



Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

**“EFECTOS DE LA INTENSIDAD DE DISTURBIO ANTRÓPICO EN BOSQUES
DE ESPINAL Y CHACO SECO SOBRE LAS COMUNIDADES DE
ARTRÓPODOS Y EL NIVEL DE PREDACIÓN”**

Tesinista: Joaquín Arrascaeta

Director: Dr. Ezequiel González

Co-director: Dr. Lucas Enrico

Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC)

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV)

Abril de 2024

**“EFECTOS DE LA INTENSIDAD DE DISTURBIO ANTRÓPICO EN BOSQUES
DE ESPINAL Y CHACO SECO SOBRE LAS COMUNIDADES DE
ARTRÓPODOS Y EL NIVEL DE PREDACIÓN”**

Alumno: Joaquín Arrascaeta



Director: Dr. Ezequiel González



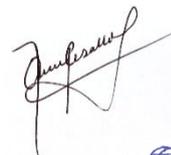
Co-Director: Dr. Lucas Enrico



Tribunal Examinador

- Nombre y Apellido: Alejandra Ceballos
- Nombre y Apellido: Georgina Conti
- Nombre y Apellido: Hernán Becaccece

Firma:



Firma:



Firma:



Calificación: 10 (Diez)

Fecha: 28 de Mayo de 2024

ÍNDICE

Resumen.....	3
Introducción.....	4
Materiales y Métodos.....	10
Resultados.....	15
Discusión.....	27
Bibliografía.....	34
Anexos.....	42

RESUMEN

En las últimas décadas, la provincia de Córdoba ha perdido grandes extensiones de ambientes conservados debido a cambios en el uso de la tierra, resultando en una simplificación a escala de paisaje y en cambios estructurales a escala local. Los artrópodos son un grupo que puede ser perjudicado por estos cambios y los disturbios asociados, afectando también a las funciones ecosistémicas que los involucran. El objetivo de este estudio fue analizar cómo la intensidad de disturbios antrópicos en bosques de Espinal y Chaco Seco a escala local y de paisaje (composición florística y configuración) afectan a la riqueza y abundancia de artrópodos (total y por gremios tróficos) y a la predación por artrópodos y vertebrados. Para esto se seleccionaron 8 sitios de cada ecorregión en la provincia de Córdoba, se muestrearon artrópodos de suelo utilizando trampas pitfall y se cuantificó la predación mediante orugas artificiales. Se colectaron 28.728 artrópodos pertenecientes a 89 especies, siendo las hormigas las más abundantes, mientras que un 22,3% de las orugas artificiales fueron predadas, principalmente por artrópodos. Nuestros principales resultados mostraron que la intensidad de disturbio y la proporción de bosque en el paisaje fueron las variables más influyentes, afectando negativamente a las comunidades de artrópodos de suelo. La abundancia total y de varios grupos en particular, fueron mayores en el Chaco con respecto al Espinal, lo que podría deberse a la mayor pérdida de cobertura boscosa en este último. Por otro lado, la predación total y por artrópodos mostraron el mