados que los fitófagos por la proporción de bosque en el paisaje y por la distancia al bosque dentro del cultivo.

Con respecto a la similitud entre comunidades, dadas las enormes diferencias estructurales entre el bosque y el cultivo, se espera que las comunidades de insectos de ambos ambientes sean marcadamente diferentes. Sin embargo, la influencia del bosque sobre las comunidades del cultivo sería mayor a menores distancias del borde, por limitaciones en la dispersión de los insectos hasta las plantas más alejadas (Clough *et al.*, 2005; Miliczky & Horton, 2005; Öckinger & Smith, 2007), por lo que se predice que las comunidades en soja presentarán un gradiente decreciente de similitud con el bosque, desde 5m a 100m del mismo. Además, los efectos diferenciales de la pérdida de bosque en el paisaje sobre las especies de insectos, se verían reflejados en la composición taxonómica de las comunidades, por lo que se espera que sitios con baja y alta cobertura de bosque presenten diferente composición de especies.

## **3.2 - MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.2.1 - Área de Estudio**

Para este capítulo se utilizaron los mismos nueve sitios mencionados en el capítulo 1, con un gradiente de proporción de bosque en el paisaje desde 5 a 80%, aproximadamente (ver Tabla 1.1 y Figura 1.1). En cada sitio se tomaron muestras a lo largo de una transecta perpendicular al borde de los remanentes de bosque, en seis ubicaciones (de aquí en adelante, **hábitat/distancia**): bosque (25m desde el borde de los remanentes), borde (en los primeros 5m del bosque) y cultivo de soja a 5m, 25m, 50m y 100m del borde.

### **3.2.2 - Obtención y procesamiento de los datos**

Para la captura de los insectos se utilizaron trampas de agua (Gibb & Hochuli, 2002) y trampas de caída o *pitfall* (Southwood & Henderson, 2000), como ya fue descrito en el capítulo 1 (sección 1.2.2). Las dos metodologías se seleccionaron con el objetivo de obtener una muestra más representativa de la entomofauna en movimiento en la interfase bosque Chaqueño Serrano – cultivo de soja. Cada tipo de trampa captura insectos con distinto tipo de desplazamiento, de manera que su uso permite obtener respuestas de grupos con diferente capacidad de dispersión. Los insectos colectados con las trampas de agua se desplazan principalmente mediante el vuelo y son atraídos hacia la trampa por el color amarillo (Southwood & Henderson, 2000). En las trampas de caída se encuentran representados aquellos insectos que se desplazan caminando y arrastrándose sobre el suelo y además colecta los ejemplares pasivamente (Missa *et al.*, 2009).

Los muestreos se realizaron durante la temporada de cultivo de la soja 2010-2011, coincidiendo con la etapa vegetativa (fecha de colocación de las trampas: 20/12/2010). Se colocó una trampa de agua en cada hábitat/distancia y se las retiró luego de tres días, mientras que se colocaron tres trampas de caída por hábitat/distancia, que permanecieron en el campo durante siete días. Posteriormente, el contenido de cada trampa fue filtrado y almacenado en recipientes plásticos con alcohol 70%, rotulados con el tipo de trampa, el número de sitio y el hábitat/distancia. Las muestras fueron llevadas a laboratorio, donde se conservaron en alcohol 70% para su posterior análisis. Por cuestiones operativas, para las trampas de caída sólo se analizaron el borde y las cuatro distancias del cultivo.

Los artrópodos contenidos en cada muestra fueron separados primeramente en órdenes y cada orden en familias utilizando claves dicotómicas (Triplehorn & Johnson,

2005). Posteriormente los ejemplares de cada familia fueron separados en morfoespecies (de aquí en adelante, especies), basándose en características morfológicas (color, forma, tamaño), utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Lumi DV4. Adicionalmente, los ejemplares fueron asignados a grupos funcionales según el hábito dominante de la familia a que pertenecen (fitófagos / predadores / parasitoides / polinizadores / detritívoros / otros) (Triplehorn & Johnson, 2005). Con el material identificado se realizaron colecciones de referencia, almacenadas en el Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba.

### 3.2.3 - Análisis estadísticos

La completitud del muestreo se analizó separadamente para cada tipo de trampa utilizando estimadores no paramétricos de la diversidad (Chao 1, Jackknife 1 y Bootstrap) mediante el software Estimates (versión 9.1.0; Colwell, 2013). Para cada trampa se calculó la abundancia, la riqueza (número de especies) y los índices de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y de equitatividad ( $J$ ). También se estimaron los valores de riqueza y abundancia de los grupos funcionales más estrechamente relacionados a servicios y dis-servicios ecosistémicos: fitófagos, enemigos naturales, polinizadores (únicamente en trampas de agua) y detritívoros. Además, para cada hábitat/distancia se sumaron los datos de los nueve sitios para confeccionar curvas de rango-abundancia y comparar la estructura de las comunidades.

La composición taxonómica de las comunidades se analizó mediante Análisis Multidimensional No Métrico (NDMS) y análisis de similitud (Anosim) mediante el software PRIMER (versión 5.2.4; Clarke & Gorley, 2001). Para ambos análisis se utilizaron los datos de presencia-ausencia de las especies para evaluar cambios en la composición sin darle peso a las abundancias relativas y se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis. Mediante Anosim se comparó la composición en función del hábitat/distancia y la cobertura de bosque. Al igual que con los datos de trampas de intercepción de vuelo descritos en el capítulo 2, la cobertura de bosque se transformó en un factor con dos niveles: paisajes con cobertura de bosque baja (menor o igual al 30%; incluye a 4 sitios) y alta (40% o más de bosque en el paisaje; 5 sitios).

Se realizó un análisis de partición de la diversidad (Lande, 1996) para determinar qué componentes fueron más importantes. La diversidad total ( $\gamma$ ) del conjunto de los datos se dividió en la diversidad promedio por trampa ( $\alpha_T$ ), la diversidad entre trampas ( $\beta_T$ ), la

diversidad entre hábitats ( $\beta_H$ ; considerando las cuatro distancias en el cultivo como réplicas de ese hábitat y las muestras de borde y bosque como otro), la diversidad entre sitios ( $\beta_S$ ) y la diversidad entre coberturas de bosque (baja y alta;  $\beta_C$ ).

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMMs; Zuur *et al.*, 2009) para analizar conjuntamente los efectos de la cobertura de bosque y del hábitat/distancia sobre la abundancia y riqueza totales y de los grupos funcionales relacionados con procesos y servicios ecosistémicos, la diversidad y la equitatividad. En todos los modelos se utilizaron como variables independientes la cobertura de bosque, el hábitat/distancia y la interacción entre ambas variables para examinar posibles diferencias de pendientes entre los hábitat/distancias. Además, el sitio (cada círculo de paisaje) se incluyó como factor aleatorio para considerar la dependencia de los datos y la estructura anidada del diseño.

Todos los GLMMs fueron realizados en R (versión 2.15.3). Para los datos de riqueza se utilizó una distribución Poisson de los errores y una función de enlace log, con la función *glmer* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Los datos de abundancia (y en algunos casos de riqueza, según se detalla en las tablas de resultados) presentaron sobredispersión, por lo que se utilizó una distribución binomial negativa y función de enlace log, con la función *glmer.nb* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Para el índice de equitatividad se utilizó una distribución binomial con función de enlace logit y para el índice de diversidad se utilizaron GLMMs con distribución gaussiana y función de enlace identidad con el paquete nlme (Pinheiro *et al.*, 2013). Para la selección del mejor modelo, se compararon todos los modelos posibles comenzando con el modelo más complejo que incluyó las interacciones entre las variables mediante AICc (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson 2002), seleccionando el modelo con el menor valor de AICc. Los valores de AICc fueron calculados con el paquete MuMIn (Barton, 2009). Para analizar si existió auto-correlación espacial, se realizaron gráficos de los residuos de los modelos en función de las coordenadas geográficas utilizando el paquete gstat (Pebesma, 2004) y variogramas de los residuos (Zuur *et al.*, 2009).

### **3.3 - RESULTADOS**

#### **3.3.1 - Trampas de agua**

Se colectaron en total 56.037 artrópodos mediante trampas de agua, correspondientes a 650 especies distribuidas en 16 órdenes y 118 familias. Se identificaron 263 especies de Hymenoptera (41%), 110 de Coleoptera (17%), 100 de Diptera (16%) y 96 de Hemiptera (15%), presentando el resto de los órdenes números de especies relativamente pequeños. En cuanto a la abundancia, la comunidad estuvo ampliamente dominada por Thysanoptera, que representó el 67% de los ejemplares. Los restantes órdenes con abundancias destacadas fueron Diptera (16%), Collembola (6%), Hymenoptera (4%) y Hemiptera (3%). Mediante estimadores no paramétricos de riqueza se calculó que la completitud del muestreo estuvo entre 74 y 86% (Tabla 3.1) lo que indica una muestra representativa aunque, como se observa en la curva de acumulación de especies (Figura 3.1), no se alcanzó una asíntota. Aproximadamente el 31% de las especies sólo fueron encontradas en una muestra y el 14% en dos.

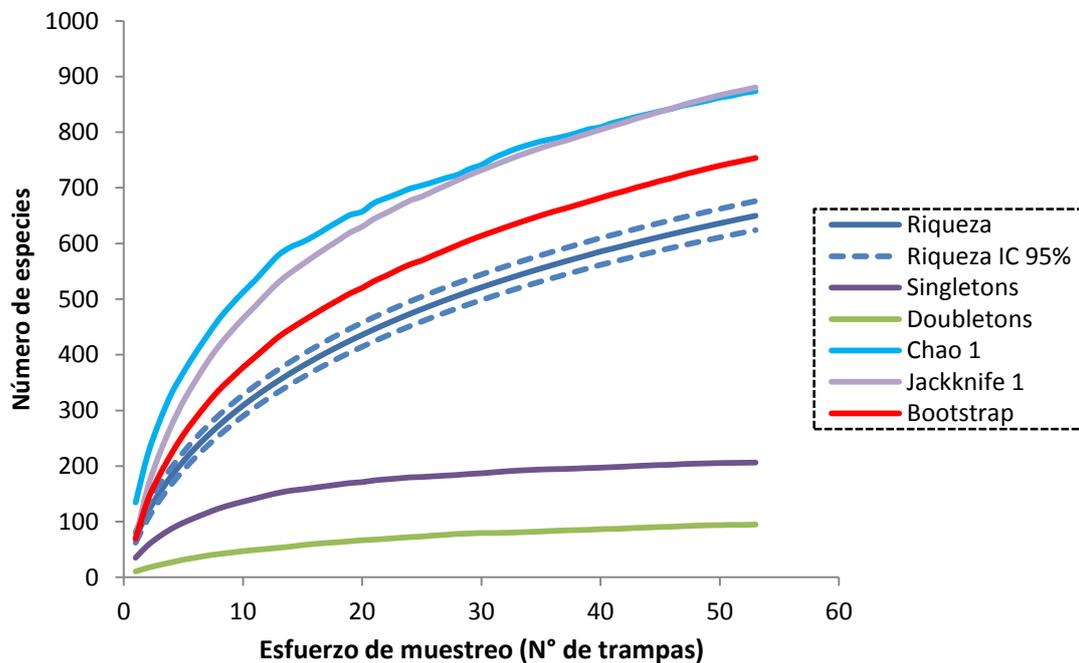


Figura 3.1—Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo muestral para la riqueza observada, su intervalo de confianza del 95% y los estimadores Chao 1, Jackknife 1 y Bootstrap, en comunidades capturadas con trampas de agua. Se muestran además el número de singletons y doubletons.

	<b>Chao 1</b>	<b>Jack 1</b>	<b>Bootstrap</b>
<b>Riqueza estimada</b>	873,34 ± 41,44	880,57 ± 28,93	753,68
<b>Compleitud (%)</b>	74,43	73,82	86,24

Tabla 3.1 – Valores de riqueza calculados mediante estimadores no paramétricos y porcentaje de completitud del muestreo para cada estimador, en comunidades capturadas con trampas de agua.

La riqueza total se relacionó positivamente con la cobertura de bosque en el paisaje y además presentó diferencias a escala local, según la ubicación de las trampas (Tabla 3.2; Figura 3.2). El borde presentó el mayor número de especies (104,89 ± 22,86), seguido por el cultivo a 5m (81,33 ± 9,66) y por el bosque (76,44 ± 13,65), que no se diferenciaron entre sí. En el cultivo la riqueza disminuyó al aumentar la distancia al bosque, presentando en promedio a 25m 60,89 (± 7,69) especies, a 50m 54,11 (± 7,59) y a 100m 48,62 (± 5,45) especies. En cuanto a la abundancia, no presentó relaciones con la cobertura de bosque pero si varió en función de la ubicación: los insectos fueron más abundantes en el cultivo, particularmente a 5m del bosque, con los menores valores en borde y bosque (Tabla 3.2; Figura 3.3).

<b>Variable respuesta</b>	<b>AICc</b>	<b>Variable independiente</b>	<b>Valor de p</b>
Riqueza <sup>p</sup>	406,86	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<b>0,007</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,81
Abundancia <sup>bn</sup>	783,98	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,42 <b>&lt;0,0001</b> 0,59
Índice de diversidad de Shannon <sup>n</sup>	21,76	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,75 <b>&lt;0,0001</b> 0,12
Equitatividad <sup>b</sup>	-125,88	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,45 <b>&lt;0,0001</b> 0,15

Tabla 3.2 – Resultados de GLMMs mostrando los efectos de la cobertura de bosque y la ubicación (bosque / borde / cultivo según distancias al bosque) sobre las comunidades de insectos capturados en trampas de agua. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (b= binomial; bn=binomial negativa; n=normal; p=poisson).

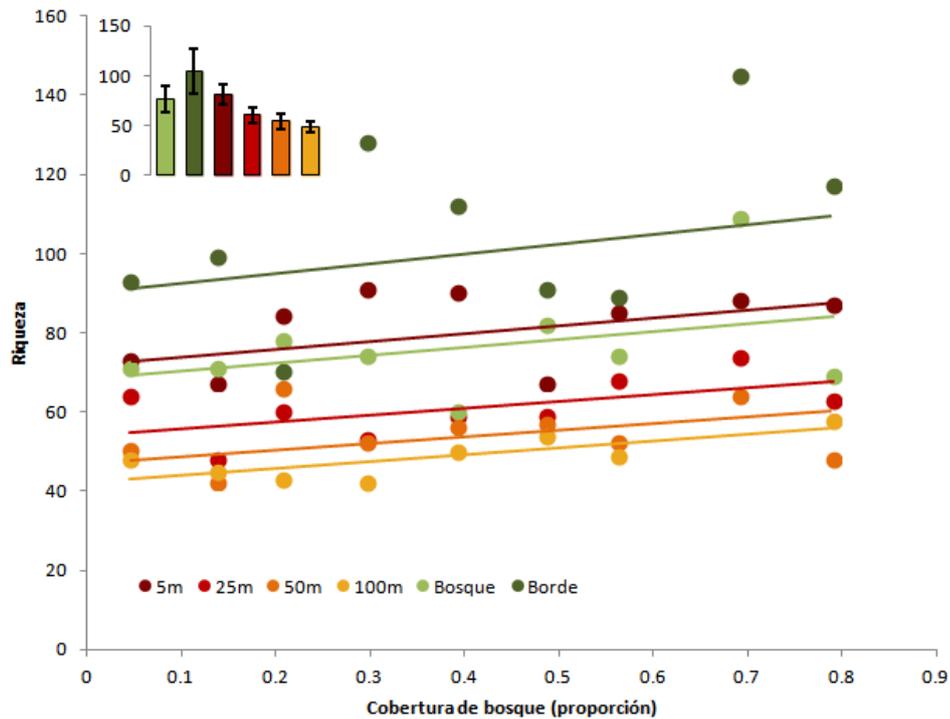


Figura 3.2 – Riqueza en trampas de agua en función de la cobertura de bosque y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

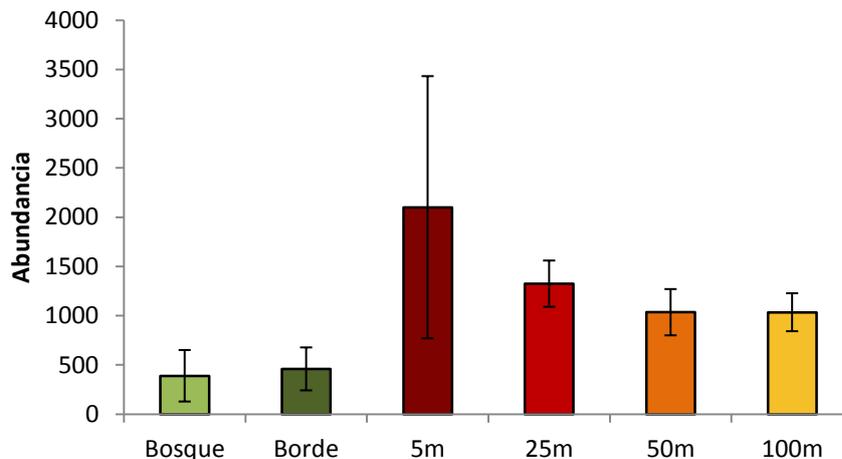


Figura 3.3 – Abundancia en las trampas de agua en función del hábitat/distancia.

La composición de las comunidades, evaluada mediante NDMS y Anosim, mostró diferencias a escala local y de paisaje (Figura 3.4). En primer lugar, las muestras correspondientes a hábitat de bosque/borde y de cultivo se separaron en dos grupos y hubo diferencias estadísticas en todas las comparaciones de a pares (valores de R entre 0,802 y 0,996;  $p < 0,002$  en todos los casos). En particular, las muestras de bosque y borde presentaron cierto grado de solapamiento en el gráfico y las diferencias en el Anosim

fueron marginales ( $R=0,175$ ;  $p=0,074$ ). Considerando las muestras de cultivo, se observó una separación gradual para las cuatro distancias: los 5m presentaron una composición particular y difirieron de las demás distancias ( $R$  entre 0,476 y 0,685;  $p<0,001$  en todos los casos), mientras que no existieron diferencias entre 25 y 50m ( $R=0,103$ ;  $p=0,19$ ) ni entre 50 y 100m ( $R=-0,253$ ;  $p=0,97$ ). A escala de paisaje, se encontraron diferencias entre sitios con coberturas de bosque baja y alta ( $R=0,179$ ;  $p=0,006$ ), que gráficamente pueden observarse mediante una mayor agrupación entre cada categoría de paisaje para cada hábitat/distancia.

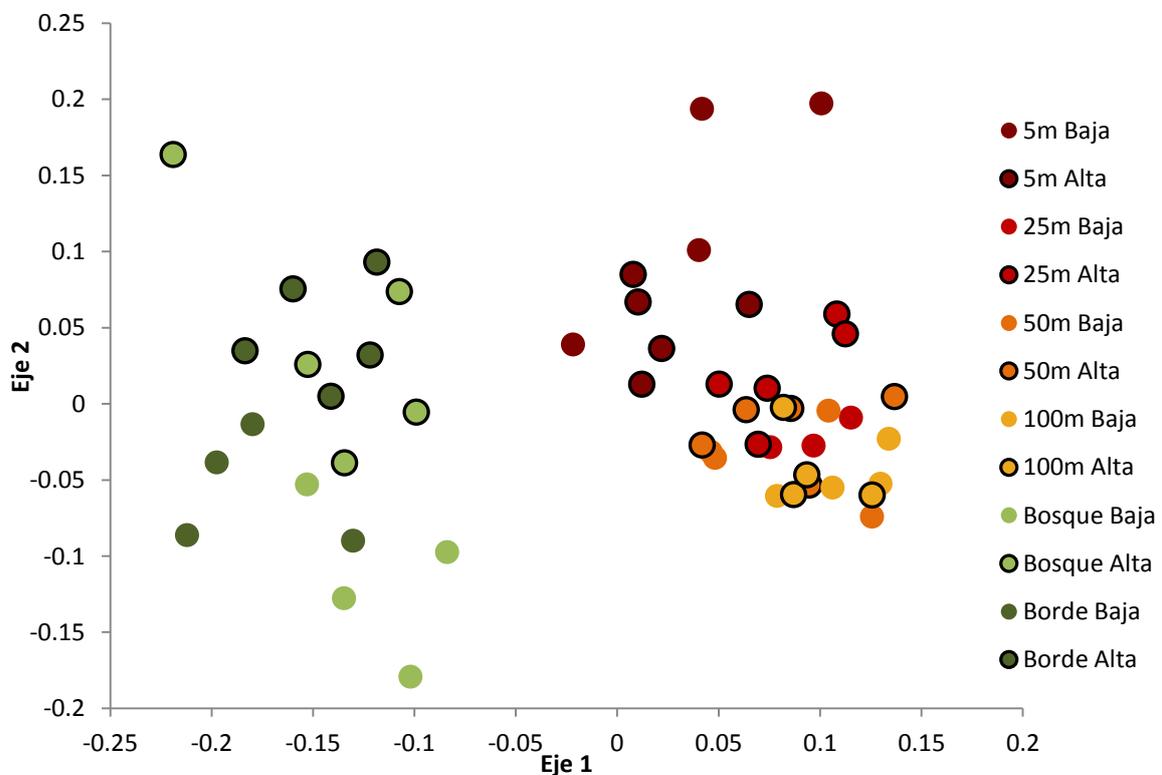


Figura 3.4 – NDMS para las comunidades capturadas con trampas de agua. Símbolos con borde negro representan sitios con cobertura alta de bosque y símbolos sin bordes sitios con cobertura baja. Círculos verde claro indican trampas en bosque, verde oscuro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque.

Las curvas de rango-abundancia (Figura 3.5), muestran dos tipos de estructura diferentes, una notablemente más homogénea en borde y bosque, y otra de marcada dominancia en el cultivo, particularmente a menores distancias al bosque. Asimismo, los índices de diversidad y equitatividad de las comunidades (Tabla 3.2; Figuras 3.6 y 3.7 respectivamente) presentaron sus mayores valores en el borde, seguido por el bosque, con

menores valores en el cultivo a todas las distancias consideradas. Al considerar la partición aditiva de la diversidad, se observó que la diversidad  $\beta$  entre sitios y la diversidad  $\beta$  entre paisajes con coberturas de bosque baja y alta presentaron valores mayores a los esperados por azar, realizando la primera el mayor aporte relativo a la diversidad y, con el 39% de las especies (Tabla 3.3).

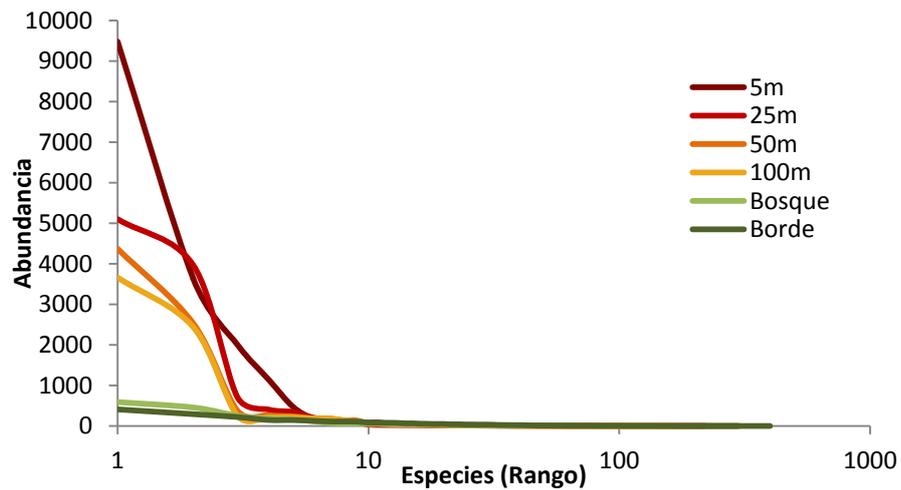


Figura 3.5 – Curvas de rango – abundancia para la suma de las trampas agua colocadas en bosque, borde y cultivo a 5, 25, 50 y 100 metros del bosque.

Nivel	Observado	Esperado
Trampa	$\alpha_T = 71,36$ $\beta_T = 69,53$	$\alpha_T = 95,95$ $\beta_T = 70,6$
Habitat (bosque/cultivo)	$\alpha_H = 140,89$ $\beta_H = 81,11$	$\alpha_H = 166,55$ $\beta_H = 98,6$
Sitio	$\alpha_S = 222$ <b><math>\beta_S = 254^*</math></b>	$\alpha_S = 260,78$ $\beta_S = 245,94$
Cobertura de bosque (baja/alta)	$\alpha_C = 476$ <b><math>\beta_C = 174^*</math></b>	$\alpha_C = 511,09$ $\beta_C = 138,91$

Tabla 3.3 – Partición aditiva de la diversidad para comunidades capturadas con trampas de agua. Para cada nivel se muestran los valores observados y esperados por azar para los componentes  $\alpha$  y  $\beta$ . El \* indica valores mayores a los esperados por azar.

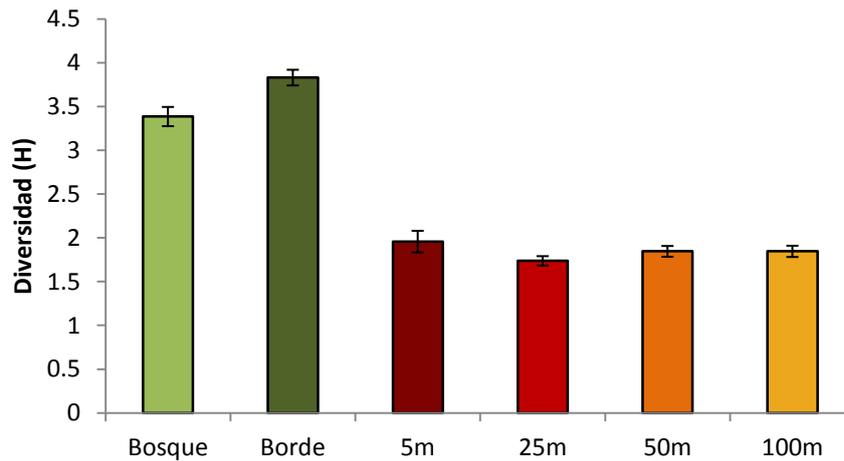


Figura 3.6 – Índice de diversidad de Shannon (H) en trampas de agua en función del hábitat/distancia.

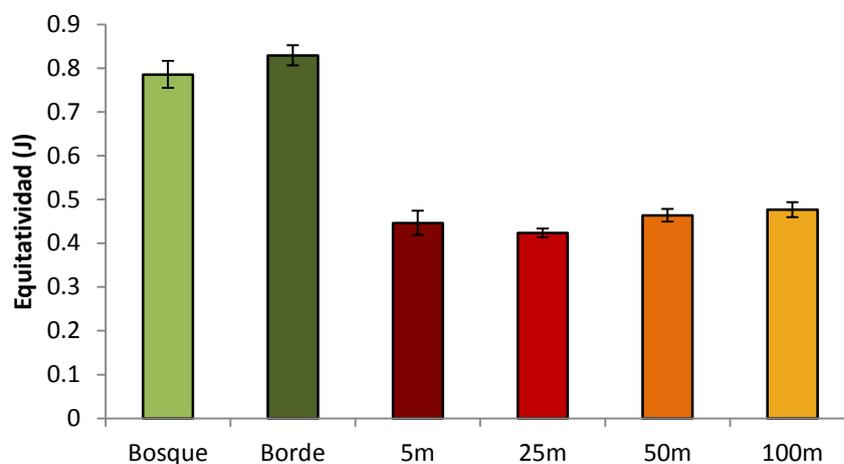


Figura 3.7 – Equitatividad (J) en trampas de agua en función del hábitat/distancia.

### 3.3.2 - Grupos funcionales

La riqueza de insectos fitófagos se relacionó positivamente con la cobertura de bosque y presentó diferencias entre ubicaciones a escala local (Tabla 3.4; Figura 3.8a), siendo mayor en borde, bosque y cultivo a 5m y disminuyendo a mayores distancias del bosque. Con respecto a la abundancia de este grupo, no se relacionó con la cobertura de bosque y presentó mayores valores en el cultivo, donde superó en un orden de magnitud la encontrada en borde y bosque (Tabla 3.4; Figura 3.8b), particularmente a 5m del bosque, disminuyendo en aproximadamente un tercio en las demás distancias consideradas hacia el interior del cultivo.

Grupo funcional	Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Valor de p
Fitófagos	Riqueza <sup>p</sup>	291,82	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<0,0001 <0,0001 0,99
	Abundancia <sup>bn</sup>	722,98	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,33 <0,0001 0,30
Enemigos naturales	Riqueza <sup>p</sup>	334,43	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,03 <0,0001 0,49
	Abundancia <sup>bn</sup>	-125,88	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,07 <0,0001 0,46
Polinizadores	Riqueza <sup>p</sup>	169,67	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,008 <0,0001 0,33
	Abundancia <sup>bn</sup>	252,24	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,54 <0,0001 0,15
Detritívoros	Riqueza <sup>p</sup>	253,52	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,79 <0,0001 0,73
	Abundancia <sup>bn</sup>	566,49	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,04 0,08 0,24

Tabla 3.4 - Resultados de GLMMs mostrando los efectos de la cobertura de bosque y la ubicación (bosque / borde / cultivo según distancias al bosque) sobre las comunidades de insectos capturados en trampas de agua. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (bn=binomial negativa; p=poisson).

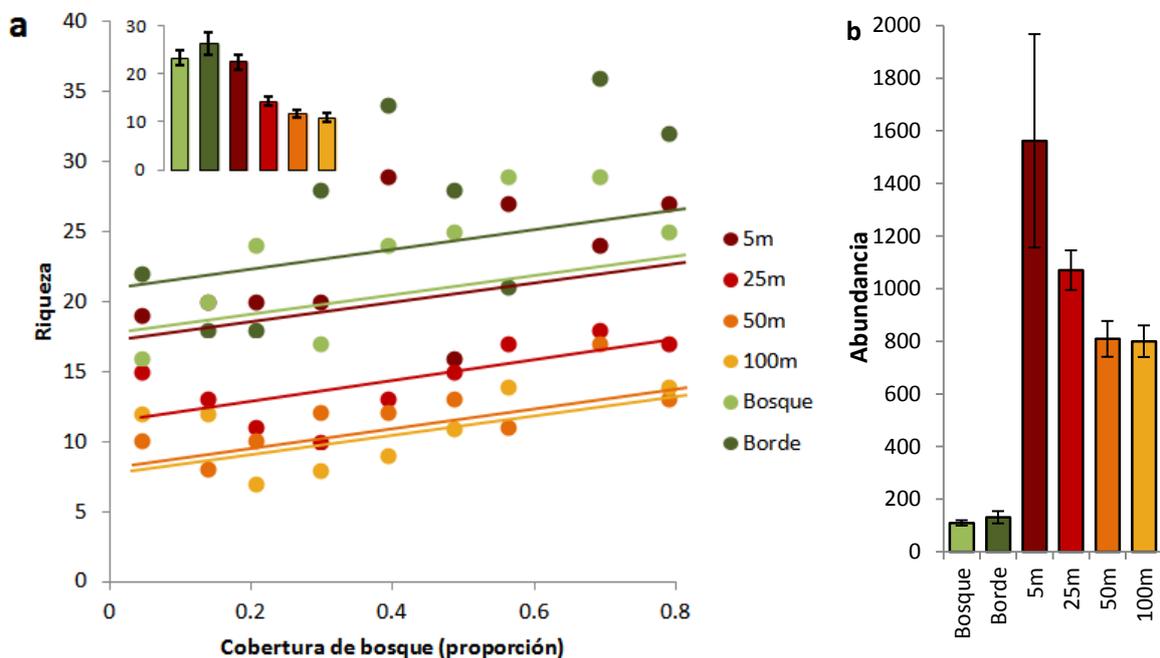


Figura 3.8 – (a) Riqueza de fitófagos en trampas de agua en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias. (b) Abundancia de fitófagos en trampas de agua en función del hábitat/distancia.

La riqueza de enemigos naturales también mostró una relación positiva con la cobertura de bosque con variaciones a escala local (Tabla 3.4; Figura 3.9a). En este caso, el borde presentó una mayor riqueza, seguido por valores similares en el cultivo a 5m y 25m y el bosque. Nuevamente, la menor riqueza se observó a 50 y 100m del bosque. La abundancia fue mayor en el cultivo, donde disminuyó a mayores distancias del bosque, mientras que en el borde fue mayor que en el bosque. Además, la abundancia de enemigos naturales presentó una relación negativa marginalmente significativa con la cobertura de bosque, particularmente notable en el cultivo a 5 y 25m del bosque, mientras que a escala local los valores más altos se encontraron en el cultivo a 5m del bosque, disminuyendo a mayores distancias y alcanzando los valores más bajos en borde y bosque (Tabla 3.4; Figura 3.9b).

Los insectos polinizadores presentaron una relación positiva entre su riqueza y la cobertura de bosque (Tabla 3.4; Figura 3.10a), pero el mayor número de especies se encontró en el cultivo a 5m del bosque, siendo mucho menor en el resto de las distancias y hábitats. Las mismas diferencias se observaron a escala local para la abundancia, con más polinizadores en el cultivo a 5m del bosque, donde se encontraron diez veces más individuos que en el resto de las ubicaciones, aunque esta variable no se relacionó con la cobertura de bosque en el paisaje (Tabla 3.4; Figura 3.10b).

Por último, la riqueza de insectos detritívoros no se relacionó con la cobertura de bosque y presentó mayores valores en el borde, seguido por el bosque y el cultivo a 5m y presentando los menores valores a 25, 50 y 100m del bosque (Tabla 3.4; Figura 3.11a). La abundancia de detritívoros se relacionó positivamente con la cobertura de bosque (Tabla 3.4; Figura 3.11b), tendiendo a ser mayor (diferencias marginalmente significativas) en bosque y borde que en el cultivo.

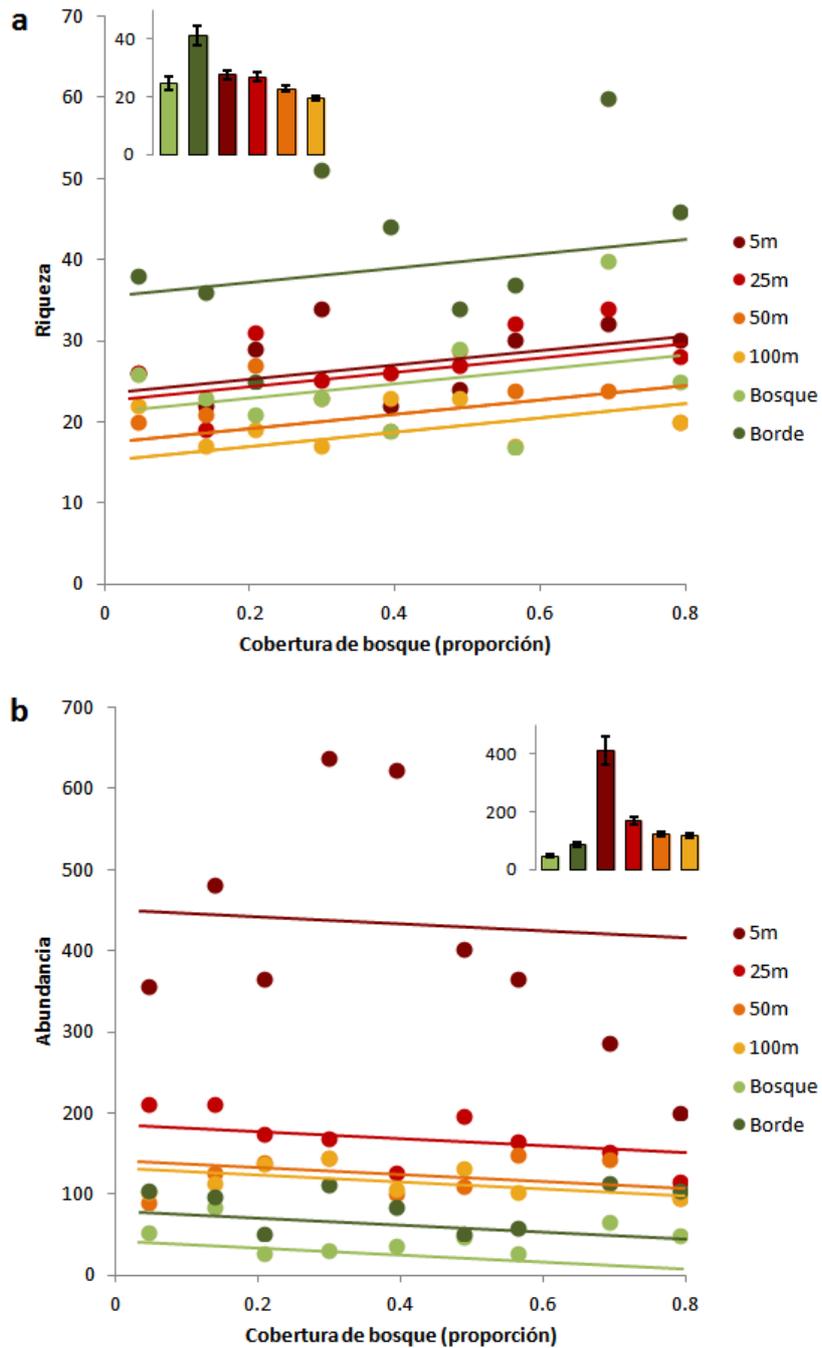


Figura 3.9 – (a) Riqueza y (b) abundancia de enemigos naturales en trampas de agua en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la parte superior se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

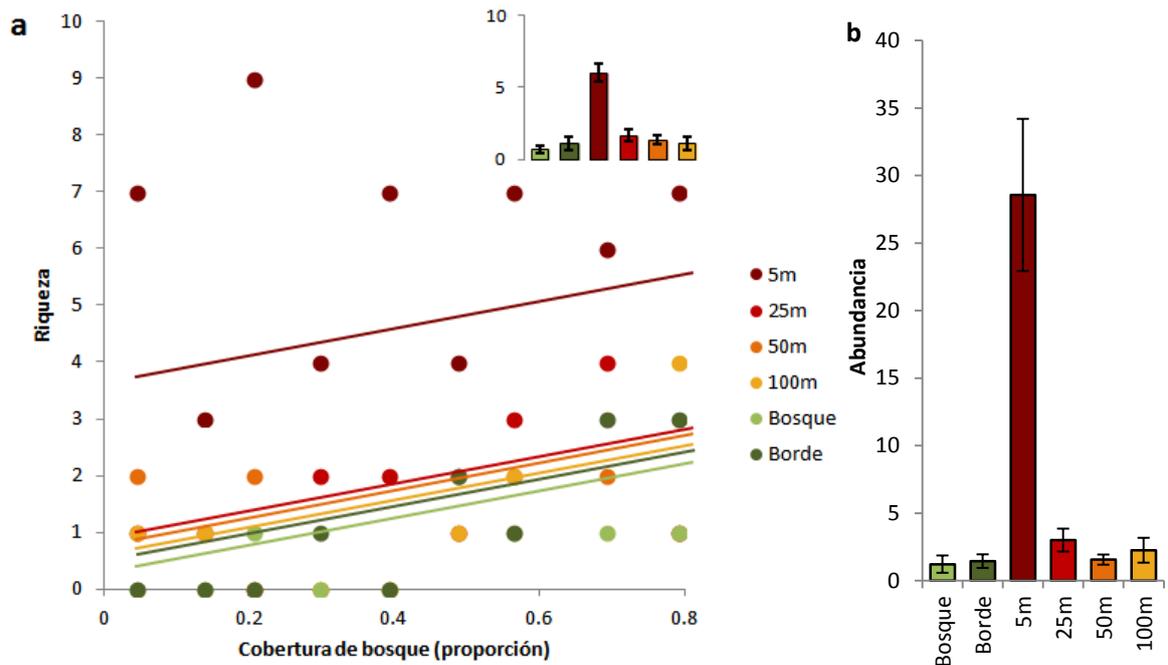


Figura 3.10 – (a) Riqueza de polinizadores en trampas de agua en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior derecha se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias. (b) Abundancia de polinizadores en trampas de agua en función del hábitat/distancia.

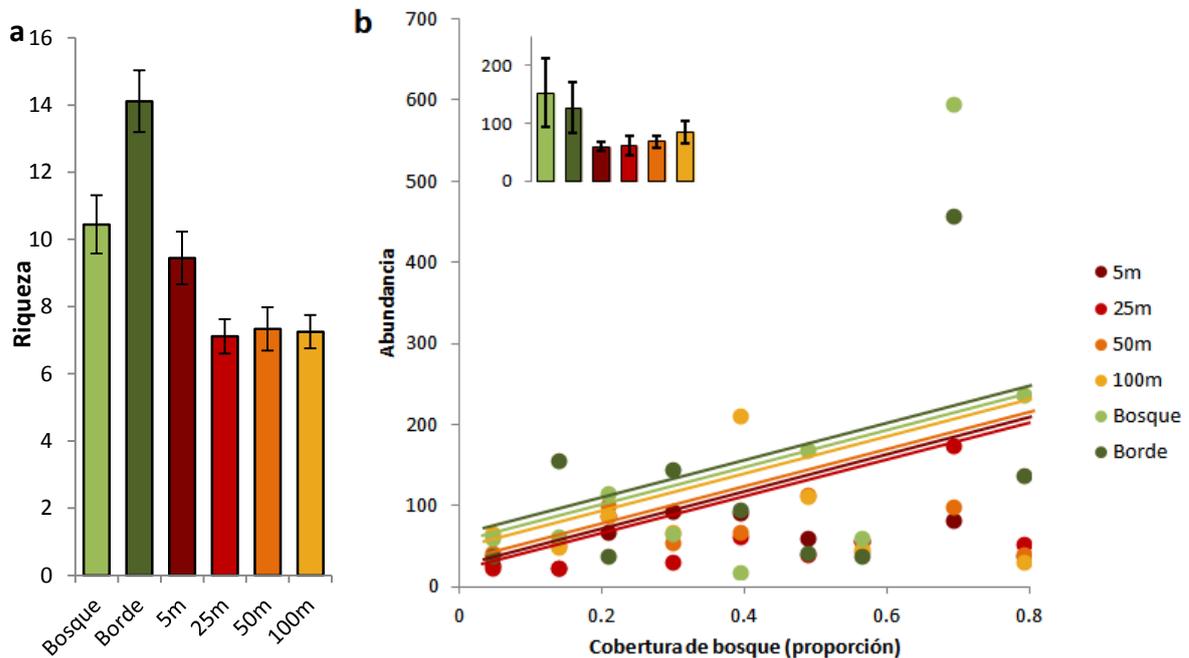


Figura 3.11 – (a) Riqueza de detritívoros en trampas de agua en función del hábitat/distancia. (b) Abundancia de detritívoros en trampas de agua en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

### 3.3.3 - Trampas de caída

Utilizando las trampas de caída, se colectaron 25.704 artrópodos, correspondientes a 386 especies, distribuidas en 81 familias y 19 órdenes. Coleoptera e Hymenoptera fueron los órdenes más diversos con 108 y 104 especies respectivamente, seguidos por Diptera con 72 y Hemiptera con 42 especies. Numéricamente, el grupo dominante fue Collembola, cuya abundancia representó el 59% del total, seguido por Hymenoptera con el 28%. Considerando los grupos funcionales colectados, la mayor riqueza la presentaron los predadores (88 spp.), fitófagos (84) y parasitoides (53), mientras que a nivel de abundancia los detritívoros fueron marcadamente dominantes (64% de los individuos colectados), seguidos por los fitófagos (22%). Por otro lado, la familia Formicidae representó 12% de los ejemplares, sin embargo dada la multiplicidad de hábitos en esta familia, no fueron asignados a un grupo funcional en particular.

Según los estimadores utilizados, la completitud del muestreo fue del 69-84% (Tabla 3.5), indicando una muestra considerablemente representativa. Como se observa en la curva de acumulación de especies (Figura 3.12) no se alcanzó una asíntota y aproximadamente el 37% de las especies sólo fueron encontradas en una muestra y el 17% en dos.

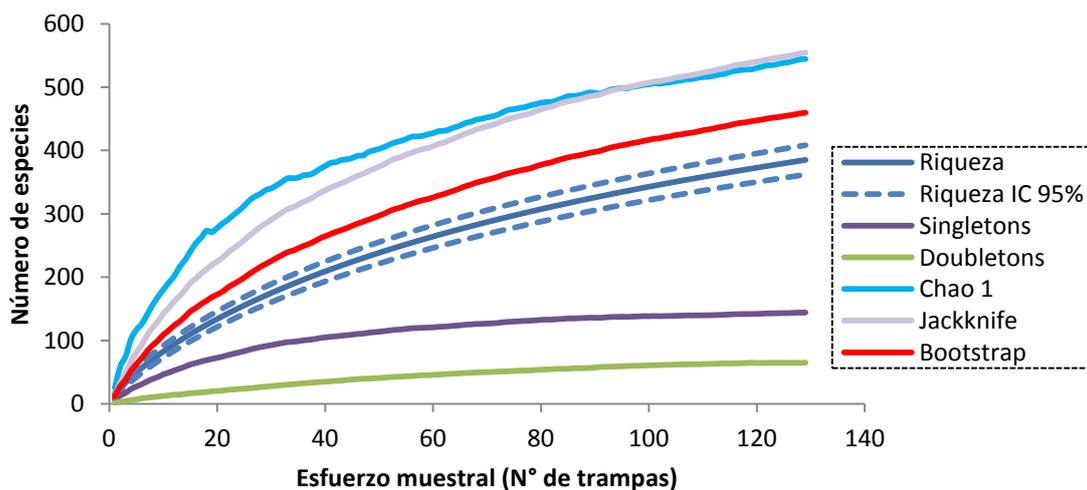


Figura 3.12 – Curva de acumulación de especies en trampas de caída en función del esfuerzo muestral para la riqueza observada mediante trampas de caída (y su intervalo de confianza del 95%) y los estimadores Chao 1, Jackknife 1 y Bootstrap, en comunidades capturadas con trampas de caída. Se muestran además el número de singletons y doubletones.

	Chao 1	Jackknife 1	Bootstrap
Riqueza estimada	544,41 ± 35,5	554,7 ± 21,8	459,5
Compleitud (%)	70,7	69,1	83,8

Tabla 3.5 – Valores de riqueza calculados mediante estimadores no paramétricos y porcentaje de completitud del muestreo para cada estimador, en comunidades capturadas con trampas de caída.

La riqueza mostró una relación marginal y positiva con la cobertura de bosque en el paisaje y además presentó diferencias a escala local (Tabla 3.6; Figura 3.13). La mayor riqueza fue hallada en el borde seguido por el cultivo a 5m, mientras que a mayores distancias del bosque la riqueza fue menor y no presentó grandes variaciones. Por otro lado, el número de insectos colectados no se relacionó con la cobertura de bosque pero fue mayor en el borde y en el cultivo a 5m del bosque y menor a mayores distancias del bosque (Tabla 3.6; Figura 3.14).

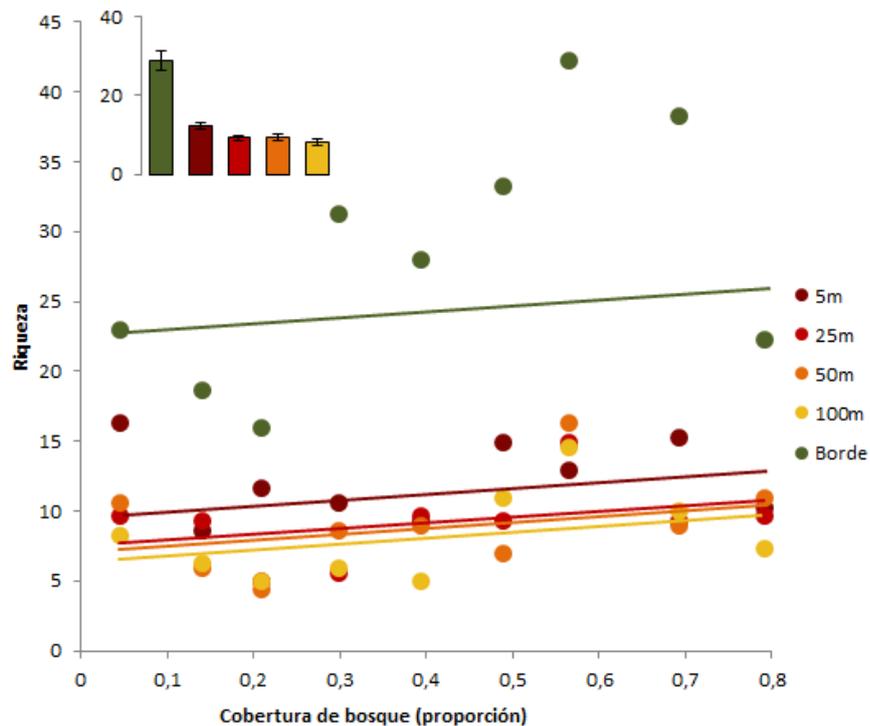


Figura 3.13 – Riqueza en trampas de caída en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

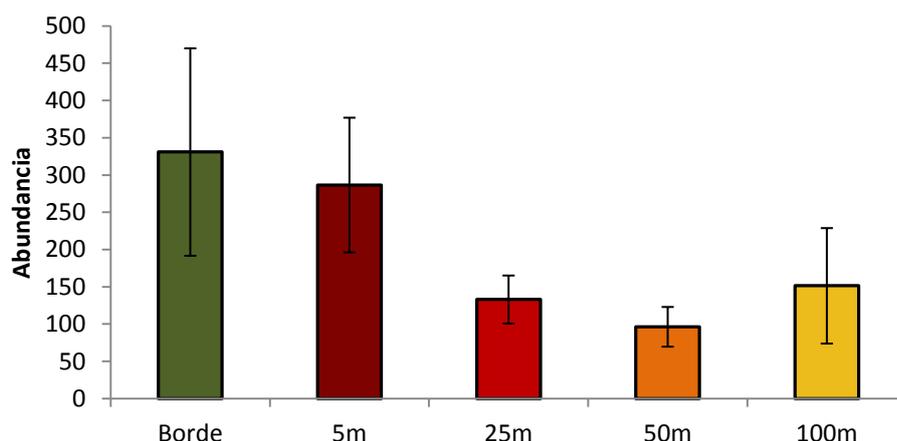


Figura 3.14 – Abundancia promedio en función de la ubicación de las trampas de caída, en el borde del bosque y en el cultivo a distintas distancias al bosque.

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Valor de p
Riqueza <sup>bn</sup>	741,9	Cobertura de bosque Hábitat / distancia Interacción	<b>0,06</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,53
Abundancia <sup>bn</sup>	1561,7	Cobertura de bosque Hábitat / distancia Interacción	0,26 <b>&lt;0,0001</b> 0,71
Índice de diversidad de Shannon <sup>n</sup>	256,2	Cobertura de bosque Hábitat / distancia Interacción	<b>0,04</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,91
Equitatividad <sup>b</sup>	67,9	Cobertura de bosque Hábitat / distancia Interacción	0,36 0,24 0,47

Tabla 3.6 – Resultados de GLMMs mostrando los efectos de la cobertura de bosque y la ubicación (bosque / borde / cultivo según distancias al bosque) sobre las comunidades de insectos capturados en trampas de caída. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (b= binomial; bn=binomial negativa; n=normal; p=poisson).

La composición de las comunidades, evaluada con datos de presencia/ausencia mediante NDMS y Anosim, mostró diferencias entre paisajes con diferente cobertura de bosque y entre el borde y las distintas distancias (Figura 3.15). Las muestras de borde se separaron de las de cultivo en el eje uno y, aunque algunos se solaparon con las de cultivo a 5m, hubo diferencias significativas en todas las comparaciones de a pares (valores de R entre 0,704 y 0,884;  $p \leq 0,002$  en todos los casos). Entre las distancias en el cultivo se observaron pocas diferencias en el gráfico y sólo los 5m difirieron de los 100m ( $R=0,291$ ;  $p=0,007$ ), mientras que el resto de las comparaciones no fueron significativas (valores de R entre -0,181 y 0,14;  $0,1 \geq p \geq 0,96$ ). A escala de paisaje, las diferencias entre sitios con cobertura de bosque alta y baja fueron importantes ( $R=0,347$ ;  $p < 0,001$ ) y se observa en general a las muestras de paisajes con cobertura alta agrupadas en bosque y cultivo, mientras que las de cobertura baja se observan más dispersas.

Las curvas de rango-abundancia no presentaron diferencias marcadas entre los hábitats y distancias considerados (Figura 3.16). La diversidad de las comunidades se relacionó positivamente con la cobertura de bosque en el paisaje y fue marcadamente mayor en el borde en comparación con las cuatro distancias del cultivo, que presentaron valores similares (Tabla 3.6; Figura 3.17). La equitatividad, por el contrario, no se relacionó con la proporción de bosque ni presentó diferencias significativas a escala local, con valores entre 0,56 y 0,67 (Tabla 3.6). El análisis de partición aditiva de la diversidad reveló que la diversidad  $\beta$  entre paisajes con coberturas baja y alta de bosque fue la única que superó los valores esperados por azar. Sin embargo, la diversidad  $\beta$  entre sitios fue la más importante en términos de contribución a la diversidad  $\gamma$ , con el 43% de las especies, seguida por la diversidad  $\beta$  entre paisajes con el 33% (Tabla 3.7).

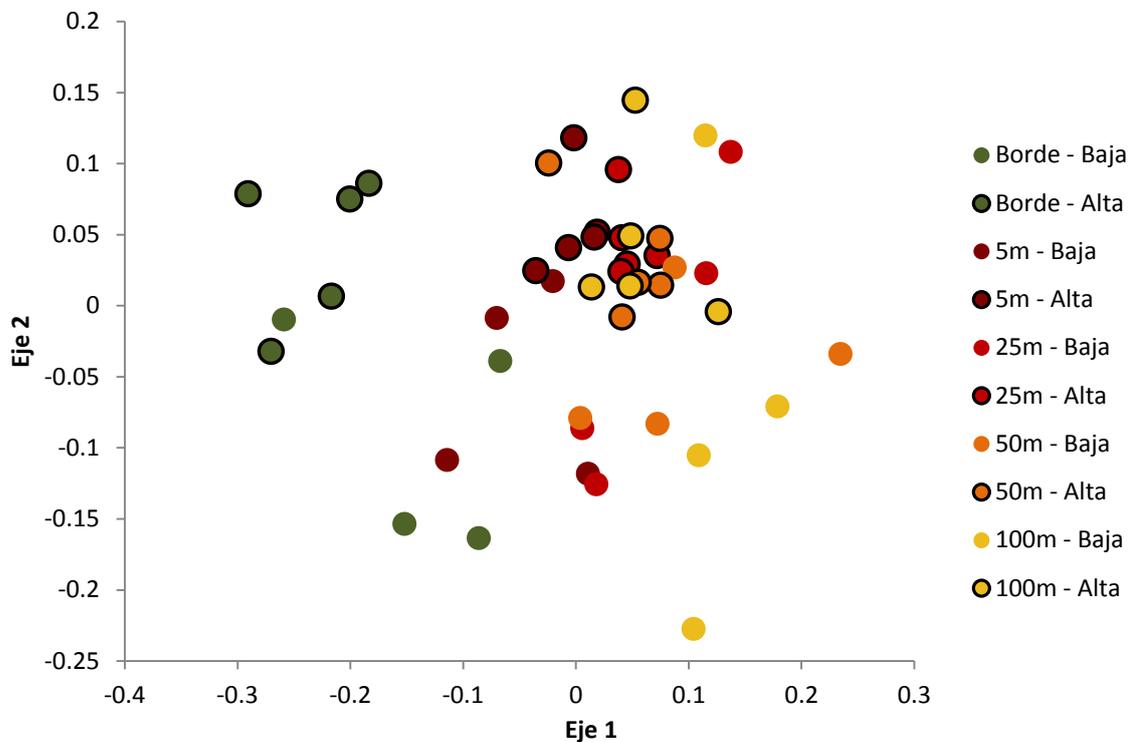


Figura 3.15 – NDMS para las comunidades capturadas con trampas de caída. Símbolos con borde negro representan sitios con cobertura alta de bosque y símbolos sin bordes sitios con cobertura baja. Círculos verde oscuro representan trampas colocadas en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque.

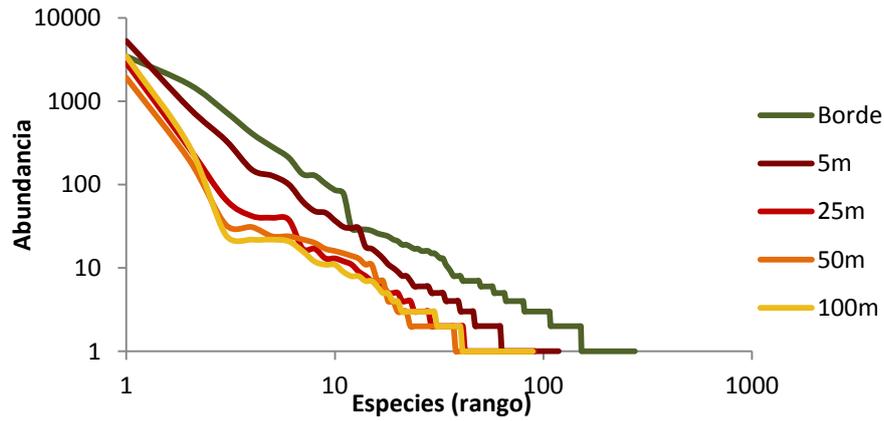


Figura 3.16 – Curvas de rango – abundancia para las comunidades capturadas con trampas de caída en borde y cultivo a 5, 25, 50 y 100 metros del bosque.

Nivel	Observado	Esperado
Trampa	$\alpha_t = 13,4$ $\beta_t = 40,8$	$\alpha_t = 20,2$ $\beta_t = 56,9$
Habitat (bosque/cultivo)	$\alpha_h = 54,2$ $\beta_h = 40,3$	$\alpha_h = 77,5$ $\beta_h = 47,2$
Sitio	$\alpha_s = 94,56$ $\beta_s = 164,9$	$\alpha_s = 124,7$ $\beta_s = 163,9$
Cobertura de bosque (baja/alta)	$\alpha_B = 259,5$ <b><math>\beta_B = 126,5^*</math></b>	$\alpha_B = 288,6$ $\beta_B = 97,4$

Tabla 3.7 – Partición aditiva de la diversidad en trampas de caída. Para cada nivel se muestran los valores observados y esperados por azar para los componentes  $\alpha$  y  $\beta$ . En negrita y con \* se indican valores mayores a los esperados por azar.

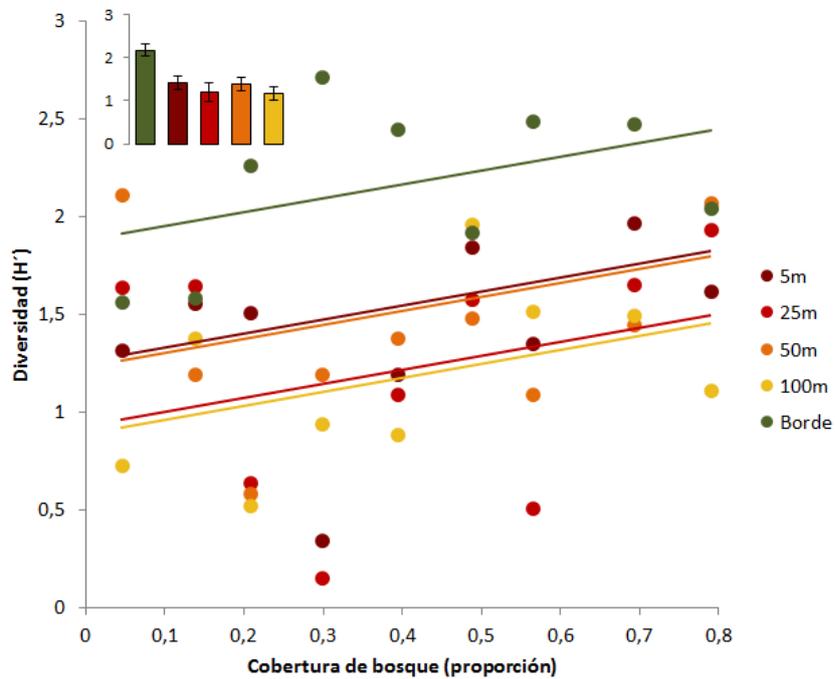


Figura 3.17 – Índice de diversidad de Shannon (H) en trampas de caída en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

### 3.3.4 – Grupos funcionales

Al considerar los grupos funcionales en las comunidades capturadas con trampas de caída, se observó que la riqueza de los insectos fitófagos aumentó junto con la cobertura de bosque y además presentó mayores valores en borde, seguidos por el cultivo a 5m del bosque (Tabla 3.8; Figura 3.18a). La abundancia de insectos fitófagos también se relacionó positivamente con la cobertura de bosque y a escala local fue mayor en el borde y el cultivo a 5m (Tabla 3.8; Figura 3.18b).

Grupo funcional	Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Valor de p
Fitófagos	Riqueza <sup>p</sup>	443,6	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<b>0,0003</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,72
	Abundancia <sup>bn</sup>	669,4	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<b>0,0006</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,56
Enemigos naturales	Riqueza <sup>p</sup>	565,5	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,18 <b>&lt;0,0001</b> 0,17
	Abundancia <sup>bn</sup>	777,5	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<b>0,006</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,56
Detritívoros	Riqueza <sup>p</sup>	470,7	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	<b>0,05</b> <b>&lt;0,0001</b> 0,62
	Abundancia <sup>bn</sup>	1374,8	Cobertura de bosque Ubicación Interacción	0,46 0,74 0,22

Tabla 3.8 – Efectos fijos para GLMMs de riqueza y abundancia de insectos fitófagos, enemigos naturales y detritívoros. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes. Los superíndices indican la distribución de los errores utilizada (bn=binomial negativa; p=poisson).

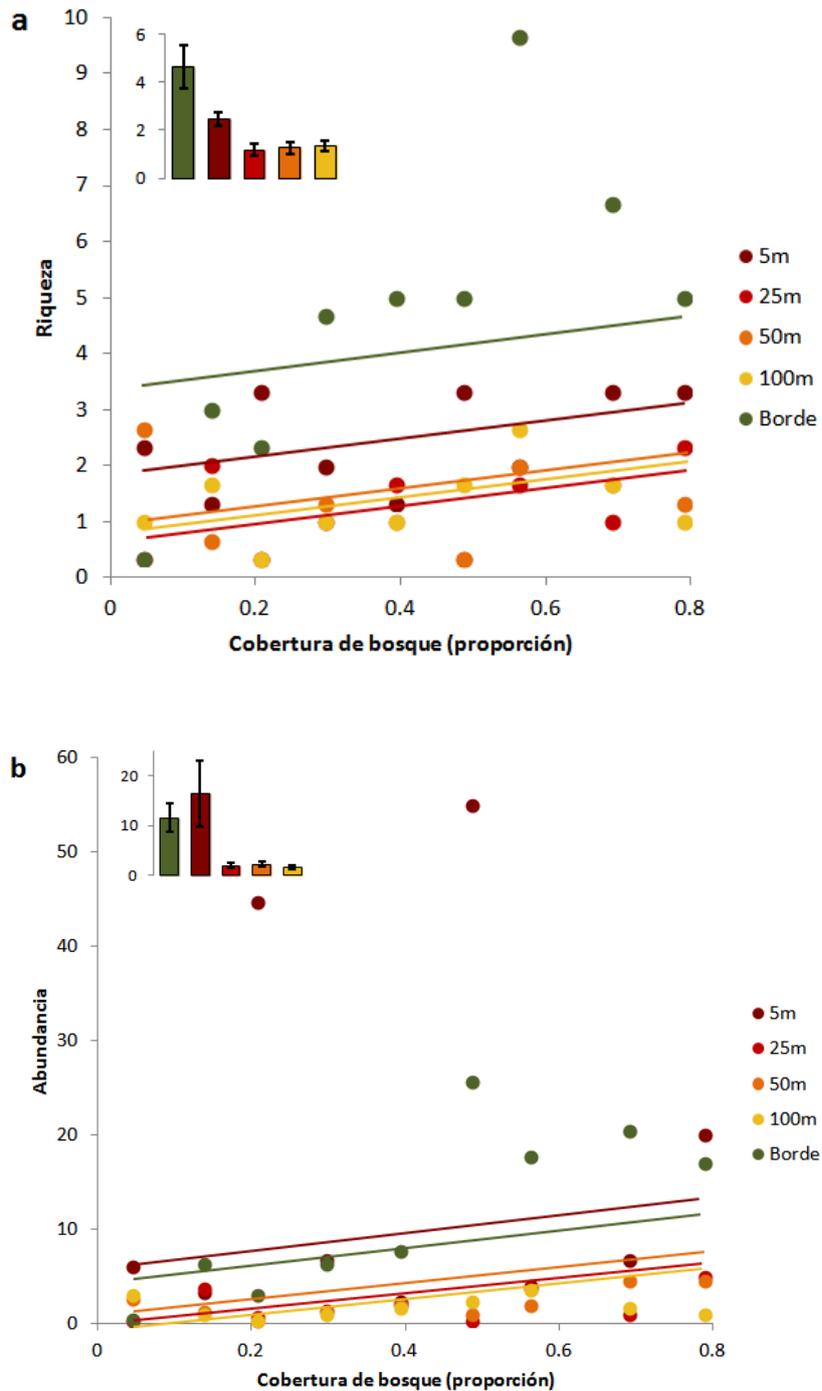


Figura 3.18 – (a) Riqueza y (b) abundancia de fitófagos en trampas de caída en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

Con respecto a los enemigos naturales, la riqueza no se relacionó con la cobertura de bosque y sólo fue mayor en el borde (Tabla 3.8; Figura 3.19a). La abundancia, en cambio, mostró una relación directa con la cobertura de bosque y diferencias a escala local, ya que

fueron más abundantes en el borde seguido por el cultivo a 5m del bosque (Tabla 3.8; Figura 3.19b).

Finalmente, la riqueza de detritívoros se relacionó positivamente con la cobertura de bosque y presentó los mayores valores en borde y valores intermedios en el cultivo a 5m del bosque (Tabla 3.8; Figura 3.20a). La abundancia no mostró ningún patrón con respecto a la cobertura de bosque ni al hábitat/distancia a escala local, ya que se observó una gran variabilidad en los datos (Tabla 3.8; Figura 3.20b).

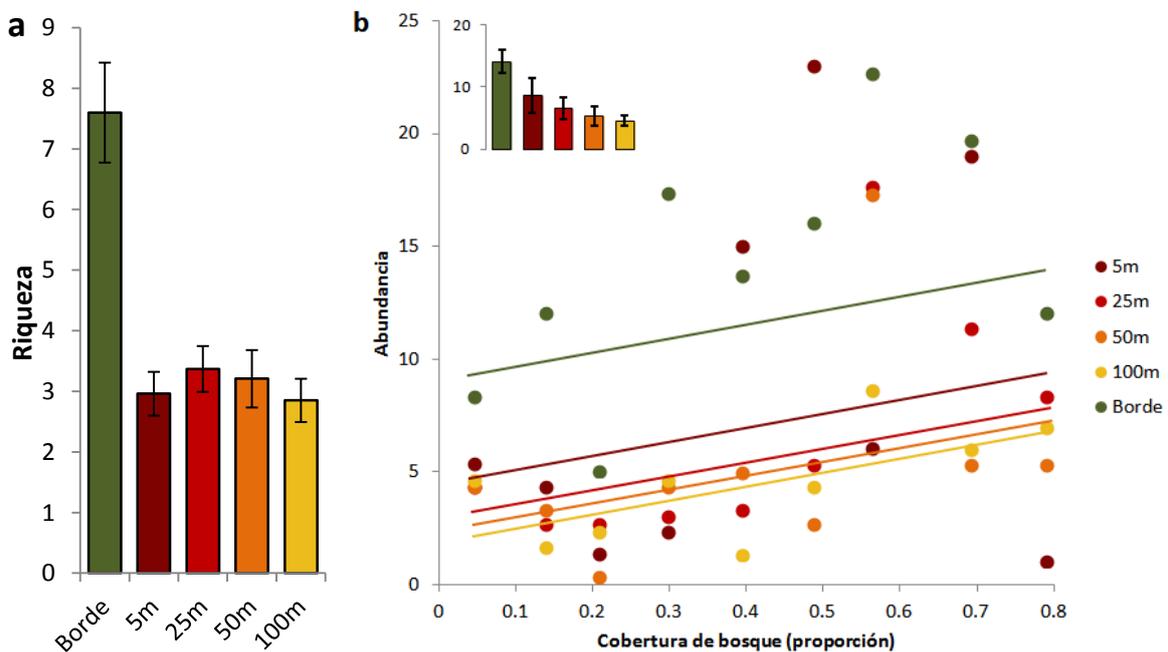


Figura 3.19 – (a) Riqueza de enemigos naturales en función del hábitat/distancia en trampas de caída. (b) abundancia de enemigos naturales en trampas de caída en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias.

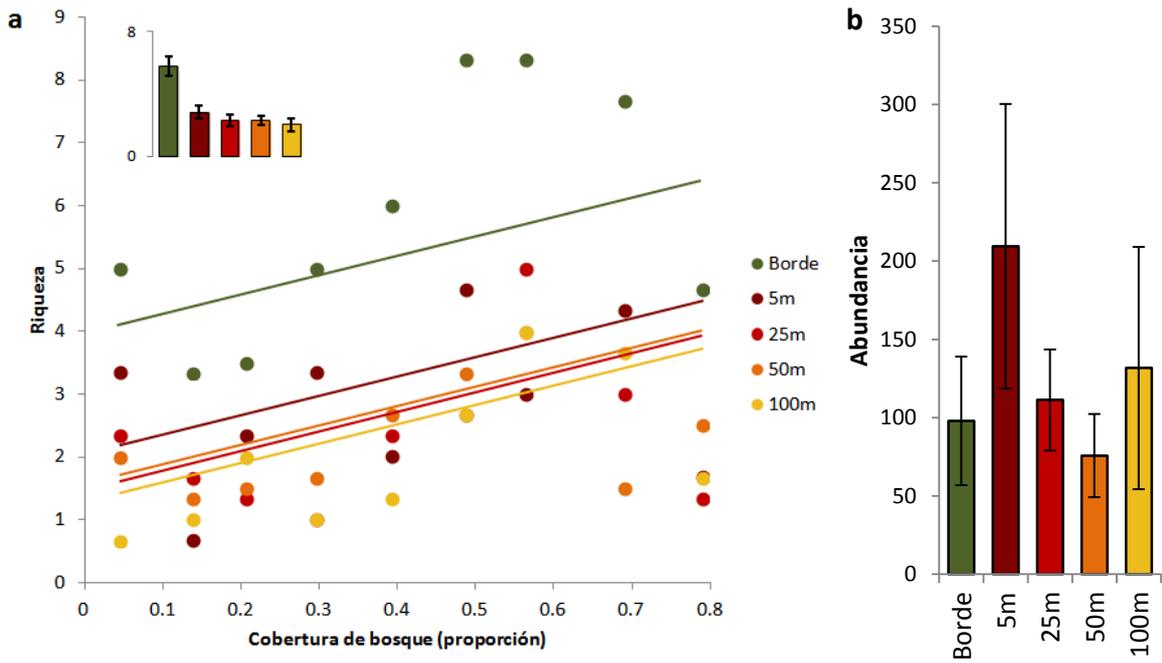


Figura 3.20 – (a) Riqueza de detritívoros en trampas de caída en función de la cobertura de bosque en el paisaje y el hábitat/distancia. Círculos verde oscuro indican trampas en bosque, verde claro en borde y rojizos en cultivo, con tonos más claros a mayores distancias del bosque. En la esquina superior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar mejor las diferencias entre hábitats/distancias. (b) abundancia de detritívoros en función del hábitat/distancia en trampas de caída.

### **3.4 - DISCUSIÓN**

#### **3.4.1 - Escala de paisaje: efecto de la cobertura de bosque**

Las relaciones positivas entre la proporción de ambientes naturales en el paisaje y la riqueza y abundancia de insectos constituyen un patrón ampliamente demostrado (Fahrig, 2003; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Este patrón estaría relacionado con la pérdida de especies y la disminución de los tamaños poblacionales al disminuir la cantidad de hábitats naturales en el paisaje y el tamaño de los remanentes (Kruess & Tscharntke, 2000; Fahrig, 2003), siendo especialmente afectados los organismos en niveles tróficos superiores como los enemigos naturales (Holt *et al.*, 1999; Tscharntke *et al.*, 2002; Bianchi *et al.*, 2006; Cagnolo *et al.*, 2009). Sin embargo, estas relaciones generalmente se estudian en los ambientes naturales (Steffan-Dewenter, 2002; trabajos citados en Fahrig, 2003) o cultivados (Benton *et al.*, 2003; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011) por separado, y rara vez se han abordado en forma conjunta en los dos tipos de ambiente, de manera de evaluar como varía el intercambio de organismos a escala de paisaje. En este capítulo, los efectos positivos de la cobertura de bosque fueron comprobados para la riqueza total y de varios grupos funcionales, en comunidades capturadas con dos tipos de trampas que capturan insectos con distinta clase de movilidad, en la interfase Chaco Serrano – cultivo de soja.

Un aspecto destacable de los resultados es la falta de interacción entre la cobertura de bosque y el hábitat/distancia en todos los análisis realizados, lo cual revela que la cantidad de bosque en el paisaje influye no sólo en la entomofauna del propio bosque, sino que afecta también a las comunidades del cultivo, al menos hasta una distancia de 100 metros. Se conoce que, a escala local, la influencia de los ambientes naturales sobre el cultivo en términos de biodiversidad se extiende hasta diferentes distancias según el grupo estudiado (Chacoff & Aizen, 2005; Miliczky & Horton, 2005; Öckinger & Smith, 2007; Mazzi & Dorn, 2012), a lo cual los resultados del presente estudio incorporan evidencia de que, además, la magnitud de dicha influencia depende de la proporción de ambientes naturales en el paisaje.

La diversidad de las comunidades capturadas con trampas de caída también se relacionó positivamente con la cobertura de bosque, probablemente reflejando los aumentos en la riqueza y abundancia de grupos particulares en paisajes dominados por bosques, como se discute debajo. Otros efectos comunitarios fueron observados al analizar

la partición de la diversidad, ya que en ambos tipos de trampas la diversidad  $\beta$  entre paisajes con coberturas baja y alta de bosques fue superior a lo esperado por azar, demostrando que los cambios a escala de paisaje se asocian a un reemplazo de especies, mientras que las diferencias halladas a escala local (ver abajo) se relacionarían más a cambios en la diversidad  $\alpha$  entre ambientes o distancias.

La importancia de la proporción de bosque en el paisaje como factor estructurador de las comunidades de insectos en el sistema Chaco Serrano – cultivo de soja, también puede inferirse de los resultados de los análisis multivariados, que revelaron un marcado efecto de este factor sobre la composición taxonómica de las comunidades capturadas con ambos tipos de trampas. Incluso, las comunidades de insectos caminadores (trampas de caída) del borde de bosque, en paisajes con cobertura baja de bosques se asemejaron más en su composición a las del cultivo. Algunos estudios muestran que en paisajes con alta intensificación agrícola las comunidades tienden a homogeneizarse (Ekroos *et al.*, 2010; Gagic *et al.*, 2014), sin embargo en las trampas de caída parece observarse el patrón opuesto, con menor similitud entre comunidades de sitios con menor cobertura de bosque. Esta mayor variabilidad podría relacionarse con la movilidad, ya que Dormann *et al.* (2007) sugirieron que la disimilitud en la composición es mayor en grupos con limitaciones en la dispersión, pudiendo esperarse que los artrópodos caminadores capturados con trampas de caída presenten una menor capacidad de dispersión que los voladores hallados en trampas de agua.

Para los enemigos naturales, los efectos negativos de la pérdida de hábitat se manifestaron mediante un empobrecimiento en la riqueza de especies capturadas en trampas de agua y en la abundancia en trampas de caída. La mayor riqueza y/o abundancia de enemigos naturales en paisajes complejos y diversos suele resultar en un aumento en el control de plagas por parasitismo y predación (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), demostrando la importancia de los ecosistemas naturales para la provisión de servicios ecosistémicos. Sin embargo, la abundancia de enemigos naturales en trampas de agua presentó una sorprendente relación negativa con la cobertura de bosque, particularmente notable en el cultivo próximo a éste. Un examen minucioso de estos datos sugiere que esta relación reflejó esencialmente la distribución de las dos especies más abundantes, pertenecientes a la familia Dolichopodidae (Diptera) cuyas larvas frecuentemente dependen de la presencia de bosques (Smith, 1952). Es posible que en paisajes con baja cobertura de bosque, la

escasez de recursos en los remanentes pequeños estimule el desplazamiento hacia los cultivos. Alternativamente, podría tratarse de especies "culturales" (Duelli & Obrist, 1995), favorecidas por la mayor extensión del ambiente cultivado, aunque las respuestas halladas a escala local, que se discuten en la próxima sección, señalan cierta dependencia del bosque. Esta mayor abundancia en paisajes dominados por cultivos podría repercutir sobre los niveles de control biológico de presas particulares, pero difícilmente compensaría el efecto negativo sobre el control de la comunidad de presas u hospedadores, que podría esperarse de la pérdida de especies de enemigos naturales (ej. Fenoglio *et al.*, 2012) registrada con las mismas trampas en estos sitios (pero ver Mensens *et al.* 2014).

La cobertura de bosque en el paisaje se relacionó positivamente con otros dos grupos de insectos considerados benéficos: polinizadores y detritívoros. El aumento en la riqueza de polinizadores, tanto en el bosque como en el cultivo, al aumentar la cobertura de bosque, coincide con resultados reportados para otros sistemas (por ej. Weibull *et al.*, 2000; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002, Winfree *et al.*, 2009), aunque se ha señalado que dentro de este grupo pueden observarse respuestas particulares, relacionadas a la dependencia de cada especie a los recursos que ofrecen los ambientes naturales, entre otros factores (Jauker *et al.*, 2009).

Por otra parte, los insectos detritívoros, que participan activamente en la descomposición de hojarasca (Meyer *et al.*, 2011), estuvieron representados por menor número de especies y menor número de individuos (según el tipo de trampa) en paisajes con menor cobertura de bosques. Estos resultados podrían estar relacionados con la pérdida de hábitat de bosque en estos paisajes, ya que existe evidencia de que algunos grupos de insectos descomponedores son afectados negativamente por la disminución del tamaño de los fragmentos de bosque (por ejemplo Didham *et al.*, 1998; Davies, 2002). La detección de influencias de la cobertura de bosque también en el cultivo sugiere que, además de beneficiarse de la siembra directa de soja (House & Parmelee, 1985), la comunidad de detritívoros puede enriquecerse con la presencia de ambientes naturales mediante el desplazamiento de especies entre el bosque y el cultivo (ver capítulo 2) y esto podría reflejarse en los niveles de descomposición de los residuos de los cultivos.

Además de los efectos sobre grupos benéficos, la riqueza de insectos fitófagos aumentó consistentemente con la cobertura de bosque en el paisaje, lo que se observó también para su abundancia en trampas de caída. Si bien los herbívoros suelen responder

en menor medida a la disminución de ambientes naturales en el paisaje en comparación con sus enemigos naturales, no existen muchos trabajos donde se analice la riqueza de especies de insectos fitófagos, ya que frecuentemente se estudia la abundancia de plagas particulares (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Por ejemplo, Clough *et al.* (2007) describieron efectos positivos de la heterogeneidad del paisaje en la riqueza de herbívoros asociados a una especie de cardo y Holland & Fahrig (2000) encontraron mayor riqueza de familias a mayor cantidad de bordes en el paisaje. Si bien el aumento de herbívoros podría considerarse negativo para la agricultura, el daño en plantas no suelen asociarse con esta característica del paisaje o incluso pueden mostrar respuestas negativas (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Además, la mayoría de las especies fitófagas capturadas con trampas de agua y de caída fueron coleópteros y hemípteros poco abundantes que no son plagas importantes de soja, por lo que las consecuencias funcionales de la disminución de especies en paisajes con baja cobertura de vegetación nativa podrían tener mayor relevancia para el bosque.

#### 3.4.2 - Escala local: diferencias entre hábitats y efecto de la distancia al bosque

Los bordes, que representan la zona de transición entre el ambiente original de vegetación nativa y la matriz adyacente, son un ambiente dominante en paisajes fragmentados. En el presente estudio, el borde del bosque presentó consistentemente la mayor riqueza total de especies, en la mayoría de los grupos funcionales y en ambos tipos de trampa. Este patrón concuerda con resultados de otros estudios (Didham, 1997; Holland & Fahrig, 2000; Wirth *et al.*, 2008) y con la hipótesis de acumulación de especies de sistemas adyacentes propuesta para los ecotonos (Odum, 1971). En este sentido, la mayor diversidad en el borde no se explicaría por un mayor número de individuos capturados (ver debajo), apoyando la idea de una acumulación de especies ligada a la posibilidad de acceso a recursos tanto del bosque como de los cultivos que conforman la matriz (Ries *et al.*, 2004).

En términos de abundancia, la tendencia más consistente fue una disminución dentro del cultivo al aumentar la distancia al bosque, con valores elevados en la proximidad a éste. Sin embargo, el número de insectos colectados en trampas de agua en el cultivo próximo al bosque (a 5 m) fue casi cuatro veces mayor que en el borde, mientras que en trampas de caída estos dos ambientes mostraron similar abundancia, superando en 2-3 veces la del cultivo a mayores distancias. Las comunidades capturadas en trampas de agua

presentaron menores valores de diversidad y equitatividad en el cultivo en comparación con borde y bosque, coincidiendo con abruptas curvas de rango-abundancia. Los ambientes cultivados pueden presentar curvas de rango-abundancia más abruptas en comparación con ambientes naturales, como se observó en comunidades de ácaros (Bosch-Serra *et al.*, 2014). Por el contrario, en trampas de caída, la estructura de las comunidades no presentó diferencias tan marcadas entre hábitats o distancias. Estos resultados podrían estar asociados a las distintas modalidades de desplazamiento y consecuentes diferencias entre los insectos voladores y caminadores en la distribución entre hábitats, que se reflejarían también en la estructuración de sus comunidades. Por ejemplo, las trampas de caída suelen presentar una dominancia marcada de pocas especies más allá del ambiente en que se coloquen (Missa *et al.*, 2009), lo que explicaría la falta de diferencias entre bosque, cultivo y las distancias muestreadas.

También en relación a la estructura de las comunidades, desde el punto de vista de su composición taxonómica, los efectos a escala local fueron particularmente notables en trampas de agua y algo más difusos en las trampas de caída. Las mayores diferencias se evidenciaron entre los hábitats de bosque/borde y cultivo y, dentro de este, entre la comunidad más cercana al bosque y las más alejadas del mismo. Esto puede considerarse una evidencia más de la influencia del bosque sobre el cultivo, reflejando cómo esta influencia se diluye con la distancia a medida que se comparten menos especies. Estos resultados, unidos a los comentados en el párrafo anterior, sugieren que los factores a escala de paisaje serían igualmente importantes independientemente del tipo de desplazamiento de los insectos, mientras que los factores a escala local serían más influyentes para los ensambles de insectos voladores, capturados en trampas de agua, en comparación con los caminadores (trampas de caída).

Una posible causa de estas diferencias radica en la capacidad de dispersión que presentan los insectos capturados con cada trampa, ya que los caminadores suelen asociarse con movimientos cortos, mientras que mayores desplazamientos suelen asociarse con el vuelo (Kehler & Bondrup-Nielsen, 1999). Así, en las trampas de agua, los insectos voladores podrían alcanzar mayores distancias en poco tiempo, extendiendo la influencia del bosque sobre el cultivo, y la capacidad de dispersión de las distintas especies, determinada en gran parte por su tamaño corporal (Greenleaf *et al.*, 2007), resultaría en una disminución progresiva de la riqueza y abundancia a medida que aumenta la distancia.

En cambio, para los insectos caminadores la influencia del bosque se observaría en los primeros metros del cultivo, mientras que las especies presentes a mayores distancias podrían ser especies culturales o ubicuas, que no necesiten del bosque (Duelli & Obrist, 1995). Los insectos caminadores podrían alcanzar mayores distancias, pero requerirían más tiempo en comparación con los voladores. Por ejemplo, para carábidos en cultivos de trigo, Coombes & Sothertons (1986) marcaron individuos en bordes durante la primavera y se dispersaron hasta 200 metros hacia el final de la temporada, mientras que French *et al.* (2001) encontraron que son abundantes en el interior de los lotes cultivados en primavera y en otoño se desplazan hacia ambientes naturales.

Al analizar separadamente la respuesta de los distintos grupos funcionales, se observó la mayor riqueza de enemigos naturales en los bordes del bosque, lo que podría favorecer el aporte de servicios ecosistémicos del bosque a los cultivos (Bianchi *et al.*, 2008). Además, la distancia al bosque afectó fuertemente la riqueza de enemigos naturales colectados en el cultivo mediante trampas de agua, disminuyendo el número de especies en 25% a los 5m y en 50% a los 100 metros, en comparación con el borde. Esto apoya la hipótesis de que los bosques nativos actúan como fuentes de insectos para el cultivo (Duelli & Obrist, 2003) e indica que las plantas de soja cercanas al bosque se benefician más de este aporte (Tscharrntke *et al.*, 1998).

La abundancia de los enemigos naturales en trampas de agua fue mayor en el cultivo, en la proximidad del bosque. Como se mencionó anteriormente, en estas trampas los predadores de la familia Dolichopodidae fueron el grupo dominante y su mayor abundancia cerca de ambientes naturales fue descrita anteriormente (Hausammann, 1996; Holland *et al.*, 2008) y estaría estrechamente vinculada con la dependencia de ambientes naturales en los estados inmaduros (Smith, 1952). Si bien se conoce poco sobre el rol de estos dípteros en el control de plagas de cultivos (Gardiner *et al.*, 2010b), han sido mencionados como predadores de pequeños insectos como mosca blanca (Moreno, 2002), pulgones (Ulrich, 2004) y trips (Etienne *et al.*, 1990), habiéndose señalado que por su elevada abundancia serían potenciales agentes de control biológico (Holland *et al.*, 2008). Por otra parte, en ambos tipos de trampas la abundancia de enemigos naturales en el cultivo disminuyó al aumentar la distancia al bosque, lo que corrobora la hipótesis de un aporte desde el bosque al cultivo, con posibles implicancias para la regulación de plagas en este ambiente.

La riqueza de detritívoros fue también mayor en el borde, seguido por el cultivo en la vecindad del bosque (a 5m) y disminuyendo hacia el interior del cultivo, lo cual sugiere aportes del bosque al cultivo que podrían tener consecuencias funcionales positivas, dado el importante papel de los insectos detritívoros como controles de la descomposición (Meyer *et al.*, 2011). Sin embargo, no se detectaron tendencias definidas en cuanto a la abundancia de este gremio a escala local, lo que indica que las especies dominantes pueden ser abundantes tanto en borde como en cultivo. Esto coincide con la ausencia de diferencias en la abundancia de detritívoros caminadores, entre borde e interior del bosque en Chaco Serrano fragmentado (Moreno *et al.*, 2013).

Los polinizadores fueron el único grupo que no presentó mayor riqueza en borde, siendo en cambio más diversos y abundantes en la soja a 5m del bosque. Es muy probable que estas especies habiten y nidifiquen en los parches de bosque y que las tendencias observadas reflejen una mayor actividad de forrajeo en las plantas de soja cercanas al bosque. Recientemente se ha observado que flores de soja a menores distancias del fragmentos de bosque Chaqueño Serrano, en la misma zona de estudio, son visitadas más frecuentemente por abejas nativas que aquellas situadas a mayor distancia (Monasterolo *et al.*, 2015). Este efecto positivo de la cercanía de ecosistemas naturales en la riqueza de polinizadores ha sido demostrado también en otros cultivos como cítricos (Chacoff & Aizen, 2005) y en pastizales (Öckinger & Smith, 2007) y generalmente se asocia a un aumento en la frecuencia de visitas (Ricketts, 2004) (lo que redundaría en un aumento en la producción de frutos) y a una mayor estabilidad en el servicio de polinización (Garibaldi *et al.*, 2011).

Por otra parte, también los insectos fitófagos estuvieron representados por más especies en borde y en cultivo a 5m disminuyendo al alejarse del bosque. En cambio, en un sistema bosque-cultivo en Canadá, la riqueza de herbívoros en soja fue independiente de la distancia al bosque (Mitchell *et al.*, 2014b), observándose lo mismo en esta tesis al analizar los herbívoros en soja muestreados con paño vertical (ver Capítulo 5). Esto sugiere que las especies capturadas con trampas de agua y caída no son consumidores importantes de este cultivo, pudiendo tratarse de especies del bosque que se dispersan ocasionalmente al cultivo o a través del mismo (Van Dyck & Baguette, 2005). En cuanto a su abundancia, los fitófagos voladores (trampas de agua) estuvieron mejor representados en el cultivo y los caminadores (trampas de caída) en borde y cultivo a 5m, disminuyendo a mayores distancias del bosque. Por lo tanto, con las trampas de agua se capturaron especies

favorecidas por las condiciones del cultivo, aunque la disminución al alejarse del bosque sugiere que el bosque podría actuar como la fuente inicial del movimiento. Esto podría traducirse en mayores daños en las plantas de soja cercanas al bosque, sin embargo este patrón no fue observado en esta tesis (según se detalla en el capítulo 5), como tampoco en cultivos de soja en Canadá (Mitchell *et al.*, 2014a).

### 3.4.3 - Síntesis y conclusiones

En este capítulo se analizaron conjuntamente los efectos de la cobertura de bosque a escala de paisaje y las variaciones locales entre bosque y cultivo, en las comunidades de insectos caminadores y voladores capturados con trampas de caída y agua, respectivamente. Los resultados obtenidos indican que tanto la escala local como la de paisaje son importantes para la biodiversidad de insectos y la influencia del bosque sobre el cultivo. En general, mayor cobertura de bosque se asoció a mayor riqueza de insectos en varios grupos funcionales y a cambios en la abundancia, diversidad y composición taxonómica tanto en el bosque como en el agroecosistema. Los bordes fueron el hábitat donde se hallaron más especies y desde el que se produciría el movimiento hacia el cultivo, que presentó una fauna empobrecida a mayores distancias del bosque. Sin embargo, los efectos de la cobertura del bosque se vieron reflejados hasta la distancia más alejada en el cultivo, por lo que puede considerarse que la interfase entre estos ambientes se extiende al menos por 100 metros.

Estos hallazgos son interesantes tanto desde una perspectiva de conservación como de servicios ecosistémicos. A nivel de conservación, la pérdida de hábitat natural en el paisaje trajo como consecuencia pérdida de especies en variados grupos funcionales, de manera que el mantenimiento de remanentes grandes de vegetación nativa o de muchos fragmentos es esencial para permitir la subsistencia de las poblaciones de insectos. Con respecto a los servicios ecosistémicos, el cultivo presentó mayor riqueza y en algunos casos abundancia de grupos benéficos en paisajes con cobertura alta de bosque y a menores distancias de este hábitat, por lo que se deduce que los fragmentos de bosque Chaqueño Serrano actúan como fuente de insectos benéficos para el cultivo. Asimismo, los resultados señalan que la propuesta de *land sharing*, que propone que en paisajes productivos también se conserve biodiversidad (Green *et al.*, 2005; Grau *et al.*, 2013) es una opción

factible para esta región, apoyándose en el papel que desempeñan los remanentes de bosque en la provisión de servicios a los cultivos, para concientizar sobre su importancia y al mismo tiempo facilitar la conservación de las especies de insectos.



## **CAPÍTULO 4: EL BOSQUE COMO RESERVORIO Y FUENTE DE ENEMIGOS NATURALES DE INSECTOS PLAGA**

### **4.1 - INTRODUCCIÓN**

La degradación y simplificación de los ecosistemas a escala global, producida por la acción humana (Sala *et al.*, 2000), se relaciona con el incremento de la superficie utilizada para la producción agrícola. Este cambio de uso de la tierra, desde ambientes naturales hacia paisajes productivos, trae como consecuencia la pérdida y fragmentación de hábitats naturales (Ellis *et al.*, 2010), lo que a su vez disminuye la biodiversidad de los paisajes agrícolas (Krebs *et al.*, 1999; Tscharntke *et al.*, 2005a).

Existe creciente consenso en reconocer que los ambientes naturales no sólo son importantes en términos de conservación, sino que también son las principales fuentes de biodiversidad para los cultivos, incluyendo muchas especies de insectos y otros artrópodos que juegan un papel clave como proveedores de servicios ecosistémicos (Duelli *et al.*, 1990; Duelli & Obrist, 2003; Macfadyen & Muller, 2013; Schellhorn *et al.*, 2014). En particular, los enemigos naturales de los herbívoros, entre los que se incluyen predadores y parasitoides, realizan el control biológico de plagas agrícolas, servicio ecosistémico cuyo valor se estima en Us\$ 4.500 millones por año, sólo en Estados Unidos (Losey & Vaughan, 2006). Los enemigos naturales dependen de los ambientes naturales como fuente de presas u hospedadores alternativos, néctar, sitios para hibernación (Letourneau *et al.*, 2011) y refugios contra perturbaciones mecánicas (Thorbek & Bilde, 2004) y químicas (Lee *et al.*, 2001) que se observan periódicamente en los cultivos anuales (Tscharntke *et al.*, 2005a).

A escala de paisaje, la cantidad de ambientes naturales generalmente afecta a la biodiversidad de forma positiva, tanto en los propios ambientes naturales (Fahrig, 2003; Steffan-Dewenter, 2002) como en los cultivos (Benton *et al.*, 2003; Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Para los enemigos naturales en particular, se ha demostrado que parasitoides (revisión en Cronin & Reeve, 2005) y predadores (Elliott *et al.*, 1999; Purtauf *et al.*, 2005; Schmidt & Tscharntke, 2005; Schmidt *et al.*, 2005) son beneficiados en paisajes complejos y diversos. Los recursos adicionales presentes en hábitats naturales pueden aumentar los tamaños poblacionales, la longevidad y la efectividad de los enemigos naturales (Bianchi *et al.*, 2006), incrementando el control de plagas en cultivos insertos en

paisajes con una proporción alta de ambientes naturales (Thies & Tschardtke, 1999; Thies *et al.*, 2003; Thies *et al.*, 2005; Veres *et al.*, 2013).

Además de la cantidad de ambientes nativos en el paisaje, factores a escala local como la distancia a esos ambientes son relevantes debido a que la mayoría de las especies presentan algún grado de dependencia de los hábitats naturales (Duelli & Obrist, 2003, Letourneau *et al.*, 2011). Asimismo, la capacidad de dispersión o los patrones de movimiento intrínsecos de cada especie o característicos de determinados grupos de artrópodos, pueden contribuir a generar patrones espaciales a escala local, con relación a la proximidad del bosque (Ims, 1995; Campbell & Hagstrum, 2002; Baguette & Van Dyck, 2007). Algunos estudios han demostrado mayor riqueza y/o abundancia de enemigos naturales en sitios más cercanos a los ambientes naturales en relación a aquellos ubicados a mayor distancia, lo cual evidencia las escalas relativamente pequeñas en las que actúan los enemigos naturales (Tschardtke *et al.*, 1998; Clough *et al.*, 2005; Miliczky & Horton, 2005; Bianchi *et al.*, 2006). Como consecuencia, el servicio ecosistémico de control de plagas puede ser menor a medida que se incrementan las distancias a estos ambientes (Tschardtke *et al.*, 1998; Thies & Tschardtke, 1999; Kruess & Tschardtke, 2000).

Las chinches fitófagas de la familia Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera) son importantes plagas agrícolas en las regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo (Panizzi *et al.*, 2000). Además, son una de las plagas principales de la soja, ya que se alimentan de los frutos y provocan daños irreversibles que repercuten en el rendimiento (Gamundi & Sosa, 2008). Si bien existen numerosas especies de chinches asociadas al cultivo de soja, en nuestro país las principales especies son la chinche verde, *Nezara viridula* (L.), y la chinche de la alfalfa, *Piezodorus guildinii* Westwood. Otras especies que pueden encontrarse comúnmente son la chinche de los cuernos, *Dichelops furcatus* (Fabricius), el alquiche chico, *Edessa meditabunda* (Fabricius) y *Chinavia apicicornis* (Spinola) (La Porta & Avalos, 1993).

Existen varias especies de enemigos naturales que atacan a las chinches fitófagas. En el estado de huevo, se destacan los parasitoides sceliónidos *Telenomus podisi* Ashmead, *Trissolcus basalís* (Wollaston) y *Trissolcus urichi* (Crawford) como las especies más comunes (Jones, 1988; Cingolani *et al.*, 2014). Los huevos también son predados por distintos insectos (Tillman, 2010) incluyendo hemípteros (*Orius* spp., *Geocoris* spp., *Podisus* spp.), coccinélidos y hormigas (por ejemplo *Solenopsis* spp., *Pheidole* spp.). Por otro lado, los adultos y, en

menor frecuencia, las ninfas de los últimos estadios, son parasitados por avispas de la familia Encyrtidae (*Hexacladia* spp.; De Santis, 1972; Corrêa-Ferreira *et al.*, 1998) y por moscas de la familia Tachinidae, siendo *Trichopoda giacomellii* (Blanchard), *T. gustavoi* (Mallea) y *Eutrichopodopsis nitens* Blanchard algunas de las especies registradas en Argentina (Jones, 1988).

En algunas regiones se han evaluado el uso y la introducción de enemigos naturales para el control biológico de chinches, tanto de huevos (Clarke, 1990) como de adultos (Sands & Coombs, 1999), en este último caso con una especie de parasitoide neotropical. En Brasil, se han realizado experiencias de control biológico aumentativo de chinches fitófagas mediante liberaciones de *T. basalis* en cultivos de soja (Corrêa-Ferreira & Moscardi 1996; Van Lenteren & Bueno, 2003). En Argentina, la información se reduce a descripciones de las comunidades de enemigos naturales y los niveles de parasitismo (por ejemplo Liljesthröm & Cameán, 1992; Liljesthröm, 1993; Molinari *et al.*, 2008b) y descripciones de las interacciones en redes hospedador-parasitoide (La Porta, 2012). Además, no existen estudios que analicen los efectos de la cantidad de ambientes nativos o de la distancia a estos ambientes sobre el parasitismo y la predación de estas plagas en soja.

En este capítulo, mediante experimentos de exposición de huevos a campo se analiza el control biológico de la chinche de los cuernos (*D. furcatus*) considerando los efectos de la cobertura de bosque a escala de paisaje, de la ubicación en bosque o cultivo y en este último ambiente, también de la distancia al bosque. Además, se cuantifica el aporte del bosque a las comunidades de enemigos naturales del cultivo capturadas en trampas de agua, a través del estudio de las especies compartidas entre estos ambientes. Finalmente, para evaluar las limitaciones en la dispersión de enemigos naturales como factor conducente a patrones espaciales, se compara el tamaño corporal de las especies voladoras en función de las variables a escala local y de paisaje.

#### **4.1.2 - Objetivo:**

Caracterizar el rol de los remanentes de bosque serrano como reservorio y fuente de enemigos naturales para el control de insectos plaga en cultivos adyacentes.

#### **4.1.3 - Objetivos particulares:**

- 1- Conocer cómo afectan la cobertura de bosque en el paisaje y la distancia al bosque al control biológico (estimado como predación y parasitismo) de plagas de soja en el cultivo.
- 2- Evaluar el efecto de la cobertura de bosque en el paisaje sobre el control biológico (predación y parasitismo) de plagas de soja en remanentes de bosque Chaqueño Serrano.
- 3- Determinar en qué grado comparten especies de enemigos naturales las comunidades de la matriz de soja y las del bosque, en función de la distancia al bosque y de la cobertura de bosque en el paisaje.
- 4- Analizar posibles limitaciones en la dispersión de enemigos naturales como factor conducente a patrones espaciales, mediante la comparación del tamaño corporal de las especies voladoras, a escala local y de paisaje.

#### **4.1.4 - Hipótesis y predicciones**

El Chaco Serrano provee un hábitat adecuado para el desarrollo de poblaciones de enemigos naturales de las plagas del cultivo de soja, por lo que se espera que la exposición experimental de individuos de especies plaga en los remanentes de bosque permita registrar la actividad de enemigos naturales. Asimismo, debido a que la riqueza y abundancia de organismos en niveles tróficos superiores es altamente afectada por la proporción de ambientes naturales en el paisaje (Holt *et al.*, 1999; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011) y por la distancia a estos ambientes (Tscharrntke *et al.*, 1998; Miliczky & Horton, 2005), se predice que la predación y el parasitismo aumentarán con la cobertura de bosque en el paisaje tanto en bosque como en el cultivo y, en este último, disminuirá a mayores distancias del bosque.

En cuanto al aporte del bosque al cultivo, los ambientes naturales son necesarios para la mayor parte de las especies (Duelli & Obrist, 2010) y la riqueza de enemigos naturales tiende a incrementarse en paisajes complejos, con alta proporción de ambientes nativos, por la presencia de recursos adicionales (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). En consecuencia, se espera que la riqueza de enemigos naturales y, en particular, la proporción de especies compartidas entre bosque y cultivo, sea mayor en paisajes dominados por

bosques y a menores distancias de los remanentes de ambientes nativos (Tscharrntke *et al.*, 1998). Las marcadas diferencias estructurales entre bosque y cultivo (Lewinsohn *et al.*, 2006; Strong *et al.*, 1984) permiten predecir una escasa similitud entre ambientes. Sin embargo, en paisajes con baja cobertura de bosque, donde los remanentes de bosque tienden a ser pequeños y, por lo tanto, empobrecidos (Fahrig, 2003) y más permeables al intercambio con el cultivo (Hill *et al.*, 1996), se espera que aumente la similitud en las comunidades de enemigos naturales de Chaco Serrano y cultivo.

El tamaño corporal de las especies voladoras se relaciona directamente con su capacidad de dispersión (Greenleaf *et al.*, 2007), por lo que las especies pequeñas que provienen del bosque tendrán mayores limitaciones para alcanzar sitios en el cultivo a grandes distancias. Por lo tanto, se espera que las comunidades de especies compartidas sean dominadas por insectos más grandes a mayores distancias del bosque. Además, especies pequeñas son más susceptibles a la pérdida de hábitat (Drakare *et al.*, 2006), por lo que se espera encontrar una relación inversa entre el tamaño corporal de las especies compartidas entre ambientes y la cobertura de bosque.

## **4.2 - Materiales y métodos**

### **4.2.1 - Experimentos con hospedadores centinela (Objetivos 1 y 2)**

Se realizaron experimentos exponiendo insectos fitófagos a campo, pertenecientes a especies consideradas perjudiciales al cultivo de soja, para estimar porcentajes de parasitismo (de larvas y huevos) y predación (de huevos) y relacionar dichos valores con la caracterización espacial del paisaje. El uso de “hospedadores centinela” para estimar parasitismo y predación es recomendado cuando los hospedadores naturales se encuentran a bajas densidades (Benson *et al.*, 2003). En el marco de los objetivos aquí planteados, permite homogeneizar condiciones para la evaluación de los cambios en predación o parasitismo en función de las variables del paisaje.

Durante la temporada 2011-2012 se utilizaron larvas de *Helicoverpa gelotopoeon*, llamada vulgarmente “oruga bolillera” y *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae, Lepidoptera). Se llevaron plantas de soja crecidas en invernadero a cuatro sitios, donde se colocaron 10 plantas en el interior del bosque (a 25m del borde) y diez en el cultivo (a 25m del bosque), procurando que las hojas no hagan contacto con otras plantas. En cada planta se expusieron en total 20 larvas (de primer y segundo estadio) durante dos días. Las larvas fueron transportadas al campo en cápsulas de Petri y colocadas sobre las plantas de soja utilizando pinceles. Debido a la mortalidad que sufrieron las larvas por las condiciones climáticas (fue una temporada marcadamente húmeda, con 443 mm de precipitación en enero y febrero en comparación con la media de 284 mm; M. Giorgis, comunicación personal) y la tendencia de las larvas a enterrarse en la tierra de las macetas, sólo se recuperó un 20% de las larvas expuestas. Por este motivo, se decidió utilizar otro sistema de estudio en los experimentos subsiguientes.

Durante las temporadas 2011-2012, 2012-2013 y 2013-2014 se utilizaron como hospedadores centinela huevos del pentatómido *Dichelops furcatus*, “chinche de los cuernos”. Además, en la temporada 2012-2013, se utilizaron también la chinche de la alfalfa, *Piezodorus guildinii* y *Chinavia* sp. (probablemente *C. apicicorne* (Spinola)). Individuos adultos o ninfas de los últimos estadios fueron capturados en el cultivo de soja y llevados al laboratorio, donde se criaron en recipientes plásticos de 5 l con tapa porosa, en una cámara con condiciones ambientales controladas (temperatura 25+/-2°C; humedad

relativa 75+/-5%; fotoperiodo 12:12). Las chinches fueron alimentadas con una dieta de frutos de soja y de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.)

Cada 24-48 horas, las oviposturas (cada una con 14 huevos en promedio, para *D. furcatus*) fueron retiradas de los recipientes, colocadas en cápsulas plásticas y almacenadas en heladera (5 +/- 2°C). Antes de ser utilizadas en los experimentos, las oviposturas fueron adheridas a rectángulos de papel de 2 x 3 cm utilizando adhesivo plástico y se registró el número de huevos en cada una. Posteriormente, fueron llevadas a campo y abrochadas en la cara abaxial de hojas de soja o plantas nativas (en el bosque), donde permanecieron expuestas a los enemigos naturales durante cinco días, lapso de tiempo que permitió recuperar los huevos antes de su eclosión. Luego fueron llevadas al laboratorio, donde se las mantuvo bajo condiciones ambientales controladas (ver párrafo anterior) hasta que emergieron los parasitoides o las ninfas de chinches. Se calculó el porcentaje de parasitismo como el número de huevos parasitados sobre el total de huevos, mientras que el mismo cálculo se realizó para el porcentaje de predación. Los huevos se consideraron predados cuando toda la ovipostura fue consumida o cuando se encontraron restos del corion. Además se calculó la mortalidad acumulada por enemigos naturales (como indicador de control biológico) sumando, para cada ovipostura, el número de huevos parasitados y predados.

En la temporada 2011-2012 se colocó una ovipostura en la cara abaxial de hojas de tres plantas de soja en el cultivo y en hojas de tres plantas de *Chromolaena hookeriana* (Griseb) King & Rob (Asteraceae) en el bosque (a 25 m del borde en ambos casos) en nueve sitios (N total=54). Debido a la rotación de cultivos adoptada por los dueños de los campos en donde se encuentran los fragmentos, no se pudieron utilizar los mismos sitios mencionados en los capítulos anteriores (1, 2 y 3), por lo que se seleccionaron sitios diferentes. Puesto que no se encontraron sitios con soja y porcentajes altos de bosques para abarcar un gradiente similar al utilizado anteriormente, se decidió trabajar con dos categorías de paisaje: se seleccionaron nueve círculos de paisaje de 500m de diámetro (Figura 4.1; Tabla 4.1), cuatro con 5 - 15% y cinco con 30 - 50% de cobertura de bosque. Chaqueño Serrano (de aquí en adelante, paisajes con baja y alta cobertura de bosques). En la temporada 2012-2013, se colocaron tres oviposturas de *D. furcatus*, tres de *Piezodorus guildinii* y tres de *Chinavia* sp. en los mismos sitios pero únicamente en el cultivo de soja. Debido a que por razones climáticas se recuperaron pocas oviposturas y casi no se registró

parasitismo y predación, los datos de esta temporada no pudieron ser sometidos a análisis estadísticos, pero se comentan en el texto. En la temporada 2013-2014 se realizaron dos experimentos, uno aproximadamente en la mitad de la etapa reproductiva de la soja (02/2014) y otro al final de la etapa reproductiva (03/2014). Para el primer experimento se utilizaron nueve sitios (cinco con baja cobertura de bosque –menos del 20%- y cuatro con alta cobertura-más del 40%) en los que se colocaron oviposturas en tres plantas de soja a 5, 25, 50 y 100m del bosque (N total= 108 oviposturas). Para el segundo experimento se sumó un sitio adicional con alta cobertura, haciendo un total de 10 (Figura 4.2; Tabla 4.2). En cada sitio se colocaron tres oviposturas en las mismas distancias y tres en el borde del bosque (en los primeros cinco metros) (N total = 150 oviposturas), en hojas de *Ipomea sp.*, especie que se encontró en todos los sitios.

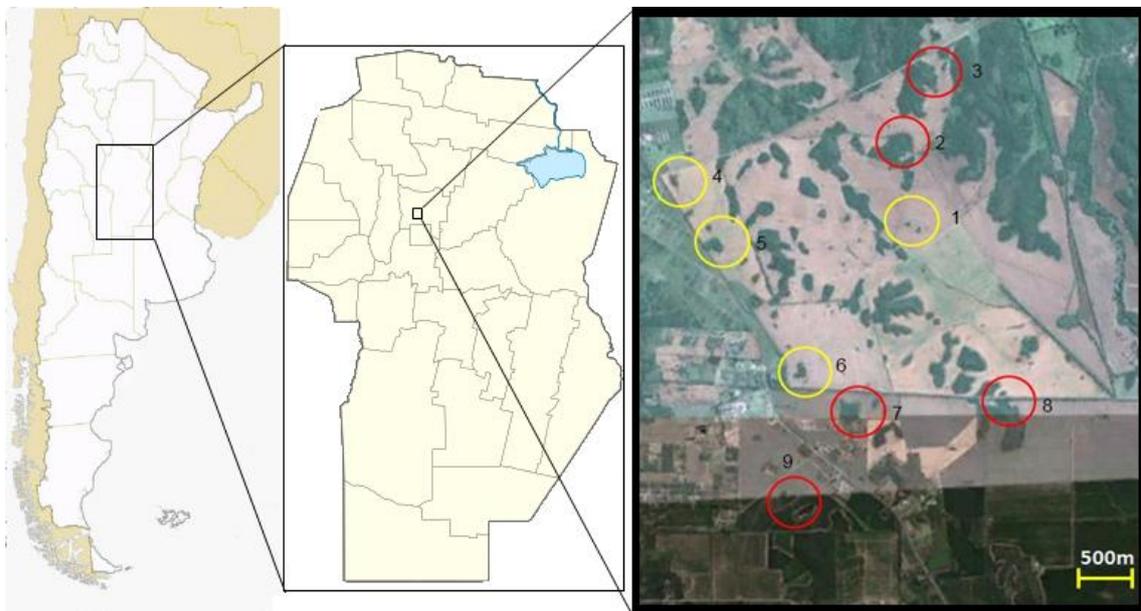


Figura 4.1 - Ubicación geográfica de los círculos de paisaje utilizados para los experimentos de las temporadas 2011-2012 y 2012-2013. Los círculos rojos y amarillos indican paisajes con alta y baja cobertura de bosque respectivamente. Ver Tabla 1 para los detalles de cada sitio.

Sitio	Cobertura de bosque	Latitud	Longitud
1	Baja Cobertura (5%)	-31° 12' 1.443"	-64° 15' 33.408"
2	Alta Cobertura (50%)	-31° 11' 30.2526"	-64° 15' 34.0266"
3	Alta Cobertura (40%)	-31° 11' 10.6938"	-64° 15' 23.2128"
4	Baja Cobertura (7%)	-31° 11' 46.6404"	-64° 17' 6.7236"
5	Baja Cobertura (10%)	-31° 12' 8.7078"	-64° 16' 49.5732"
6	Baja Cobertura (10%)	-31° 12' 54.486"	-64° 16' 15.4308"
7	Alta Cobertura (30%)	-31° 13' 9.0192"	-64° 15' 54.2658"
8	Alta Cobertura (50%)	-31° 13' 9.8106"	-64° 14' 50.3052"
9	Alta Cobertura (30%)	-31° 13' 47.6436"	-64° 16' 1.7364"

Tabla 4.1 – Círculos de paisaje utilizados para experimentos de huevos centinela en las temporadas 2011-2012 y 2012-2013. Se indican la cobertura de bosque en el paisaje, la proporción aproximada de bosque entre paréntesis y la latitud y longitud del centro del círculo.

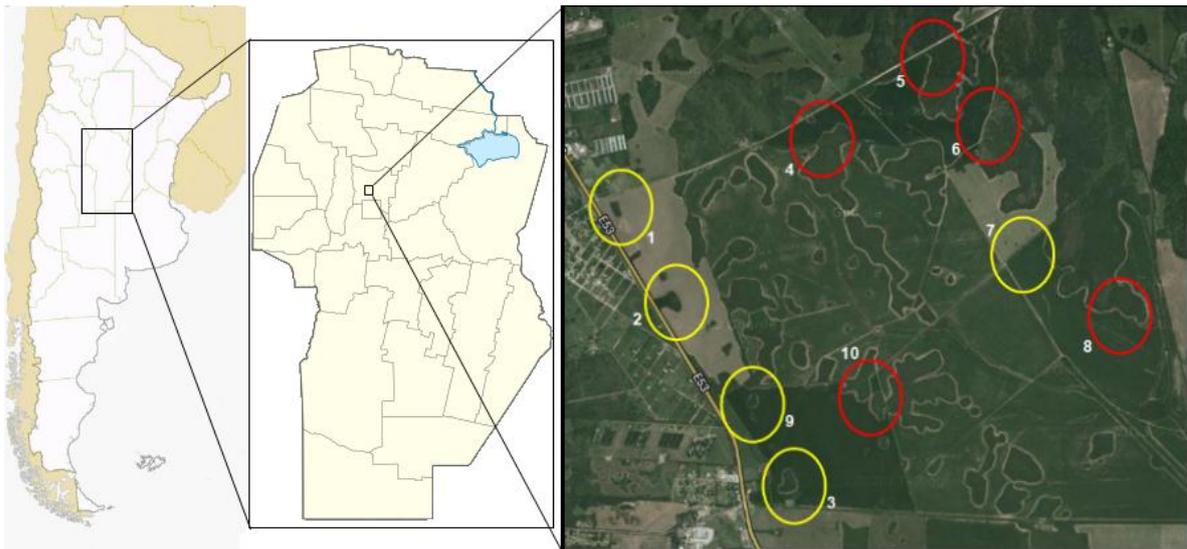


Figura 4.2 - Ubicación geográfica de los círculos de paisaje utilizados para experimentos de huevos centinela en la temporada 2013-2014. Los círculos rojos y amarillos indican paisajes con alta y baja cobertura de bosque respectivamente. Ver Tabla 1 para los detalles de cada sitio.

Sitio	Cobertura de bosque	Latitud	Longitud
1	Baja Cobertura (7%)	-31° 11' 46.64"	-64° 17' 6.72"
2	Baja Cobertura (10%)	-31° 12' 8.71"	-64° 16' 49.57"
3	Baja Cobertura (10%)	-31° 12' 54.49"	-64° 16' 15.43"
4	Alta Cobertura (45%)	-31° 11' 26.9"	-64° 16' 06.8"
5	Alta Cobertura (79%)	-31° 11' 7.49"	-64° 15' 37.19"
6	Alta Cobertura (69%)	-31° 11' 21.19"	-64° 15' 21.44"
7	Baja Cobertura (5%)	-31° 11' 57.84"	-64° 15' 11.19"
8	Alta Cobertura (45%)	-31° 12' 11.85"	-64° 14' 46.16"
9	Baja Cobertura (15%)	-31° 12' 35.11"	-64° 16' 26.59"
10	Alta Cobertura (35%)	-31° 12' 34.84"	-64° 15' 56.61"

Tabla 4.2 – Círculos de paisaje utilizados para experimentos de huevos centinela en la temporada 2013-2014. Se indican la cobertura de bosque en el paisaje, la proporción aproximada de bosque entre paréntesis y la latitud y longitud del centro del círculo.

#### 4.2.2 - Parasitismo en chinches adultas (Objetivo 1)

En la temporada 2013-2014 se registró el parasitismo de las chinches adultas capturadas para los experimentos de exposición de huevos descritos en la sección anterior. Chinches capturadas en un mismo sitio fueron colocadas en el mismo recipiente plástico de 5 l y se caracterizó al sitio según la cobertura de bosque. Además se diferenciaron aquellos individuos capturados a 5m del bosque de aquellos capturados a distancias mayores ( $\geq 25m$ ). Las chinches fueron capturadas en transectas de 50m de largo mediante observación visual y paño vertical (ver capítulo 5 para mayor descripción del método). Debido a que el esfuerzo muestral no fue homogéneo (en paisajes con baja cobertura de bosque tres transectas a 5m y cuatro a  $\geq 25m$ ; en sitios con cobertura alta

cuatro transectas a 5m y seis a  $\geq 25$ m), no se comparó la abundancia de chinches y sólo se calcularon los porcentajes de parasitismo por sitio y posición (número de adultos parasitados / total de adultos).

#### 4.2.3 - Enemigos naturales en soja: similitud con el bosque (Objetivo 3)

Para analizar el aporte del bosque a la diversidad de enemigos naturales en el cultivo se utilizó el material capturado con las trampas de agua (capítulo 3). Utilizando el software Estimates (versión 8.2.0; Colwell, 2013), para cada sitio se calculó el número de especies compartidas entre el bosque (sumando los datos de borde y bosque) y cada distancia en el cultivo, o sea, aquellas especies que en un mismo sitio fueron capturadas en bosque/borde y alguna de las distancias en el cultivo. Posteriormente, se calculó la proporción de especies compartidas en cada sitio y distancia (número de especies compartidas / número de especies totales) como una medida de la importancia relativa de las especies compartidas en las comunidades del cultivo. Finalmente, se calculó también el índice de similitud de Bray-Curtis como medida cuantitativa de la similitud entre borde/bosque y cada distancia en el cultivo, ya que considera las abundancias de las especies (Bray & Curtis, 1957).

#### 4.2.4 - Tamaño corporal de enemigos naturales voladores en el cultivo, a escala local y de paisaje (Objetivo 4)

De las especies compartidas entre bosque y cultivo, se seleccionaron aquellas que pertenecen a familias con capacidad de dispersión por vuelo conocida (Triplehorn & Johnson, 2005). Para este grupo se midió el tamaño corporal en milímetros (para cada especie se obtuvo una medida de largo promedio entre cinco individuos) utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Stemi DV4 con ocular graduado. Luego se calculó en cada sitio y distancia una medida de tamaño corporal comunitario: el tamaño corporal promedio ponderando abundancias (incluyendo para su cálculo el largo promedio de cada especie tantas veces como número de individuos de esa especie se capturaron).

#### 4.2.5 - Análisis estadísticos

Para analizar los datos de predación, parasitismo y mortalidad acumulada de huevos se utilizaron GLMMs con la proporción de huevos atacados como variable dependiente. Las

variables independientes variaron según los datos de cada temporada. Para los experimentos de la temporada 2011-2012 se utilizó la cobertura de bosque en el paisaje (baja/alta) y el ambiente en el que se colocaron los huevos (bosque/cultivo). En la temporada 2013-2014 los datos de bosque y cultivo se analizaron por separado, debido a que en el cultivo se contó con una repetición temporal más. En bosque se utilizó la cobertura de bosque como variable independiente mientras que en el cultivo se utilizaron la cobertura de bosque, la distancia al bosque y la interacción entre ambas variables. El mismo diseño se utilizó para analizar el parasitismo de chinches adultas. En todos los modelos se incluyó como factor aleatorio el sitio para considerar la dependencia de los datos.

Para analizar los datos del aporte del bosque a los enemigos naturales del cultivo se utilizaron el número de especies compartidas, la proporción de especies compartidas y el índice de Bray-Curtis como variables dependientes en GLMMs. Para los análisis del tamaño de las especies compartidas, la variable dependiente fue el tamaño promedio ponderado por abundancia. En todos los casos las variables independientes fueron la proporción de cobertura de bosque en el paisaje, la distancia al bosque, la etapa de muestreo y los pares de interacciones entre las tres variables. También se incluyó como factor aleatorio el sitio para considerar la dependencia de los datos y la estructura anidada del diseño.

Todos los GLMMs fueron realizados con R (versión 3.0.2), mediante la función *glmer* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Para los datos de proporción de parasitismo, predación y mortalidad acumulada por enemigos naturales y proporción de especies compartidas se utilizó una distribución binomial de los errores y una función de enlace logit; para el número de especies compartidas la distribución de los errores fue de Poisson con función de enlace log; para los datos de índices de similitud y el tamaño corporal se utilizó una distribución normal con función de enlace identidad utilizando el paquete nlme (Pinheiro *et al.*, 2013). Para la selección del mejor modelo se compararon todas las combinaciones posibles, comenzando con el modelo más complejo que incluyó las interacciones entre las variables, mediante AICc (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson 2002), seleccionando el modelo con el menor valor de AICc. Los valores de AICc fueron calculados con el paquete MuMIn (Barton, 2009). Para analizar si existió auto-correlación espacial, se realizaron gráficos de los residuos de los modelos en función de las coordenadas geográficas utilizando el paquete gstat (Pebesma, 2004) y variogramas de los residuos (Zuur *et al.*, 2009).

## **4.3 - Resultados**

### **4.3.1 - Experimentos con hospedadores centinela**

Durante la temporada 2011-2012, en bosque no se registró parasitismo, mientras que en el cultivo se obtuvieron parasitoides de 11 de las 54 oviposturas expuestas, con un promedio del  $31 \pm 13$  % de huevos parasitados en cada una. El parasitismo en cultivo fue mayor en paisajes con cobertura alta de bosque en comparación a paisajes con cobertura baja (Tabla 4.3; Figura 4.3). Con respecto a la predación, se registraron huevos predados en los dos ambientes, aunque el porcentaje fue mayor en el bosque ( $33,02 \pm 0,09$  % en bosque,  $8,84 \pm 0,05$  % en cultivo). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre ambientes ni entre coberturas de bosque (Tabla 4.3; Figura 4.4a). La mortalidad acumulada por enemigos naturales (control biológico) presentó una interacción entre el ambiente y la cobertura de bosque, ya que la cobertura no afectó el control biológico en el bosque, mientras que en cultivo la mortalidad fue mayor en paisajes con cobertura alta de bosque (Figura 4.4b; Tabla 4.3).

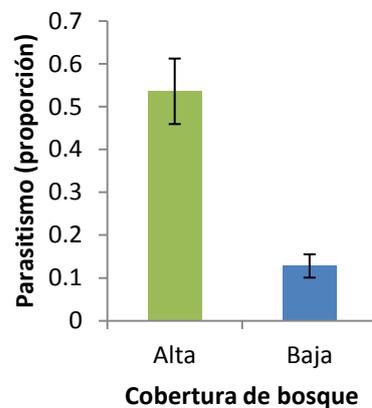


Figura 4.3 – Proporción de huevos parasitados en cultivo de soja en función de la complejidad del paisaje.

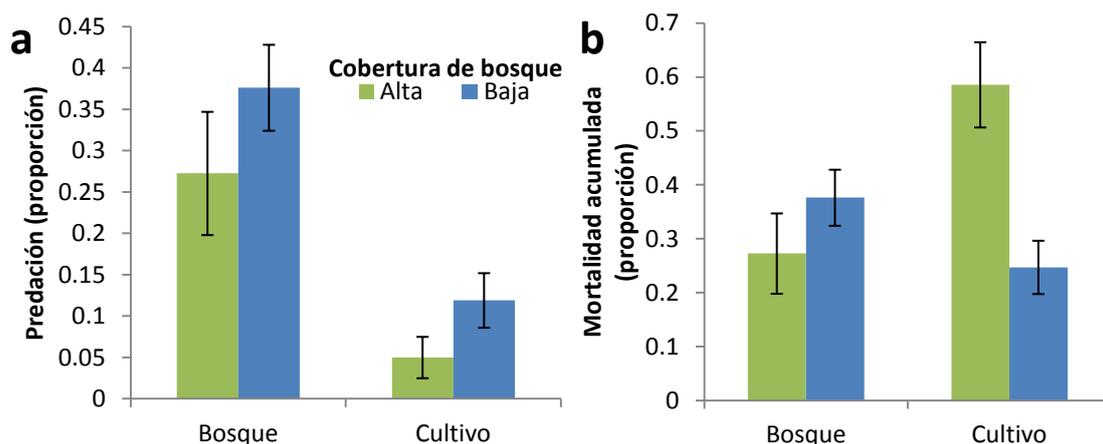


Figura 4.4 – Proporción de huevos predados (a) y proporción de mortalidad acumulada por enemigos naturales (b) en bosque Chaqueño Serrano y cultivo de soja en función de la complejidad del paisaje.

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Estimador	E.E.	P
			Parasitismo en cultivo	7,24	Cobertura de bosque
Predación	20,93	Cobertura de bosque	0,48	1,45	0,74
		Ubicación	-1,96	2,55	0,44
		Interacción	0,47	3,05	0,88
Control biológico	81,1	Cobertura de bosque	0,69	0,85	0,34
		Ubicación	1,43	0,89	0,40
		Interacción	-1,72	1,17	<b>0,04</b>

Tabla 4.3 – Efectos fijos para GLMMs de porcentaje de parasitismo en cultivo, predación y mortalidad acumulada por enemigos naturales en experimentos de exposición de huevos de la temporada 2011-2012. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y para las variables independientes utilizadas los valores del estimador, su error estándar (E.E.) y el valor de p.

Los experimentos realizados en la temporada 2012-2013 no pudieron ser analizados debido a la pérdida de datos en varios sitios (cerca del 76% de las oviposturas). Se registraron parasitoides únicamente en huevos de *P. guildinii* en el 16% de las oviposturas, tanto en sitios con cobertura de bosque alta como baja. De las 228 oviposturas colocadas en el cultivo en la temporada 2013-2014 fueron recuperadas 194. El 40% presentó parasitismo, el 29% predación y en total el 63% presentó algún nivel de mortalidad por enemigos naturales. En cuanto al porcentaje de huevos atacados, en promedio el  $24,5 \pm 2,6$  % de los huevos fueron parasitados, el  $21,7 \pm 2,8$  % predados y en consecuencia, la mortalidad acumulada fue del  $46,2 \pm 3,15$  %. El porcentaje de parasitismo no varió con la distancia ni con la cobertura de bosque (Tabla 4.4; Figura 4.5a). La predación de huevos fue mayor en sitios con cobertura de bosque alta (Tabla 4.4; Figura 4.5b) y, si bien se observó una tendencia de mayor porcentaje de huevos predados a 5 y 25m del bosque en esos paisajes, las diferencias entre distancias y la interacción entre variables no fueron significativas. El

porcentaje de mortalidad acumulada siguió el mismo patrón, siendo mayor en paisajes con cobertura de bosque alta (Tabla 4.4; Figura 4.5c).

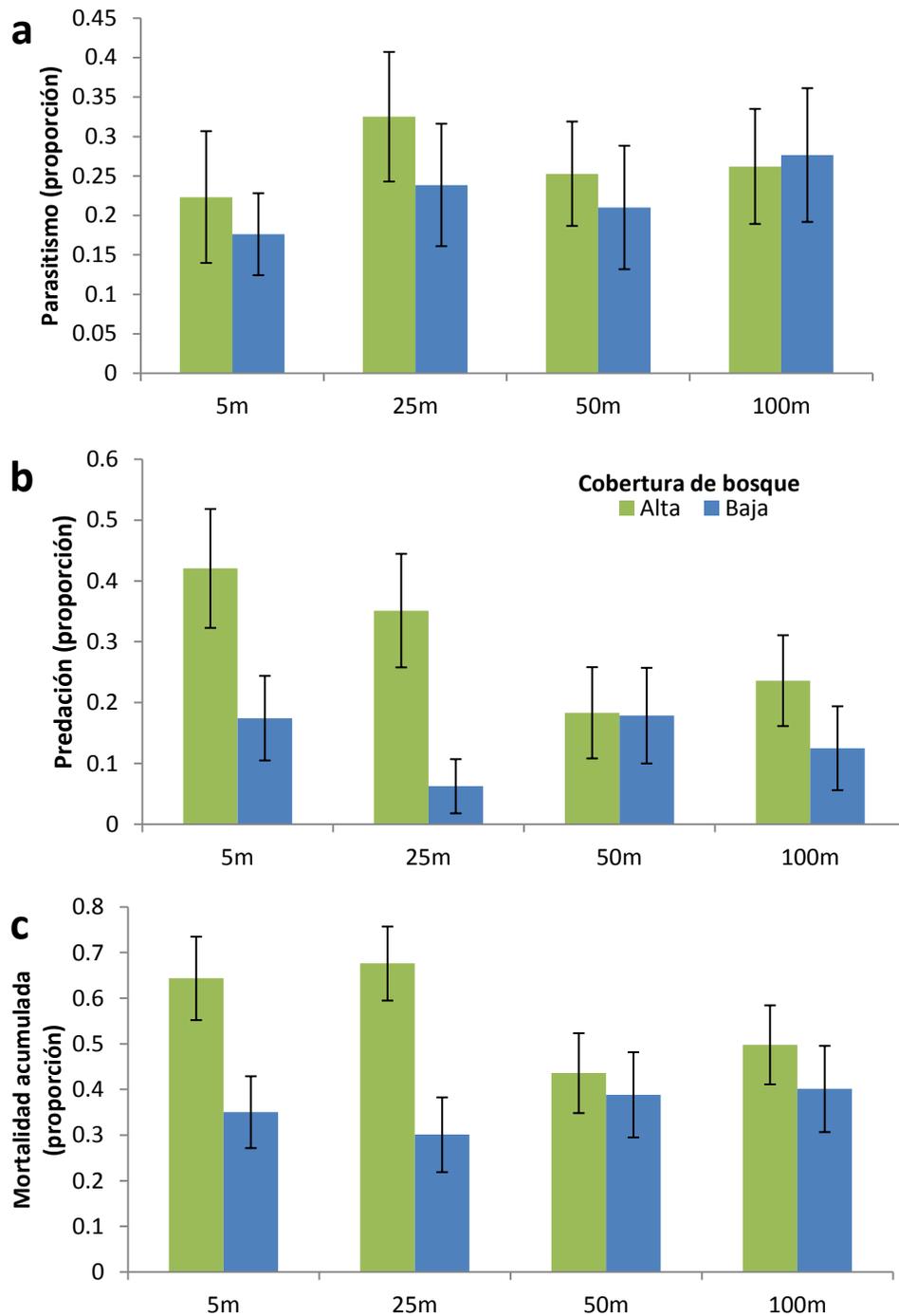


Figura 4.5 – Proporción de huevos parasitados (a), predados (b) y de mortalidad acumulada por enemigos naturales (c) en experimentos de exposición de huevos en cultivo de soja en la temporada 2013-2014 en función de la cobertura de bosque y la distancia al bosque.

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Estimador E.E. p		
			Estimador	E.E.	p
Parasitismo en cultivo	213,46	Cobertura de bosque	0,32	0,65	0,62
		Distancia	0,33	0,68	0,61
		Interacción	-0,78	0,93	0,41
Predación en cultivo	199,29	Cobertura de bosque	-1,06	0,41	<b>0,009</b>
		Distancia	0,88	0,63	0,15
		Interacción	-1,72	1,37	0,21
Mortalidad acumulada por enemigos naturales en cultivo	263,5	Cobertura de bosque	-0,92	0,42	<b>0,03</b>
		Distancia	0,80	0,60	0,18
		Interacción	-1,01	0,84	0,22
Parasitismo en bosque	32,26	Cobertura de bosque	-2,48	1,26	<b>0,05</b>
Predación en bosque	20,93	Cobertura de bosque	-0,13	1,21	0,91
Mortalidad acumulada por enemigos naturales en bosque	81,1	Cobertura de bosque	-1,60	0,81	<b>0,04</b>
Parasitismo en adultos	15,42	Cobertura de bosque	-0,31	2,57	0,90
		Distancia	0,30	1,93	0,88
		Interacción	-0,54	3,42	0,87

Tabla 4.4 – Efectos fijos para GLMMs de porcentaje de parasitismo en cultivo, predación y mortalidad acumulada por enemigos naturales en bosque y cultivo en experimentos de exposición de huevos y de parasitismo de adultos en cultivo en la temporada 2013-2014. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y para las variables independientes utilizadas los valores del estimador, su error estándar (E.E.) y el valor de p.

De las oviposaduras colocadas en el bosque (n=30 expuestas, 29 recuperadas), el 48% presentó parasitismo (en promedio  $26,8 \pm 4,5$  % de los huevos), el 31% predación ( $22,1 \pm 4,1$  % de los huevos) y el 69% mortalidad por enemigos naturales ( $48,9 \pm 9,1$  % del total de huevos). Se registró mayor parasitismo y mortalidad acumulada en paisajes con cobertura alta de bosque, mientras que no existieron diferencias en la predación (Tabla 4.4; Figura 4.6).

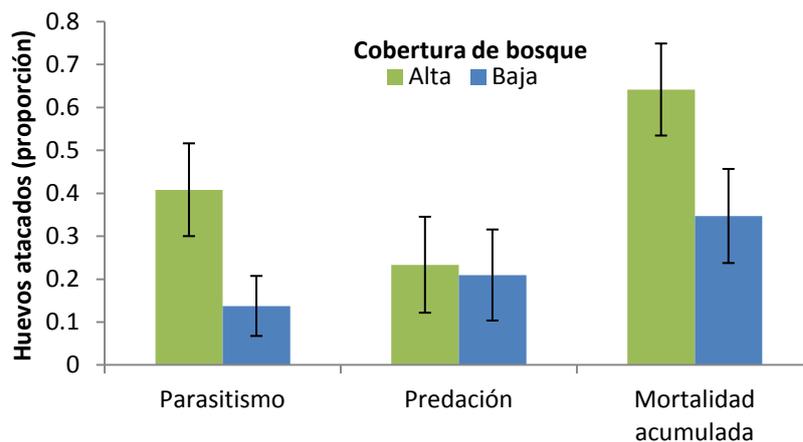


Figura 4.6 – Proporción de huevos parasitados, predados y de mortalidad acumulada por enemigos naturales en experimentos de exposición de huevos en bosque Chaqueño Serrano en la temporada 2013/2014 en función de la cobertura de bosque en el paisaje.

#### 4.3.2 - Parasitismo en chinches adultas

Se colectaron 504 chinches adultas, de las cuales *Dichelops furcatus* representó el 84%, *Chinavia* sp. el 8,3%, *Piezodorus guildinii* el 6,3% y *Nezara viridula* el 1,4% restante. El 11,5% de las chinches presentaron parasitismo por moscas de la familia Tachinidae (*Trichopoda giacomellii* y una segunda especie sin identificar) mientras que tres individuos (0,6%) fueron parasitados por avispas de la familia Encyrtidae (*Hexacladia* sp.). El porcentaje de parasitismo no difirió significativamente entre paisajes con distinta cobertura de bosque ni entre distancias (5m del bosque o 25m o más), aunque mostró una tendencia a mayor parasitismo a mayor distancia del bosque y en paisajes con alta cobertura boscosa (Tabla 4.4; Figura 4.7). La abundancia promedio a 5m fue  $31,6 \pm 5$  y a  $\geq 25m$   $26,7 \pm 4,2$ .

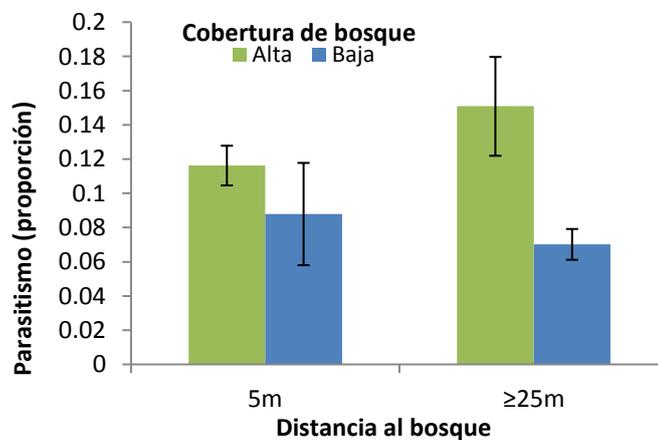


Figura 4.7 – Proporción de chinches adultas parasitadas colectadas en soja, en función de la cobertura de bosque en el paisaje y la distancia al bosque.

#### 4.3.3 - Enemigos naturales en soja: similitud con el bosque

El posible aporte del bosque a los enemigos naturales del cultivo, medido como el número de especies capturadas con trampas de agua en los dos ambientes (cultivo y bosque) en un mismo sitio, presentó diferencias a escala local en ambas etapas fenológicas del cultivo (Tabla 4.5). A 5 y 25m del bosque el número de especies compartidas fue mayor que a 100m, mientras que a 50m alcanzó valores intermedios ( $9,06 \pm 1,07$  a 5m;  $8,17 \pm 0,93$  a 25m;  $6,77 \pm 0,75$  a 50m;  $5,35 \pm 0,75$  a 100m). A escala de paisaje se observaron distintas tendencias según la etapa del cultivo, evidenciadas en la interacción significativa entre la etapa y la cobertura de bosque. En la etapa vegetativa, el número de especies compartidas aumentó junto con la cobertura de bosque (Tabla 4.5; Figura 4.8), con un incremento promedio de aproximadamente 45% entre los sitios con menor y mayor cobertura de

bosque. En la etapa de floración, por el contrario, se observó una relación negativa entre ambas variables (Figura 4.8).

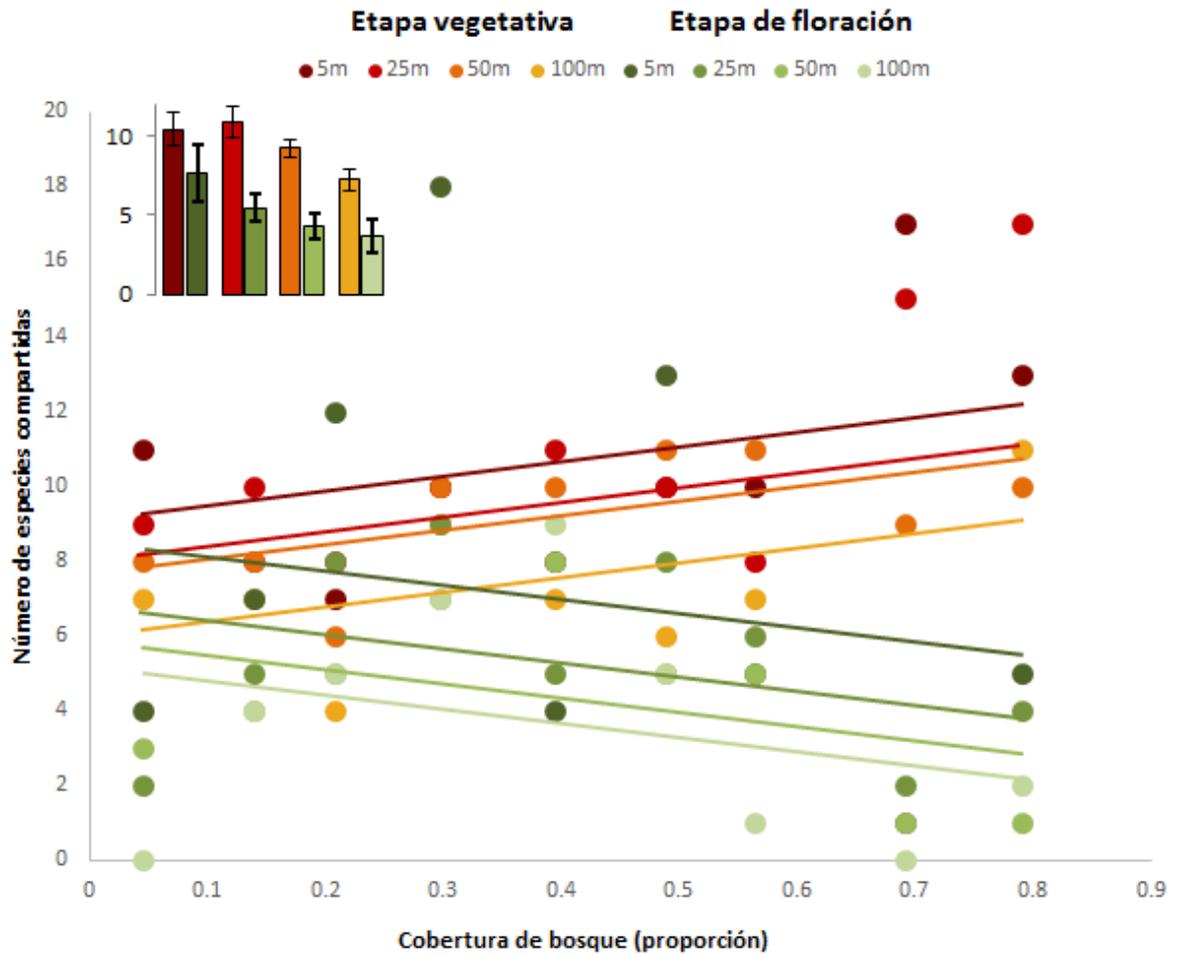


Figura 4.8 – Número de especies de enemigos naturales en el cultivo compartidas con el bosque, en función de la cobertura de bosque y la distancia al bosque. Símbolos y líneas en tonos rojizos representan a la etapa vegetativa y verdes a la de floración, con tonos más oscuros a menor distancia del bosque.

Al considerar la proporción de especies compartidas (número de especies de enemigos naturales compartidas con bosque / número total de especies de enemigos naturales), no se encontraron diferencias entre distancias. Sin embargo, se repitió la interacción entre la cobertura de bosque y la etapa del cultivo: en la etapa vegetativa hubo una relación positiva con la cobertura de bosque, mientras que en la de floración la proporción de especies compartidas no presentó ninguna asociación (Tabla 4.5; Figura 4.9). Por otro lado, la similitud entre comunidades considerando las abundancias de las especies con el índice de Bray-Curtis fue menor a 5m del bosque y disminuyó marginalmente con la cobertura de bosque (Tabla 4.5; Figura 4.10).

Variable respuesta	AICc	Variable independiente	Valor de P
Número de especies compartidas	365,24	Cobertura de bosque	<b>0,04</b>
		Distancia	<b>0,0006</b>
		Etapa	0,90
		Cobertura x Etapa	<b>0,0004</b>
Proporción de especies compartidas	-85,8	Cobertura de bosque	0,23
		Distancia	0,63
		Etapa	0,77
		Cobertura x Etapa	<b>0,007</b>
Índice de Bray-Curtis	-75,3	Cobertura de bosque	<b>0,08</b>
		Distancia	<b>0,04</b>
		Etapa	0,92
Tamaño corporal ponderado por abundancia	15,1	Cobertura de bosque	<b>0,05</b>
		Distancia	<b>0,01</b>
		Interacción	0,25

Tabla 4.5 – Efectos fijos para GLMMs de número de especies compartidas, proporción de especies compartidas, índice de similitud de Bray-Curtis y tamaño corporal ponderado por abundancia. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes analizadas. Las interacciones no incluidas en la tabla presentaron un valor de  $p > 0,05$ .

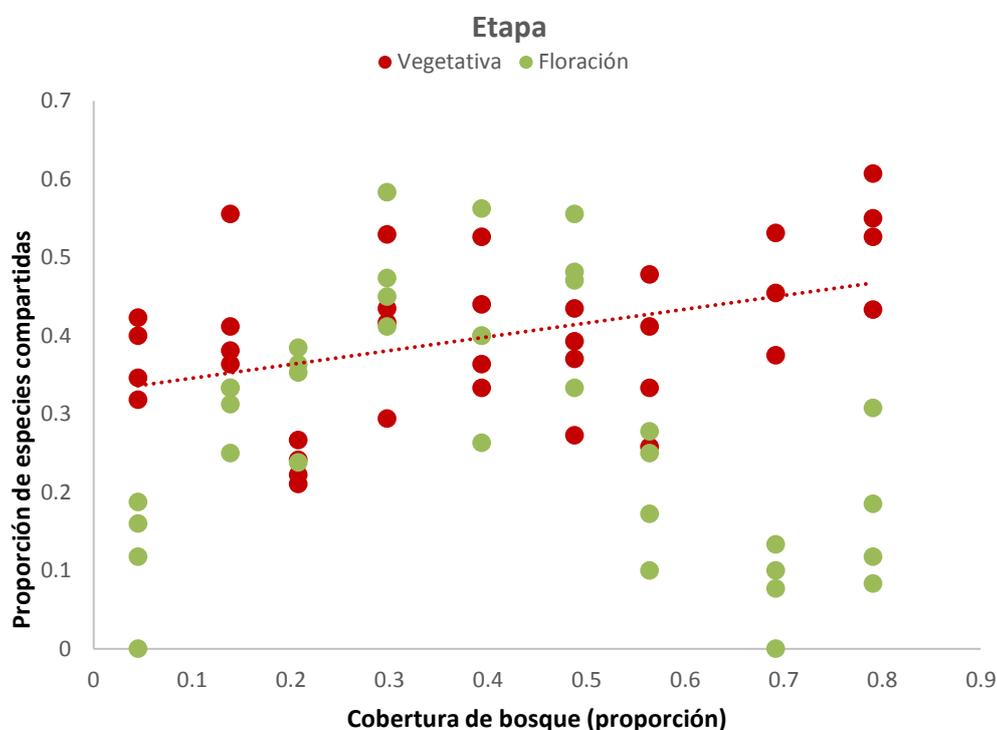


Figura 4.9 – Proporción de las especies en el cultivo que son compartidas con el bosque en función de la proporción de bosque en el paisaje para la etapa vegetativa (círculos rojos) y de floración (círculos verdes). La línea representa una relación significativa con la cobertura de bosque.

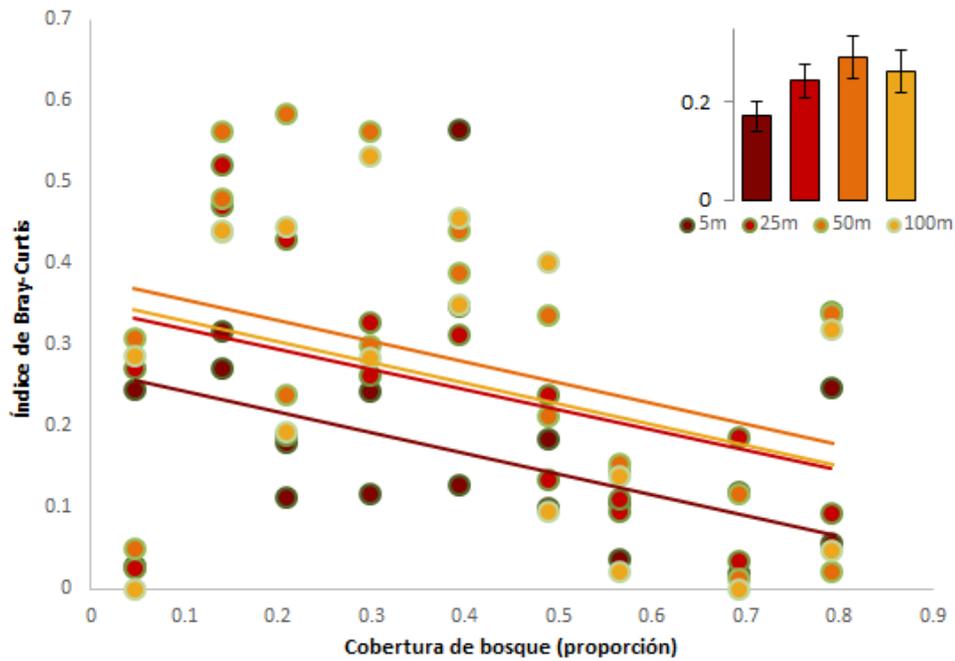


Figura 4.10 – Índice de similitud de Bray – Curtis entre el bosque y el cultivo en función de la proporción de bosque en el paisaje y la distancia al bosque. Tonos más oscuros simbolizan mayor proximidad con el bosque.

El tamaño corporal ponderado por la abundancia de las especies se relacionó negativamente con la cobertura de bosque a escala de paisaje, mientras que a escala local fue menor a 5m del bosque (Tabla 4.5; Figura 4.11).

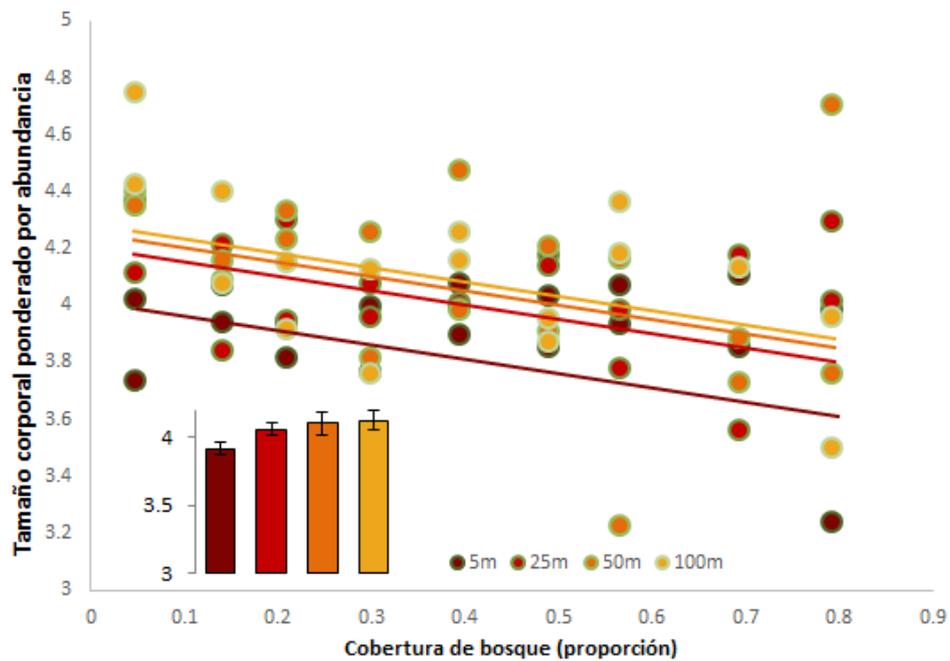


Figura 4.11 – Tamaño corporal promedio ponderado por abundancia de las especies voladoras compartidas entre el cultivo y la distancia al bosque. Tonos más oscuros simbolizan mayor proximidad con el bosque.

## **4.4 - Discusión**

### **4.4.1 - Control biológico de plagas de soja en el cultivo y en el bosque: patrones a escala local y de paisaje**

Se estima que las plagas agrícolas producen pérdidas de entre el 25 y el 50% de la producción a escala global (Oerke, 2006). No obstante, alrededor del 99% de las especies son controladas por enemigos naturales que brindan el servicio ecosistémico de control de plagas (Daily *et al.*, 1997). Los insectos involucrados en la provisión de este servicio son perjudicados por la pérdida de biodiversidad, las prácticas agrícolas modernas y la degradación de los ambientes naturales (Zhang *et al.*, 2007). Sin embargo, actualmente se conoce que la complejidad estructural a escala de paisaje es uno de los principales factores que afectan a la poblaciones de enemigos naturales, ya que numerosos estudios indican que paisajes complejos y diversos, con proporciones altas de ambientes naturales, se asocian con mayor riqueza, abundancia y actividad (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013).

La soja es el cultivo principal en Argentina (Aizen *et al.*, 2009) y uno de los más importantes a nivel global (Leff *et al.*, 2004). Si bien se conocen en detalle las plagas que atacan este cultivo (Higley & Boethel, 1994; Aragon *et al.*, 1998) y sus enemigos naturales (Jones, 1988; Tillman, 2010), los estudios en torno al control biológico en soja son limitados y se centran principalmente en el pulgón de la soja en Estados Unidos y Canadá (Gardiner *et al.*, 2009, 2010a; Ragsdale *et al.*, 2011; Mitchell *et al.*, 2014a, b), mientras que el control de plagas relevantes en Argentina como son las chinches (Trumper & Edelstein, 2008) y su relación con características del paisaje ha sido escasamente abordado.

Los resultados de los experimentos de exposición de huevos de pentatómidos fueron variables entre temporadas, lo que indica que probablemente otros factores, como pueden ser la temperatura, las precipitaciones y la aplicación de agroquímicos, podrían estar afectando a los enemigos naturales de estas plagas. Por ejemplo, se conoce que *Telenomus podisi*, una de las principales especies que parasitan huevos de chinches, es sumamente afectado por la aplicación de insecticidas, incluso mostrando una mayor sensibilidad que los huevos de sus hospedadores (Koppel *et al.*, 2011). Además, en ensayos de laboratorio tanto *T. podisi* como *Trissolcus euchisti* mostraron variaciones en la emergencia de adultos en función de la temperatura y el desarrollo no pudo ser completado a temperaturas altas y bajas (Yeargan, 1980, 1983). Sin embargo, por sobre la variabilidad

registrada en este estudio, se destaca la tendencia a mayores porcentajes de parasitismo y predación en paisajes con cobertura alta de bosque, concordando con el patrón dominante para control biológico de plagas (Veres *et al.*, 2013).

En la temporada 2011-2012 el parasitismo y la predación de huevos mostraron patrones diferentes: el parasitismo fue mayor en paisajes con cobertura alta de bosque, mientras que la predación mostró una tendencia opuesta, aunque no significativa. Esto podría indicar una competencia entre ambos grupos de enemigos naturales. La interferencia y la predación intra-gremio son interacciones entre especies de un mismo nivel trófico que pueden resultar en disminuciones de los niveles de control biológico (Costamagna *et al.*, 2008). En el caso puntual estudiado en este capítulo, los predadores podrían alimentarse de huevos ya parasitados y así perjudicar a las poblaciones de parasitoides. Sin embargo, en otros sistemas como el pulgón de la soja y sus enemigos naturales se ha observado que, a pesar de la existencia de predación intragremio por parte de coccinélidos, el control de plagas es mayor cuando predadores y parasitoides están presentes (Colfer & Rosenheim, 2001) y que incluso esta interacción no afecta el desempeño de los parasitoides (Costamagna *et al.*, 2008). Además, el hecho de que los patrones opuestos sólo se observaron durante un año sugiere que las interacciones entre especies de enemigos naturales no serían la causa principal.

Más allá de las variaciones en ambos procesos, en el cultivo de soja la mortalidad acumulada por enemigos naturales fue mayor en paisajes con cobertura alta de bosques en los dos años analizados, si bien en el primer año estas diferencias estuvieron dadas por el parasitismo y en el siguiente por la predación. Es interesante destacar, a partir de estos resultados, que distintas especies involucradas en el mismo servicio ecosistémico, pueden complementarse y permitir el mantenimiento de niveles altos de control biológico a lo largo del tiempo en paisajes complejos, con más especies de enemigos naturales, apoyando lo postulado por la hipótesis del seguro (Yachi & Loreau, 1999; Tscharrntke *et al.*, 2005a). Por otro lado, las diferencias en un mismo año para parasitismo y predación descritas en el párrafo anterior pueden relacionarse con el desempeño de cada tipo de enemigos naturales en paisajes con diferente cobertura de bosque. Así, los parasitoides estarían mejor representados en sitios con alta cobertura, ya que al ser más especialistas son más sensibles a la pérdida de hábitat que los predadores (Davies *et al.*, 2000). En consecuencia, estos

últimos serían más importantes en zonas donde la cobertura de bosque es baja, mientras que a mayor cobertura ambos grupos serían relevantes.

Por otro lado, la actividad de enemigos naturales en paisajes con poco bosque sugiere que la presencia de remanentes de vegetación nativa, aunque sean pequeños, puede ser suficiente para garantizar la supervivencia de predadores y parasitoides a lo largo del tiempo. Algunos autores han señalado que es justamente en este tipo de paisajes fragmentados con remanentes de pequeño tamaño donde el manejo del hábitat a escala local tiene mayores efectos (Tscharntke *et al.*, 2012). Así, por ejemplo, el establecimiento de plantas nativas en los márgenes del los cultivos no tendrá efectos notables en paisajes con grandes proporciones de ambientes naturales, pero en paisajes muy simplificados puede aumentar considerablemente los niveles de control biológico (Tscharntke *et al.*, 2005a). Incluso esto puede derivar en la provisión de otros servicios, ya que Saez *et al.* (2012) encontraron que la presencia de vegetación en los bordes del cultivo tuvo un efecto positivo sobre la polinización en girasol sólo en campos muy alejados de remanentes grandes de vegetación nativa.

Los efectos de la distancia al bosque sobre los niveles de control biológico en el cultivo sólo pudieron ser evaluados en la última temporada de experimentos. Al ofrecer el bosque un refugio para los enemigos naturales (Duelli & Obrist, 2003), se esperaba encontrar niveles más altos de control a mayor proximidad de los remanentes de bosque. Si bien no se observaron diferencias significativas entre distancias, cerca del bosque (a 5 y 25 metros) los niveles de predación y mortalidad acumulada llegaron a duplicar a los obtenidos a mayores distancias (50 y 100 metros), en cultivos inmersos en paisajes con cobertura alta de bosque. Estas diferencias podrían indicar que el aporte del bosque podría verse reflejado en el control de plagas sólo hasta ciertas distancias en el cultivo, aunque son necesarios más estudios para corroborar estas tendencias. En experimentos similares con huevos centinelas de *Euschistus conspersus* Uhler en campos de tomate de California, se encontraron mayores porcentajes de parasitismo en campos rodeados por vegetación perenne a 0, 10 y 100m de los bordes en comparación con sitios con bordes de vegetación herbácea, mientras que no se hallaron diferencias para la predación (Morandin *et al.*, 2014), demostrando la influencia de estos bordes sobre el control de plagas en cultivo y resaltando el hecho de que no sólo la cobertura de ambientes naturales es importante para la actividad de los enemigos naturales sino también la estructura y composición de la vegetación en estos ambientes.

En cuanto al rol del bosque Chaqueño Serrano como reservorio de enemigos naturales de chinches, pudo observarse tanto predación como parasitismo de huevos en los remanentes de bosque, corroborando la propuesta de que los enemigos naturales de plagas del cultivo pueden desarrollarse en los remanentes de bosque o al menos utilizarlos. En el caso de los predadores, su presencia en el bosque era más probable debido a que varios grupos atacan los huevos de chinches y suelen ser generalistas (Tillman, 2010). Los parasitoides, en cambio, están restringidos a algunos géneros de la familia Scelionidae y su presencia en el bosque puede estar dada por: (1) la presencia de los pentatómidos que atacan a la soja en el bosque o (2) hospedadores alternativos de estas avispas, ya que varias especies de Scelionidae han sido registradas parasitando ovipositoras de distintas especies de Pentatomidae (Jones, 1988). Con los muestreos realizados en bosque mediante trampas de agua y de caída (capítulo 3) sólo se capturaron tres ejemplares de *D. furcatus* en el bosque, cuya abundancia fue mayor en el cultivo y lejos del borde, pero se registraron además otras especies de pentatómidos no asociados al cultivo de soja. Por lo tanto, es posible que existan hospedadores alternativos en el bosque cuyas poblaciones contribuyan a mantener los parasitoides en los momentos en que el cultivo no albergue hospedadores.

La cobertura de bosque influyó de manera variable sobre la predación y el parasitismo en el bosque, aunque los paisajes con mayor cobertura presentaron siempre valores superiores o similares a los paisajes dominados por cultivos. En el caso del parasitismo, cuando pudo ser registrado en el bosque, fue mayor en paisajes con alta cobertura boscosa, sugiriendo que en estos sitios la mayor proporción de ambientes naturales podría mantener mayores poblaciones de parasitoides (Bianchi *et al.*, 2006). Las diferencias entre bosque y cultivo para los porcentajes de huevos atacados fueron pequeñas, considerando que la abundancia a campo del recurso probablemente haya sido mayor en el cultivo. Sería recomendable en futuros estudios, repetir la exposición de huevos en el bosque al finalizar la cosecha de la soja, a fin de conocer si la tendencia es más marcada cuando los recursos ofrecidos por la matriz agrícola no están presentes.

Los niveles de parasitismo y predación registrados fueron, en promedio, de entre el 20 y el 30%, valores que aparecen como intermedios entre el 5,75% de parasitismo de huevos colectados en soja en el sur de Brasil (dos Santos, 2008) y alrededor de 60% de huevos parasitados en el norte de Brasil (Corrêa-Ferreira & Moscardi, 1995). En experimentos de exposición, Morandin *et al.* (2014) registraron 1-4% de huevos predados y

19% parasitados en campos de tomate, mientras que Tillman (2010) registró en promedio 27% de parasitismo y 22% de predación. Los niveles de parasitismo en oviposturas de Pentatomidae pueden variar entre especies y entre años para una misma especie (Tillman, 2010) y, además, la importancia relativa del parasitismo o la predación en los huevos pueden variar entre cultivos (Tillman, 2011). En promedio, el control biológico ejercido por los enemigos naturales en conjunto, en el cultivo fue de alrededor del 43%, nivel que se considera suficiente para controlar las poblaciones de chinches (citado en Morandin *et al.*, 2014).

Con respecto al parasitismo de chinches adultas, el tamaño muestral fue muy pequeño y no se observaron diferencias significativas, aunque puede resaltarse el hecho de que en ambas distancias, los paisajes con cobertura alta de bosque presentaron promedios de parasitismo mayores. Además, el promedio de adultos parasitados en el cultivo aparenta ser mayor a más de cinco metros del bosque. Esto podría relacionarse con la capacidad de dispersión de los parasitoides de adultos, ya que las moscas taquínidas poseen un mayor tamaño que las avispas parasitoides de huevos, lo que les permitiría alcanzar hospedadores más alejados del bosque con más facilidad (Greenleaf *et al.*, 2007).

Por otro lado, se destaca el parasitismo de adultos de *D. furcatus* por avispas de la familia Encyrtidae (*Hexacladia* sp.). En Argentina, De Santis (1972) citó por primera vez a *H. smithii* Ashmead, aunque Cuezco & Fidalgo (1997) argumentan que se trataba de otra especie (*H. blanchardi*) y registran por primera vez a *H. smithii* y dos nuevos hospedadores. También en Brasil se encuentra a *H. smithii* parasitando a *Euchistes hero* (F.) (Correa-Ferreira *et al.*, 1998). Sin embargo, la asociación de avispas de este género con *D. furcatus* no había sido descrita hasta el momento y resulta interesante para el control biológico de estas chinches, ya que la presencia de más especies de enemigos naturales puede garantizar una mayor estabilidad en el servicio ecosistémico (Yachi & Loreau, 1999; Tschardtke *et al.*, 2005a).

#### 4.4.2 - Enemigos naturales en soja: similitud con el bosque

En promedio, en la etapa vegetativa casi el 40% de las especies de enemigos naturales colectadas en la soja también estuvieron presentes en el bosque, sugiriendo que el intercambio entre ambos sistemas tiene una magnitud importante. Además, tanto esta

proporción como el número absoluto de especies compartidas se relacionaron directamente con la cobertura de bosque, la cual estaría así determinando la magnitud del intercambio. De esta manera, la cantidad de especies moviéndose hacia los cultivos podría disminuir en paisajes con menor proporción de bosques. Probablemente esto se debería a un empobrecimiento del bosque como fuente de enemigos naturales a medida que los remanentes se vuelven más pequeños (Rybicki & Hanski, 2013). En la etapa de floración, hubo menos especies compartidas en términos absolutos y relativos, y la relación con la cobertura de bosque fue inversa o inexistente. Más allá de las diferencias entre etapas, los resultados muestran que las especies compartidas entre bosque y cultivo, de las cuales la mayoría probablemente sean habitantes del bosque en algún momento de su ciclo (Duelli & Obrist, 2003), son un componente consistentemente importante de las comunidades de enemigos naturales en la soja.

Por otra parte, a escala local, en ambas etapas se observó en el cultivo un mayor número de especies compartidas con el bosque, en las proximidades de éste. Una mayor influencia del bosque sobre la comunidad de enemigos naturales del cultivo, a menores distancias del bosque, podría relacionarse con la dispersión desde los remanentes de vegetación nativa hacia el cultivo. Efectos positivos de la cercanía a los ambientes naturales ya han sido descritos para enemigos naturales (Tscharrntke *et al.*, 1998; Clough *et al.*, 2005; Miliczky & Horton, 2005), aunque sin discriminar las especies compartidas entre el cultivo y el hábitat natural. En las comunidades asociadas a soja, pese al empobrecimiento en términos absolutos, la importancia relativa de las especies compartidas se mantendría al aumentar la distancia.

Las comunidades de especies compartidas de enemigos naturales mostraron, en ambas etapas, mayor similitud (índice de Bray-Curtis) a menor proporción de bosque en el paisaje y menor similitud con el bosque en la menor distancia al mismo. Esto puede vincularse con el empobrecimiento general en las muestras de paisajes con poco bosque (capítulo 3) ya que en estos sitios, al reducirse el número de especies en las muestras de borde y bosque, tenderían a parecerse más a las de cultivo. El pequeño tamaño de los remanentes de bosque en paisajes simples hace que la relación perímetro/área sea mayor y el fragmento se torne más permeable a la salida y entrada de insectos por la mayor probabilidad de encontrarse con el límite del bosque (Hill *et al.*, 1996), llevando al aumento de la similitud entre ambientes. Si bien a 5 metros del bosque se halló la mayor cantidad de

especies compartidas, la similitud con la composición de las comunidades de bosque fue menor a esta distancia, probablemente debido a los valores altos de abundancia de algunas especies de predadores poco frecuentes en otras muestras (principalmente Dolichopodidae spp. 1 y 2).

Los tamaños corporales grandes suelen asociarse a una mayor capacidad de dispersión (Greenleaf *et al.*, 2007), por lo que las especies pequeñas que requieren recursos del bosque tendrían más dificultades para alcanzar plantas de soja más alejadas del borde en comparación con especies de mayor tamaño. De esta forma, si las especies compartidas entre bosque y cultivo se movilizan desde el bosque hacia el cultivo, las comunidades del cultivo estarían dominadas por especies más grandes a mayores distancias del bosque. Efectivamente, en las comunidades compartidas entre el cultivo de soja y el bosque Chaqueño Serrano, el tamaño promedio (ponderado por la abundancia), aumentó con la distancia al mismo, sugiriendo que el aporte de enemigos naturales desde el bosque al cultivo estaría espacialmente limitado por la capacidad de desplazamiento de los organismos implicados. Efectos similares fueron descritos por Steffan-Dewenter & Tscharrntke (1999) para polinizadores, aunque los patrones abarcan mayores distancias. Estos resultados resaltan la necesidad de considerar los efectos de la proximidad a hábitats naturales en estudios de diversidad y funcionamiento de agroecosistemas.

Con respecto al efecto de la cobertura de bosque en el paisaje sobre el tamaño corporal de las especies compartidas, se observó una relación negativa, de manera que las comunidades de enemigos naturales fueron dominadas por insectos de mayor tamaño a medida que disminuyó la cobertura de bosque. Las limitaciones de los insectos pequeños para dispersarse pueden hacerlos más susceptibles a la pérdida y fragmentación del hábitat, tendencia observada para la riqueza de parasitoides de minadores de hojas en la misma zona de estudio (Cagnolo *et al.*, 2009). Esto podría reflejar la pérdida de especies pequeñas en sitios con poco bosque, donde se hallaron menos especies en general.

#### 4.4.3 - Síntesis y conclusiones

En este capítulo se analizó, utilizando diferentes métodos, la importancia del bosque para el cultivo a escala local y de paisaje en términos de control biológico de plagas y riqueza y composición de enemigos naturales. Los experimentos con huevos centinelas permitieron detectar la presencia de predadores y parasitoides de huevos de chinches tanto

en bosque como en cultivo. Además, en las chinches adultas se encontraron al menos tres especies de parasitoides, que junto a los parasitoides y predadores de huevos conforman una comunidad diversa de enemigos naturales de estas importantes plagas.

La presencia en el bosque de enemigos naturales de las plagas de soja implica que los remanentes de vegetación pueden actuar como reservorios de organismos benéficos para el cultivo; además, el hecho de que tanto parasitismo como predación fueran observados en todos los sitios sugiere que aun la presencia de pequeños remanentes de bosque puede ser suficiente para garantizar la supervivencia de estos insectos. Sin embargo, el parasitismo fue mayor en paisajes con cobertura alta de bosque por lo que la susceptibilidad de las especies de avispas sceliónidas a la pérdida de hábitat, que sería mayor en comparación con los predadores más generalistas, debe ser considerada para la conservación de estas especies y el mantenimiento del servicio que proveen. En el cultivo, se hallaron niveles variables de predación y parasitismo pero la mortalidad acumulada fue mayor en sitios con cobertura alta de bosque, corroborando que en los paisajes agrícolas este factor es relevante para asegurar el control biológico de plagas.

Al considerar las especies de enemigos naturales compartidas entre bosque y cultivo, la escala local fue más importante para el número de especies, con un mayor aporte del bosque en las cercanías del mismo. Además, a mayor distancia del bosque los ensambles fueron dominados por individuos de mayor tamaño, lo cual sugiere que la capacidad de dispersión de las especies es un factor importante a la hora de considerar al bosque como fuente de insectos hacia el cultivo. Más allá de las diferencias en riqueza, la importancia relativa para el cultivo de las especies compartidas fue similar en todas las distancias, ya que la proporción se mantuvo relativamente constante. Además, en promedio los ejemplares capturados fueron más grandes en paisajes con menor proporción de bosque, sugiriendo que en estos sitios pueden estar disminuyendo las poblaciones de especies pequeñas.

Como conclusión, la presencia de remanentes de bosque en los agroecosistemas permite mantener una comunidad diversa de enemigos naturales de plagas y, de esa forma, asegurar la provisión de servicios ecosistémicos. Los mayores niveles de control biológico en paisajes con más bosques y en la cercanía de estos ambientes, sumado a los efectos sobre las especies de enemigos naturales compartidas con el bosque, las cuales pueden considerarse aportes del sistema nativo al cultivo, representan un argumento sólido y de

interés para los productores para recomendar que se mantengan los fragmentos de bosque. Nuevamente, estos resultados apoyan la propuesta de *land sharing* (Green *et al.*, 2005), ya que, como se vio en los capítulos anteriores, la presencia de remanentes de bosque permite conservar comunidades de numerosas especies de artrópodos de distintos grupos funcionales.

## CAPITULO 5: EFECTOS DE LA COBERTURA Y PROXIMIDAD DE BOSQUE SOBRE LOS ARTRÓPODOS Y LA HERBIVORÍA EN SOJA

### 5.1 - INTRODUCCIÓN

La soja es uno de los cultivos principales de Argentina, ya que desde finales del siglo XX y comienzos del XXI ocupa más de la mitad del área sembrada del país y representa el principal producto de exportación. Algunas de las consecuencias de esta dominancia son el desplazamiento de otros cultivos (Aizen *et al.*, 2009) y la expansión de la frontera agrícola a expensas de ambientes naturales (Grau *et al.*, 2008). En Córdoba, la gran pérdida de bosques que se observó en los últimos años se relaciona con estos cambios en la frontera agrícola (Zak *et al.*, 2004, 2008).

Los artrópodos asociados al cultivo de soja en Argentina son bien conocidos y suelen variar en función de la fenología de la planta, principalmente los fitófagos (Aragón, 2002). Así, durante la emergencia y el comienzo de la etapa vegetativa se encuentran principalmente orugas cortadoras; durante la etapa vegetativa orugas defoliadoras (Lepidoptera: principalmente Noctuidae), trips (Thysanoptera: Thripidae), arañuelas rojas (Acari: Tetranychidae) y en menor medida tucuras (Orthoptera: Acridiidae); mientras que en la etapa reproductiva las chinches (Hemiptera: Pentatomidae y algunos Lygaeidae) son los insectos de mayor importancia (Aragón *et al.*, 1998; Gamundi *et al.*, 2005; Molinari *et al.*, 2008a; Trumper & Edelstein, 2008). Por otro lado, el complejo de enemigos naturales asociado a fitófagos presentes en soja es también diverso. Arañas, hemípteros (varias especies de los géneros *Orius*, *Geocoris*, *Podisus* y *Nabis*), coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), hormigas (varias especies de Formicidae, por ejemplo *Solenopsis* spp. y *Pheidole* spp.) y ácaros, son algunos de los predadores más comunes. Además, se han registrado parasitoides de chinches adultas (Diptera: Tachinidae; Hymenoptera: Encyrtidae), de huevos de chinches (Hymenoptera: Scelionidae), de huevos de lepidópteros (Hymenoptera, Trichogrammatidae) y de orugas (Hymenoptera: Braconidae, Chalcididae, Encyrtidae e Ichneumonidae; Diptera: Tachinidae) (Aragón, 2002; Avalos *et al.*, 2004; Molinari *et al.*, 2008b; Bueno *et al.*, 2010).

En agroecosistemas, la diversidad y abundancia de insectos presentes suele relacionarse con la estructura del paisaje que rodea los campos, siendo el patrón más frecuentemente observado el aumento de la diversidad en paisajes complejos, definidos

como aquellos con mayor cobertura de ambientes naturales y heterogeneidad ambiental (Benton *et al.*, 2003). Sin embargo, no todas las especies responden de la misma manera al paisaje circundante. Así, la diversidad de especies de herbívoros suele mostrar una relación positiva con la complejidad del paisaje (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), mientras que la abundancia y el crecimiento poblacional de ciertas especies plaga se relacionan negativamente con la cantidad de ambientes semi-naturales y positivamente con el área dedicada a cultivos en el paisaje (Veres *et al.*, 2013). Esta relación entre área cultivada y abundancia de plagas suele explicarse por la hipótesis de concentración de recursos (Root, 1973; Kareiva, 1983), que postula que parches monoespecíficos de mayor tamaño y densidad favorecerían el establecimiento y crecimiento poblacional de insectos herbívoros especialistas, mientras que los generalistas presentarían respuestas más idiosincráticas, pudiendo beneficiarse de ambientes más complejos, con diversidad de plantas hospedantes. Los enemigos naturales suelen mostrar respuestas más constantes, con aumentos en la diversidad y abundancia en paisajes complejos (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), probablemente porque necesitan otros recursos como hospedadores alternativos y, aun en el caso de los especialistas, néctar, refugios y sitios para hibernación que sólo encuentran en ambientes naturales o semi-naturales (Duelli & Obrist, 2003; Bianchi *et al.*, 2006).

Existe poca información con respecto a los efectos de la estructura del paisaje sobre las especies de insectos que atacan cultivos de soja y sus enemigos naturales. Edelstein *et al.* (2008) encontraron que la densidad de la chinche verde (*Nezara viridula* L., Pentatomidae) en soja aumentó junto con el área de soja temprana y disminuyó con la presencia de arboledas en el paisaje. Por otra parte, la chinche de la alfalfa, *Piezodorus guildinii* (Westwood), presentó menor densidad en paisajes con mayor heterogeneidad de tamaño de parches naturales y semi-naturales, siendo en cambio favorecida por una menor distancia promedio entre lotes de soja. Algunos enemigos naturales generalistas que atacan plagas en soja, como arácnidos y carábidos, son también influenciados por la composición del paisaje (Gardiner *et al.*, 2010a). Por ejemplo, en este cultivo un sistema muy estudiado es el del pulgón de la soja (*Aphis glycine* Matsumura; Hemiptera: Aphididae), especie no registrada en la Argentina pero de gran relevancia en Estados Unidos (Ragsdale *et al.*, 2011), donde su control por coccinélidos es beneficiado por la diversidad del paisaje (Gardiner *et al.*, 2009).

Además de los efectos a escala de paisaje, dado que la mayoría de las especies dependen en cierta medida de la presencia de ambientes naturales en alguna etapa de su ciclo biológico (Duelli & Obrist, 2003, Letourneau *et al.*, 2011) y que en los bordes entre estos ambientes y el cultivo se produce el intercambio de insectos (Tscharrntke *et al.*, 2005a; Rand *et al.*, 2006), es esperable que, en el cultivo, la distancia a estos hábitats naturales tenga efectos sobre las comunidades de insectos. En diversos sistemas se ha observado esta tendencia encontrándose, a menores distancias de hábitats naturales, mayores densidades de arañas y parasitoides en cultivos de frutales (Miliczky & Horton, 2005), más especies de arañas en trigo (Clough *et al.*, 2005) y mayor riqueza y densidad de mariposas y abejorros en ambientes no cultivados adyacentes a pastizales semi-naturales (Öckinger & Smith, 2007). En soja, existe poca información del modo en que la distancia que separa el cultivo de los ambientes naturales afecta a la entomofauna. Se conoce que, por ejemplo, las chinches pasan el invierno bajo la corteza de árboles, desde donde se dispersarían al cultivo al llegar la primavera (Rizzo, 1976). Un estudio reciente encontró tendencias opuestas a las antes mencionadas, ya que a mayores distancias de fragmentos de bosque aumentó la abundancia de herbívoros y la riqueza y abundancia de predadores de pulgones, aunque la abundancia de arañas fue mayor cerca del bosque (Mitchell *et al.*, 2014b).

Los efectos de la estructura del paisaje y la cercanía a ambientes naturales sobre los artrópodos fitófagos y sus controladores naturales, podrían traducirse en cambios en la herbivoría y la productividad del cultivo. Se conoce que en otras plantas cultivadas como la canola (*Brassica* spp., Brassicaceae), la herbivoría puede disminuir en paisajes con mayor cantidad de ambientes naturales (Thies *et al.*, 2003). En soja, estudios en Canadá han encontrado una tendencia a menor herbivoría en paisajes con mayor cobertura de bosques (Mitchell *et al.*, 2014b) y menor daño en plantas cercanas a fragmentos de bosque (Mitchell *et al.*, 2014a), mientras que no existe información sobre la herbivoría en función de la estructura del paisaje en Argentina. Por otro lado, las variaciones en las comunidades de artrópodos a lo largo del ciclo del cultivo inciden en el daño sobre las plantas de soja, mientras que el impacto de la herbivoría depende también del estado fenológico del cultivo.

Si bien las plantas de soja pueden compensar los daños por defoliación en estados previos a la etapa reproductiva (Begum & Eden, 1965), se ha reportado que durante la formación de frutos, niveles de alrededor del 6% de herbivoría ya producen pérdidas en la

productividad (Thomas *et al.*, 1974). Además, el impacto de la herbivoría sobre la producción implica complejas vías directas e indirectas, por ejemplo los daños causados por insectos masticadores, además de la pérdida de biomasa en sí misma, causan incrementos en la transpiración, lo que podría aumentar el stress hídrico (Aldea *et al.*, 2005). Algunos estudios han demostrado relaciones entre los enemigos naturales y la productividad, por ejemplo en Estados Unidos la presencia de insectos predadores disminuyó las poblaciones de pulgones en soja y como consecuencia se duplicó la biomasa y la producción (Costamagna *et al.*, 2007). También se ha observado que medidas locales de manejo, tales como la creación de refugios artificiales para favorecer a predadores como carábidos y arañas, llevaron a un menor porcentaje de hojas dañadas en plantas cercanas a los refugios (Halaj *et al.*, 2000).

En este capítulo se analizan los ensambles de artrópodos fitófagos y enemigos naturales sobre plantas de soja, en función de la cobertura de bosque nativo en el paisaje y la distancia a dicho bosque. Además, se evalúan los niveles de herbivoría en términos de lámina foliar consumida y de hojas dañadas por insectos masticadores, considerando las mismas variables de paisaje y, finalmente, se relacionan estos daños con las comunidades de artrópodos capturados en el cultivo mediante trampas de agua.

### **5.1.2 - Objetivo**

Evaluar el efecto de la proximidad y cantidad de ambiente nativo sobre los artrópodos asociados a las plantas de soja y sobre las tasas de herbivoría.

### **5.1.3 - Objetivos particulares**

- 1- Analizar la fauna de artrópodos asociados al cultivo de soja, con particular énfasis en los fitófagos y sus enemigos naturales, en función de la cantidad de bosque en el paisaje y la distancia al mismo.
- 2- Examinar cambios temporales en las comunidades de artrópodos asociados a la soja, en función de las etapas fenológicas del cultivo
- 3- Evaluar las tasas de herbivoría en soja y su relación con la distancia al bosque y la cantidad de bosque en el paisaje.
- 4- Determinar si existen asociaciones entre la herbivoría en soja y la riqueza y abundancia de artrópodos fitófagos y enemigos naturales.

#### **5.1.4 - Hipótesis y predicciones**

Los insectos que actúan como enemigos naturales (predadores y parasitoides) de insectos fitófagos y que proveen el servicio ecosistémico de regulación de plagas, ocupan niveles superiores en las redes tróficas, poseen densidades poblacionales más bajas que sus hospedadores o presas, y son más sensibles a la fragmentación de hábitat que los consumidores primarios (Kruess & Tscharrntke, 2000; Cagnolo *et al.*, 2009). Si el ambiente nativo provee enemigos naturales al cultivo, se predice entonces que la soja presentará menor riqueza y abundancia de enemigos naturales en paisajes con poca proporción de bosque y a mayores distancias del bosque. Los fitófagos, por otro lado, suelen ser menos afectados por la composición del paisaje, sobre todo si son generalistas (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), e incluso pueden mostrar asociaciones positivas entre su densidad y la cantidad de superficie cultivada (Veres *et al.*, 2013), particularmente en el caso de los especialistas, según lo predice la hipótesis de la concentración de recursos (Root, 1973). Por lo tanto, se esperan diferentes respuestas para su riqueza y abundancia, según su grado de especialización entre otros factores. La riqueza, que incluye tanto a especies generalistas como a especialistas de soja, mostraría un patrón similar al de los enemigos naturales, con más especies cerca de los bosques y en paisajes con mayor proporción de estos ambientes, posiblemente por la provisión de refugios como se ha descrito para las chinches fitófagas (Rizzo, 1976). Por otro lado, se espera que la abundancia de insectos esté dominada por los fitófagos especialistas y por ende sea mayor en paisajes dominados por cultivos, mientras que también aumentaría a mayores distancias del bosque debido a un menor control por parte de los enemigos naturales.

Para los niveles de herbivoría en el cultivo, lo expuesto anteriormente permite predecir que el daño en plantas de soja aumentará en paisajes dominados por cultivos (concentración de recursos) y al aumentar la distancia al bosque (liberación del control por enemigos naturales). Por otra parte, se espera que la herbivoría por masticadores se relacione de manera positiva con la abundancia y en menor medida con la riqueza de fitófagos masticadores y de manera negativa con la riqueza y abundancia de enemigos naturales.

## **5.2 - MATERIALES Y MÉTODOS**

### **5.2.1 - Sitios de estudio**

Los datos de herbivoría en soja fueron colectados en la temporada 2012-2013, en los nueve sitios descritos en el Capítulo uno. Los muestreos de los artrópodos asociados a la soja se realizaron durante la temporada 2011-2012, en los nueve sitios descritos en el capítulo 4 para los experimentos de la temporada 2011-2012.

### **5.2.2 - Artrópodos asociados a la soja (Objetivos 1 y 2)**

La comunidad de artrópodos asociados a la soja se muestreó mediante paño vertical, método que ha sido mencionado como el más eficiente para el muestreo especies fitófagas y de enemigos naturales en este cultivo (Gamundi & Sosa, 2008). El paño vertical consistió en una canaleta de PVC de 1m de largo, con tapones en ambos extremos laterales, y adosada a una lámina de nylon blanco de 1m<sup>2</sup>.

En cada sitio y en cuatro distancias: 5, 25, 50 y 100 metros del límite entre el bosque y el cultivo, se tomaron 10 muestras con paño vertical (total de 10 metros lineales por distancia), separando cada muestra por al menos 10 metros. El muestreo se repitió en dos ocasiones, la primera a mediados de enero, durante el final de la etapa vegetativa de la soja y comienzo de la etapa de floración (etapas V6-V7 y R1; de aquí en adelante etapa de floración) y la segunda durante fines de febrero, cuando los frutos estaban desarrollados y en proceso de maduración (etapas R5-R6; de aquí en adelante etapa de fructificación). Las fases del ciclo de la soja fueron determinadas según la terminología de Fehr *et al.* (1971). En la etapa de floración se muestrearon ocho sitios (4 con baja y 4 con alta cobertura de bosque), mientras que en la etapa de fructificación se añadió un sitio con alta cobertura.

El material colectado con el paño vertical fue identificado y contabilizado a campo. Aquellas especies que no pudieron ser reconocidas a simple vista fueron colocadas en tubos Eppendorf con alcohol 70% y llevadas a laboratorio, donde se identificaron utilizando lupas estereoscópicas y claves dicotómicas (Triplehorn & Johnson, 2005). Todos los artrópodos colectados fueron identificados a nivel de familia y separados en morfoespecies. En el caso particular de estados inmaduros, sólo los individuos de estadios inmaduros avanzados pudieron ser asignados a sus respectivas especies, pero todos los ejemplares fueron considerados para los análisis de abundancia.

Se calcularon la abundancia y riqueza por metro lineal. Además, los artrópodos fueron clasificados en herbívoros y enemigos naturales (predadores y parasitoides), según el hábito alimenticio de la familia a la que pertenecen (Triplehorn & Johnson, 2005), obteniéndose riqueza y abundancia por metro lineal para los dos grupos. Otros grupos funcionales no fueron considerados en análisis particulares.

### 5.2.3 - Herbivoría en soja (Objetivos 3 y 4)

Para evaluar el modo en que la cantidad de bosque en el paisaje y la distancia al bosque afectan la herbivoría en el cultivo, se colectaron hojas de soja en los nueve sitios y en las cuatro distancias: 5, 25, 50 y 100m desde el borde de los fragmentos de bosque hacia el cultivo. Las hojas fueron recolectadas durante las etapas R4 y R5, antes de la senescencia, de manera de obtener una medida aproximada de herbivoría acumulada a lo largo de las últimas etapas.

Se realizaron muestreos estratificados en los que se colectaron al azar tres hojas de cada estrato (superior, medio e inferior) en cada una de 10 plantas por distancia (3 hojas x 3 estratos x 10 plantas = 90 hojas por distancia; 4 distancias x 9 sitios = 3.240 hojas en total). Las hojas colectadas fueron herborizadas y posteriormente fotografiadas sobre un fondo blanco para cuantificar la herbivoría, con una regla para obtener referencia de escala.

El porcentaje de lámina foliar consumida por masticadores se calculó mediante el programa Image J (Rasband, 2006). Utilizando la imagen de la regla se indicó el largo correspondiente a 10 mm para calcular áreas en mm<sup>2</sup>. Posteriormente, las imágenes fueron transformadas a imágenes de tipo 8 bit y se utilizó la función “ajustar umbral” (“Adjust threshold”), de manera que las hojas queden de color negro y el fondo y las áreas dañadas de color blanco (Figura 5.1). Posteriormente se midió el área total de la hoja y el área dañada. En aquellas hojas con folíolos cuyos bordes fueron dañados, se calculó el área total imitando el contorno de los demás folíolos. Se calcularon el porcentaje de lámina consumida promedio y el porcentaje de hojas dañadas, en ambos casos por estrato (número de hojas con herbivoría > 0% / número total de hojas). Debido a problemas en la conservación de las hojas de uno de los sitios, se analizaron las muestras de ocho sitios en total.

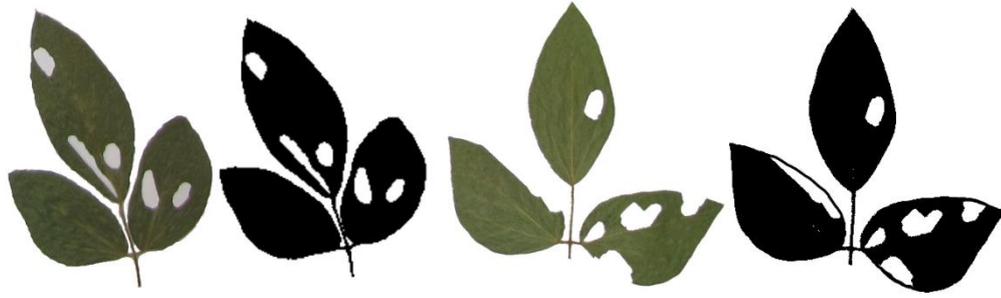


Figura 5.1 – Hojas de soja con daño por herbívoros masticadores. En color se muestra la fotografía original de la hoja y en blanco y negro la imagen transformada para la cuantificación del porcentaje de daño.

#### 5.2.4 - Análisis estadísticos

Para analizar los datos de la comunidad de artrópodos asociada a la soja se utilizaron GLMMs con la riqueza y abundancia por metro lineal, tanto de la comunidad total como de los grupos funcionales. Las variables independientes fueron la cobertura de bosque, la distancia al bosque, la etapa de muestreo y todos los pares de interacciones entre variables. No se incluyó la interacción triple entre las variables debido a que su complejidad dificulta la interpretación de su significado biológico. Se incluyó como factor aleatorio el sitio y las unidades muestrales en cada distancia ( $n= 10$  metros lineales) anidadas en el sitio, para considerar la dependencia de los datos y la estructura anidada del diseño.

Con los datos de la entomofauna total asociada a la soja, así como los de fitófagos y enemigos naturales por separado, se analizaron cambios en la composición de las comunidades utilizando Análisis Multidimensional No Métrico (NDMS) y análisis de similitud (Anosim) mediante el software PRIMER (versión 5.2.4; Clarke & Gorley, 2001). Para ambos análisis se utilizaron los datos de presencia-ausencia de todas las especies para quitarle peso a la abundancia y con estos valores se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis. Los análisis multivariados se realizaron con la suma de los 10 metros muestreados por cada distancia y sitio. Se compararon las comunidades en función de las tres variables independientes: cobertura de bosque, etapa de muestreo y distancia al bosque.

Para analizar los datos de herbivoría las variables independientes fueron la cobertura de bosque en el paisaje (como variable continua en este caso), la distancia al bosque y la interacción entre ambas variables. Las variables dependientes fueron el porcentaje de lámina foliar consumida y el porcentaje de hojas dañadas promedio por estrato y también se incluyó como factor aleatorio el sitio. Como no se encontraron

diferencias entre estratos (ver Resultados), se incluyó esta variable como variable aleatoria anidada en el sitio. Además, se realizaron modelos con la herbivoría y las hojas dañadas como variable respuesta y la abundancia y riqueza de fitófagos masticadores y enemigos naturales (capturados dos años antes en los mismos sitios con las trampas de agua, Capítulo 3) como variable explicativa. Se eligieron estos datos para el análisis porque los datos de artrópodos asociados a la soja fueron recolectados en distintos sitios, por lo que no existía información de las dos variables que pudiese ser comparada. Si bien las relaciones obtenidas entre la herbivoría y las comunidades de fitófagos y enemigos no expresan causalidad, pueden ayudar a dilucidar el mecanismo que explique los efectos de la cobertura de bosque y la distancia al mismo sobre el daño en plantas de soja. Sin embargo, se reconoce que estos análisis tienen un carácter exploratorio, con una serie de limitaciones, incluyendo la falta de simultaneidad de la toma de datos y la metodología de muestreo.

Todos los GLMMs fueron realizados con R (versión 3.0.2) utilizando la función *glmr* del paquete lme4 (Bates & Sarkar, 2007). Para los datos de riqueza la distribución de los errores fue de Poisson con función de enlace log. Los datos de abundancia presentaron sobredispersión, por lo que se utilizó una distribución de errores binomial negativa, con función de enlace log (en este caso se utilizó la función *glmer.nb*). El porcentaje de herbivoría y de hojas dañadas presentan por naturaleza una distribución binomial (tomadas como proporciones), sin embargo, los datos y los errores se ajustaron mejor a una distribución gamma con función de enlace inversa. Para la selección del mejor modelo se compararon todas las combinaciones posibles, comenzando con el modelo más complejo que incluyó las tres interacciones entre pares de variables, mediante AICc (criterio de información de Akaike para muestras pequeñas; Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson, 2002), seleccionando el modelo con el menor valor de AICc. Los valores de AICc fueron calculados con el paquete MuMIn (Barton, 2009). Para analizar si existió autocorrelación espacial, se realizaron gráficos de los residuos de los modelos en función de las coordenadas geográficas utilizando el paquete gstat (Pebesma, 2004) y variogramas de los residuos (Zuur *et al.*, 2009).

### **5.3 - RESULTADOS**

#### **5.3.1 - Artrópodos asociados a la soja**

Mediante muestreos con paño vertical, se contabilizaron 107.258 artrópodos correspondientes a 246 especies distribuidas en 12 órdenes y 65 familias. Los órdenes más abundantes fueron Acari con el 47% de los ejemplares y Thysanoptera con el 44% (Figura 5.2). En cuanto a número de especies, Hemiptera presentó la mayor riqueza con el 35% de las especies (41 de Heteroptera y 37 de Homoptera), seguido por Coleoptera (18%), Araneae (17%) e Hymenoptera (16%). Las especies dominantes fueron plagas reconocidas de la soja: la arañuela roja (*Tetranychus urticae* Koch, Acari) con el 47,2% de la abundancia total y los trips *Caliothrips phaseoli* (Hood) y *Frankliniella schultzei* (Trybom) (Thysanoptera), con el 34,9 y el 9,3% respectivamente.

La completitud del muestreo, analizada con la curva de acumulación de especies por esfuerzo de muestreo (Figura 5.3), fue del 86 – 92%, lográndose una muestra muy representativa (Tabla 5.1). Gráficamente puede observarse que la curva casi alcanzó una asíntota y los valores de singletons y doubletons disminuyeron por encima de los 300 metros lineales muestreados. Cerca del 15% de las especies sólo fueron encontradas en una muestra y el 11% en dos.

Sumando todos los sitios, a 5m del bosque se encontró la mayor riqueza (178 especies a 5m; 145 a 25m; 147 a 50m; 153 a 100m), mientras que la abundancia fue mayor a 100m y muy similar en las distancias restantes (entre 25.294 y 25.775 para las distancias más cercanas al bosque; 30.831 a 100m). Las cuatro distancias mostraron patrones similares de dominancia en sus comunidades (Figura 5.4a). Considerando la cobertura de bosque, 202 especies fueron halladas en paisajes con alta cobertura y 173 con baja cobertura, mientras que la abundancia total fue mayor en los paisajes con alta cobertura (61.803 vs. 43.823). La dominancia de las comunidades fue similar, aunque ligeramente más suave en paisajes con mayor cobertura de bosque (Figura 5.4b).

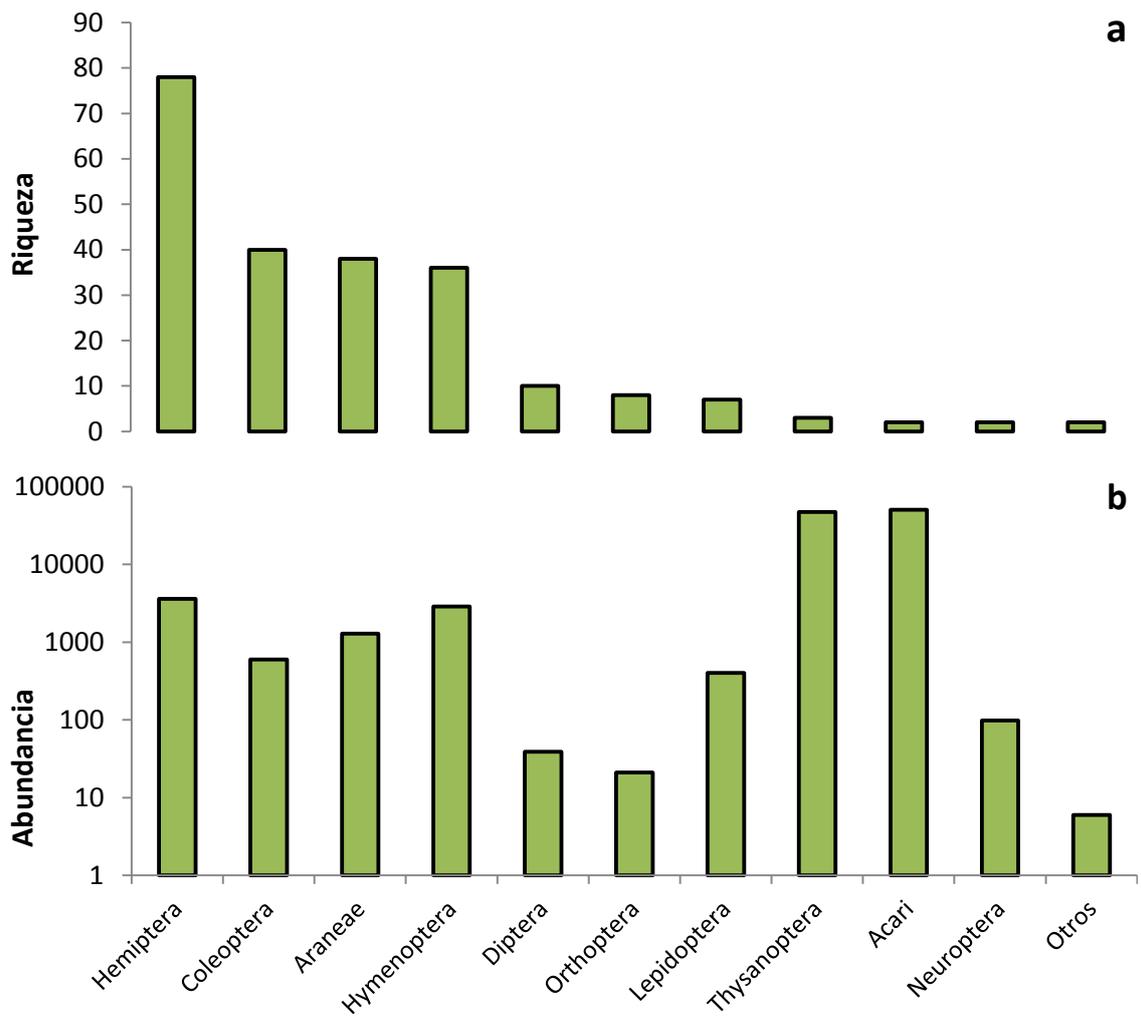


Figura 5.2 –Riqueza (a) y abundancia (b) de los órdenes de artrópodos asociados a la soja. La abundancia se muestra en escala logarítmica.

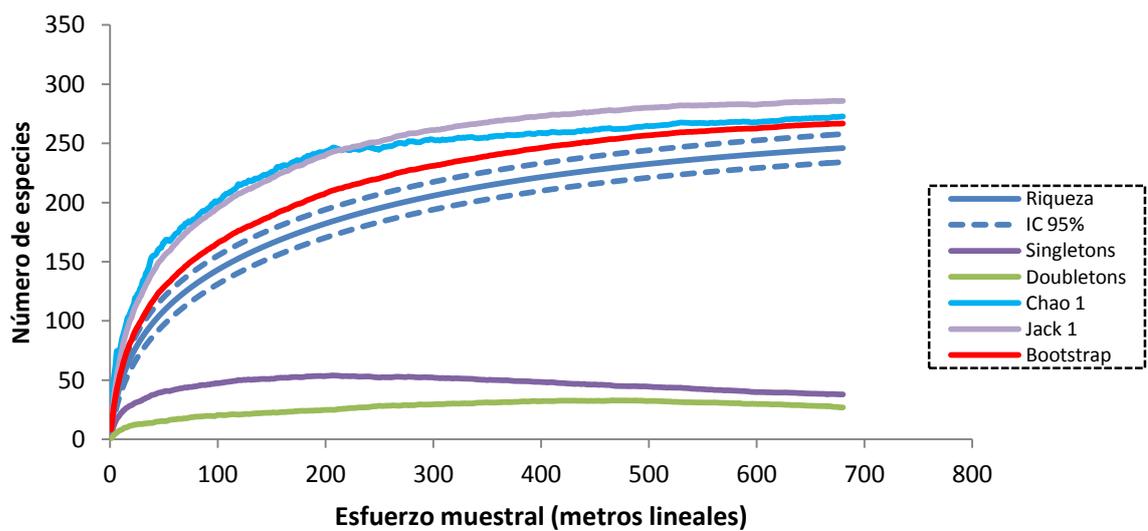


Figura 5.3 – Curva de acumulación de especies en función del esfuerzo muestral para la riqueza de insectos observada en plantas de soja. Se muestran los intervalos de confianza (95%) y los estimadores Chao 1, Jack 1 y Bootstrap. Se muestran además el número de singletons y doubletons.

	Chao 1	Jack 1	Bootstrap
Riqueza estimada	272,74 ± 11,34	285,94 ± 6,13	266,76
Compleitud (%)	90,2	86	92,2

Tabla 5.1 – Valores de riqueza de especies calculados mediante estimadores no paramétricos (con desvío estándar) y porcentaje de completitud del muestreo para cada estimador.

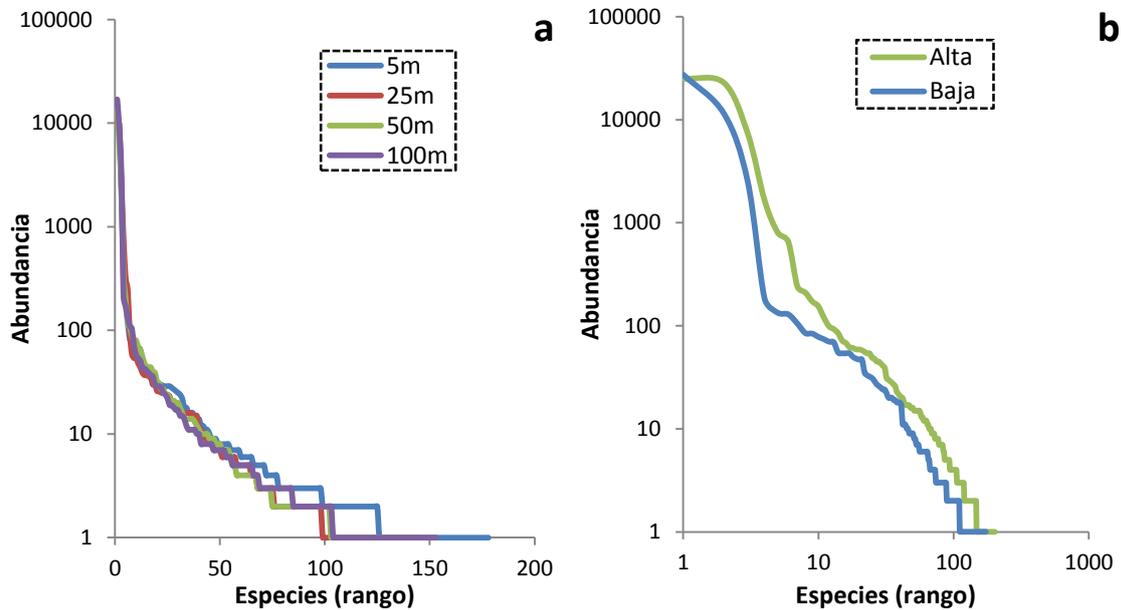


Figura 5.4 – Curvas de rango – abundancia de especies en las comunidades de insectos observadas en plantas de soja en (a) las cuatro distancias al bosque y (b) paisajes con alta y baja cobertura de bosque.

La riqueza fue mayor en paisajes con alta cobertura de bosque y, en ambos tipos de paisaje, fue mayor a 5m del bosque que en el resto de las distancias, donde presentó valores similares (Tabla 5.2; Figura 5.5). La abundancia no difirió entre distancias ni entre tipos de paisaje, pero presentó valores seis veces más elevados en la etapa de floración ( $278,54 \pm 28,95$ ) en comparación con la etapa de fructificación ( $43,31 \pm 4,61$ ; Tabla 5.2).

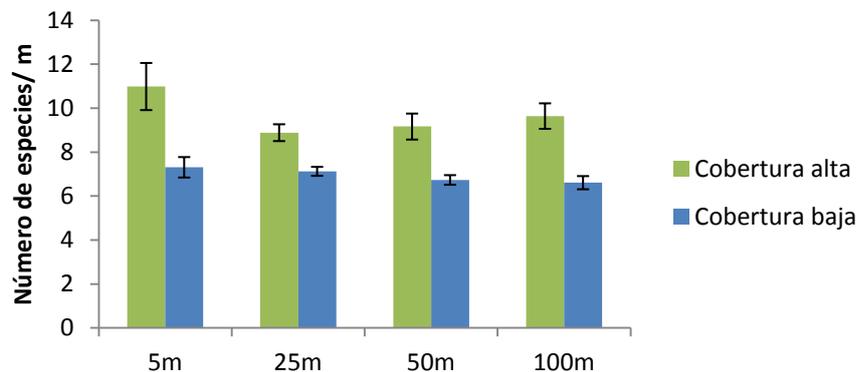


Figura 5.5 – Riqueza total por metro lineal en soja, estimada mediante paño vertical, en función de la cobertura de bosque en el paisaje y la distancia al bosque.

Variable respuesta	AICc	Modelo	Valor de p
Riqueza (s)	3236,8	Cobertura de bosque Distancia Etapa	<b>&lt;0,0001</b> <b>0,06</b> 0,33
Abundancia (N)	7045,7	Cobertura de bosque Distancia Etapa	0,47 0,27 <b>&lt;0,0001</b>
Riqueza fitófagos (sf)	2607,4	Cobertura de bosque Distancia Etapa Cobertura de bosque * Etapa	<b>0,01</b> 0,61 0,52 <b>0,04</b>
Abundancia fitofagos (Nf)	6973,4	Cobertura de bosque Distancia Etapa Cobertura de bosque * Etapa	<b>0,06</b> 0,42 <b>&lt;0,0001</b> <b>0,09</b>
Riqueza enemigos naturales (se)	2523,7	Cobertura de bosque Distancia Etapa	<b>&lt;0,0001</b> <b>0,06</b> <b>0,04</b>
Abundancia enemigos naturales (Ne)	2864,8	Cobertura de bosque Distancia Etapa	<b>&lt;0,0001</b> <b>0,03</b> <b>0,04</b>

Tabla 5.2 – Resultados de GLMMs analizando los efectos de la cobertura de bosque en el paisaje, distancia al bosque y etapa fenológica, sobre riqueza y abundancia total, de fitófagos y de enemigos naturales, en plantas de soja. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y valor de p de las variables independientes. Las interacciones que no figuran tuvieron  $p > 0,10$ .

La composición de las comunidades, analizada mediante Anosim, no difirió entre distancias (valores de R entre -0,004 y -0,059 y  $p > 0,05$  para todas las combinaciones posibles) pero varió entre paisajes ( $R=0,121$ ;  $p=0,001$ ) y entre etapas ( $R=0,725$ ;  $p=0,001$ ). Esto se aprecia en el NDMS, donde pueden observarse que las mayores diferencias se presentan entre las dos etapas, que forman dos grupos separados, con las comunidades de la etapa de floración notablemente similares entre sí comparadas con las asociadas a la fructificación (Figura 5.6). Luego, para cada etapa, las comunidades observadas en paisajes con alta cobertura de bosque tienden a separarse de las obtenidas en paisajes con baja cobertura, mientras que no fue posible distinguir aquellas comunidades observadas en las distintas distancias.

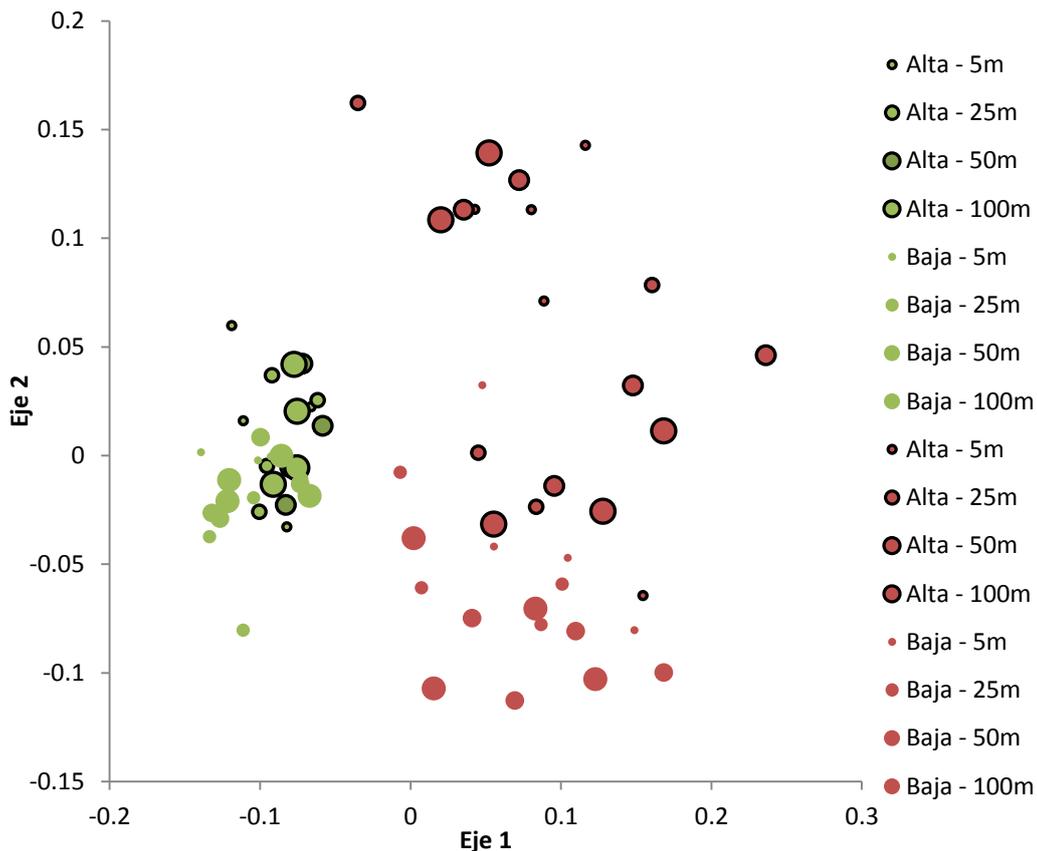


Figura 5.6 – NDMS para las comunidades de artrópodos en soja. Los símbolos verdes representan las comunidades asociadas a plantas de soja en etapa de floración y los rojos las asociadas en plantas en fructificación. Símbolos con borde negro son utilizados para sitios con alta cobertura de bosque y símbolos sin borde para paisajes con baja cobertura. El tamaño de los círculos indica la distancia al bosque, con los 5m representados por los más pequeños.

Al considerar los principales grupos funcionales, se observó que la riqueza de artrópodos fitófagos no varió entre distancias y se detectó una interacción significativa entre la etapa y la cobertura de bosque: en la etapa de floración la riqueza fue mayor en paisajes con alta cobertura, mientras que en la etapa de fructificación no existieron diferencias (Figura 5.7a; Tabla 5.2). La abundancia de fitófagos mostró un patrón similar a su riqueza, ya que no cambió con la distancia al bosque. Sin embargo, se observó una interacción significativa entre la etapa y la cobertura de bosque, hallándose más individuos en paisajes complejos en la floración y abundancias similares para paisajes simples y complejos en la fructificación (Figura 5.7b; Tabla 5.2).

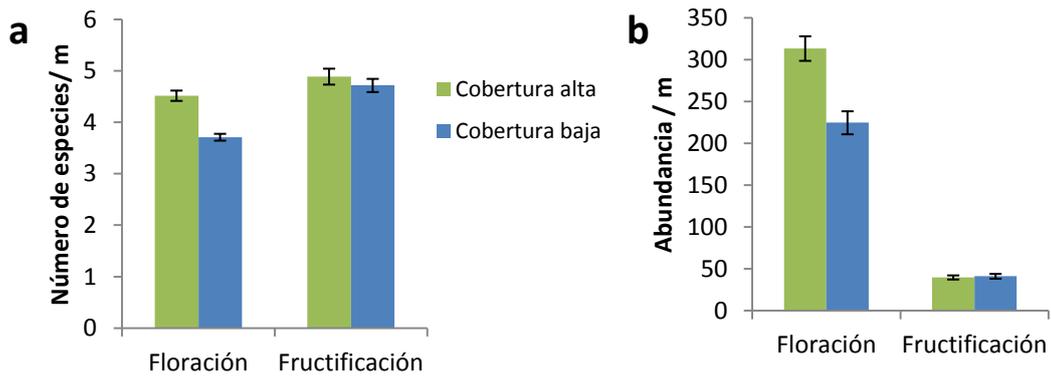


Figura 5.7 – (a) Riqueza y (b) abundancia de fitófagos en cultivo de soja, estimadas mediante paño vertical, en función de la cobertura de bosque en el paisaje y la etapa de muestreo.

Al igual que se observó para la composición taxonómica general, los fitófagos presentaron diferencias en la composición de sus comunidades entre etapas del cultivo ( $R=0,682$ ;  $p=0,001$ ) y entre paisajes con distinta coberturas de bosque ( $R= 0,063$ ;  $p=0,019$ ). No se detectaron diferencias entre distancias (valores de  $R$  entre  $-0,007$  y  $-0,044$  y  $p>0,05$  para todas las combinaciones). En el NDMS (Figura 5.8) puede observarse una clara separación entre las etapas de floración y fructificación.

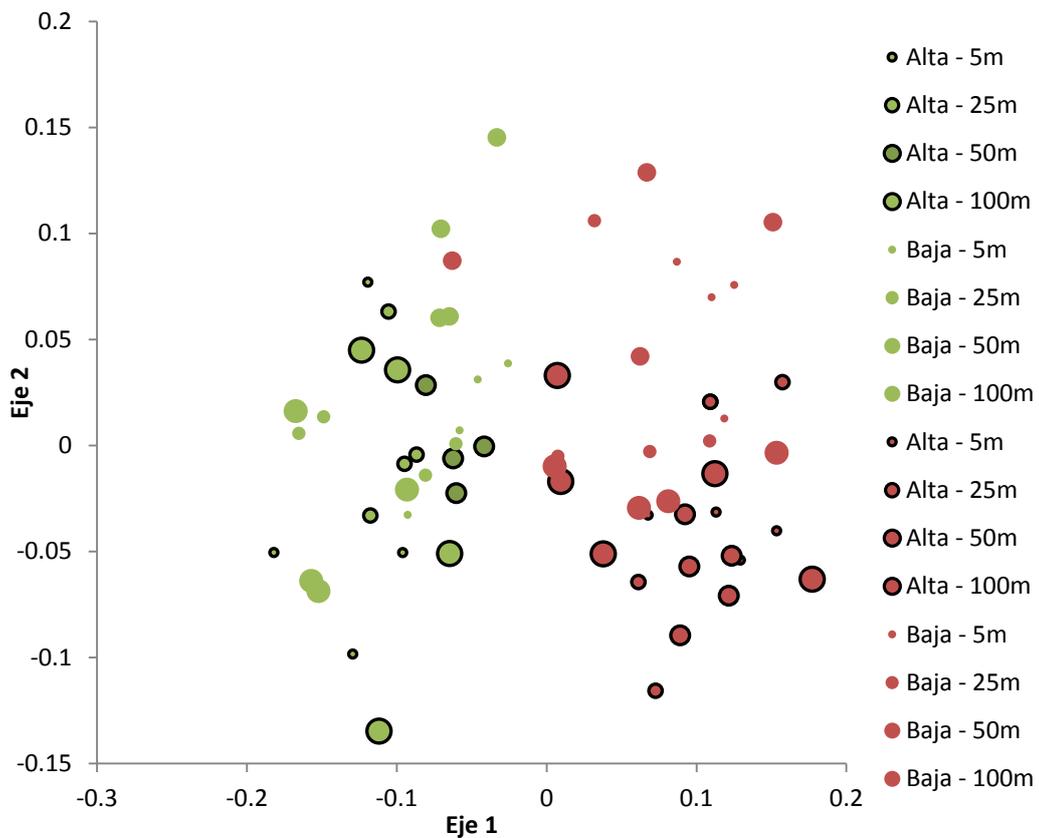


Figura 5.8 – NDMS para las comunidades de fitófagos en soja. Los símbolos verdes representan las comunidades asociadas a plantas de soja en etapa de floración y los rojos las asociadas en plantas en fructificación. Símbolos con borde negro son utilizados para sitios con alta cobertura de bosque y símbolos sin borde para paisajes con baja cobertura. El tamaño de los círculos indica la distancia al bosque, con los 5m representados por los más pequeños.

Los enemigos naturales mostraron mayor riqueza en paisajes con alta cobertura y valores marginalmente superiores a 5m del bosque que en el resto de las distancias (Figura 5.9a; Tabla 5.2). Además, la riqueza fue marginalmente inferior en la etapa de fructificación ( $3,78 \pm 0,16$  en floración, promediando las distancias;  $3,58 \pm 0,14$  en fructificación). La abundancia de enemigos naturales fue menor en la etapa de fructificación y en ambas etapas presentó mayores valores en paisajes con alta cobertura de bosque y a 5m del bosque en comparación con las demás distancias (Figura 5.9b; Tabla 5.2).

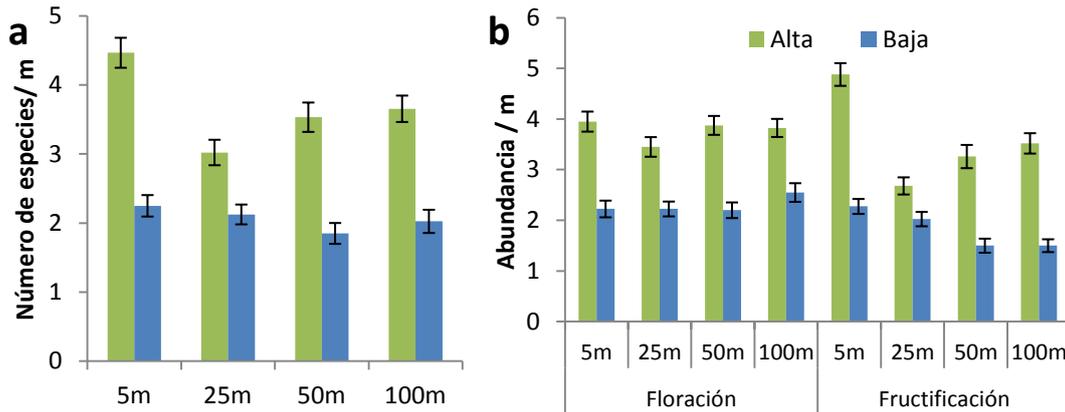


Figura 5.9 – (a) Riqueza y (b) abundancia de enemigos naturales en cultivo de soja, estimadas mediante paño vertical, en función de la cobertura de bosque en el paisaje, la distancia al bosque y, en el caso de la abundancia, la etapa de muestreo.

Las comunidades de enemigos naturales tampoco se diferenciaron entre distancias ( $R = -0,012$  -  $-0,047$  y  $p > 0,05$  para todas las combinaciones posibles) y sí lo hicieron entre etapas ( $R = 0,483$ ;  $p = 0,001$ ) y entre coberturas de bosque ( $R = 0,143$ ;  $p = 0,001$ ). El gráfico del NDMS muestra claramente estas diferencias (Figura 5.10), presentando las muestras de fructificación valores similares o mayores a cero en el eje 1, y las de floración valores negativos. Las diferencias en las comunidades obtenidas en paisajes con cobertura alta y baja de bosque fueron más marcadas en la etapa de fructificación, ubicándose en dos grupos distinguibles en el plano de ordenación.

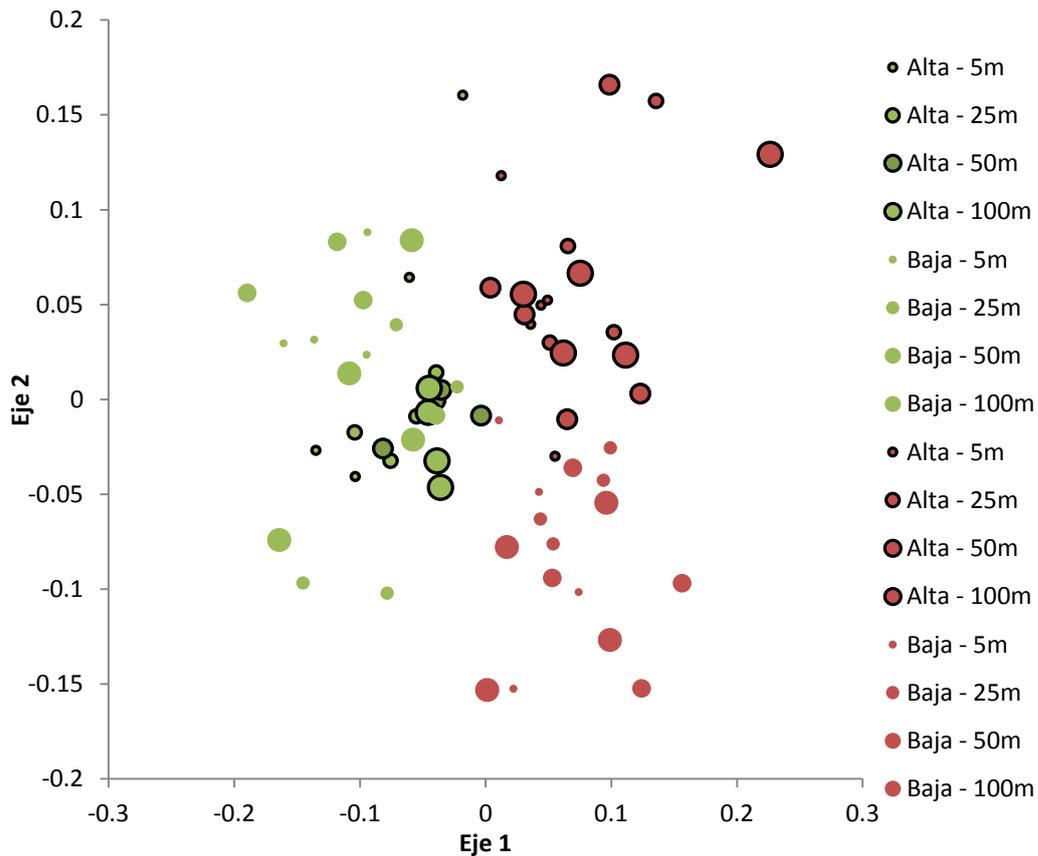


Figura 5.10 – NDMS para las comunidades de enemigos naturales en soja. Los símbolos verdes representan las comunidades asociadas a plantas de soja en etapa de floración y los rojos las asociadas en plantas en fructificación. Símbolos con borde negro son utilizados para sitios con alta cobertura de bosque y símbolos sin borde para paisajes con baja cobertura. El tamaño de los círculos indica la distancia al bosque, con los 5m representados por los más pequeños.

### 5.3.2 - Herbivoría en soja

La herbivoría en plantas de soja, medida como porcentaje de lámina foliar removida, tuvo niveles bajos, con un valor promedio de 2,11% y un máximo de 59,18%. No se encontraron diferencias entre los estratos inferior, medio y superior ( $\chi^2=1,92$ ;  $p=0,38$ ). El porcentaje de herbivoría promedio se relacionó negativamente con la cobertura de bosque y además presentó una interacción entre cobertura y distancia, ya que a 5m del bosque la pendiente de herbivoría en función de cobertura de bosque fue más pronunciada (Figura 5.11; Tabla 5.3). El porcentaje de hojas dañadas varió entre 36,67 y 100%, con un promedio de 71,32%. No hubo diferencias entre estratos ( $\chi^2=1,63$ ;  $p=0,44$ ). Al igual que con el porcentaje de herbivoría, el porcentaje de hojas dañadas se relacionó negativamente con la cobertura de bosque en el paisaje, pero además presentó diferencias entre distancias. Las

pendientes fueron similares para todas las distancias, pero hubo menos hojas dañadas a 5 y 25m del bosque que a 50 y 100m (Figura 5.12; Tabla 5.3).

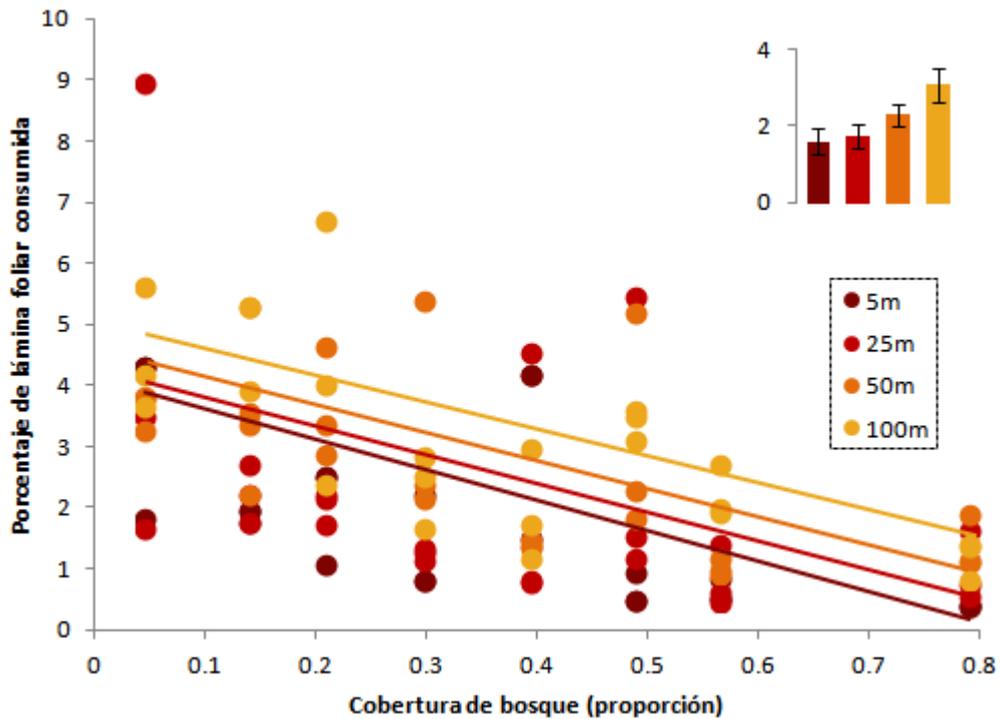


Figura 5.11 – Porcentaje de herbivoría (lámina foliar removida) en función de la proporción de cobertura de bosque y la distancia al bosque. Colores más oscuros representan menores distancias al bosque. En la esquina superior derecha se incluye un gráfico de barras para apreciar las diferencias entre distancias.

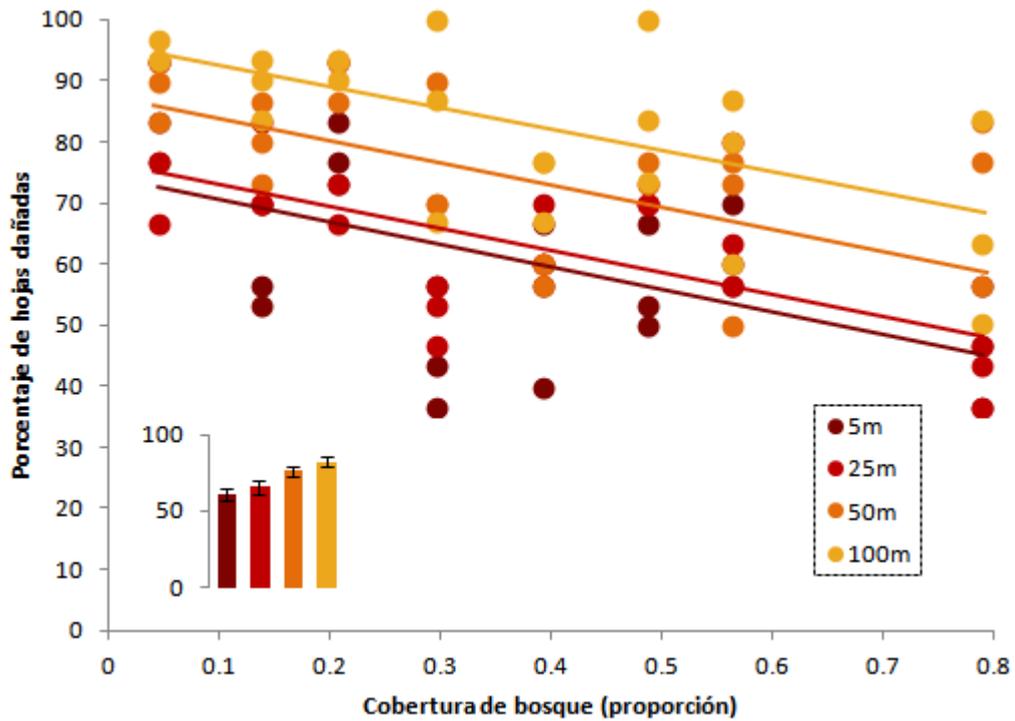


Figura 5.12 – Porcentaje de hojas dañadas en función de la proporción de cobertura de bosque y la distancia al bosque. Colores más oscuros representan menores distancias al bosque. En la esquina inferior izquierda se incluye un gráfico de barras para apreciar las diferencias entre distancias.

Variable respuesta	AICc	Modelo	Valor de p
Porcentaje de lámina foliar consumida (H)	245	Cobertura	<b>0,02</b>
		Distancia	0,24
		Cobertura * Distancia	<b>0,002</b>
Porcentaje de hojas dañadas (Hd)	745,4	Cobertura	<b>&lt;0,0001</b>
		Distancia	<b>&lt;0,0001</b>

Tabla 5.3 – Efectos fijos de GLMMs para el porcentaje de herbivoría y el porcentaje de hojas dañadas en soja. Para cada variable respuesta se muestra el valor de AICc del mejor modelo y el valor de p para las variables independientes seleccionadas.

El porcentaje de lámina foliar consumida se relacionó negativamente con la riqueza de enemigos naturales y marginalmente con la abundancia de fitófagos masticadores, mientras que no mostró ninguna relación con la abundancia de los enemigos naturales ni con la riqueza de fitófagos (Figura 5.13; Tabla 5.4). El porcentaje de hojas dañadas se relacionó de forma negativa con la riqueza y la abundancia de enemigos naturales y con la abundancia de fitófagos masticadores, sin que existiera relación con la riqueza de fitófagos (Figura 5.14; Tabla 5.4).

Variable respuesta	Variable independiente	AICc	Valor de p
Porcentaje de lámina foliar consumida (H)	Riqueza enemigos naturales	242,5	<b>&lt;0,0001</b>
	Abundancia enemigos naturales	248,6	0,12
	Riqueza fitófagos	243,4	0,20
	Abundancia fitófagos	249,8	<b>0,07</b>
Porcentaje de hojas dañadas (Hd)	Riqueza enemigos naturales	748,6	<b>&lt;0,0001</b>
	Abundancia enemigos naturales	748,7	<b>&lt;0,0001</b>
	Riqueza fitófagos	748,0	0,16
	Abundancia fitófagos	753,9	<b>0,002</b>

Tabla 5.4 – Efectos fijos de GLMMs para el porcentaje de herbivoría (lámina foliar consumida) y el porcentaje de hojas dañadas en soja en función de la riqueza y abundancia de fitófagos y enemigos naturales. Para cada modelo se muestra el valor de AICc y el valor de p para la variable independiente.

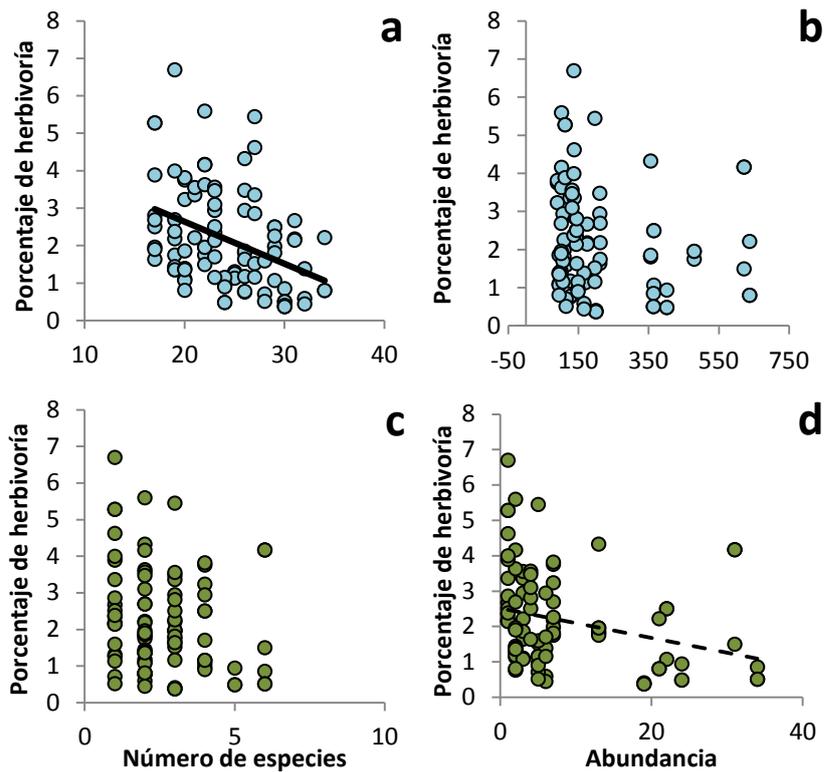


Figura 5.13 – Porcentaje de herbivoría (lámina foliar consumida) en función de (a) Riqueza de enemigos naturales; (b) Abundancia de enemigos naturales; (c) Riqueza de fitófagos masticadores; y (d) Abundancia de fitófagos masticadores. Las líneas indican relación lineal entre las variables (línea gruesa: relación significativa; línea fina: relación marginal).

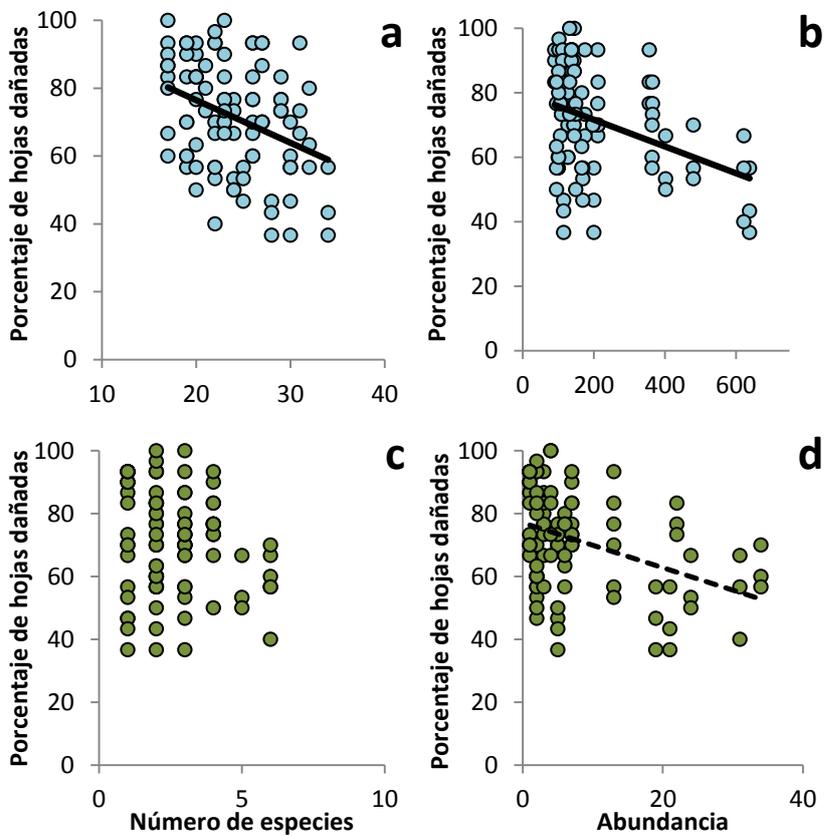


Figura 5.14 – Porcentaje de hojas dañadas en función de (a) Riqueza de enemigos naturales; (b) Abundancia de enemigos naturales; (c) Riqueza de fitófagos masticadores; y (d) Abundancia de fitófagos masticadores. Las líneas indican relación lineal significativa entre las variables.

## **5.4 - DISCUSIÓN**

### **5.4.1 - Artrópodos asociados a la soja**

Los cultivos presentan una diversa fauna de insectos y otros artrópodos asociados, que incluye plagas reales o potenciales, enemigos naturales de estas plagas, polinizadores, detritívoros asociados a la vegetación en descomposición y otras especies “en tránsito” que pueden ser capturadas ocasionalmente. La gran mayoría de estas especies no permanecen estáticas en el cultivo, sino que necesitan moverse a través del paisaje en busca de recursos (Hunter, 2002; Rand *et al.*, 2006). El movimiento de los organismos puede estar condicionado por la disponibilidad del recurso, ya que muchos cultivos poseen ciclos cortos y sólo están disponibles temporalmente, como ocurre con la soja; por otra parte, el movimiento puede variar entre especies por requerimientos de recursos particulares en distintas etapas de sus ciclos biológicos o de recursos adicionales como néctar y polen de flores silvestres (Landis *et al.*, 2000; Veres *et al.*, 2013). Si bien cada especie presenta características particulares, en un estudio realizado en Suiza (Duelli & Obrist, 2003) se observó que a nivel comunitario, casi dos tercios de las especies de artrópodos presentes en cultivos dependen en cierta medida de la presencia de ambientes seminaturales, lo cual posiblemente se repita en otros ambientes cultivados. De este modo, puede esperarse que el tipo, la cantidad y la proximidad de hábitats naturales en el paisaje que rodea un lote cultivado afecten a la comunidad de artrópodos asociados.

En este capítulo, los resultados muestran un fuerte efecto de la cobertura de bosque en el paisaje sobre el número de especies de artrópodos asociados a las plantas de soja. La riqueza total, y la de fitófagos y enemigos naturales en particular, fueron mayores en paisajes con más cobertura de bosque. Esto coincide con los hallazgos de numerosos autores que han reportado relaciones positivas entre la proporción de hábitats naturales y la riqueza de ambos grupos funcionales en cultivos (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Veres *et al.*, 2013). Un aspecto importante de estos patrones es que, si la mayor diversidad de insectos en cultivos ubicados en paisajes con mayor cobertura de ambientes naturales es un reflejo de la diversidad de estos últimos, la conservación de remanentes de bosque podría tener efectos positivos en la biodiversidad asociada a ambos ambientes. La tendencia actual del uso de tierras compartidas (*land sharing*) propone unir esfuerzos de conservación y producción mediante el mantenimiento de la biodiversidad en paisajes productivos (Green

*et al.*, 2005; Grau *et al.*, 2013), por lo que podría ser un marco interesante para abordar esfuerzos de conservación en el bosque Chaqueño Serrano.

Además de mayor cantidad de especies, el número de ejemplares de enemigos naturales registrados fue mayor en paisajes con mayor cobertura boscosa, coincidiendo con la tendencia más observada en un meta-análisis reciente (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Una mayor abundancia de enemigos naturales en paisajes con mayor cobertura de ambientes naturales podría relacionarse directamente con un mayor control biológico de plagas en el cultivo, independientemente de la cantidad de especies involucradas. Aumentos en el control de plagas en paisajes con mayor proporción de ambientes naturales se han documentado en varios casos (revisados en Veres *et al.*, 2013) y, como se vio en el capítulo anterior, también fue la tendencia predominante en el sistema integrado por chinches fitófagas y sus enemigos naturales estudiado en esta tesis. Por otra parte, la riqueza también tendría implicancias para el control de plagas, ya que según la hipótesis del “seguro moderado por el paisaje”, una mayor riqueza dentro de un mismo grupo funcional en paisajes complejos otorgaría resiliencia en el funcionamiento ecosistémico (Tscharrntke *et al.*, 2005a, 2007). Esto se debe a que especies “redundantes”, que cumplen funciones similares en una comunidad, pueden mantener cierto proceso y/o servicio ecosistémico, en este caso el control de plagas, incluso cuando se pierdan una o más especies ya sea por extinción o por fluctuaciones espacio-temporales (Yachi & Loreau, 1999).

La cobertura de bosque a escala de paisaje, por otro lado, sólo afectó la abundancia de fitófagos en interacción con la etapa de muestreo, lo que probablemente se relacione con las especies fitófagas dominantes en cada etapa y su rango de especialización trófica. De acuerdo a lo esperado por la hipótesis de concentración de recursos (Root, 1973; Kareiva, 1983), las poblaciones de herbívoros especialistas pueden beneficiarse en paisajes dominados por una única especie vegetal, en este caso la soja, mientras que los generalistas podrían no ser afectados o mostrar un patrón inverso, con mayores poblaciones en sistemas con mayor diversidad de plantas (Andow, 1991). En este estudio, la abundancia de fitófagos fue mayor en paisajes con alta cobertura de bosques únicamente en la etapa de floración. Al analizar en detalle los fitófagos presentes en esta etapa, se desprende que dos grupos no especializados en soja fueron los más importantes: arañuelas rojas y trips. La arañuela roja tuvo abundancias muy similares en ambos tipos de paisaje, mientras que la abundancia de trips en paisajes con cobertura alta de bosque duplicó (*Caliothrips phaseoli*)

o triplicó (*Frankliniella schultzei*) la encontrada en paisajes dominados por cultivos. Se conoce que los trips, incluyendo las especies mencionadas, son un grupo polífago que se alimenta de numerosas especies de plantas (Milne & Walter, 2000; Monteiro, 2002), por lo que podrían verse beneficiados en paisajes con mayor complejidad estructural y diversidad de plantas. En la etapa de fructificación, en la que no se observó un efecto de la cobertura de bosque sobre la abundancia, la importancia de estos grupos generalistas disminuyó. Estos resultados muestran cómo las especies responden de manera particular a los cambios en la estructura del paisaje, y sugieren que las respuestas de las especies dominantes pueden estar enmascarando cambios en abundancia de los fitófagos menos abundantes.

Por otra parte, en relación a cambios en la abundancia relativa de las especies, las curvas de rango-abundancia muestran diferencias interesantes entre los paisajes con diferente cobertura de bosque. En este tipo de curvas puede observarse el grado de dominancia que existe en una comunidad, una característica que puede ayudar a definir y discriminar comunidades (Magurran, 2004). La curva de paisajes con poco bosque muestra una mayor cantidad de especies raras, con baja abundancia, y un número reducido de especies altamente dominantes, mientras que los paisajes con mayor proporción de bosque muestran una curva suavizada, con un núcleo más amplio de especies abundantes. Estas diferencias muestran cómo paisajes con menor complejidad favorecen la extrema dominancia de unas pocas especies plaga, que frecuentemente se benefician en paisajes con menor complejidad (Veres *et al.*, 2013), mientras que en paisajes más diversos la mayor abundancia de recursos de distinta naturaleza permite coexistir a un mayor número de especies abundantes.

Además de la cantidad de bosque en el paisaje, la distancia al mismo es un factor relevante en un contexto de ecosistemas naturales como fuente de insectos para el cultivo (Rand *et al.*, 2006). Muchas especies de insectos utilizan los parches de hábitat natural en algún momento de su ciclo (Duelli & Obrist, 2003), por lo que podría esperarse que, en el cultivo, plantas cercanas al bosque presenten más riqueza y abundancia que plantas alejadas. Este patrón se observó para la riqueza y abundancia de enemigos naturales, que presentaron mayores valores en las plantas más próximas al bosque. Si bien numerosos estudios han abordado el movimiento de enemigos naturales desde ambientes naturales hacia cultivos (Blitzer *et al.*, 2012), pocos han descrito cambios en la abundancia (Miliczky

& Horton, 2005; Moradin *et al.*, 2014) o la riqueza (Tscharntke *et al.*, 1998) de estos artrópodos en función de la distancia a los bordes.

Las tendencias halladas para enemigos naturales podrían resultar en un mayor nivel de control biológico cerca del bosque, algo que ya ha sido encontrado en otros estudios (Bianchi *et al.*, 2008; Morandin *et al.*, 2014). En cultivos de soja, Mitchell *et al.* (2014a) han encontrado que la distancia a fragmentos de bosque tuvo influencia sobre la provisión de varios servicios ecosistémicos, incluyendo el control biológico de poblaciones de áfidos (medido indirectamente a través de la abundancia de esta plaga), y concluyeron que los servicios ecosistémicos en cultivos son afectados por la presencia de fragmentos, sin importar su tamaño. Sin embargo, la riqueza y abundancia de predadores de áfidos aumentaron a mayor distancia al bosque (Mitchell *et al.*, 2014b), por lo que las relaciones entre diversidad y servicios ecosistémicos fueron más complicadas. En el sistema bosque Chaqueño Serrano-cultivo de soja aquí estudiado, la falta de interacción entre la cantidad de bosque y la distancia al mismo sugiere que, más allá de la cobertura de vegetación nativa en el paisaje, la presencia de estos ambientes tendría efectos positivos sobre la biodiversidad en el cultivo, en especial para un grupo benéfico como es el de los enemigos naturales.

Las implicancias de estos resultados son interesantes desde el punto de vista de la restauración y el manejo de paisajes muy degradados, con poco o nada de ambientes naturales restantes, ya que la evidencia muestra que estos tipos de paisaje son los que más se benefician de medidas a escala local (Tscharntke *et al.*, 2005a). Estas estrategias de manejo, con base en el control biológico conservativo, favorecen a los enemigos naturales al proveer presas y hospedadores alternativos, recursos adicionales y refugios contra perturbaciones (Landis *et al.*, 2000). Diversas hipótesis han sido postuladas para explicar el modo en que la diversidad de los bordes de los campos cultivados pueden afectar directamente a los insectos plaga (ver revisión en Poveda *et al.* 2008). En general, aumentar la heterogeneidad del paisaje deviene en un aumento en la abundancia de enemigos y además, se ha documentado en muchos sistemas, una relación positiva entre la complejidad del ambiente y las tasas de predación y parasitismo que sufren los insectos fitófagos en cultivos (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). También la presencia de corredores uniendo parches de vegetación favorecería a los predadores en agroecosistemas (Nicholls *et al.*, 2001) y ofrecería refugios frente a aplicaciones de insecticidas (Lee *et al.*, 2001). Para

implementar manejos de este tipo, relacionados al control biológico por conservación, sería necesario determinar si, en el Chaco Serrano, refugios con poca complejidad como franjas de plantas herbáceas serían suficientes, o si los enemigos naturales presentes requieren ambientes de mayor complejidad estructural como los bosques aquí estudiados.

Por otro lado, los artrópodos fitófagos asociados a la soja no fueron afectados por la distancia al bosque y esto puede ser interesante como argumento a favor de mantener remanentes de vegetación nativa en los agroecosistemas, ya que frecuentemente se asocia a la vegetación aledaña a los cultivos como reservorio de plagas (Norris & Kogan, 2000). Si bien en el capítulo tres se encontró que la distancia al bosque afectó a los fitófagos capturados con trampas de agua y de caída, los muestreos con paño vertical sugieren que las poblaciones de herbívoros encontradas sobre las propias plantas de soja, y por lo tanto con mayor probabilidad de provocar daños en el cultivo, no serían beneficiadas por la cercanía del bosque. Esto contrasta con observaciones que sugieren que plagas como las chinches hibernan en árboles y desde allí se dispersan al cultivo (Rizzo, 1976) y con estudios realizados en soja que señalan mayor densidad de herbívoros en lotes cercanos a corredores (Kemp & Barret, 1989). La falta de influencia de la distancia al bosque podría explicarse de distintas maneras. Es posible que fitófagos con gran capacidad de dispersión colonizaran tempranamente las plantas ubicadas a todas las distancias analizadas, ya que por ejemplo se ha encontrado que las chinches pueden volar hasta 70 metros (Sosa Gómez *et al.*, 2005) y chinches del género *Lygus* realizan vuelos de más de 2000 metros (Sivakoff *et al.*, 2012), aunque especies dominantes en los muestreos como trips y arañuela roja presentarían una dispersión mucho menor. También puede suceder que las especies de fitófagos predominantes no necesiten de los bosques en ninguna etapa de su ciclo y sus poblaciones no se originen en los ambientes naturales, por ejemplo algunas especies de arañuelas (Van de Bund & Helle, 1960; Popov & Veerman, 1996) pueden hibernar en el suelo, por lo que no tendrían necesidad de moverse hacia el bosque. Alternativamente, diferencias en la abundancia y/o riqueza de los fitófagos en función de la distancia al bosque podrían enmascarse por un control *top-down* que redujera sus poblaciones cerca del bosque, donde los enemigos naturales fueron más diversos y abundantes. Por ejemplo, Costamagna & Landis (2006) determinaron que para el pulgón de la soja, el control ejercido por enemigos naturales es el factor principal que regula sus poblaciones.

A diferencia de algunos ambientes naturales, en los que puede observarse una cierta estabilidad a lo largo del tiempo, los ambientes cultivados son más dinámicos debido a perturbaciones causadas por el manejo y a cambios en la fenología del cultivo (Bianchi *et al.*, 2006; Petit, 2009). Estos cambios y sus efectos sobre las comunidades de artrópodos asociadas a los cultivos son poco considerados (Veres *et al.*, 2013). En este estudio se observaron variaciones entre las etapas de floración y fructificación, particularmente notables para la abundancia de fitófagos en soja, los cuales en la fructificación se redujeron a menos de una cuarta parte de los valores hallados durante la floración. Ésta marcada disminución en la abundancia de fitófagos no se reflejó en la abundancia de los enemigos naturales ni en la riqueza de ambos grupos, lo que podría deberse al recambio de especies herbívoras dominantes en cada etapa. La bibliografía indica que las primeras fases del crecimiento de la soja están asociadas a la presencia de orugas, langostas, trips y arañuela roja (Aragón *et al.*, 1998; Gamundi *et al.*, 2005; Molinari *et al.*, 2008) que se alimentan principalmente de las hojas, mientras que en la etapa de fructificación cobra importancia el complejo de chinches fitófagas que atacan las vainas (Trumper & Edelstein, 2008), tendencias que se observaron también en este estudio. Asimismo, puede haber influido en la disminución de herbívoros entre la etapa de floración y la de fructificación, la disminución de recursos señalada por el comienzo de la senescencia de las hojas.

Además de los cambios en riqueza y abundancia, se observaron variaciones en la composición de las comunidades de artrópodos asociados a la soja. Tanto la comunidad total como la de herbívoros y la de enemigos naturales mostraron grandes diferencias entre etapas y entre paisajes con distinta cobertura de bosque. Cambios en la composición de diferentes ensamblajes en función de la estructura del paisaje han sido observados en otros estudios (Clough *et al.*, 2005; Gardiner *et al.*, 2010a). A pesar de los cambios observados en riqueza y abundancia con relación a la distancia entre el cultivo y el bosque, este factor no afectó la composición de las comunidades, sugiriendo que los efectos a escala de paisaje fueron más relevantes para la composición de las comunidades de artrópodos en soja en comparación con los efectos locales. Por lo tanto, si bien la cercanía al bosque puede traer aparejado un aumento en el número de especies halladas en el cultivo, la composición estaría regulada a una escala mayor y dominada por las especies presentes en todo el círculo de paisaje estudiado. Recientemente, se ha indagado en los efectos de la intensificación agrícola sobre la variabilidad espacial y temporal de la composición de las

comunidades, siendo la homogenización de las comunidades en paisajes simples y sometidos a agricultura convencional el patrón esperado (Gagic *et al.*, 2014). En el caso de los artrópodos en soja aquí estudiados se observa, por un lado, que tanto la comunidad total como la de enemigos naturales presentaron una divergencia temporal en su composición (mayor dispersión entre sitios en la etapa de fructificación). Por otro lado, para los enemigos naturales en la etapa de fructificación parece haber una divergencia para los sitios con mucho bosque.

#### 5.4.2 - Herbivoría en soja

Mediante el análisis de hojas de soja se pudo cuantificar el daño por insectos herbívoros masticadores. Aunque los porcentajes de lámina foliar removida fueron bajos, hubo una clara relación negativa con la proporción de bosque en el paisaje y, además, la pendiente fue más pronunciada a una distancia de cinco metros de la vegetación nativa. El hecho de que en los sitios de estudio se realiza un manejo del cultivo de tipo convencional, con aplicaciones de insecticidas, es la causa más probable para los bajos niveles de pérdida de área foliar observados. Por otro lado, si bien la cantidad de área foliar removida por masticadores en cada hoja fue baja, casi tres cuartas partes de las hojas presentaron daño por herbívoros, y estos valores también se relacionaron negativamente con la cobertura de bosque en el paisaje y con distancia a los remanentes de vegetación nativa.

Según estos resultados, el bosque contribuye a proteger los cultivos del daño por herbívoros, y este efecto es más marcado cuanto mayor es la proporción de bosque en el paisaje, relación que ha sido también observada en cultivos de canola (Thies *et al.*, 2003, 2008), y cuanto más próximo se encuentra el bosque, en concordancia con recientes estudios en cultivos de soja en Canadá (Mitchell *et al.*, 2014a). Estos efectos podrían traducirse en aumentos de la productividad de paisajes complejos. La presencia de corredores de diferentes tipos en cultivos de soja ha arrojado diferentes resultados en este sentido. Por un lado, Rodenhouse *et al.* (1992) encontraron que en lotes con corredores los enemigos naturales fueron más abundantes y disminuyeron las poblaciones de algunas plagas, sin que se encuentren cambios en la productividad de la soja. Contrariamente, Kemp & Barret (1989) hallaron que la presencia de corredores naturales produjo un aumento en la herbivoría y la abundancia de varios grupos de herbívoros, no modificó la abundancia de

predadores en el cultivo y disminuyó la productividad. Sin embargo, en esos estudios se analizaron sólo efectos locales, sin tener en cuenta la proporción de ambientes naturales a escala de paisaje.

La menor herbivoría en paisajes complejos puede explicarse mediante dos mecanismos por los que el bosque influiría al cultivo (Power, 1992). Por un lado, un control *bottom-up*, en el que la influencia de los recursos sobre los fitófagos toma mayor importancia, determinaría que en paisajes con cobertura alta de bosque se encuentre menor abundancia de insectos fitófagos, como ya ha sido observado (Summerville, 2004; Veres & Szalkai, 2006). El control *top-down*, por el contrario, sugiere que el principal factor que regula a las poblaciones de herbívoros y en consecuencia a la herbivoría, es el control por enemigos naturales. Por lo tanto, a mayor proporción de bosques, la disminución en la herbivoría se daría por un aumento en el control biológico de las plagas (Thies *et al.*, 2003; Bianchi *et al.*, 2008; Gardiner *et al.*, 2009) o a una amplificación del efecto negativo de la presencia de enemigos naturales (al aumentar su riqueza y abundancia) sobre el comportamiento alimentario de los herbívoros (Mazía *et al.*, 2009; De La Vega *et al.*, 2012). Ambos mecanismos no actúan de manera independiente, sino que lo hacen de manera conjunta y la intensidad de cada uno varía en diferentes comunidades (Hunter & Price, 1992). Lamentablemente, no pudieron en este estudio realizarse relaciones directas entre los niveles de herbivoría y la abundancia y riqueza de herbívoros y enemigos presentes en el cultivo. Sin embargo, a manera exploratoria se relacionaron los datos de herbivoría con los de la comunidad de artrópodos capturados en trampas de agua en los mismos sitios. Si bien esta comparación tiene una serie de limitaciones, incluyendo la falta de simultaneidad de la toma de datos (los datos de artrópodos fueron tomados la temporada anterior a los de herbivoría), o la metodología de colecta (las trampas capturan organismos en movimiento, no necesariamente establecidos en las plantas de soja, lo cual generaría diferencias especialmente para los fitófagos), se consideró positivo realizarla como una aproximación que podría detectar al menos los patrones más fuertes.

Con estas limitaciones, se observó una relación negativa entre la herbivoría y la abundancia de fitófagos masticadores, lo cual resulta contrario a lo esperado. Esta relación podría reflejar una debilidad de la comparación, en cuanto a la escasa representación en las trampas de agua de herbívoros que se alimentan de la soja, especialmente masticadores (esencialmente orugas, Aragón 1998). Se conoce que, tanto en ambientes naturales como

cultivados, las capacidades de dispersión de los insectos permiten que las plantas sean visitadas por numerosas especies, aunque sólo una pequeña fracción se establezca y se alimente de ellas (Schoonhoven *et al.*, 1998). Incluso, los cultivos de soja de Estados Unidos son atacados por alrededor de 40 especies de insectos herbívoros, cuando el número de especies registradas sobre las plantas excede las 400 (Kogan, 1986). Sin embargo, los fitófagos capturados directamente sobre el cultivo en la floración (este capítulo), presentaron mayor riqueza en ambientes de alta cobertura, lo que sugiere que el efecto de la cobertura de bosque sobre este grupo funcional es positivo. Una explicación plausible para la menor herbivoría es que el aumento de especies y particularmente de varias especies muy abundantes como lo sugiere la curva de rango-abundancia, en ambientes con alta representación de bosque, genere competencia y así menores niveles de herbivoría (Kaplan & Denno, 2007), lo cual sería consistente, por otra parte, con la marcada dispersión del daño aquí observada.

Por otro lado, los indicadores de herbivoría se relacionaron negativamente con la riqueza y abundancia de enemigos naturales. La mayor fortaleza de estas asociaciones en comparación con aquellas referidas a los fitófagos, sugiere que la menor herbivoría en paisajes complejos podría responder principalmente a factores descendentes (*top-down*). En un estudio experimental, plantas de soja cercanas a refugios creados para aumentar las poblaciones de predadores mostraron menores niveles de herbivoría y además la abundancia de estos predadores se relacionó positivamente con el porcentaje de suelo cubierto por estos refugios (Halaj *et al.*, 2000). Aun cuando no se observen disminuciones en las poblaciones de herbívoros, un aumento en riqueza y abundancia de los enemigos naturales podría traducirse en una reducción de la herbivoría, mediada por efectos negativos de su presencia sobre el comportamiento alimentario de los herbívoros (Mazía *et al.*, 2009; De la vega *et al.*, 2012). En esta tesis, los efectos positivos de la presencia de mayor cantidad de bosque en el paisaje sobre los enemigos naturales capturados en soja (ver arriba), sumado a la mayor riqueza, en el mismo sentido, de enemigos naturales capturados con distintas trampas en el cultivo (capítulo 3) y la tendencia a mayor control biológico de huevos de chinches en paisajes complejos (capítulo 4) sugieren un efecto fuerte de la cantidad de bosque sobre el servicio ecosistémico de control de plagas y las especies involucradas que determinaría un control indirecto sobre la herbivoría. Por otro lado, este control sobre las poblaciones de herbívoros sería más fuerte que el efecto

positivo de la cobertura de bosque, determinando que a mayor cobertura de bosque el efecto neto sobre la herbivoría sea negativo.

#### 5.4.3 - Síntesis y conclusiones

En resumen, los resultados presentados en este capítulo demostraron que distintos aspectos relacionados a los artrópodos en el cultivo de soja son influenciados por la presencia de bosque Chaqueño Serrano, a diferentes escalas. La cobertura de bosque a escala de paisaje resultó ser el factor más importante en el sistema estudiado, por la consistencia encontrada en los resultados tanto de artrópodos asociados al cultivo como de herbivoría en plantas de soja. A ello se suma, a escala local, la influencia de la distancia al bosque sobre algunos aspectos de las comunidades analizadas y sobre los niveles de herbivoría. Por lo tanto, se concluye que el mantenimiento de remanentes de bosque en los agroecosistemas es relevante para la conservación de la biodiversidad de artrópodos en el cultivo, y que esta diversidad puede influir sobre procesos ecosistémicos como la herbivoría.

Como recomendación de manejo, se debería alentar a los productores agrícolas a mantener fragmentos de bosque de diferentes tamaños a fin de aumentar la biodiversidad y también para maximizar la provisión de servicios ecosistémicos en el cultivo. Además, en paisajes simplificados en los que los lotes cultivados estén muy alejados de fragmentos de bosque, son necesarios estudios que analicen la importancia de medidas locales para compensar esta falta de hábitats naturales que actúen como refugio de biodiversidad, ya que la proximidad del bosque se asoció a una reducción en las tasas de herbivoría y a beneficios en las comunidades de enemigos naturales.

## **DISCUSIÓN FINAL**

El panorama ambiental a nivel global es poco alentador. La mayoría de los ecosistemas terrestres naturales se encuentran altamente fragmentados y degradados como consecuencia de las actividades humanas y la intensificación agrícola, siendo este cambio en el uso de la tierra la principal causa de la pérdida de biodiversidad actual (Pimm & Raven, 2000) y el mayor motor de cambio en escenarios previstos para finales del siglo XXI (Sala *et al.*, 2000). Esta problemática se ve reflejada en la provincia de Córdoba, donde el avance de la frontera agrícola ha llevado a la pérdida de bosques nativos a tasas sin precedentes (Zak *et al.*, 2008), siendo en particular el bosque Chaqueño Serrano el más afectado, al conservar sólo un 5% de su superficie original (Zak *et al.*, 2004).

Frente a esta situación, la conservación de biodiversidad reviste un carácter prioritario y urgente. En este sentido, los insectos requieren una atención especial, ya que son el grupo de organismos más diversos en el planeta, cumplen una gran variedad de funciones en los ecosistemas y se estima que sólo cerca del 10% de las especies son conocidas y tienen un nombre científico (Samways, 2007). Este último aspecto es particularmente importante en regiones del mundo donde el conocimiento entomológico es limitado, como ocurre en el extremo sur de la región Neotropical. Por lo tanto, estudios centrados en la biodiversidad de insectos y el análisis de efectos relacionados a la pérdida de hábitat son prioritarios.

Por otra parte, en las últimas décadas el concepto de servicios ecosistémicos ha sido objeto de numerosos estudios, revelando que la conservación de la biodiversidad se justifica, más allá de su valor intrínseco, por el crítico papel que desempeña en la provisión de servicios esenciales para la humanidad (Harrison *et al.*, 2014). De los diferentes beneficios que las poblaciones humanas obtienen de los ecosistemas (Millenium Ecosystem Assessment, 2005), los insectos participan activamente en la polinización, el control de plagas y la descomposición unida al reciclado de nutrientes, y además son un importante componente nutricional para la fauna nativa (Losey & Vaughan, 2006; Isaacs *et al.*, 2008). Partiendo de este concepto, la importancia de las especies de insectos puede ser apreciada por los productores y, de esta forma, pueden alcanzarse objetivos de protección de la biodiversidad mediante estrategias que apunten tanto a la provisión de servicios como a la conservación. Sin embargo, las acciones de manejo que apuntan a aumentar los niveles de

servicios ecosistémicos no siempre traen beneficios en términos de conservación (Macfayden *et al.*, 2012), por lo que cada sistema debe evaluarse en forma particular.

En los agroecosistemas, la provisión de servicios ecosistémicos depende en gran medida de la presencia de ambientes naturales que actúan como fuente de insectos (Duelli & Obrist, 2003; Schellhorn *et al.*, 2014) y que proveen refugios, recursos florales y presas y hospedadores alternativos en el caso de los enemigos naturales (Landis *et al.*, 2000; Letourneau *et al.*, 2011). Por lo tanto, los bordes en los que los remanentes de vegetación natural entran en contacto con los cultivos representan la zona en la que se produce el intercambio de insectos. Sin embargo, el foco de atención se ha puesto en el cultivo en sí mismo (Blitzer *et al.*, 2012) o en grupos particulares de organismos, siendo escaso el conocimiento sobre la entomofauna general y sobre cómo esta es compartida entre los ambientes adyacentes a través de sus bordes (ej. Duelli & Obrist 2003).

En esta tesis se analizaron las comunidades de insectos y otros artrópodos en bosque Chaqueño Serrano y en cultivos de soja, con el objetivo de conocer las comunidades presentes en ambos ambientes, con énfasis en las especies compartidas y el intercambio activo de organismos entre bosque y cultivo, indagando además en la extensión de este intercambio para el cultivo, al considerar la proximidad del bosque. Asimismo, se eligieron sitios con variaciones en la proporción de cobertura de bosque en el paisaje para determinar si la pérdida de hábitats naturales tuvo un impacto sobre estas comunidades y su movimiento. Además, con la finalidad de evaluar posibles efectos sobre procesos y servicios ecosistémicos, los análisis se focalizaron en grupos funcionales relacionados con la provisión de servicios (enemigos naturales, polinizadores y detritívoros) y dis-servicios (fitófagos) para la agricultura. Finalmente, se cuantificaron el control biológico de plagas y la herbivoría en el cultivo, para comprender cómo se relacionan estos procesos con las características del paisaje y las comunidades de insectos muestreadas. En la Figura 6.1, se presenta un esquema que resume las principales respuestas halladas en el presente estudio. Este esquema sintetiza, para la escala local y de paisaje evaluadas, las tendencias generales que se observaron: 1) a nivel de las comunidades totales de bosque y cultivo, haciendo hincapié en un enfoque taxonómico y de conservación de biodiversidad (parte superior del gráfico) y 2) a nivel funcional, en relación con los grupos funcionales y sus efectos sobre la provisión de beneficios y perjuicios para la agricultura, es decir enfatizando servicios y dis-servicios ecosistémicos (parte inferior del gráfico).

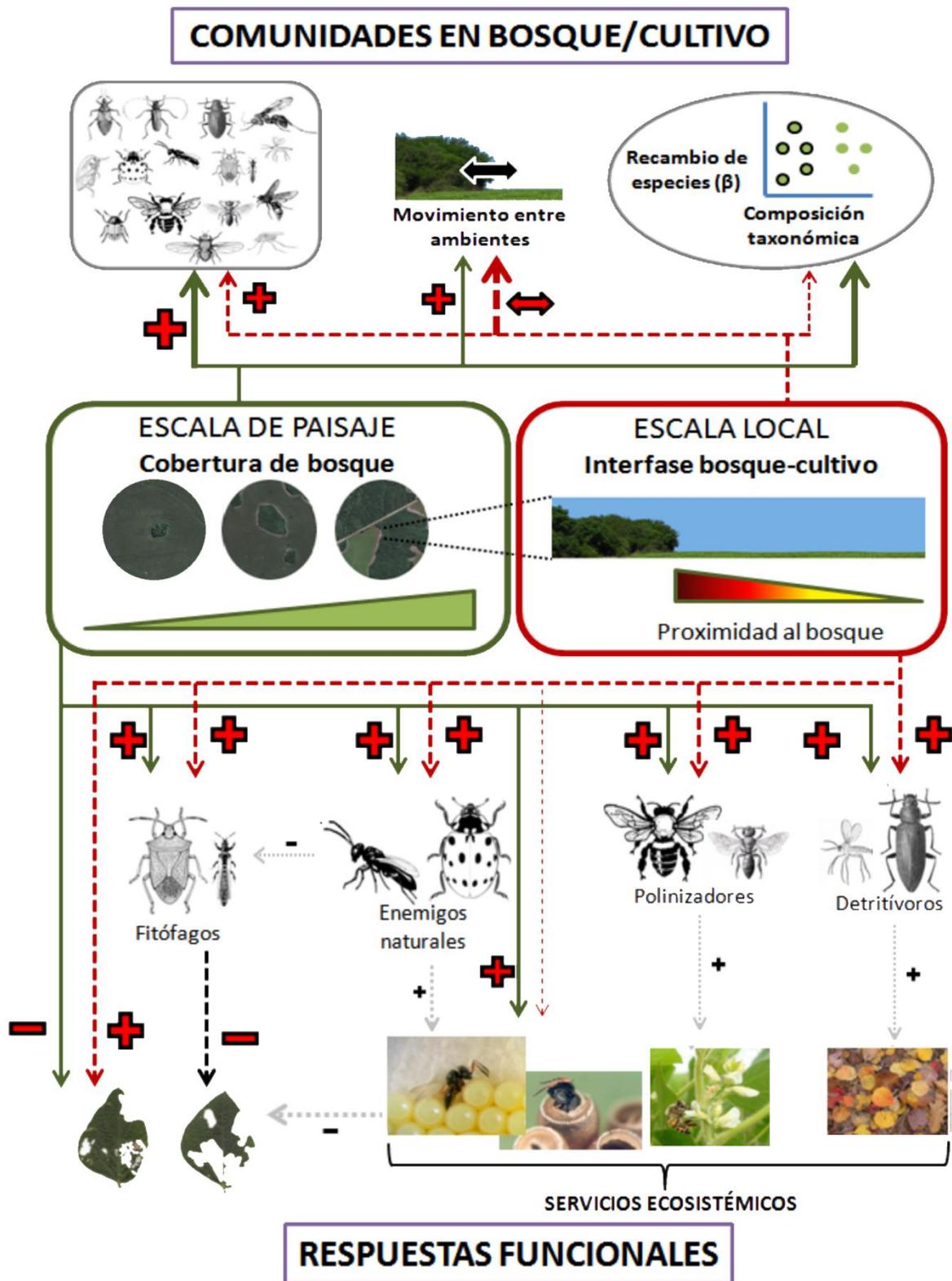


Figura 6.1 – Síntesis de los principales resultados de la tesis. Se representan los efectos positivos (+) y negativos (-) detectados en las dos escalas de análisis: la cobertura de bosque a escala de paisaje (en verde y con flechas sólidas) y la interfase bosque-cultivo a escala local, incluyendo a la proximidad del bosque (en rojo y con flechas cortadas). En la mitad superior se resumen los efectos sobre la comunidad total de artrópodos (abundancia y riqueza, composición, partición de la diversidad) y el movimiento entre ambientes. En la mitad inferior se representan las respuestas de los cuatro grupos funcionales analizados y sus relaciones con la provisión de servicios y dis-servicios ecosistémicos. El tamaño de los símbolos +/- indica la consistencia del patrón. Las flechas punteadas grises indican relaciones basadas en bibliografía, no observadas en este estudio.

En primer lugar se destaca la diversidad de las comunidades en la interfase Chaco Serrano – cultivo de soja, con más de 1300 especies capturadas con trampas en bosque y cultivo, además de las especies que fueron colectadas únicamente en soja mediante paño vertical. Estos números son aún más llamativos si se considera que la zona en la que se ubican los sitios de estudio abarca en total alrededor de 1200 hectáreas de las cuales apenas 300 son de bosques serranos, una superficie pequeña si se la compara con la de otras regiones al norte de la provincia (13.700 hectáreas de bosque serrano y cerca de 210.000 de bosques Chaqueños; Zak *et al.*, 2004). Más aún, considerando que algunos grupos fueron submuestreados debido al tipo de trampas empleadas, en particular los lepidópteros cuya captura es más eficiente con trampas de luz o red de arrastre (Kitching *et al.*, 2001), es probable que la diversidad total de la región estudiada sea mayor. Esto destaca el valor para la conservación que poseen estos fragmentos y la importancia de mantener parches de hábitats de buena calidad, a fin de lograr paisajes heterogéneos (Samways, 2007) que contribuyan a mantener la resiliencia de los ecosistemas (Uden *et al.*, 2014). En otro contexto, los datos obtenidos en este estudio y particularmente la alta proporción de especies compartidas entre el bosque y el cultivo, son relevantes al demostrar que el cultivo de soja no representa una matriz inhóspita para los artrópodos asociados al bosque, como frecuentemente se lo considera. Estudios que escapen a los objetivos de esta tesis serían necesarios para evaluar qué proporción de la entomofauna capturada en las trampas aquí empleadas y, por lo tanto, desplazándose en el agroecosistema, explotan recursos proporcionados por éste.

Por otra parte, el empleo de variadas metodologías de muestreo permitió capturar distintos grupos de insectos, con diferentes niveles de complementariedad. Uno de los aspectos que surge al considerar las metodologías utilizadas y los ambientes en los que se colectaron los insectos es el de la completitud de los muestreos. El paño vertical, utilizado en el cultivo, fue el método cuya curva de acumulación de especies se acercó en mayor medida a una asíntota y el de mayor completitud, con hasta un 92% de la diversidad estimada para el sistema, en comparación con el 84-87% obtenido con las trampas. Esto confirma que, en ecosistemas simples como los cultivados, con un número relativamente bajo de muestras se obtiene un censo muy representativo, cumpliendo las predicciones de diversidad de estas comunidades marcadamente más limitadas que las del bosque. Diferencias similares han sido encontradas por Westphal *et al.* (2008) para comunidades de

abejas en cultivos y ambientes seminaturales de Europa y fueron atribuidas a la mayor heterogeneidad espacial y temporal que poseen los hábitats naturales, sumado a una proporción más elevada de especies raras. Alternativamente, esto podría atribuirse a una diferencia metodológica, ya que el paño vertical colectaría comunidades asociadas a un sustrato en contraste con las trampas que capturan insectos en movimiento. El hecho de que se encontraron valores de completitud similares para ambos ambientes en trampas de agua y caída (Anexo 2), apoyaría esta idea. Sin embargo, apoyando la idea de que la mayor diversidad en ambientes naturales requiere un mayor esfuerzo de muestreo en comparación con ambientes cultivados, las curvas de acumulación de especies del bosque, en ambas trampas, fueron más empinadas (Figura 1; Anexo 2).

La evaluación del movimiento direccional de insectos entre los remanentes de bosque y el cultivo de soja fue uno de los aspectos novedosos evaluados en esta tesis (capítulo 2). Las trampas de intercepción de vuelo permitieron detectar un movimiento intenso en ambas direcciones que disminuyó a medida que el cultivo maduraba. Un dato revelador de la intensidad del intercambio entre ambos ambientes y de la diversidad involucrada en ese intercambio, a partir de estas trampas, es que se registraron hasta 5450 individuos y 255 especies moviéndose por semana en una imaginaria ventana vertical de 0,6 m<sup>2</sup> en el límite entre el bosque y la soja. Si bien algunos grupos mostraron diferencias en la dirección predominante en función del ciclo fenológico del cultivo, como se esperaba según la hipótesis y la bibliografía previa (Rand *et al.*, 2006), en general el número de especies y de ejemplares desplazándose desde un ambiente a otro fue similar. Esto sugiere que los movimientos podrían ocurrir en lapsos de tiempos menores (por ejemplo dentro de un mismo día) y coincide con una revisión reciente, que señala que en los cultivos, los procesos de inmigración y emigración se darían continuamente a lo largo del ciclo fenológico y no en momentos puntuales (Schellhorn *et al.*, 2014).

Por otro lado, el patrón de máxima riqueza y abundancia en trampas colocadas en la interfase entre ambos sistemas (borde del bosque y primeros 5m del cultivo de soja) observado en este estudio (capítulo 3), sugiere que el movimiento de los insectos se traduce en cambios en las comunidades de ambos ambientes, destacando que no sólo el bosque influye sobre el cultivo, sino que también es importante el derrame de organismos hacia el ambiente nativo, lo cual ha recibido mucho menos atención en la literatura (Rand *et al.*, 2006; Blitzer *et al.*, 2012). Con base en la variabilidad observada, se desprende la

importancia de complementar estos patrones comunitarios con casos específicos o de grupos más acotados en estudios de movimiento, ya que la distancia que recorren (Sivakoff *et al.*, 2012) o la permeabilidad de los bordes (Samways, 2007) varían marcadamente entre especies. Por ejemplo, pueden encontrarse diferencias en la distancia que recorren especies caminadoras y voladoras, o incluso en una misma especie que presenta los dos tipos de desplazamiento, con mayores distancias en los movimientos realizados por vuelo (Kehler & Bondrup-Nielsen, 1999). Con respecto a la permeabilidad, se conoce que tanto especies voladoras como mariposas (Hill *et al.*, 1996; Schtickzelle *et al.*, 2007) y caminadoras como carábidos y tenebriónidos (Collinge & Palmer, 2002) muestran diferencias en la tendencia a cruzar bordes en función del tamaño y forma del parche, el contraste entre ambientes y el rango de percepción de la especie (distancia a la que detectan parches de hábitat).

Una de las consecuencias del movimiento desde los ambientes naturales hacia los cultivos sería la creación de gradientes de diversidad, esperándose que la riqueza de especies disminuya desde los remanentes de vegetación nativa hacia los cultivos a mayores distancias (Duelli & Obrist, 2003). Esto fue observado, en mayor o menor medida, para las comunidades de insectos capturados con trampas de agua y de caída (capítulo 3) y para los artrópodos asociados a plantas de soja muestreados con paño vertical (capítulo 5). Las respuestas más fuertes se encontraron en los insectos voladores (trampas de agua), en los que la riqueza total y de varios grupos funcionales fue máxima en el borde y disminuyó progresivamente en el cultivo de soja desde los 5 hasta los 100 metros del bosque. En cambio, en los artrópodos caminadores (trampas de caída) y los capturados sobre plantas de soja, se destacó sólo la mayor riqueza en la medición más próxima al cultivo (5m), sugiriendo una limitación en la contribución del bosque al cultivo ligada al modo de desplazamiento. Por lo tanto, se deduce que la distancia a los ambientes naturales es un factor relevante para la biodiversidad de los cultivos, aunque la extensión de este efecto dependería de la capacidad de dispersión de cada grupo. Se ha sugerido que la proximidad a ambientes naturales o semi-naturales sería la variable más importante para la riqueza de insectos en cultivos, en comparación con medidas de la estructura y diversidad del paisaje o de la intensidad de uso (Hendrickx *et al.*, 2007). Sin embargo, estos autores cuantificaron las variables mencionadas en áreas de 16km<sup>2</sup> y se conoce que algunas especies presentes en ambientes agrícolas pueden dispersarse más de 2000m (Sivakoff *et al.*, 2012), por lo que

podrían detectarse más cambios con un análisis a mayor escala, con puntos de muestreo más alejados del bosque.

Por otro lado, la abundancia presentó algunas tendencias, aunque menos consistentes, en función del hábitat y de la distancia a los fragmentos de bosque. Para los insectos colectados con trampas, en general se observaron menos ejemplares a mayores distancias del bosque, coincidiendo con el patrón de riqueza. En cambio, en las comunidades asociadas a la soja, sólo los enemigos naturales fueron más abundantes a 5m del bosque. A diferencia de la riqueza, en los cultivos la abundancia no sólo se relaciona con la llegada de individuos desde los ambientes naturales, sino que cobra importancia la dinámica de las poblaciones en el mismo cultivo a través de la reproducción, ya que en una única temporada muchas especies de insectos pueden completar varias generaciones (Schellhorn *et al.*, 2014), aprovechando al máximo la abundancia del recurso de alta calidad representado por las plantas de soja. Por lo tanto, los muestreos en las plantas de soja pueden estar reflejando la abundancia de las poblaciones ya establecidas en el cultivo, donde los fitófagos encontrarían suficientes recursos para reproducirse sin importar la distancia al bosque. En el caso de los enemigos naturales en soja, la mayor abundancia en la proximidad del bosque puede estar dada por la conjunción del aporte del bosque y de un mayor crecimiento poblacional facilitado por la presencia de presas/hospedadores alternativos y recursos florales en el mismo (Bianchi *et al.*, 2006; Landis *et al.*, 2000).

Los efectos de la pérdida y fragmentación de hábitat han sido objeto de numerosos estudios, abordados desde diferentes enfoques. Tradicionalmente, medidas como el área de los fragmentos y el aislamiento entre los mismos fueron los indicadores de la fragmentación más utilizados (Hunter, 2002). Sin embargo, Fahrig (2003) notó que, en realidad, estas medidas están estrechamente asociadas con la pérdida de hábitat a escala de paisaje y que los efectos de la fragmentación *per se* son menos evidentes y más difíciles de medir. A partir de estas observaciones, se han incrementado las evidencias que muestran que la disminución en la cobertura de ambientes naturales en el paisaje se asocia con la pérdida de especies en muchos grupos de insectos (Fahrig, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005a; Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Coincidiendo con esta evidencia empírica, una hipótesis reciente postula que la cantidad de hábitat en el paisaje es el factor determinante de la riqueza a escala local, independientemente del tamaño del parche o su aislamiento (Fahrig, 2013).

Apoyando esta propuesta, la cobertura de bosque Chaqueño Serrano en los sitios seleccionados para esta tesis mostró los patrones más consistentes y afectó positivamente el movimiento entre bosque y cultivo (capítulo 2) con más especies o ejemplares desplazándose a mayor cobertura de bosque, particularmente en la etapa de fructificación de la soja, y se asoció además a mayor riqueza total y de varios grupos funcionales tanto en las comunidades de insectos capturadas con trampas de agua y de caída (capítulo 3) como en los artrópodos asociados a la soja (capítulo 5). De este modo, en el sistema estudiado la escala de paisaje podría ser más importante que la escala local (flechas verdes en Figura 6.1). A diferencia de los estudios citados en el párrafo anterior, en los que los efectos de la pérdida de hábitat son analizados sólo en ambientes naturales o cultivados de manera separada, en esta tesis se observaron respuestas en ambos tipos de ambientes de manera conjunta y sobre varios grupos a la vez, reforzando el papel del bosque a escala de paisaje como regulador de la biodiversidad en los cultivos.

Llamativamente, pese a los efectos positivos de la cobertura de bosque en el paisaje sobre la riqueza de especies (capítulo 3), no se encontró relación entre esta variable espacial y el movimiento entre ambientes en la etapa vegetativa, en la mayor parte de los grupos analizados. Esto podría relacionarse con la permeabilidad de los bordes y la probabilidad de cruzarlos en fragmentos de diferente tamaño. En remanentes pequeños, como los que se encuentran en paisajes con menor cobertura de bosque, habría una mayor probabilidad de inmigración y emigración (Hill *et al.*, 1996; Wahlberg *et al.*, 2002), ya que en estos parches es más probable que los individuos se encuentren con un ambiente de borde (Thomas & Hanski, 1997). Por lo tanto, aunque se encuentren menos especies en paisajes dominados por cultivos, el número de especies moviéndose entre ambientes sería mayor y la relación entre movimiento y cobertura se perdería. Respaldando esta observación, las comunidades de sitios con baja cobertura de ambiente natural fueron más similares en su composición, posiblemente debido a la presencia de ciertas especies con mayor probabilidad de cruzar ambientes de borde. Se ha sugerido que los parches chicos tienden a actuar como hábitats temporales o semipermanentes (Samways, 2007), de manera que su rol como fuente de insectos sería importante en un lapso menor de tiempo en comparación con remanentes más grandes. Sería necesario contar con datos de otras trampas en la etapa de fructificación, para verificar si el menor movimiento en esta etapa coincide con un empobrecimiento de las comunidades en paisajes simples.

Además de los efectos sobre la riqueza y abundancia mencionados, la composición de especies cambió tanto a escala local como de paisaje, con variaciones en la importancia de cada factor. Para los insectos capturados con trampas, tanto la escala local como la de paisaje fueron importantes, con las mayores diferencias entre bosque/borde y cultivo y una separación gradual entre las distancias en el cultivo. En cambio, la composición de los ensamblajes capturados en plantas de soja sólo mostró cambios en función de la cobertura de bosque, sin que se detectaran influencias de la escala local. Por lo tanto, la cobertura de ambientes naturales a escala de paisaje aparece como el factor más importante para las comunidades de artrópodos que se establecen en el cultivo, determinando no solo su riqueza como ha sido ampliamente documentado (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), sino también qué especies estarán presentes. Consecuentemente, ciertas especies se estarían perdiendo en paisajes con poco bosque y esta pérdida no sería al azar, sino afectada por características que confieren mayor o menor susceptibilidad a las especies (Drakare *et al.*, 2006; Cagnolo *et al.*, 2009).

Un posible mecanismo subyacente a aspectos espaciales de las comunidades biológicas, es la capacidad de dispersión de las especies. Como se vio en el capítulo 4, los ensamblajes de enemigos naturales en el cultivo estuvieron dominados por individuos de mayor tamaño a mayores distancias del bosque, apoyando por un lado la propuesta de que estos insectos provienen mayormente del bosque y, por otro lado, indicando que limitaciones en la dispersión (asociadas al tamaño de los insectos voladores) estarían determinando los patrones locales de disminución de enemigos naturales al aumentar la distancia al bosque, como se observó para polinizadores, mariposas y carábidos (revisados en Tscharrntke *et al.*, 2002). Por otra parte, el tamaño corporal de los enemigos naturales compartidos entre bosque y cultivo disminuyó con la proporción de bosque, indicando que insectos más pequeños se pierden a medida que se pierde bosque. Estos resultados apoyan la hipótesis de mayor susceptibilidad a la pérdida de hábitat en las especies pequeñas en grupos como los insectos, dada por limitaciones en la dispersión, propuesta por Cagnolo *et al.* (2009) en un estudio en la misma región, y corroborada allí para parasitoides. Otros factores como la abundancia de las poblaciones o el grado de especialización alimentaria serían tan o más importantes que el tamaño (Cagnolo *et al.*, 2009), y podrían también estar jugando un papel importante en los patrones aquí detectados, por lo que sería interesante su inclusión en futuros estudios.

Si el bosque favorece a los enemigos naturales, es de esperar un aumento en el control biológico en sus proximidades y en paisajes complejos. El control biológico de huevos de chinches fitófagas, cuantificado en experimentos con hospedadores centinela (capítulo 4), siguió la misma tendencia que las comunidades de insectos, siendo afectado generalmente por la cobertura de bosque de manera positiva. Esto coincide con numerosos estudios (revisados en Chaplin-Kramer *et al.*, 2011 y Veres *et al.*, 2013) y refleja las respuestas de la riqueza de enemigos naturales antes mencionadas. Asimismo, los efectos de la distancia sobre el control biológico en huevos de chinches se limitaron a un ligero incremento a 5m del bosque, concordando con el menor efecto de la distancia sobre las comunidades de enemigos naturales. Cabe destacar que, para las comunidades asociadas al cultivo, las respuestas de los herbívoros a la estructura del paisaje fueron siempre de menor magnitud y consistencia que las de los enemigos naturales, lo cual podría traducirse en efectos más importantes en la regulación de las plagas. Esta menor respuesta en los herbívoros puede relacionarse con el control *top-down* por parte de los enemigos naturales, que opacaría el efecto directo de la cobertura de bosque.

Por otra parte, los paisajes con cobertura alta de bosque presentaron siempre valores de control biológico mayores o iguales que los de baja cobertura, sugiriendo mayor estabilidad en la provisión de servicios ecosistémicos. Esta estabilidad suele asociarse con una mayor riqueza de enemigos naturales a lo largo del tiempo (Tylianakis *et al.*, 2006), como se observó en los diferentes muestreos aquí realizados, en paisajes con mayor cobertura boscosa. Además, la mayor diversidad actúa como un “seguro” frente a posibles disturbios como la aplicación de agroquímicos o condiciones climáticas adversas, brindando resiliencia al ecosistema (Tscharntke *et al.*, 2005a, 2007).

Además del control de plagas, los insectos son importantes proveedores de otros servicios ecosistémicos como la polinización y la descomposición. Estos servicios no se evaluaron en esta tesis, pero si se encontraron efectos en las dos escalas estudiadas sobre los grupos funcionales de insectos involucrados: polinizadores y detritívoros (esquina inferior derecha en Figura 6.1). Los dos grupos mostraron mayor riqueza y/o abundancia en paisajes con mayor cobertura de bosque y a mayor proximidad con este ambiente, sugiriendo que los remanentes de Chaco Serrano también tienen un efecto positivo sobre estos servicios ecosistémicos. De hecho, en la misma zona estudiada Monasterolo *et al.* (2015) observaron una mayor frecuencia de visitas en flores de soja cercanas al bosque, con

un mecanismo relacionado a la capacidad de dispersión similar al descrito para enemigos naturales, y Moreno *et al.* (2014) encontraron una relación positiva entre la descomposición de hojarasca y el área de los fragmentos de bosque, aunque aún se desconoce si este efecto puede traducirse a la matriz de cultivos.

La herbivoría por insectos es considerada un dis-servicio para la agricultura, ya que los daños ocasionan pérdidas económicas importantes (Zhang *et al.*, 2007). En este sentido, los resultados de esta tesis refutan la idea de que los remanentes de vegetación nativa resulten en un dis-servicio para el cultivo de soja (capítulo 5). Tanto el porcentaje de lámina foliar consumida por insectos masticadores como el porcentaje de hojas dañadas se relacionaron negativamente con la cobertura de bosque, coincidiendo con otros estudios (Thies & Tschardtke, 1999; Thies *et al.*, 2003). En contraste con estas relaciones, algunos de los muestreos revelaron mayor abundancia o riqueza de insectos herbívoros en paisajes con mayor cobertura de bosque, sugiriendo ésta tiene un efecto positivo sobre los fitófagos que no se ve reflejado en la herbivoría. La estrecha relación de los herbívoros con las plantas hospedadoras podría explicar distintos patrones entre herbivoría y riqueza o abundancia de herbívoros encontrados, ya que la mayoría de los individuos y especies colectadas podría no ser capaz de explotar el recurso ofrecido por el cultivo. Por otro lado, a menor distancia del bosque hubo menor herbivoría y una relación más fuerte con la cobertura de vegetación nativa, sugiriendo un control *top-down* por enemigos naturales, cuya abundancia y riqueza mostraron el mismo patrón. Halaj *et al.* (2000) encontraron también menor daño en soja y mayor abundancia de predadores en función de la distancia a refugios artificiales. Como se mencionó anteriormente, una mayor importancia del control por enemigos naturales sobre los herbívoros determinaría los patrones observados para a herbivoría en soja.

Los efectos generalizados de la pérdida de hábitat permiten formular consideraciones para la conservación de insectos y algunas recomendaciones de manejo. En primer lugar, de los resultados sobre la riqueza se desprende la necesidad de mantener remanentes de bosque nativo en los paisajes agrícolas para conservar una mayor diversidad de insectos. En cuanto a la integración entre la producción agrícola y la conservación, el hecho de que la diversidad de insectos hallada en el cultivo fuera alta sugiere que en este sistema se podría utilizar la estrategia de *land sharing*, dado que la conservación de la biodiversidad y los cultivos podrían coexistir en una misma área. En general, esta estrategia se asocia con cultivos “amigables con la biodiversidad”, mientras que cultivos

industrializados como la soja se asocian más a la estrategia de *land sparing*, que propone separar áreas de producción y de conservación por ser actividades incompatibles (Grau *et al.*, 2008; Grau *et al.*, 2013). Sin embargo, la enorme superficie ocupada por cultivos a escala global limita el éxito de focalizar la conservación exclusivamente en reservas y señala que la planificación para conservación de la biodiversidad debe incluir los paisajes productivos, con un análisis detallado de qué estrategia es más adecuada para cada región (Cunningham *et al.*, 2013).

Los resultados de esta tesis sugieren que, al menos para insectos, manteniendo fragmentos de bosque Chaqueño Serrano puede conservarse biodiversidad en áreas donde se siembran cultivos de soja. Sin embargo, cabe destacar que para que la conservación sea efectiva, debería mantenerse una cobertura alta de bosque, ya que cuando disminuye la cantidad de bosque en el paisaje se pierden especies y, además, se observan efectos negativos para el cultivo por la disminución del control biológico de plagas y el aumento de la herbivoría. Por otra parte, la proximidad a los remanentes de bosque también debe ser tomada en cuenta, ya que la mayor diversidad y la menor herbivoría se observaron a menores distancias del ambiente natural, siendo probable que incluso a mayores distancias que los 100 metros muestreados, los beneficios de la presencia de fragmentos de bosque sean aun menores.

Por otra parte, los resultados de esta tesis generan nuevas preguntas para abordar en futuros estudios. En cuanto a la escala de análisis, diferentes estudios han demostrado que los efectos sobre patrones de biodiversidad y procesos ecosistémicos varían en su intensidad a diferentes escalas (por ejemplo Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Thies *et al.*, 2003; Holland *et al.*, 2008). En este sentido, sería interesante encarar estudios a una mayor escala que comparen los datos aquí obtenidos con otros provenientes de zonas sojeras ubicadas al este y sur de la provincia, en las que se podría predecir un empobrecimiento de la riqueza de artrópodos debido a la menor cobertura de bosque nativo. Por otro lado, en muchos campos puede observarse que los parches de vegetación que rodean los cultivos están dominados por especies exóticas, como cortinas de viento o bordes con pastizales, por lo que el rol que cumple este tipo de vegetación como refugio y fuente de insectos debería compararse con lo observado para el bosque Chaqueño Serrano.

En relación a la diferencia en las respuestas de los grupos funcionales y las comunidades obtenidas con los distintos tipos de trampa señalan la necesidad de considerar variaciones en grupos particulares. Por este motivo, podrían utilizarse los datos de esta tesis para evaluar cambios en la abundancia de especies o familias perjudiciales y benéficas para el cultivo. Un caso de particular interés es el de las chinches fitófagas, que a pesar de ser uno de los grupos de plagas más importantes en soja, se ha estudiado poco el efecto de la vegetación nativa sobre sus poblaciones y el control por enemigos naturales. La diversidad de especies de chinches y de enemigos que las atacan, tanto en el estado de huevo como de adulto, conforman un sistema atractivo para evaluar su importancia relativa en paisajes con diferente estructura, si existe complementariedad entre las especies de enemigos naturales o si se observa competencia intra-gremio como ocurre con predadores de pulgones (Pell *et al.*, 2008), lo que incluso podría llevar a disminuciones poblacionales de las especies nativas de predadores (Gardiner *et al.*, 2011). Otro aspecto interesante en éste y otros grupos de enemigos naturales es la identificación de hospedadores alternativos presentes en la vegetación nativa que permitan un mantenimiento de las poblaciones de enemigos naturales sin perjudicar a los cultivos.

## **CONCLUSIONES**

- ✓ Los bordes de fragmentos de bosque Chaqueño Serrano fueron zonas de alta diversidad de insectos y de movimiento intenso entre el bosque y el cultivo, con importantes variaciones temporales
  
- ✓ La disminución de la cobertura de bosque se asoció a la pérdida de especies en la mayoría de los grupos funcionales y a menor movimiento entre ambientes en algunos casos, resaltando la importancia de los remanentes de bosque para la conservación de la biodiversidad y para favorecer el aporte de insectos del bosque al cultivo
  
- ✓ La distancia al bosque tuvo efectos variables, con una mayor influencia a la mínima distancia considerada (cinco metros del borde de los fragmentos)
  
- ✓ El bosque Chaqueño Serrano actuó como reservorio de enemigos naturales de huevos de chinches fitófagas
  
- ✓ Una gran proporción de las especies de enemigos naturales presentes en el cultivo también fueron encontradas en el bosque y en promedio los enemigos naturales más pequeños se hallaron en paisajes con mayor cobertura de bosque y a menores distancias del mismo
  
- ✓ Una menor cobertura de bosque se relacionó con efectos negativos para la agricultura: disminuciones en el control biológico de huevos de chinches y aumentos en la herbivoría en soja. Además, a mayores distancias del bosque las plantas de soja sufrieron más daños por herbívoros masticadores.

## **BIBLIOGRAFÍA**

- Abadie, J.C., Andrade, C., Machon, N. & Porcher, E. (2008). On the use of parataxonomy in biodiversity monitoring: a case study on wild flora. *Biodiversity and conservation*, 17(14), 3485-3500.
- Abramoff, M.D., Magalhaes, P.J. & Ram, S.J. (2004). Image Processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36-42.
- Aguilar R., Ashworth, L., Galetto, L. & Aizen, M.A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*, 9, 968-980.
- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J. & Muñiz, M. (2012). Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica*, 45, 262-271.
- Aizen M.A., Garibaldi, L.A. & Dondo, M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral*, 19, 45-54.
- Aldea, M., Hamilton, J.G., Resti, J.P., Zangerl, A.R. & Berenbaum, M.R. (2005). Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant, Cell & Environment*, 28(3), 402-411.
- Andow, D.A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual review of entomology*, 36(1), 561-586.
- Anu, A. & Sabu, T.K. (2007). Biodiversity analysis of forest litter ant assemblages in the Wayanad region of Western Ghats using taxonomic and conventional diversity measures. *Journal of insect science*, 7, 6. doi: 10.1673/031.007.0601.
- Aragón, J., Molinari, A. & Lorenzatti, S. (1998). Manejo integrado de plagas de soja. En: Giorda, L. & Baigorri, H. (Eds.). *El cultivo de soja en la Argentina*. INTA. Editar. Pp. 247 -288.
- Aragón, J. (2002). *Insectos perjudiciales de la soja y su manejo integrado en la Región Pampeana Central*. INTA, Marcos Juárez.
- Avalos, S., Mazzuferi, V., La Porta, N., Serra, G. & Berta, C. (2004). El complejo parasítico (Hymenoptera y Diptera) de larvas de *Anticarsia gemmatalis* Hüb. y *Rachiplusia nu* Guen (Lepidoptera: Noctuidae) en alfalfa y soja. *Agriscientia*, 21(2), 67-75.
- Baguette, M. & Van Dyck, H. (2007). Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape ecology*, 22(8), 1117-1129.
- Balvanera P., Pfisterer A., Buchmann N, He J., Nakashizuka T., Raffaelli D. & Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 11, 1146-1156.
- Barbosa, O. & Marquet, P.A. (2002). Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia*, 132(2), 296-306.
- Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference. R package, version 0.12. 2. URL <http://CRAN.R-project.org/>.
- Bascompte, J., Possingham, H. & Roughgarden, J. (2002). Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. *The American Naturalist*, 159, 128-37.
- Basset, Y., Mavoungou, J.F., Mikissa, J.B., Missa, O., Miller, S.E., Kitching, R.L. & Alonso, A. (2004). Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forests. *Biodiversity & Conservation*, 13(4), 709-732.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E. & Pyle, R. (2000). Quantifying biodiversity: experience with parataxonomists and digital photography in Papua New Guinea and Guyana. *BioScience*, 50(10), 899-908.
- Basset, Y., Samuelson, G.A., Allison, A. & Miller, S.E. (1996). How many species of host-specific insects feed on a species of tropical tree? *Biological Journal of the Linnean Society*, 59(2), 201-216.
- Bates, D. & Sarkar, D. (2007). lme4: Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes. R package version 0.9975-12, URL <http://CRAN.R-project.org/>.
- Begum, A. & Eden, W.G. (1965). Influence of defoliation on yield and quality of soybeans. *Journal of Economic Entomology*, 58(3), 591-592.

- Bennett, A.F. (1999). *Linkages in the landscape: the role of connectivity and corridors in wildlife conservation*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Benson, J., Pasquale, A., Van Driesche, R. & Elkinton, J. (2003). Assessment of risk posed by introduced braconid wasps to *Pieris virginiensis*, a native woodland butterfly in New England. *Biological Control*, 26, 83–93
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182-188.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. & Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1715-1727.
- Bianchi, F.J.J.A., Goedhart, P.W. & Baveco, J.M. (2008). Enhanced pest control in cabbage crops near forest in The Netherlands. *Landscape Ecology*, 23(5), 595-602.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.M., Rand, T.A. & Tscharntke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 146(1), 34-43.
- Björkman M., Hambäck, P.A., Hopkins, R.J. & Ramert, B. (2010). Evaluating the enemies hypothesis in a clover-cabbage intercrop: effects of generalist and specialist natural enemies on the turnip root fly (*Delia floralis*). *Agricultural and Forest Entomology*, 12, 123-132.
- Boiteau, G. (2000). Efficiency of flight interception traps for adult Colorado potato beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of economic entomology*, 93(3), 630-635.
- Borgelt, A. & New, T.R. (2006). Pitfall trapping for ants (Hymenoptera, Formicidae) in mesic Australia: what is the best trapping period? *Journal of Insect Conservation*, 10(1), 75-77.
- Bosch-Serra, À.D., Padró, R., Boixadera-Bosch, R.R., Oorbitg, J. & Yagüe, M.R. (2014). Tillage and slurry over-fertilization affect oribatid mite communities in a semiarid Mediterranean environment. *Applied Soil Ecology*, 84, 124-139.
- Bueno, R.C.O.D.F., Bueno, A.D.F., Parra, J.R.P., Vieira, S.S. & Oliveira, L.J.D. (2010). Biological characteristics and parasitism capacity of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae) on eggs of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(2), 322-327.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Cabido, M., Carranza, M.L., Acosta, A. & Páez, S. (1991). Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenología*, 19, 547-566.
- Cagnolo L., Cabido M. & Valladares G. (2006). Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation*, 132, 510-519.
- Cagnolo, L., Valladares, G., Salvo, A., Cabido, M. & Zak, M. (2009). Habitat fragmentation and species loss: insights from an insect-plant food web. *Conservation Biology*, 23(5), 1167-1175.
- Campbell, J.F. & Hagstrum, D.W. (2002). Patch exploitation by *Tribolium castaneum*: movement patterns, distribution, and oviposition. *Journal of Stored Products Research*, 38(1), 55-68.
- Capitanelli, R.G. (1979). Bosquejo geomorfológico de la Provincia de Córdoba. *Revista del IGM*, 5, 66-70.
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R. & Nicolson, S.W. (2010). Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, 47, 810-820.
- Castillo-Campos, G., Halffter, G. & Moreno, C.E. (2008). Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation*, 17(7), 1701-1714.
- Chacoff, N.P. & Aizen, M.A. (2006). Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 43, 18-27.

- Chacoff, N.P., Aizen, M.A. & Aschero, V. (2008). Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 907-913.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. & Shen, T.J. (2005). A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 148-159.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. & Shen, T.J. (2006). Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62, 361-371.
- Chaplin-Kramer, R., Rourke, M.E.O., Blitzer, E.J. & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14, 922-932.
- Cingolani, M.F., Greco, N.M. & Liljeström, G.G. (2014). Effect of *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi*, and *Trissolcus basal* (Hymenoptera: Platygastridae) Age on Attack of *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) Eggs. *Environmental entomology*, 43(2), 377-383.
- Cividanes, F.J. & Barbosa, J.C. (2001). Efeitos do plantio direto e da consorciação soja-milho sobre inimigos naturais e pragas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 36, 235-241.
- Clarke, A.R. (1990). The control of *Nezara viridula* L. with introduced egg parasitoids in Australia. A review of a 'landmark' example of classical biological control. *Crop and Pasture Science*, 41(6), 1127-1146.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2001). PRIMER (version 5): user manual/tutorial. Primer-E Ltd, Plymouth, UK.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35, 523-531.
- Clough, Y., Kruess, A. & Tscharrntke, T. (2007). Local and landscape factors in differently managed arable fields affect the insect herbivore community of a non-crop plant species. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 22-28.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D. & Tscharrntke, T. (2005). Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, 32, 2007-2014.
- Colfer, R.G. & Rosenheim, J.A. (2001). Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia*, 126(2), 292-304.
- Collinge, S.K. & Palmer, T.M. (2002). The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology*, 17(7), 647-656.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2006. Consultado en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (Junio 2014)
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 791-833.
- Conradt, L., Roper, T.J. & Thomas, C.D. (2001). Dispersal behaviour of individuals in metapopulations of two British butterflies. *Oikos*, 95(3), 416-424.
- Coomes, D.S. & Sothertons, N.W. (1986). The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Annals of Applied Biology*, 108(3), 461-474.
- Corrêa-Ferreira, B.S. & Moscardi, F. (1996). Biological control of soybean stink bugs by inoculative releases of *Trissolcus basal*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 79(1), 1-7.
- Corrêa-Ferreira, B.S., Nunes, M.C. & Ugucioni, L.D. (1998). Ocorrência do parasitóide *Hexacladia smithii* Ashmead em adultos de *Euschistus heros* (F.) no Brasil. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27(3), 495-498.
- Costamagna, A.C. & Landis, D.A. (2006). Predators exert top-down control of soybean aphid across a gradient of agricultural management systems. *Ecological Applications*, 16(4), 1619-1628.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A. & Brewer, M.J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biological Control*, 45(3), 368-379.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A., & Difonzo, C. D. (2007). Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybeans. *Ecological Applications*, 17(2), 441-451.

- Cottingham, K.L., Brown, B.L. & Lennon, J.T. (2001). Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecology Letters*, 4, 72-85.
- Cumming, G.S., Southworth, J., Rondon, X.J. & Marsik, M. (2012). Spatial complexity in fragmenting Amazonian rainforests: Do feedbacks from edge effects push forests towards an ecological threshold? *Ecological Complexity*, 11, 67-74.
- Cunningham, S.A., Attwood, S.J., Bawa, K.S., Benton, T.G., Broadhurst, L.M., Didham, R.K., McIntyre, S., Perfecto, I., Samways, M.J., Tscharrntke, T., Vandermeer, J., Villard, M.A., Young, A.G. & Lindenmayer, D.B. (2013). To close the yield-gap while saving biodiversity will require multiple locally relevant strategies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 173, 20-27.
- Cronin, J.T. & Reeve, J.D. (2005). Host–parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2225-2235.
- Cuezzo, F. & Fidalgo, P. (1997). *Hexacladia smithil* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae): a new record for Argentina and two new pentatomid hosts recorded, *Antiteuchus variolosus* Westwood and *Edessa meditabunda* F. (Hemiptera: Pentatomidae). *Entomologist*, 116(1), 11-14.
- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A., Postel, S., Schneider, S.H., Tilman, D. & Woodwell, G.M. (1997). *Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems* (Vol. 2). Washington (DC): Ecological Society of America.
- Davies, K.F., Margules, C.R. & Lawrence, J.F. (2000). Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments?. *Ecology*, 81(5), 1450-1461.
- Davies, R.G. (2002). Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. *Oecologia*, 133(2), 233-242.
- Davis, M.A. (1980). Variation in flight duration among individual *Tetraopes* beetles: Implications for studies of insect flight. *Journal of Insect Physiology*, 26(6), 403-406.
- De La Vega, X., Grez, A.A. & Simonetti, J.A. (2012). Is top-down control by predators driving insect abundance and herbivory rates in fragmented forests? *Austral Ecology*, 37(7), 836-844.
- De Santis, L. (1972). Adiciones a la fauna argentina de encirtidos. III (Hymenoptera: Chalcidoidea). *Revista Peruana de entomología*, 15(1), 44-60.
- Didham, R.K. (1997). An overview of invertebrate responses to forest fragmentation. EN: Watt, A.D., Stork, N.E. & Hunter, M.D. *Forests and insects*, Springer, Chapter 17.
- Didham, R.K., Hammond, P.M., Lawton, J.H., Eggleton, P. & Stork, N.E. (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68(3), 295-323.
- Diekötter, T., Billeter, R. & Crist, T.O. (2008). Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 9(3), 298-307.
- Diodato, L. (2005). Biodiversidad de insectos en Chaco Semiárido. EN: Galindez, V.H. & Rios, N. (Coordinadores). *Estudio de los sistemas productivos en montes nativos explotados en el parque chaqueño sub-región chaco semiárido*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Dingle, H. & Drake, V.A. (2007). What is migration?. *Bioscience*, 57(2), 113-121.
- Dormann, C.F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., De Blust, G., DeFilippi, R., Frenzel, M., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Liira, J., Maelfait, J., Schmidt, T., Speelmans, M., Van Wingerden, W.K.R.E. & Zobel, M. (2007). Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 774-787.
- dos Santos, R.S.S. (2008). Levantamento populacional de percevejos e da incidência de parasitóides de ovos em cultivos orgânicos de soja. *Pesquisa Agropecuária Gaúcha*, 14, 41-46.
- Drakare, S., Lennon, J.J. & Hillebrand, H. (2006). The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. *Ecology Letters*, 9(2), 215-227.
- Dudziak, S.K. (2007). Boundary dynamics and matrix effects on beetle community composition and movement between forests and agriculture. Tesis para el título de Master of Science, Miami University.

- Duelli, P. & Obrist, M. (1995). Comparing surface activity and flight of predatory arthropods in a 5 km transect. En: Toft, S. & Riedel, W. (eds.). *Arthropod natural enemies in arable land I. Density, spatial heterogeneity and dispersal*, vol 70, Acta Jutlandica, Aarhus University Press, Aarhus, Denmark, pp 283–293.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. (1998). In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity & Conservation*, 7(3), 297-309.
- Duelli, P. & Obrist, M.K. (2003). Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecndisology*, 4, 129-138.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I. & Jakob, S. (1990). Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation*, 54, 193-207.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345-366.
- Edelstein, J.D., Grilli, M.P., Trumper, E.V. & Fava, F.D. (2008). Estructura del paisaje agrícola y abundancia de *Nezara viridula* y *Piezodorus guildinii*. En: E.V. Trumper & J.D. Edelstein (eds.), *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Ediciones INTA, Manfredi, pp. 097 – 106.
- Ekbom, B., Irwin, M.E. & Robert, Y. (2000). *Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes*. The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp 239.
- Ekroos, J., Heliölä, J. & Kuussaari, M. (2010). Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 459-467.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Lee, J.H. & French, B.W. (1999). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology*, 14, 239-252.
- Ellis, E.C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D. & Ramankutty, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 589-606.
- Etienne, J., Guyot, J. & van Waetermeulen, X. (1990). Effect of insecticides, predation, and precipitation on populations of *Thrips palmi* on aubergine (eggplant) in Guadeloupe. *Florida Entomologist*, 73(2), 339-342.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S. & Cosner, C. (1999). How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist*, 153(2), 165-182.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21(6), 1003-1015.
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649-1663.
- Fehr, W.R., Caviness, C.E., Burmood, D.T. & Pennington, J.S. (1971). Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. *Crop science*, 11(6), 929-931.
- Fenoglio, M.S., Srivastava, D., Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation reduces parasitism via species loss at multiple trophic levels. *Ecology*, 93(11), 2407-2420.
- Fischer, J., Abson, D.J., Butsic, V., Chappell, M.J., Ekroos, J., Hanspach, J., Kuemmerle, T., Smith, H.G. & Wehrden, H. (2014). Land sparing versus land sharing: moving forward. *Conservation Letters*, 7(3), 149-157.
- Frana, J.E., Astegiano, E., Villar, J., Hermann, O.M. & Massoni, F. (2006). Análisis de la densidad del complejo de chinches de la soja en la región central de Santa Fe. Experiencia RIIA. En: Mercosoja 2006. Mesas Científico-Técnicas. Resúmenes Expandidos. T99 Protección Vegetal pp. 374-377.
- Frana, J.E., Mazzoni, F., Fava, F.D. & Imwinkelried, J.M. (2008). Las chinches fitófagas en el cultivo de soja: aspectos generales. En E.V. Trumper & J.D. Edelstein (eds.), *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Ediciones INTA, Manfredi, pp. 13-20.

- French, B.W., Elliot, N.C., Berbert, R.C. & Burd, J.D. (2001). Effects of riparian and grassland habitats on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in adjacent wheat fields. *Community and Ecosystem Ecology*, 30, 225-234.
- Gagic, V., Hänke, S., Thies, C. & Tschardtke, T. (2014). Community variability in aphid parasitoids versus predators in response to agricultural intensification. *Insect Conservation and Diversity*, 7, 103-112.
- Galetto, L., Aguilar, R., Musicante, M., Astegiano, J., Ferreras, A., Jausoro, M., Torres, C., Ashworth, L. & Eynard, C. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología austral*, 17(1), 67-80.
- Gamundi, J.C. & Sosa, M.A. (2008). Caracterización de daños de chinches en soja y criterios para la toma de decisiones de manejo. En E.V. Trumper & J.D. Edelstein (eds.), *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Ediciones INTA, Manfredi, pp. 29-148.
- Gamundi, J.C. (1995). Evaluación de técnicas de muestreo de insectos plaga y depredadores en cultivos de soja con diferentes sistemas de siembra y labranza. I Congreso Nacional de Soja - II Reunión Nacional de Oleaginosos. AIANBA - Bolsa de cereales, Pergamino, Buenos Aires.
- Gamundi, J.C., Perotti, E., Molinari, A., Manlla, A. & Quijano, D. (2005). Evaluación del daño de trips *Caliothrips phaseoli* (Hood) en soja. *Para mejorar la producción*, 30, 71-76.
- Gamundi, J.C. & Perotti, E. (2009). Evaluación de daño de *Frankliniella schultzei* (Trybom) y *Caliothrips phaseoli* (Hood) en diferentes estados fenológicos del cultivo de soja. *Para mejorar la producción*, 42, 107-111.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E. & Heimpel, G.E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143-154.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J.M. & Heimpel, G. E. (2010a). Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean fields. *Biological Control*, 55(1), 11-19.
- Gardiner, M.M., Tuell, J.K., Isaacs, R., Gibbs, J., Ascher, J.S. & Landis, D.A. (2010b). Implications of three biofuel crops for beneficial arthropods in agricultural landscapes. *BioEnergy Research*, 3(1), 6-19.
- Gardiner, M.M., O'Neal, M.E. & Landis, D.A. (2011). Intraguild predation and native lady beetle decline. *PLoS One*, 6(9), e23576.
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Greenleaf, S.S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Szentgyörgyi, H., Viana, B.F., Westphal, C., Winfree, R. & Klein, A.M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, 14(10), 1062-1072.
- Gasparri, N.I. & Grau, H.R. (2009). Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest Ecology and Management*, 258, 913-921.
- Ghazoul, J. (2008). Debating the Ecosystem Service Rationale for Conservation: Response to Kremen *et al.* *Conservation Biology*, 22 (3), 799-801.
- Gibb, H. & Hochuli, D.F. (2002). Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation*, 160, 91-100.
- González, E., Salvo, A. & Valladares, G. (2015). Arthropods on plants in a fragmented Neotropical dry forest: A functional analysis of area loss and edge effects. *Insect science*, 22, 129–138, DOI 10.1111/1744-7917.12107.
- Grau, R.H., Gasparri, N.I. & Aide, M. (2008). Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology*, 14, 985-997.
- Grau, R., Kuemmerle, T. & Macchi, L. (2013). Beyond 'land sparing versus land sharing': environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(5), 477-483.

- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P. & Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, 307(5709), 550-555.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589-596.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Guimarães, C.D.D.C., Viana, J.P.R. & Cornelissen, T. (2014). A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. *Environmental entomology*, 43(3), 537-545.
- Halaj, J., Cady, A.B. & Uetz, G.W. (2000). Modular habitat refugia enhance generalist predators and lower plant damage in soybeans. *Environmental Entomology*, 29(2), 383-393.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9. Disponible en: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Broszofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S. & Esseen, P.A. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19, 768-782.
- Harris, R.J. & Burns, B.R. (2000). Beetle assemblages of kahikatea forest fragments in a pasture-dominated landscape. *New Zealand Journal of Ecology*, 24(1), 57-67.
- Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egohe, B., Garcia-Llorente, M., Geamănă, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L. & Turkelboom, F. (2014). Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosystem Services*, 9, 191-203.
- Harrison, R.M. & Hester, R.E. (2010). *Ecosystem Services*. Series: Issues in Environmental Science and Technology, Vol. 30. Royal Society of Chemistry. Cambridge, UK.
- Hausammann, A. (1996). The effects of weed strip-management on pests and beneficial arthropods in winter wheat fields. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 103(1), 70-81.
- Heino, J., Soininen, J., Lappalainen, J. & Virtanen, R. (2005). The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnology and Oceanography*, 50(3), 978-986.
- Helle, P. & Muona, J. (1985). Invertebrate numbers in edges between clearfellings and mature forests in Northern Finland. *Silva Fennica*, 19, 281-294.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. & Bugter, R. (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.
- Higley, L.G. & Boethel, D.J. (1994). *Handbook of soybean insect pests*. Entomological Society of America, Washington, D.C.
- Hill, C.J. & Cermak, M. (1997). A new design and some preliminary results for a flight intercept trap to sample forest canopy arthropods. *Australian Journal of Entomology*, 36(1), 51-55.
- Hill, J.K., Thomas, C.D. & Lewis, O.T. (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of animal ecology*, 65(6), 725-735.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H. & Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8(1), 23-29.
- Holland, J. & Fahrig, L. (2000). Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture, ecosystems & environment*, 78(2), 115-122.
- Holland, J.M., Oaten, H., Southway, S. & Moreby, S. (2008). The effectiveness of field margin enhancement for cereal aphid control by different natural enemy guilds. *Biological Control*, 47(1), 71-76.

- Holt, R.D. (1996). Food webs in space: an island biogeographic perspective. En: Polis, G.A. & Winemiller, K.O. (Eds), *Food webs – Integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall, pp. 313–323.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Polis, G.A. & Martinez, N.D. (1999). Trophic rank and the species area relationship. *Ecology*, 80, 1495-1504.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2008). Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117(3), 354-361.
- House, G.J. & Parmelee, R.W. (1985). Comparison of soil arthropods and earthworms from conventional and no-tillage agroecosystems. *Soil and Tillage Research*, 5(4), 351-360.
- Houseman, G.R., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L. & Gross, K.L. (2008). Perturbations alter community convergence, divergence, and formation of multiple community states. *Ecology*, 89(8), 2172-2180.
- Hunter M. (2002). Landscape, structure, habitat fragmentation and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4, 159-166.
- Hunter, M.D. & Price, P. W. (1992). Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73(3), 723-732.
- Hurvich, C.M. & Tsai, C.L. (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76(2), 297-307.
- Ims, R.A. (1995). Movement patterns related to spatial structures. En Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (eds.). *Mosaic landscapes and ecological processes (Vol. 2)*. Springer. Netherlands. pp. 85-109.
- Ims, R.A. & Yoccoz, N.G. (1997). Studying transfer processes in metapopulations: Emigration, migration, and colonization. En I.A. Hanski & M.E. Gilpin (eds.), *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, London. pp. 247-265.
- Isaacs, R., Tuell, J., Fiedler, A., Gardiner, M. & Landis, D. (2008). Maximizing arthropod-mediated ecosystem services in agricultural landscapes: the role of native plants. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4), 196-203.
- Jara, M.B. (2013). Efecto de la Heterogeneidad del Hábitat sobre las Comunidades de Artrópodos en Bosques de Chaco, Selva Paranaense y de la Isla Apipé Grande en la provincia de Corrientes, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.
- Jauker, F., Diekötter, T., Schwarzbach, F. & Wolters, V. (2009). Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology*, 24(4), 547-555.
- Johnson, C. G. (1969). *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen & Co Ltd., London. 763 pp.
- Jones, W.A. (1988). World review of the parasitoids of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81(2), 262-273.
- Jonsen, I.D. & Fahrig, L. (1997). Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12(3), 185-197.
- Kaplan, I. & Denno, R.F. (2007). Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology letters*, 10(10), 977-994.
- Kareiva, P. (1983). Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, 259-289.
- Kehler, D. & Bondrup-Nielsen, S. (1999). Effects of isolation on the occurrence of a fungivorous forest beetle, *Bolitotherus cornutus*, at different spatial scales in fragmented and continuous forests. *Oikos*, 84, 35-43.
- Kemp, J.C. & Barrett, G.W. (1989). Spatial patterning: impact of uncultivated corridors on arthropod populations within soybean agroecosystems. *Ecology*, 70(1), 114-128.
- Kirk, W.D. (1984). Ecologically selective coloured traps. *Ecological Entomology*, 9(1), 35-41.
- Kitching, R.L., Li, D. & Stork, N.E. (2001). Assessing biodiversity 'sampling packages': how similar are arthropod assemblages in different tropical rainforests? *Biodiversity & Conservation*, 10(5), 793-813.

- Kogan, M. (1986). Plant defense strategies and host-plant resistance. En Kogan, M. (ed.), *Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice*. John Wiley, New York. Pp. 83-134.
- Koppel, A.L., Herbert Jr., D.A., Kuhar, T.P., Malone, S. & Arrington, M. (2011). Efficacy of selected insecticides against eggs of *Euschistus servus* and *Acrosternum hilare* (Hemiptera: Pentatomidae) and the egg parasitoid *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Journal of economic entomology*, 104(1), 137-142.
- Krebs, J.R., Wilson, J.D., Bradbury, R.B. & Siriwardena, G.M. (1999). The second silent spring? *Nature*, 400, 611-612.
- Kremen, C., Daily, G.C., Klein, A.M. & Scofield, D. (2008). Inadequate assessment of the ecosystem service rationale for conservation: a reply to Ghazoul. *Conservation Biology*, 22(3), 795-798.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. (1994). Habitat fragmentation, species loss and biological control. *Science*, 264, 1581-1584.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 122, 129-137.
- 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 (Santiago del Estero)*, 14, 57-64.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5-13.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology*, 45(1), 175-201.
- La Porta, N.C. & Avalos, D.S. (1993). Aspectos biológicos de *Acrosternum apicicorne* (Spinola, 1862) (Hemiptera, Pentatomidae). *Agriscientia*, 10, 45-49.
- La Porta, N.C. (2012). Estudio del sistema Pentatomidae (Hemiptera) – Scelionidae (Hymenoptera) – cultivo de soja [*Glycine max*, (L.) Merrill] en dos zonas agroclimáticas de Córdoba. Aporte para el control biológico de los pentatómidos en soja. Tesis doctoral. UNC, Facultad de Ciencias Agropecuarias. pp 171.
- Lee, J.C., Menalled, F.D. & Landis, D.A. (2001). Refuge habitats modify impact of insecticide disturbance on carabid beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 38, 472-483.
- Leff, B., Ramankutty, N. & Foley, J.A. (2004). Geographic distribution of major crops across the world. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, 1-27. GB1009, DOI: 10.1029/2003GB002108
- Leong, J.M. & Thorp, R.W. (1999). Colour-coded sampling: the pan colour preferences of oligolectic and nonoligolectic bees associated with a vernal pool plant. *Ecological Entomology*, 24, 329-335.
- Letourneau, D.K., Armbrecht, I., Rivera, B.S., Lerma, J.M., Carmona, E.J., Daza, M.C., Escobar, S., Galindo, V., Gutiérrez, C., López, S.D., Mejía, J.L., Rangel, A.M.A., Rangel, J.H., Rivera, L., Saavedra, C.A., Torres, A.M. & Trujillo, A.R. (2011). Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. *Ecological Applications*, 21, 9-21.
- Lewinsohn, T.M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, M.J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113, 174-184.
- Lewinsohn, T.M., Novotny V. & Basset, Y. (2005). Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology and Evolution Systematics* 36, 597–620.
- Lietti, M., Montero, G., Vignaroli, L. & Vitta, J. (2006). T134-diversidad de grupos tróficos de artrópodos en cultivos de soja con distintas estrategias de producción. Asociación de la Cadena de la Soja Argentina, URL: [http://www.acsoja.org.ar/images/cms/contenidos/581\\_b.pdf](http://www.acsoja.org.ar/images/cms/contenidos/581_b.pdf)
- Liljesthröm, G. (1993). Efectos del parasitismo de *Trichopoda giacomellii* (Blanchard)(Diptera: Tachinidae) sobre una población de *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 52, 21-28.

- Liljeström, G. & Cameán, P. (1992). Parasitismo de una población de la "chinche verde" *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) por el parasitoide oófago *Trissolcus basal* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae). *Revista de la Facultad de Agronomía. La Plata*, 68, 71-76.
- Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56(4), 331–323.
- Luti R., Bertrán M., Galera M., Muller N., Berzal M., Nores M., Herrera M. & Barrera J.C. (1979). Vegetación, En: Vázquez, J., Miatello, R. & Roqué, M. (Eds.), *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Editorial Boldt, Buenos Aires, pp. 297-268.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Mace, G.M., Norris, K. & Fitter, A.H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution*, 27(1), 19-26. doi:10.1016/j.tree.2011.08.006
- Macfadyen, S., Cunningham, S.A., Costamagna, A.C. & Schellhorn, N.A. (2012). Managing ecosystem services and biodiversity conservation in agricultural landscapes: are the solutions the same?. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 690-694.
- Macfadyen, S. & Muller, W. (2013). Edges in agricultural landscapes: species interactions and movement of natural enemies. *PLoS one*, 8, e59659. doi:10.1371/journal.pone.0059659
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford, United Kingdom.
- Marasas, M., Sarandón, S. & Cicchino, A. (2001). Changes in arthropod functional group in a wheat crop under conventional and no tillage systems in Argentina. *Applied Soil Ecology*, 18, 61-68.
- Marchant, R. (2007). The use of taxonomic distinctness to assess environmental disturbance of insect communities from running water. *Freshwater Biology*, 52(8), 1634-1645.
- Mazía, C.N., Chaneton, E.J., Kitzberger, T. & Garibaldi, L.A. (2009). Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forests: bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral Ecology*, 34, 359-367.
- Mazzi, D. & Dorn, S. (2012). Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, 160(2), 97-113.
- McKone, M., McLaughlan, K.K., Lebrun, E.G. & McCall, A.C. (2001). An edge effect caused by adult corn-rootworm beetles on sunflowers in tallgrass prairie remnants. *Conservation Biology*, 15, 1315-1324.
- Mensens, C., De Laender, F., Janssen, C.R., Sabbe, K. & De Troch, M. (2014). Stressor-induced biodiversity gradients: revisiting biodiversity–ecosystem functioning relationships. *Oikos*, DOI: 10.1111/oik.01904
- Meyer III, W.M., Ostertag, R. & Cowie, R.H. (2011). Macro-invertebrates accelerate litter decomposition and nutrient release in a Hawaiian rainforest. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(1), 206-211.
- Miliczky, E.R. & Horton, D.R. (2005). Densities of beneficial arthropods within pear and apple orchards affected by distance from adjacent native habitat and association of natural enemies with extra-orchard host plants. *Biological Control*, 33, 249-259.
- Millenium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being*. Island Press, Washington, DC.
- Milne, M. & Walter, G. H. (2000). Feeding and breeding across host plants within a locality by the widespread thrips *Frankliniella schultzei*, and the invasive potential of polyphagous herbivores. *Diversity and distributions*, 6(5), 243-257.
- Missa, O., Basset, Y., Alonso, A., Miller, S. E., Curletti, G., De Meyer, M., Eardley, C., Mansell, M.W. & Wagner, T. (2009). Monitoring arthropods in a tropical landscape: relative effects of sampling methods and habitat types on trap catches. *Journal of Insect conservation*, 13(1), 103-118.
- Mitchell, M.G., Bennett, E.M. & Gonzalez, A. (2014a). Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 51(4), 909-918.

- Mitchell, M.G., Bennett, E.M. & Gonzalez, A. (2014b). Agricultural landscape structure affects arthropod diversity and arthropod-derived ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 192, 144-151.
- Menalled, F. D., Marino, P. C., Gage, S. H., & Landis, D. A. (1999). Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological applications*, 9(2), 634-641.
- Moglia, G. & Giménez, A.M. (1998). Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 7, 53-71.
- Molina, S. I., Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2006). Assessing Chaco Serrano Woodland area effects on diversity of ground-dwelling insects at different taxonomic levels. Workshop on Forest Fragmentation in South America, San Carlos de Bariloche, 26-30 Junio 2006.
- Molinari, A.M., Gamundi, J.C., Perotti, E. & Lago, M. (2008a). Presencia de arañuela en cultivos de soja. *Para mejorar la producción*, 33, 1-7.
- Molinari, A.M., La Porta, N.C. & Massoni, F. (2008b). Parasitoides (Hymenoptera y Diptera) de Hemípteros Fitófagos. En: E.V. Trumper & J.D. Edelstein (Eds.) *Chinches fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*, Ediciones INTA, Manfredi, pp 107-128.
- Monasterolo, M., Musicante, M.L., Valladares, G.R. & Salvo, A. (2015). Soybean crops may benefit from forest pollinators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 202, 217-222.
- Monmany, A. & Aide, T.M. (2009). Landscape and community drivers of herbivore parasitism in Northwest Argentina. *Agriculture, ecosystems & environment*, 134(3), 148-152.
- Monteiro, R.C. (2002). The Thysanoptera fauna of Brazil. *International Symposium On Thysanoptera*. Vol. 7, pp. 325-340.
- Montero, G.A., Carnevale, N.J. & Magra, G. (2011). Ensamblajes estacionales de artrópodos epigeos en un bosque de quebracho (*Schinopsis balansae*) en el Chaco Húmedo. *Revista Colombiana de Entomología*, 37, 294-304.
- Morandín, L.A., Long, R.F. & Kremen, C. (2014). Hedgerows enhance beneficial insects on adjacent tomato fields in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 189, 164-170.
- Moreno, L.L.V. (2002). Avances del control biológico de *Bemisia tabaci* en la región neotropical. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, 66, 82-95.
- Moreno, M.L., Bernaschini, M.L., Pérez-Harguindeguy, N. & Valladares, G. (2014). Area and edge effects on leaf-litter decomposition in a fragmented subtropical dry forest. *Acta Oecologica*, 60, 26-29.
- Moreno, M.L., Fernández, M.G., Molina, S.I. & Valladares, G. (2013). The role of small woodland remnants on ground dwelling insect conservation in Chaco Serrano, central Argentina. *Journal of Insect Science*, 13(40), 1-13.
- Moreno, C.E., Castillo-Campos, G. & Verdú, J.R. (2009). Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(5), 935-943.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(2), 58-62.
- Musicante, M.L., Salvo, A. & Galetto, L. (2009). ¿Hay relación entre el tamaño del remanente de Bosque Serrano y la riqueza y abundancia de himenópteros que visitan flores? II Jornadas Argentinas de Ecología de paisaje. Córdoba, 5-8 de Mayo de 2009.
- Musicante, M.L. (2013). *Efectos de la fragmentación del hábitat sobre himenópteros antófilos (Insecta) en el Bosque Chaqueño Serrano*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- Naranjo, S. E. (1990). Comparative flight behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55(1), 79-90.

- Nicholls, C.I., Parrella, M. & Altieri, M. A. (2001). The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape ecology*, 16(2), 133-146.
- Norris, R. & Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48, 94-158.
- Öckinger, E. & Smith, H. G. (2007). Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of applied ecology*, 44(1), 50-59.
- Obrist, M.K. & Duelli, P. (2010). Rapid biodiversity assessment of arthropods for monitoring average local species richness and related ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2201-2220.
- Odum, E.P. (1971). *Fundamentals of ecology*, 3rd edition. Saunders, Philadelphia.
- Oerke, E.C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01), 31-43.
- Oliver, I. & Beattie, A.J. (1996). Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10(1), 99-109.
- Olschewski, R., Tschardtke, T., Benítez, P.C., Schwarze, S. & Klein, A.M. (2007). Economic evaluation of ecosystem services as a basis for stabilizing rainforest margins? The example of pollination services and pest management in coffee landscapes. En: Tschardtke, T., Leuschner, C., Zeller, M., Guhardja, E. & Bidin, A. (Eds.). *Stability of Tropical Rainforest Margins. Linking Ecological, Economic and Social Constraints of Land Use and Conservation*. pp. 263-276.
- Panizzi, A.R., McPherson, J.E., James, D.G., Javaher, M. & McPherson, R.M. (2000). Stink bugs (Pentatomidae). En: Schaefer, C.W. & Panizzi, A.R. (Eds.). *Heteroptera of economic importance*. CRC, Boca Raton, FL., pp. 421-474.
- Paschetta, M., Giachino, P. & Isaia, M. (2012). Taxonomic Relatedness of Spider and Carabid Assemblages in a Wetland Ecosystem. *Zoological Studies*, 51(7), 1175-1187.
- Pebesma, E.J. (2004). Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences*, 30, 683-691.
- Peck, S.B. & Davies, A.E. (1980). Collecting small beetles with large-area "window" traps. *The Coleopterists Bulletin*, 34, 237-239.
- Pell, J.K., Baverstock, J., Roy, H.E., Ware, R.L. & Majerus, M.E. (2008). Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. En: Roy, H.E. & Wajnberg, E. (eds.). *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Springer, Netherlands. pp. 147-168.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J. (2010). The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(13), 5786-5791.
- Petit, S. (2009). The dimensions of land use change in rural landscapes: lessons learnt from the GB Countryside Surveys. *Journal of environmental management*, 90(9), 2851-2856.
- Pimm, S.L. & Raven, P. (2000). Biodiversity: extinction by numbers. *Nature*, 403 (6772), 843-845.
- Pinheiro J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & the R Development Core Team. (2013). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-109. URL <http://CRAN.R-project.org/>.
- Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, D. & Bandeira, M.P.S. (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27(2), 132-136.
- Popov, S.Y. & Veerman, A. (1996). Behavioural response and winter survival of mated and unmated diapausing females of the *Tetranychus atlanticus-urticae* complex (Acari, Tetranychidae). *Experimental & applied acarology*, 20(3), 167-175.
- Poveda, K., Gómez, M.I., Martínez, E. (2008). Diversification practices: their effect on pest regulation and production. *Revista Colombiana de Entomología*, 34, 131-144.
- Power, M.E. (1992). Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73(3), 733-746.

- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458-464.
- R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <<http://www.R-project.org>> Acceso en junio, 2014.
- Ragsdale, D.W., Landis, D.A., Brodeur, J., Heimpel, G.E. & Desneux, N. (2011). Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annual Review of Entomology*, 56, 375-399.
- Rand, T.A., Tylianakis, J.M. & Tscharntke, T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 9, 603-614.
- Rasband, W.S. (2006). ImageJ. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland. Disponible en: <http://rsb.info.nih.gov/ij> (acceso en junio 2014).
- Ricketts, T.H. (2004). Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology*, 18(5), 1262-1271.
- Ries, L., Fletcher Jr, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 491-522.
- Riihimäki, J., Kaitaniemi, P., Koricheva, J. & Vehviläinen, H. (2005). Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142(1), 90-7.
- Rizzo, H.F. (1976). *Hemípteros de interés agrícola: chinches perjudiciales y chinches benéficas para los cultivos*. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Rodenhouse, N.L., Barrett, G.W., Zimmerman, D.M. & Kemp, J.C. (1992). Effects of uncultivated corridors on arthropod abundances and crop yields in soybean agroecosystems. *Agriculture, ecosystems & environment*, 38(3), 179-191.
- Rossetti, M.R., González, E., Salvo, A. & Valladares, G. (2014). Not all in the same boat: trends and mechanisms in herbivory responses to forest fragmentation differ among insect guilds. *Arthropod-Plant Interactions*, 8, 593-603.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43, 95-124.
- Rybicki, J. & Hanski, I. (2013). Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. *Ecology letters*, 16, 27-38.
- Sáez, A., Sabatino, M. & Aizen, M.A. (2012). Interactive effects of large-and small-scale sources of feral honey-bees for sunflower in the Argentine Pampas. *PLoS one*, 7(1), e30968.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sandwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Salvo, A., Valladares, G.R. & Cagnolo, L. (2011). Parasitic assemblages on leafminers: a comparison of structure and function among host orders. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 46(1), 11-22.
- Samways, M.J. (2007). Insect conservation: a synthetic management approach. *Annual Review of Entomology*, 52, 465-487.
- Sands, D.P.A. & Coombs, M.T. (1999). Evaluation of the Argentinian Parasitoid, *Trichopoda giacomellii* (Diptera: Tachinidae), for Biological Control of *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Australia. *Biological Control*, 15(1), 19-24.
- Satorre, E. (2003). *El libro de la soja*. Servicios y Marketing Agropecuarios, Buenos Aires, 261 pp.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology*, 5(1), 18-32.
- Schellhorn, N.A., Bianchi, F.J.J.A. & Hsu, C.L. (2014). Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual review of entomology*, 59, 559-581.

- Schmidt, M.H. & Tschardtke, T. (2005). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32, 467-473.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. (2005). Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42, 281-287.
- Schoonhoven, L.M., Jermy, T. & van Loon, J.J.A. (1998). *Insect-plant biology*. Chapman & Hall, London.
- Schowalter T.D. (2000). *Insect Ecology: an ecosystem approach*. San Diego, USA, Academic Press, 483 pp.
- Schtickzelle, N., Joiris, A., Van Dyck, H. & Baguette, M. (2007). Quantitative analysis of changes in movement behaviour within and outside habitat in a specialist butterfly. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 4.
- Simberloff, D.S. (1978). Use of rarefaction and related methods in ecology. In K.L. Dickson, J. Cairns, Jr., and R.J. Livingston (eds.), *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses*. American Society for Testing and Materials STP 652, Philadelphia. pp. 150-165.
- Sivakoff, F.S., Rosenheim, J.A. & Hagler, J.R. (2012). Relative dispersal ability of a key agricultural pest and its predators in an annual agroecosystem. *Biological Control*, 63(3), 296-303.
- Smith, M.E. (1952). Immature stages of the marine fly, *Hypocharassus pruinosus* Wh., with a review of the biology of immature Dolichopodidae. *American Midland Naturalist*, 48(2), 421-432.
- Solís, A. (2007). *Métodos y técnicas de recolecta para coleópteros Scarabaeoideos*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo, Costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/meto-col-scarabaeoidea/metoscar.pdf>. Consultado: 8/11/2014.
- Sosa-Gómez, D.R., da Silva, J.J., Costa, F., Binneck, E., Marin, S.R. & Nepomuceno, A.L. (2005). Population structure of the Brazilian southern green stink bug, *Nezara viridula*. *Journal of Insect Science*, 5, 23.
- Southwood, T.R.E. & Henderson, P. A. (2000). *Ecological Methods*. Blackwell Science. London.
- Spangenberg, J.H. & Settele, J. (2010). Precisely incorrect? Monetising the value of ecosystem services. *Ecological Complexity*, 7(3), 327-337. doi:10.1016/j.ecocom.2010.04.007
- Speight, M.R., Hunter, M.D. & Watt, A.D. (2008). *Ecology of insects. Concepts and applications*. John Wiley & Sons, Chichester, 628 pp.
- Squires, S.E., Hermanutz, L. & Dixon, P.L. (2009). Agricultural insect pest compromises survival of two endemic *Braya* (Brassicaceae). *Biological Conservation*, 142, 203-211.
- Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A.M., Marushia, R.G. & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15(7), 637-648.
- Stange, L.A., Teran, A.L., & Willink, A. (1976). Entomofauna de la provincia biogeográfica del Monte. *Acta zoológica lilloana*, 32, 73-119.
- Steffan-Dewenter, I. (2002). Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology*, 27, 631-637.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschardtke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83(5), 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (1999). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121(3), 432-440.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, R. (1984). *Insects on plants: community patterns and mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Summerville, K.S. (2004). Do smaller forest fragments contain a greater abundance of Lepidopteran crop and forage consumers? *Environmental Entomology*, 33, 234-241.
- Summerville, K. & Crist, T.O. (2002). Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology*, 82, 1360-1370.
- Swinton, S.M., Lupi, F., Robertson, G.P. & Landis, D.A. (2006). Ecosystem services from agriculture: looking beyond the usual suspects. *American Journal of Agricultural Economics*, 88(5), 1160-1166.

- Thies, C. & Tscharntke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285, 893-895.
- Thies, C., Roschewitz, I. & Tscharntke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid–parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101, 18-25.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2008). Interannual landscape changes influence plant–herbivore–parasitoid interactions. *Agriculture, ecosystems & environment*, 125(1), 266-268.
- Thomas, G.D., Ignoffo, C.M., Biever, K.D. & Smith, D.B. (1974). Influence of defoliation and depodding on yield of soybeans. *Journal of Economic Entomology*, 67(5), 683-685.
- Thomas, C.D. & Hanski, I. (1997). Butterfly metapopulations. En: Hanski, I. & Gilpin, M.E. (eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, California. pp 359-386.
- Thompson, J.N. & Pellmyr, O. (1991). Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annual review of entomology*, 36(1), 65-89.
- Thorbek, P. & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41, 526-538.
- Tillman, P.G. (2010). Parasitism and predation of stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) eggs in Georgia corn fields. *Environmental entomology*, 39(4), 1184-1194.
- Tillman, P.G. (2011). Natural biological control of stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) eggs in corn, peanut, and cotton farmscapes in Georgia. *Environmental Entomology*, 40(2), 303-314.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292(5515), 281-284.
- Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. (2005). *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thomson Brooks/Cole, Stamford.
- Trumper, E.V. & Edelstein, J.D. (2008). *Chinchas fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Ediciones INTA, Manfredi.
- Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T.O., Kleijn, D., Rand, T.A., Tylianakis, J.M., van Nouhuys, S. & Vidal, S. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological control*, 43(3), 294-309.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998). Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology*, 35, 708-719.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005a). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874.
- Tscharntke, T., Rand, T.A. & Bianchi, F.J. (2005b). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop–noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 421-432.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. (2002). Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research*, 17, 229-239.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H. & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes – eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661-685.
- Tylianakis, J.M., Tscharntke, T. & Klein, A.M. (2006). Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid–host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 87(12), 3047-3057.

- Uden, D.R., Hellman, M.L., Angeler, D.G. & Allen, C.R. (2014). The role of reserves and anthropogenic habitats for functional connectivity and resilience of ephemeral wetlands. *Ecological Applications*, 24, 1569-1582.
- Ulrich, H. (2004). Predation by adult Dolichopodidae (Diptera): a review of literature with an annotated prey-predator list. *Studia dipterologica*, 11(2), 369-403.
- Valladares, G., Cagnolo, L. & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299-305.
- Valladares, G., Salvo, A. & Cagnolo, L. (2006). Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology*, 20(1), 212-217.
- Van de Bund, C.F. & Helle, W. (1960). Investigations on the *Tetranychus urticae* complex in north-west Europe (Acari: Tetranychidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 3(2), 142-156.
- Van Dyck, H. & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, 6, 535-545.
- Van Lenteren, J.C. & Bueno, V.H. (2003). Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl*, 48(2), 123-139.
- Veech, J.A. & Crist, T.O. (2009). PARTITION 3.0 user's manual (unpublished document).
- Veres, A., Petit, S., Conord, C. & Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 110-117.
- Veres, A.T.F. & Szalkai, G. (2006). The damage pattern of *Helicoverpa armigera* and *Ostrinia nubilalis* in relation to landscape attributes – comparing two databases of Hungary at country level. *IOBC/wprs Bulletin* 29, 153-156.
- Vicentini, R. & Jimenez, H.A. (1977). El vaneó de los frutos en soja. En: V Reunión Técnica Nacional de Soja. Miramar. Tomo I, 71-89.
- Wahlberg, N., Klemetti, T., Selonen, V. & Hanski, I. (2002). Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia*, 130(1), 33-43.
- Warwick, R.M. & Clarke, K.R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129(1), 301-305.
- Weibull, A.C., Bengtsson, J. & Nohlgren, E. (2000). Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, 23(6), 743-750.
- Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Vaissière, B.E., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J.C., Kunin, W.E., Settele, J. & Steffan-Dewenter, I. (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, 78(4), 653-671.
- Wiens, J.A., Crawford, C.S. & Gosz, J.R. (1985). Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*, 45, 421-427.
- Wiens, J.A., Chr, N., Van Horne, B. & Ims, R.A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 63, 369-380.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D. P., LeBuhn, G. & Aizen, M.A. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8), 2068-2076.
- Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I. R. & Tabarelli, M. (2008). Plant herbivore interactions at the forest edge. En: Lüttge, U., Beyschlag, W. & Murata, J. (Eds.). *Progress in Botany*. Springer, Berlin- Heidelberg, pp. 423-448.
- With, K.A. & Crist, T.O. (1995). Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology*, 76, 2446-2459.
- Wyckhuys, K.A., Lu, Y., Morales, H., Vazquez, L.L., Legaspi, J.C., Eliopoulos, P.A. & Hernandez, L.M. (2013). Current status and potential of conservation biological control for agriculture in the developing world. *Biological Control*, 65(1), 152-167.

- Yachi, S. & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 1463-1468.
- Yeargan, K.V. (1980). Effects of temperature on developmental rate of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 73(3), 339-342.
- Yeargan, K. V. (1983). Effects of temperature on developmental rate of *Trissolcus euschisti* (Hymenoptera: Scelionidae), a parasite of stink bug eggs. *Annals of the Entomological Society of America*, 76(4), 757-760.
- Zaccagnini, M. & Calamari, N. (2001). Labranzas conservacionistas, siembra directa y biodiversidad. En: Panigatti, J.L., Buschiazzo, D. & Marelli, H. (eds.). *Siembra Directa II*. INTA, Buenos Aires. Pp. 29-68.
- Zak, M.R, Cabido, M. & Hodgson, J.G. (2004). Do subtropical seasonal forest in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120, 589-598.
- Zak, M.R., Cabido, M., Cáceres, D. & Díaz, S. (2008). What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management*, 42, 181-189.
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K. & Swinton, S.M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological economics*, 64(2), 253-260.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, NY, USA.



**Anexo 1** – Lista de especies colectadas en bosque Chaqueño Serrano y cultivo de soja. Para cada morfoespecie se indican el orden, suborden, infraorden, superfamilia, familia, subfamilia (cuando fue posible determinarla) y grupo funcional. La columna N° identifica a cada morfoespecie dentro de cada orden. En categoría inferior se menciona la tribu, género o especie en los casos que pudo ser determinado. Los grupos funcionales son: DE = detritívoro; FI = fitófago; FU = fungívoro; NE = necrófago; O = otro; OM = omnívoro; PA = parasitoide; PO = polinizador; PR = predador; PS = parásito.

Orden	Suborden	Infraorden	Superfamilia	Familia	Subfamilia	N°	Grupo funcional	Categoría inferior
Araneae	Araneomorphae		Araneoidea	Araneidae		27	PR	
				Araneidae		29	PR	
				Araneidae		33	PR	
				Araneidae		38	PR	
				Araneidae		43	PR	
				Araneidae		47	PR	
				Araneidae		59	PR	
				Araneidae		69	PR	
				Araneidae		70	PR	
				Linyphiidae		31	PR	
			Corinnoidea	Coriniidae		18	PR	
			Dictynoidea	Anyphaenidae		14	PR	
				Anyphaenidae		17	PR	
				Anyphaenidae		55	PR	
				Anyphaenidae		57	PR	
			Lycosoidea	Lycosidae		13	PR	
				Lycosidae		13	PR	
			Salticoidea	Salticidae		15	PR	
				Salticidae		19	PR	
				Salticidae		24	PR	
				Salticidae		26	PR	
				Salticidae		39	PR	
				Salticidae		40	PR	
				Salticidae		46	PR	
				Salticidae		60	PR	
			Thomisoidea	Thomisidae		16	PR	
				Thomisidae		49	PR	
Collembola			Sminthuroidea	Isotomidae		2	DE	
	Poduromorpha		Onychiuroidea	Onychiuridae		3	DE	
			Sminthuroidea	Sminthuridae		1	DE	
Blattaria			Blattoidea	Blattidae		2	DE	
				Blattidae		6	DE	
				Blattidae		5	DE	
		Isoptera		Termitidae		4	DE	
		Isoptera		Termitidae			DE	
Mantodea				Mantidae		1	PR	
				Mantidae		3	PR	
				Mantidae		5'	PR	
Coleoptera	Adephaga	Geodephaga	Caraboidea	Carabidae	Cicindellinae	241	PR	
Coleoptera				Carabidae		66	PR	
Coleoptera				Carabidae		123	PR	
Coleoptera				Carabidae		136	PR	
Coleoptera				Carabidae		156	PR	
Coleoptera				Carabidae		160	PR	
Coleoptera				Carabidae		168	PR	
Coleoptera				Carabidae		172	PR	
Coleoptera				Carabidae		194	PR	
Coleoptera				Carabidae		195	PR	
Coleoptera				Carabidae		229	PR	
Coleoptera				Carabidae		230	PR	
Coleoptera				Carabidae		234	PR	
Coleoptera				Carabidae		235	PR	

Coleoptera	Adephaga	Geodephaga	Caraboidea	Carabidae		251	PR	
Coleoptera				Carabidae		269	PR	
Coleoptera				Carabidae		270	PR	
Coleoptera				Carabidae		279	PR	
Coleoptera				Carabidae		282	PR	
Coleoptera				Carabidae		285	PR	
Coleoptera				Carabidae	Carabidae	3	PR	
Coleoptera				Carabidae	Carabidae	12	PR	
Coleoptera				Carabidae	Carabidae	55	PR	
Coleoptera				Carabidae	Carabidae	57	PR	
Coleoptera	Polyphaga	Bostrichiformia	Bostrichoidea	Anobiidae		99	DE	
Coleoptera				Anobiidae		174	DE	
Coleoptera				Anobiidae		217	FI	
Coleoptera				Anobiidae		221	FI	
Coleoptera				Bostrichidae		53	FI	
Coleoptera				Bostrichidae		137	FI	
Coleoptera		Cucujiformia	Chrysomeloidea	Cerambycidae		164	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		201	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		291	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		65	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		76	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		88	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		207	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		220	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		272	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		286	FI	
Coleoptera				Cerambycidae		290	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	4	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	7	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	68	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	90	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	114	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	115	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	122	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	131	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	143	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	183	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae	Bruchinae	284	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		59	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		74	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		100	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		106	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		107	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		113	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		117	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		121	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		130	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		139	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		161	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		179	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		180	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		186	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		189	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		288	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		289	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		293	FI	
Coleoptera				Chrysomelidae		295	FI	
Coleoptera			Cleroidea	Cleridae		210	PR	
Coleoptera				Cleridae		218	PR	

Coleoptera	Polyphaga	Cucujiformia	Cleroidea	Cleridae		219	PR	
Coleoptera				Cleridae		225	PR	
Coleoptera				Melyridae		267	OM	
Coleoptera				Trogossitidae		31	PR	
Coleoptera			Cucujoidea	Coccinellidae	Coccinellinae	10	PR	<i>Eriopis magallanica</i>
Coleoptera				Coccinellidae	Scymninae	22	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		24	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		30	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		45	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		48	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		60	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		72	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		85	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		86	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		110	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		120	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		124	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		128	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		129	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		144	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		153	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		167	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		188	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		236	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		237	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		264	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		268	PR	
Coleoptera				Coccinellidae		277	PR	
Coleoptera				Corylophidae		96	FU	
Coleoptera				Corylophidae		152	FU	
Coleoptera				Corylophidae		253	FU	
Coleoptera				Cryptophagidae		14	DE	
Coleoptera				Cryptophagidae		42	DE	
Coleoptera				Cucujidae		69	DE	
Coleoptera				Cucujidae		226	DE	
Coleoptera				Lathridiidae		46	DE	
Coleoptera				Lathridiidae		79	DE	
Coleoptera				Monotomidae	Rhizophaginae	252	PR	
Coleoptera				Nitidulidae		16	O	
Coleoptera				Nitidulidae		17	O	
Coleoptera				Nitidulidae		19	O	<i>Conotelus</i>
Coleoptera				Nitidulidae		20	O	
Coleoptera				Nitidulidae		36	O	
Coleoptera				Nitidulidae		98	O	
Coleoptera				Nitidulidae		126	O	
Coleoptera				Nitidulidae		132	O	
Coleoptera				Nitidulidae		135	O	
Coleoptera				Nitidulidae		138	O	
Coleoptera				Nitidulidae		149	O	<i>Smicrips</i>
Coleoptera				Nitidulidae		173	O	
Coleoptera				Nitidulidae		283	O	
Coleoptera				Passandridae		58	PA	
Coleoptera				Passandridae		162	PA	
Coleoptera				Phalacridae		95	FU	
Coleoptera				Phalacridae		147	FU	
Coleoptera				Phalacridae		248	FU	
Coleoptera				Phalacridae		256	FU	
Coleoptera			Curculionoidea	Curculionidae	Scolytinae	278	FI	

Coleoptera	Polyphaga	Cucujiformia	Curculionoidea	Curculionidae		5	FI	
Coleoptera				Curculionidae		61	FI	
Coleoptera				Curculionidae		92	FI	
Coleoptera				Curculionidae		103	FI	
Coleoptera				Curculionidae		112	FI	
Coleoptera				Curculionidae		118	FI	
Coleoptera				Curculionidae		134	FI	
Coleoptera				Curculionidae		146	FI	
Coleoptera				Curculionidae		154	FI	
Coleoptera				Curculionidae		159	FI	
Coleoptera				Curculionidae		163	FI	
Coleoptera				Curculionidae		170	FI	
Coleoptera				Curculionidae		177	FI	
Coleoptera				Curculionidae		185	FI	
Coleoptera				Curculionidae		190	FI	
Coleoptera				Curculionidae		191	FI	
Coleoptera				Curculionidae		196	FI	
Coleoptera				Curculionidae		197	FI	
Coleoptera				Curculionidae		198	FI	
Coleoptera				Curculionidae		200	FI	
Coleoptera				Curculionidae		202	FI	
Coleoptera				Curculionidae		203	FI	
Coleoptera				Curculionidae		208	FI	
Coleoptera				Curculionidae		246	FI	
Coleoptera				Curculionidae		250	FI	
Coleoptera				Curculionidae		257	FI	
Coleoptera				Curculionidae		274	FI	
Coleoptera				Curculionidae		275	FI	
Coleoptera				Curculionidae		276	FI	
Coleoptera				Curculionidae		294	FI	
Coleoptera			Tenebrionoidea	Anthicidae		41	OM	
Coleoptera				Anthicidae		158	OM	
Coleoptera				Anthicidae		214	OM	
Coleoptera				Anthicidae		266	OM	
Coleoptera				Meloidae		199	FI	
Coleoptera				Meloidae		263	FI	
Coleoptera				Mordellidae		6	O	
Coleoptera				Mordellidae		26	O	
Coleoptera				Mordellidae		39	O	
Coleoptera				Mordellidae		97	O	
Coleoptera				Mordellidae		151	O	
Coleoptera				Mordellidae		244	O	
Coleoptera				Mycetophagidae		18	FU	
Coleoptera				Mycetophagidae		21	FU	
Coleoptera				Mycetophagidae		25	FU	
Coleoptera				Rhipiphoridae		209	PA	
Coleoptera				Tenebrionidae	Alleculinae	2	O	
Coleoptera				Tenebrionidae	Alleculinae	133	O	
Coleoptera				Tenebrionidae	Lagriinae	184	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae	Lagriinae	192	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		87	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		193	DE	
Coleoptera				Tenebrionidae		213	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		224	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		240	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		255	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		281	FI	
Coleoptera				Tenebrionidae		292	FI	
Coleoptera				Zopheridae	Colydiinae	223	FU	

Coleoptera	Polyphaga	Elateriformia	Buprestoidea	Buprestidae		9	FI	
Coleoptera				Buprestidae		75	FI	
Coleoptera				Buprestidae		82	FI	
Coleoptera				Buprestidae		141	FI	
Coleoptera			Byrrhoidea	Chelonariidae		56	DE	
Coleoptera				Chelonariidae		216	DE	
Coleoptera				Chelonariidae		249	DE	
Coleoptera				Ptilodactylidae		273	DE	
Coleoptera			Dascilloidea	Dascillidae		80	DE	
Coleoptera			Elateroidea	Cantharidae		34	PR	
Coleoptera				Cantharidae		52	PR	
Coleoptera				Cantharidae		54	PR	
Coleoptera				Cantharidae		247	PR	
Coleoptera				Elateridae		1	FI	
Coleoptera				Elateridae		32	FI	
Coleoptera				Elateridae		33	FI	
Coleoptera				Elateridae		91	FI	
Coleoptera				Elateridae		127	FI	
Coleoptera				Elateridae		140	FI	
Coleoptera				Elateridae		157	FI	
Coleoptera				Elateridae		205	FI	
Coleoptera				Elateridae		254	FI	
Coleoptera				Lampyridae		8	PR	
Coleoptera				Lampyridae		142	PR	
Coleoptera				Lampyridae		155	PR	
Coleoptera				Lampyridae		178	PR	
Coleoptera				Phengodidae		11	PR	
Coleoptera				Throscidae		23	FI	
Coleoptera		Scarabaeiformia	Scarabaeoidea	Scarabaeidae	Scarabaeinae	13	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae	Rutelinae	28	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		50	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		51	O	
Coleoptera				Scarabaeidae		89	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		104	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		169	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		175	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		187	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		206	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		215	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		233	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		245	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		265	FI	
Coleoptera				Scarabaeidae		271	DE	
Coleoptera				Scarabaeidae		280	DE	
Coleoptera		Staphyliniformia	Histeroidea	Histeridae		81	PR	
Coleoptera				Histeridae		211	PR	
Coleoptera				Histeridae		222	PR	
Coleoptera				Histeridae		258	PR	
Coleoptera				Sphaeritidae		287	DE	
Coleoptera			Staphylinoidea	Leiodidae		171	FU	
Coleoptera				Ptilliidae		145	FU	
Coleoptera				Ptilliidae		243	FU	
Coleoptera				Staphylinidae	Scaphidiinae	150	PR	
Coleoptera				Staphylinidae	Scaphidiinae	182	PR	
Coleoptera				Staphylinidae	Scydmaeninae	108	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		15	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		27	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		38	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		43	PR	

Coleoptera	Polyphaga	Staphyliniformia	Staphylinioidea	Staphylinidae		47	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		49	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		62	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		64	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		70	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		71	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		73	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		77	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		78	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		84	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		93	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		94	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		101	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		111	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		116	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		119	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		125	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		165	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		166	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		176	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		181	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		204	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		227	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		228	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		238	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		239	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		242	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		260	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		261	PR	
Coleoptera				Staphylinidae		262	PR	
Diptera	Brachycera	Asilomorpha	Asiloidea	Asilidae		65	PR	
Diptera				Asilidae		69	PR	
Diptera				Asilidae		168	PR	
Diptera				Bombyllidae		30	PO	
Diptera				Therevidae		58	O	
Diptera				Therevidae		66	O	
Diptera				Therevidae		68	O	
Diptera			Empidoidea	Dolichopodidae		34	PR	
Diptera				Dolichopodidae		35	PR	
Diptera				Dolichopodidae		36	PR	
Diptera				Dolichopodidae		52	PR	
Diptera				Dolichopodidae		81	PR	
Diptera				Dolichopodidae		105	PR	
Diptera				Empididae		50	PR	
Diptera				Empididae		99	PR	
Diptera				Empididae		110	PR	
Diptera				Empididae		131	PR	
Diptera		Muscomorpha	Carnoidea	Carnidae		174	DE	
Diptera				Chloropidae		82	FI	
Diptera			Conopoidea	Conopidae		112	PA	
Diptera			Ephydroidea	Curtonotidae		109	DE	
Diptera				Drosophilidae		39	DE	
Diptera				Drosophilidae		63	DE	
Diptera				Ephydridae		130	FI	
Diptera				Ephydridae		169	FI	
Diptera			Muscoidea	Anthomyiidae		97	DE	
Diptera				Anthomyiidae		119	DE	
Diptera				Muscidae		11	DE	
Diptera				Muscidae		12	DE	

Diptera	Brachycera	Muscomorpha	Muscoidea	Muscidae		22	DE	
Diptera				Muscidae		25	DE	
Diptera				Muscidae		57	DE	
Diptera				Muscidae		161	DE	
Diptera				Scatophagidae		8	DE	
Diptera				Scatophagidae		9	DE	
Diptera				Scatophagidae		10	DE	
Diptera				Scatophagidae		14	DE	
Diptera				Scatophagidae		18	DE	
Diptera				Scatophagidae		32	DE	
Diptera				Scatophagidae		41	DE	
Diptera				Scatophagidae		71	DE	
Diptera			Oestroidea	Calliphoridae		1	NE	
Diptera				Calliphoridae		7	NE	
Diptera				Calliphoridae		26	NE	
Diptera				Calliphoridae		27	NE	
Diptera				Calliphoridae		33	NE	
Diptera				Calliphoridae		55	NE	
Diptera				Calliphoridae		117	NE	
Diptera				Calliphoridae		135	NE	
Diptera				Calliphoridae		156	NE	
Diptera				Tachinidae		2	PA	
Diptera				Tachinidae		21	PA	
Diptera				Tachinidae		29	PA	
Diptera				Tachinidae		67	PA	
Diptera				Tachinidae		70	PA	
Diptera				Tachinidae		84	PA	
Diptera				Tachinidae		85	PA	
Diptera				Tachinidae		87	PA	
Diptera				Tachinidae		88	PA	
Diptera				Tachinidae		89	PA	
Diptera				Tachinidae		96	PA	
Diptera				Tachinidae		98	PA	
Diptera				Tachinidae		108	PA	
Diptera				Tachinidae		118	PA	
Diptera				Tachinidae		123	PA	
Diptera				Tachinidae		129	PA	
Diptera				Tachinidae		4'	PA	
Diptera			Platypezoidea	Phoridae		43	DE	
Diptera				Phoridae		44	DE	
Diptera				Phoridae		60	DE	
Diptera				Phoridae		148	DE	
Diptera				Phoridae		160	DE	
Diptera				Platypezidae		56	FU	
Diptera			Sarcophagoidea	Sarcophagidae		3	NE	
Diptera				Sarcophagidae		4	NE	
Diptera				Sarcophagidae		5	NE	
Diptera				Sarcophagidae		6	NE	
Diptera				Sarcophagidae		13	NE	
Diptera				Sarcophagidae		15	NE	
Diptera				Sarcophagidae		16	NE	
Diptera				Sarcophagidae		17	NE	
Diptera				Sarcophagidae		19	NE	
Diptera				Sarcophagidae		20	NE	
Diptera				Sarcophagidae		23	NE	
Diptera				Sarcophagidae		24	NE	
Diptera				Sarcophagidae		28	NE	
Diptera				Sarcophagidae		31	NE	
Diptera				Sarcophagidae		92	NE	

Diptera	Brachycera	Muscomorpha	Sarcophagoidea	Sarcophagidae		139	NE	
Diptera			Sciomyzoidea	Sciomyzidae		166	O	
Diptera				Sepsidae		59	DE	
Diptera				Sepsidae		64	DE	
Diptera			Spaeroceroidea	Heleomyzidae		94	DE	
Diptera			Spaeroceroidea	Heleomyzidae		140	DE	
Diptera			Syrphoidea	Pipunculidae		48	PA	
Diptera				Pipunculidae		111	PA	
Diptera				Pipunculidae		120	PA	
Diptera				Pipunculidae		121	PA	
Diptera				Pipunculidae		122	PA	
Diptera				Pipunculidae		151	PA	
Diptera				Syrphidae		72	PO	
Diptera				Syrphidae		86	PO	<i>Eristalis</i>
Diptera				Syrphidae		158	PO	
Diptera				Syrphidae		165	PO	
Diptera				Syrphidae		175	PR	
Diptera			Tephritoidea	Piophilidae		47	NE	
Diptera				Piophilidae		51	NE	
Diptera				Piophilidae		78	DE	
Diptera				Piophilidae		145	NE	
Diptera				Tephritidae		49	FI	
Diptera				Tephritidae		54	FI	
Diptera				Tephritidae		91	FI	
Diptera				Tephritidae		136	FI	
Diptera				Tephritidae		143	FI	
Diptera				<b>Ulidiidae</b>		107	FI	
Diptera				<b>Ulidiidae</b>		116	FI	
Diptera		Tabanomorpha	Stratiomyoidea	Stratiomyidae		147	DE	
Diptera			Tabanoidea	Tabanidae		76	O	
Diptera		Xylophagomorpha	Xylophagoidea	Xylophagidae		125	DE	
Diptera	Nematocera	Bibionomorpha	Sciaroidea	Cecidomyiidae		40	FI	
Diptera				Cecidomyiidae		42	FI	
Diptera				Cecidomyiidae		101	FI	
Diptera				Cecidomyiidae		113	FI	
Diptera				Cecidomyiidae		163	FI	
Diptera				Mycetophilidae		77	FU	
Diptera				Mycetophilidae		95	FU	
Diptera				Mycetophilidae		100	FU	
Diptera				Mycetophilidae		114	FU	
Diptera				Sciaridae		38	DE	
Diptera				Sciaridae		73	DE	
Diptera				Sciaridae		90	DE	
Diptera				Sciaridae		93	DE	
Diptera				Sciaridae		103	DE	
Diptera				Sciaridae		137	DE	
Diptera				Sciaridae		171	DE	
Diptera				Sciaridae		173	DE	
Diptera				Sciaridae		102'	DE	
Diptera		Culicomorpha	Chironomoidea	Chironomidae		61	DE	
Diptera				Chironomidae		75	DE	
Diptera				Chironomidae		104	DE	
Diptera				Chironomidae		142	DE	
Diptera				Chironomidae		149	DE	
Diptera				Simuliidae		170	HE	
Diptera			Culicoidea	Culicidae		37	O	
Diptera				Culicidae		46	O	
Diptera				Culicidae		115	DE	
Diptera		Psychodomorpha	Psychodoidea	Psychodidae		128	DE	

Diptera	Nematocera	Psychodomorpha	Psychodoidea	Psychodidae		138	DE	
Diptera			Scatopsoidea	Scatopsidae		45	DE	
Diptera				Scatopsidae		133	DE	
Diptera		Tipulomorpha	Tipuloidea	Tipulidae		141	FI	
Hymenoptera	Apocrita	Aculeata	Apoidea	Andrenidae		127	PO	
Hymenoptera				Andrenidae		136	PO	
Hymenoptera				Andrenidae		192	PO	
Hymenoptera				Andrenidae		316	PO	
Hymenoptera				Andrenidae		442	PO	
Hymenoptera				Andrenidae		184'	PO	
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	43	PO	
Hymenoptera				<b>Apidae</b>	<b>Anthophorinae</b>	86	PO	<b>Emphorini</b>
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	181	PO	
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	182	PO	
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	195	PO	
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	196	PO	
Hymenoptera				Apidae	<b>Anthophorinae</b>	348	PO	
Hymenoptera				<b>Apidae</b>	<b>Anthophorinae</b>	372	PO	<b>Eucerini</b>
Hymenoptera				Apidae	Anthophorinae	385	PO	
Hymenoptera				Apidae	Apinae	6	PO	
Hymenoptera				Apidae	Apinae	14	PO	Apini
Hymenoptera				Apidae	Apinae	222	PO	
Hymenoptera				Apidae	Apinae	282	PO	
Hymenoptera				Apidae	Apinae	406	PO	Centridini
Hymenoptera				Apidae	Apinae	416	PO	Centridini
Hymenoptera				Apidae	Nomadinae	419	O	
Hymenoptera				<b>Apidae</b>	<b>Xylocopinae</b>	430	PO	<b>Xylocopini</b>
Hymenoptera				Colletidae		197	PO	
Hymenoptera				Crabronidae		11	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		12	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		119	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		126	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		180	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		394	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		441'	PR	
Hymenoptera				Crabronidae		443	PR	
Hymenoptera				Halictidae		7	PO	
Hymenoptera				Halictidae		8	PO	
Hymenoptera				Halictidae		10	PO	
Hymenoptera				Halictidae		13	PO	
Hymenoptera				Halictidae		16	PO	
Hymenoptera				Halictidae		49	PO	
Hymenoptera				Halictidae		64	PO	
Hymenoptera				Halictidae		88	PO	
Hymenoptera				Halictidae		98	PO	
Hymenoptera				Halictidae		120	PO	
Hymenoptera				Halictidae		121	PO	
Hymenoptera				Halictidae		125	PO	
Hymenoptera				Halictidae		130	PO	
Hymenoptera				Halictidae		138	PO	
Hymenoptera				Halictidae		165	PO	
Hymenoptera				Halictidae		198	PO	
Hymenoptera				Halictidae		251	PO	
Hymenoptera				Halictidae		350	PO	
Hymenoptera				Halictidae		370	PO	
Hymenoptera				Halictidae		371	PO	
Hymenoptera				Halictidae		407	PO	
Hymenoptera				Halictidae		433	PO	
Hymenoptera				Halictidae		7'	PO	

Hymenoptera	Apocrita	Aculeata	Apoidea	Megachilidae	Megachilinae	405	PO	Megachilini
Hymenoptera				Megachilidae		124	PO	
Hymenoptera				Megachilidae		183	PO	
Hymenoptera				Megachilidae		390	PO	
Hymenoptera				Sphecidae	Ampulacinae	281	PR	
Hymenoptera				Sphecidae		44	PR	
Hymenoptera				Sphecidae		75	PR	
Hymenoptera				Sphecidae		87	PR	
Hymenoptera				Sphecidae		150	PR	
Hymenoptera				Sphecidae		311	PR	
Hymenoptera			Vespoidea	Bethylidae		248	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		308	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		345	PA	
Hymenoptera				Formicidae		28	O	
Hymenoptera				Formicidae		39	O	
Hymenoptera				Formicidae		56	O	
Hymenoptera				Formicidae		58	O	
Hymenoptera				Formicidae		72	O	
Hymenoptera				Formicidae		73	O	
Hymenoptera				Formicidae		74	O	
Hymenoptera				Formicidae		89	O	
Hymenoptera				Formicidae		90	O	
Hymenoptera				Formicidae		95	O	
Hymenoptera				Formicidae		102	O	
Hymenoptera				Formicidae		103	O	
Hymenoptera				Formicidae		104	O	
Hymenoptera				Formicidae		105	O	
Hymenoptera				Formicidae		106	O	
Hymenoptera				Formicidae		117	O	
Hymenoptera				Formicidae		128	O	
Hymenoptera				Formicidae		129	O	
Hymenoptera				Formicidae		139	O	
Hymenoptera				Formicidae		145	O	
Hymenoptera				Formicidae		152	O	
Hymenoptera				Formicidae		188	O	
Hymenoptera				Formicidae		189	O	
Hymenoptera				Formicidae		190	O	
Hymenoptera				Formicidae		200	O	
Hymenoptera				Formicidae		211	O	
Hymenoptera				Formicidae		214	O	
Hymenoptera				Formicidae		215	O	
Hymenoptera				Formicidae		226	O	
Hymenoptera				Formicidae		228	O	
Hymenoptera				Formicidae		240	O	
Hymenoptera				Formicidae		241	O	
Hymenoptera				Formicidae		256	O	
Hymenoptera				Formicidae		262	O	
Hymenoptera				Formicidae		267	O	
Hymenoptera				Formicidae		268	O	
Hymenoptera				Formicidae		269	O	
Hymenoptera				Formicidae		329	O	
Hymenoptera				Formicidae		334	O	
Hymenoptera				Formicidae		335	O	
Hymenoptera				Formicidae		346	FI	<i>Acromyrmex</i>
Hymenoptera				Formicidae		391	O	
Hymenoptera				Formicidae		437	O	
Hymenoptera				Mutillidae		66	PA	
Hymenoptera				Mutillidae		187	PA	
Hymenoptera				Mutillidae		199	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Aculeata	Vespoidea	Mutillidae		387	PA	
Hymenoptera				Mutillidae		396	PA	
Hymenoptera				Mutillidae		415	PA	
Hymenoptera				Mutillidae		418	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		45	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		85	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		166	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		179	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		218	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		246	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		261	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		265	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		280	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		303	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		322	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		328	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		355	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		368	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		375	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		382	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		392	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		393	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		395	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		432	PA	
Hymenoptera				Pompilidae		441	PA	
Hymenoptera				Scoliidae		1	PO	
Hymenoptera				Scoliidae		435	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		297	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		312	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		354	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		388	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		411	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		420	PA	
Hymenoptera				Tiphidae		421	PA	
Hymenoptera				Vespidae		2	PR	
Hymenoptera				Vespidae		3	PR	
Hymenoptera				Vespidae		5	PR	
Hymenoptera				Vespidae		42	PR	
Hymenoptera				Vespidae		46	PR	
Hymenoptera				Vespidae		47	PR	
Hymenoptera				Vespidae		48	PR	
Hymenoptera				Vespidae		123	PR	
Hymenoptera				Vespidae		310	PR	
Hymenoptera				Vespidae		340	PR	
Hymenoptera				Vespidae		434	PR	
Hymenoptera		Parasitica	Ceraphronoidea	Ceraphronidae		29	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		84	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		91	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		114	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		115	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		158	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		174	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		186	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		225	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		244	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		245	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		255	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		278	PA	
Hymenoptera				Ceraphronidae		344	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Parasitica	Ceraphronoidea	Ceraphronidae		244'	PA	
Hymenoptera				Megaspilidae		410	PA	
Hymenoptera			Chalcidoidea	Chalcididae	Dirhininae	162	PA	<i>Dirhinus</i>
Hymenoptera				Chalcididae		68	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		69	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		78	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		107	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		140	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		141	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		201	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		345	PA	
Hymenoptera				Chalcididae		397	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae	Encyrtinae	82	PA	<i>Copidosoma</i>
Hymenoptera				Encyrtidae	Encyrtinae	263	PA	<i>Copidosoma</i>
Hymenoptera				Encyrtidae	Encyrtinae	386	PA	<i>Cerapterocerus</i>
Hymenoptera				Encyrtidae		26	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		30	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		38	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		62	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		132	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		147	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		160	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		212	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		233	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		242	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		264	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		272	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		275	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		288	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		297'	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		299	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		318	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		324	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		326	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		333	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		336	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		343	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		352	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		367	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		377	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		398	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		424	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		428	PA	
Hymenoptera				Encyrtidae		297'	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Elachertinae	100	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Eulophinae	33	PA	<i>Elachertus</i>
Hymenoptera				Eulophidae	Eulophinae	59	PA	<i>Miotropis</i>
Hymenoptera				Eulophidae	Eulophinae	94	PA	<i>Diglyphus</i>
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	208	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	142	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	238	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	314	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	259	PA	
Hymenoptera				Eulophidae	Tetrastichinae	60	PA	<i>Galeopsomyia</i>
Hymenoptera				Eulophidae		133	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		149	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		173	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		202	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		224	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Parasitica	Chalcidoidea	Eulophidae		276	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		298	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		331	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		365	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		366	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		373	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		417	PA	
Hymenoptera				Eulophidae		427	PA	
Hymenoptera				Eupelmidae		50	PA	
Hymenoptera				Eupelmidae		172	PA	
Hymenoptera				Eupelmidae		381	PA	
Hymenoptera				Eupelmidae		440	PA	
Hymenoptera				Eurytomidae		55	PA	
Hymenoptera				Eurytomidae		110	PA	
Hymenoptera				Eurytomidae		144	PA	<i>Heimbria</i>
Hymenoptera				Eurytomidae		146	PA	
Hymenoptera				Eurytomidae		279	PA	
Hymenoptera				Eurytomidae		357	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		25	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		36	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		41	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		113	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		122	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		134	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		135	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		154	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		156	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		157	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		194	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		229	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		230	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		243	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		254	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		258	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		266	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		270	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		271	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		277	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		283	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		284	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		287	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		290	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		306	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		307	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		309	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		313	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		325	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		337	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		338	PA	
Hymenoptera				Mymaridae		422	PA	
Hymenoptera				Perilampidae		185	PA	
Hymenoptera				Perilampidae		363	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		19	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		63	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		81	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		93	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		109	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		163	PA	
Hymenoptera				Pteromalidae		315	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Parasitica	Chalcidoidea	Pteromalidae		364	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		37	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		40	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		153	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		353	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		404	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		412	PA	
Hymenoptera				Trichogrammatidae		442'	PA	
Hymenoptera			Chrysoidea	Bethylidae	Epirinae	51	PA	
Hymenoptera				Bethylidae	Epirinae	71	PA	
Hymenoptera				Bethylidae	Epyrinae	22	PA	<i>Epyris?</i>
Hymenoptera				Bethylidae		15	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		27	PA	<i>Proseriola</i>
Hymenoptera				Bethylidae		53	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		80	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		92	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		164	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		210	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		216	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		217	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		221	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		285	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		300	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		330	PA	
Hymenoptera				Bethylidae		332	PA	
Hymenoptera				Chrysoidea		369	PA	
Hymenoptera				Dryinidae		131	PA	
Hymenoptera				Dryinidae		184	PA	
Hymenoptera				Dryinidae		361	PA	
Hymenoptera				Plumariidae		234	PA	
Hymenoptera				Plumariidae		431	PA	
Hymenoptera				Sclerogibbidae		24	PA	
Hymenoptera			Cynipoidea	Figitidae	Eucollinae	289	PA	
Hymenoptera				Figitidae	Eucuilinae	31	PA	
Hymenoptera				Figitidae		97	PA	
Hymenoptera				Figitidae		112	PA	
Hymenoptera				Figitidae		429	PA	
Hymenoptera			Evanoidea	Aulacidae		191	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		205	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		232	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		320	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		358	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		389	PA	
Hymenoptera				Evaniidae		408	PA	
Hymenoptera			Ichneumonoidea	Braconidae	Alysiinae	167	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Alysiinae?	57	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Alysiinae	292	PA	<i>Exotela</i>
Hymenoptera				Braconidae	Alysiinae	301	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Aphidinae	236	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Aphidinae	239	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Cheloninae	380	PA	<i>Chelonus</i>
Hymenoptera				Braconidae	Euphorinae	175	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Microgasterinae	54	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Microgasterinae	170	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Microgastiinae	96	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Microgastriinae	143	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Microgastriinae	151	PA	
Hymenoptera				Braconidae	Opiinae	159	PA	<i>Opius</i>
Hymenoptera				Braconidae		9	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Parasitica	Ichneumonoidea	Braconidae		18	PA	
Hymenoptera				Braconidae		76	PA	
Hymenoptera				Braconidae		101	PA	
Hymenoptera				Braconidae		108	PA	
Hymenoptera				Braconidae		161	PA	
Hymenoptera				Braconidae		177	PA	
Hymenoptera				Braconidae		235	PA	
Hymenoptera				Braconidae		302	PA	
Hymenoptera				Braconidae		342	PA	
Hymenoptera				Braconidae		409	PA	
Hymenoptera				Braconidae		423	PA	
Hymenoptera				Braconidae		438	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		17	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		20	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		65	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		67	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		70	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		118	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		137	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		176	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		178	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		203	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		204	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		206	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		209	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		213	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		219	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		220	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		227	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		237	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		247	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		294	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		295	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		296	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		304	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		327	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		349	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		356	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		359	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		360	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		374	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		403	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		413	PA	
Hymenoptera				Ichneumonidae		414	PA	
Hymenoptera			Platygastroidea	Platygastridae		32	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		34	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		79	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		99	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		148	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		252	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		286	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		305	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		317	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		321	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		341	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		362	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		378	PA	<i>Inostemma</i>
Hymenoptera				Platygastridae		384	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		436	PA	

Hymenoptera	Apocrita	Parasitica	Platygastroidea	Platygastridae		186'	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		32'	PA	
Hymenoptera				Platygastridae		379	PA	
Hymenoptera				Scelionidae	Scelioninae	193	PA	<i>Macroteleia</i>
Hymenoptera				Scelionidae	Telenominae	21	PA	<i>Telenomus</i>
Hymenoptera				Scelionidae		4	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		35	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		52	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		61	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		77	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		83	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		116	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		155	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		168	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		169	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		207	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		223	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		249	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		250	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		253	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		257	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		260	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		274	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		291	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		319	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		323	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		339	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		383	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		399	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		400	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		426	PA	
Hymenoptera				Scelionidae		61'	PA	
Hymenoptera			Proctotrupeoidea	Diapriidae		23	PA	
Hymenoptera				Proctotrupeoidea		111	PA	
Hymenoptera	Symphita	Tenthedinoidea	Tenthedinoidea	Argidae		401	FI	
Lepidoptera	Heteroneura	Glossata	Gelechioidea	Gelechiidae			FI	
Lepidoptera			Noctuidioidea	Arctiidae			FI	
Lepidoptera				Noctuidae		1	FI	
Lepidoptera				Noctuidae		12	FI	
Lepidoptera			Papilionoidea	Nymphalidae		2	FI	
Neuroptera	Chrysopoidea	Hemerobiiformia	Chrysopoidea	Chrysopidae		2	PR	
Neuroptera				Chrysopidae		3	PR	
Neuroptera	Hemerobioidea	Hemerobiiformia	Hemerobioidea	Hemerobiidae		1	PR	
Neuroptera		Acridoidea		Hemerobiidae		4	PR	
Orthoptera	Caelifera		Acridoidea	Acrididae		3	FI	
Orthoptera				Acrididae		2	FI	
Orthoptera				Acrididae		4	FI	
Orthoptera				Acrididae		6	FI	
Orthoptera	Ensifera		Grylloidea	Gryllidae		1	FI	
Orthoptera				Gryllidae		3'	DE	
Orthoptera				Gryllidae		5	FI	
Orthoptera		Tettigoniidea	Tettigoniidea	Tettigonidae		1'	PR	
Orthoptera				Tettigonidae		5'	PR	
Odonata	Anisoptera	Epiprocta	Libellulioidea	Libellulidae		1	PR	
Odonata	Anisoptera	Epiprocta	Odonata	Libellulidae		2	PR	
Embioptera						1	DE	
Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadomorpha	Cercopoidea	Cercopidae		95	FI	
Hemiptera				Cercopidae		118	FI	
Hemiptera				Cercopidae		147	FI	

Hemiptera	Auchenorrhyncha	Cicadomorpha	Membracoidea	Aetalionidae		113	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		8	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		9	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		19	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		26	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		27	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		28	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		29	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		35	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		50	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		56	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		61	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		65	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		70	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		71	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		76	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		77	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		78	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		79	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		80	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		97	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		100	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		104	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		107	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		108	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		119	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		120	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		125	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		126	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		127	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		130	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		134	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		135	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		136	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		137	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		138	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		141	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		145	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		148	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		151	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		152	FI	
Hemiptera				Cicadellidae		153	FI	
Hemiptera				Membracidae		12	FI	
Hemiptera				Membracidae		55	FI	
Hemiptera				Membracidae		64	FI	
Hemiptera				Membracidae		114	FI	
Hemiptera				Membracidae		124	FI	
Hemiptera				Membracidae		132	FI	
Hemiptera				Membracidae		161	FI	
Hemiptera				Membracidae		173	FI	
Hemiptera		Fulguomorpha	Fulguoidea	Delphacidae		16	FI	
Hemiptera				Delphacidae		46	FI	
Hemiptera				Delphacidae		92	FI	
Hemiptera				Delphacidae		105	FI	
Hemiptera				Delphacidae		106	FI	
Hemiptera				Derbidae		128	FI	
Hemiptera				Dictyophoridae		162	FI	
Hemiptera				Issidae		115	FI	
Hemiptera				Issidae		154	FI	

Hemiptera	Auchenorrhyncha	Fulguomorpha	Fulguroidea	Issidae		165	FI	
Hemiptera				Issidae		171	FI	
Hemiptera	Heteroptera	Cimicomorpha	Cimicoidea	Anthocoridae		37	PR	
Hemiptera				Anthocoridae		45	PR	
Hemiptera				Anthocoridae		69	PR	
Hemiptera	Heteroptera	Cimicomorpha	Cimicoidea	Cimicidae		177	PS	
Hemiptera				Nabidae		155	PR	
Hemiptera			Miroidea	Miridae		14	FI	
Hemiptera				Miridae		18	FI	
Hemiptera				Miridae		24	FI	
Hemiptera				Miridae		31	FI	
Hemiptera				Miridae		40	FI	
Hemiptera				Miridae		41	FI	
Hemiptera				Miridae		43	FI	
Hemiptera				Miridae		54	FI	
Hemiptera				Miridae		66	FI	
Hemiptera				Miridae		74	FI	
Hemiptera				Miridae		83	FI	
Hemiptera				Miridae		88	FI	
Hemiptera				Miridae		96	FI	
Hemiptera				Miridae		109	FI	Isopinae
Hemiptera				Miridae		121	FI	
Hemiptera				Miridae		122	FI	
Hemiptera				Miridae		170	FI	
Hemiptera			Reduvidae	Reduviidae		1	PR	
Hemiptera				Reduviidae		33	PR	
Hemiptera				Reduviidae		63	PR	
Hemiptera				Reduviidae		72	PR	
Hemiptera				Reduviidae		111	PR	
Hemiptera				Reduviidae		129	PR	
Hemiptera				Reduviidae		168	PR	
Hemiptera				Reduviidae		172	PR	
Hemiptera				Reduviidae		176	PR	
Hemiptera			Tingoidea	Tingidae		13	FI	
Hemiptera				Tingidae		32	FI	
Hemiptera		Enicocephalomorpha	Enicocephaloidea	Enicocephalidae		48	PR	
Hemiptera		Pentatomorpha	Coreoidea	Alydidae		4	FI	
Hemiptera				Coreidae		150	FI	Ninfa
Hemiptera				Coreidae		160	FI	
Hemiptera				Coreidae		169	FI	
Hemiptera				Coreidae		174	FI	
Hemiptera				Cydnidae		6	FI	
Hemiptera				Cydnidae		81	FI	
Hemiptera				Cydnidae		131	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		5	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		52	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		59	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		73	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		84	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		87	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		93	FI	
Hemiptera				Rhopalidae		101	FI	
Hemiptera			Lygaeoidea	Berytidae		30	FI	
Hemiptera				Geocoridae		11	PR	
Hemiptera				Lygaeidae		2	FI	
Hemiptera				Lygaeidae		3	FI	
Hemiptera				Lygaeidae		10	FI	
Hemiptera				Lygaeidae		42	FI	
Hemiptera				Lygaeidae		53	FI	

Hemiptera	Heteroptera	Pentatomorpha	Lygaeoidea	Lygaeidae		82	FI	<i>Cnemodus</i>
Hemiptera				Lygaeidae		110	FI	
Hemiptera				Lygaeidae		164	FI	
Hemiptera			Pentatomoidea	Corimelaenidae	Thyreochorinae	7	FI	
Hemiptera				Corimelaenidae	Thyreochorinae	51	FI	
Hemiptera				Pentatomidae	Edessinae	99	FI	
Hemiptera				Pentatomidae		25	PR	
Hemiptera				Pentatomidae		157	PR	
Hemiptera				Pentatomidae		159	FI	
Hemiptera				Pentatomidae		179	FI	
Hemiptera				Scutelleridae		112	FI	
Hemiptera				Largidae		149	FI	
Hemiptera				Pyrrhocoridae		156	FI	
Hemiptera	Sternorrhyncha		Aphidoidea	Aphididae		20	FI	
Hemiptera				Aphididae		21	FI	
Hemiptera				Aphididae		23	FI	
Hemiptera				Aphididae		38	FI	
Hemiptera				Aphididae		39	FI	
Hemiptera				Aphididae		44	FI	
Hemiptera				Aphididae		47	FI	
Hemiptera				Aphididae		60	FI	
Hemiptera				Aphididae		89	FI	
Hemiptera				Aphididae		90	FI	
Hemiptera				Aphididae		98	FI	
Hemiptera				Aphididae		102	FI	
Hemiptera				Aphididae		116	FI	
Hemiptera				Aphididae		123	FI	
Hemiptera			Coccoidea	Margarodidae		117	O	
Hemiptera			Psylloidea	Psyllidae		15	FI	
Hemiptera				Psyllidae		17	FI	
Hemiptera				Psyllidae		22	FI	
Hemiptera				Psyllidae		57	FI	
Hemiptera				Psyllidae		58	FI	
Hemiptera				Psyllidae		67	FI	
Hemiptera				Psyllidae		75	FI	
Hemiptera				Psyllidae		91	FI	
Hemiptera				Psyllidae		94	FI	
Hemiptera				Psyllidae		103	FI	
Hemiptera				Psyllidae		133	FI	
Hemiptera				Psyllidae		139	FI	
Hemiptera				Psyllidae		142	FI	
Hemiptera				Psyllidae		143	FI	
Hemiptera				Psyllidae		158	FI	
Hemiptera				Psyllidae		175	FI	
Hemiptera				Psyllidae		178	FI	
Psocoptera	Psocetae	Psocomorpha		Psocidae		1	DE	
Psocoptera				Psocidae		2	DE	
Thysanoptera		Tubulifera		Phlaeothripidae		3	FI	
Thysanoptera		Terebrantia		Thripidae		1	FI	
Thysanoptera				Thripidae		2	FI	
Thysanoptera				Thripidae		4	FI	
Thysanoptera				Thripidae		5	FI	

## Anexo 2

Método de captura	Ambiente (riqueza observada)	Riqueza estimada	Chao 1	Jack 1	Bootstrap
Trampa de agua	Bosque (628)	Riqueza estimada	844,49	857,44	733,17
		Complejidad (%)	74,4	73,2	85,7
	Cultivo (580)	Riqueza estimada	778,56	781,13	670,43
		Complejidad (%)	74,5	74,2	86,5
Trampa de caída	Bosque (274)	Riqueza estimada	445,9	415,12	334,25
		Complejidad (%)	61,4	66	81,9
	Cultivo (223)	Riqueza estimada	371,62	343,83	273,27
		Complejidad (%)	60	64,8	81,6

Tabla 1 – Valores de riqueza de especies observados y calculados mediante estimadores no paramétricos y porcentaje de completitud del muestreo para cada estimador para trampas de agua y de caída en bosque y cultivo.

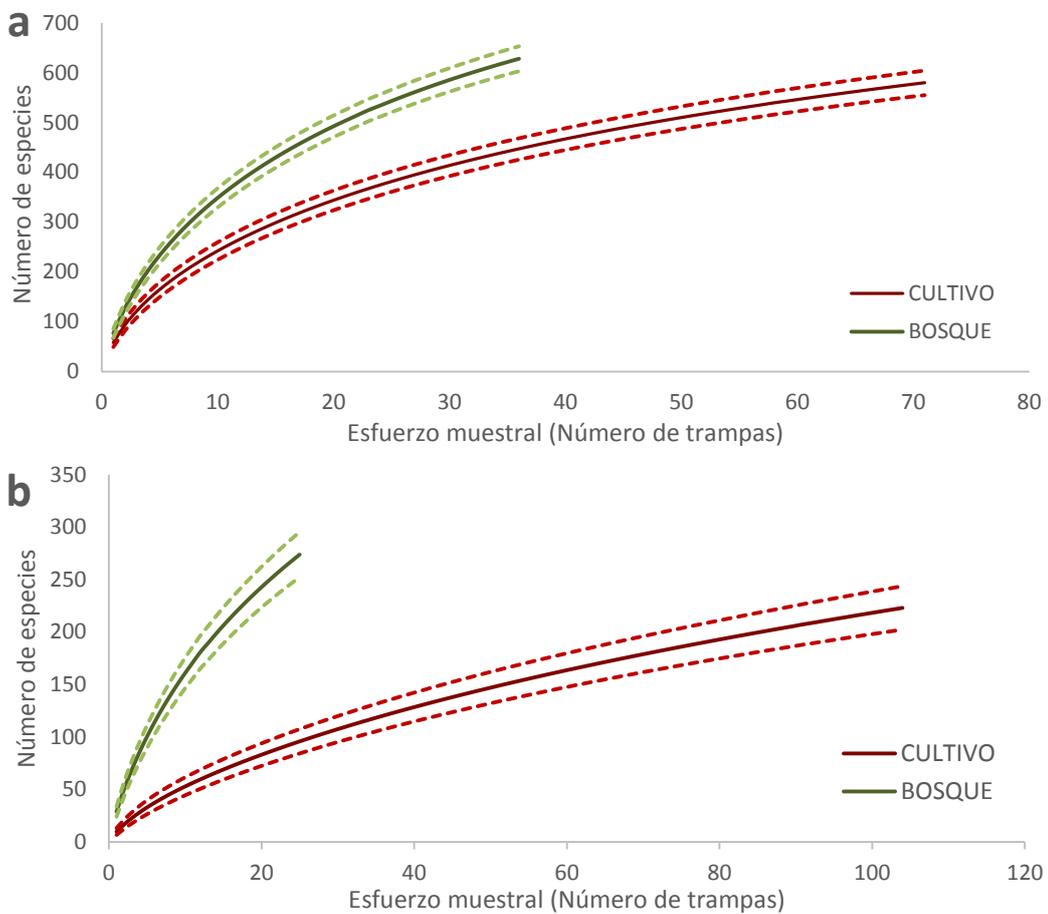


Figura 1 – Curvas de acumulación de especies de bosque y cultivo para (a) trampas de agua y (b) trampas de caída. Se muestra la riqueza y su intervalo de confianza del 95%.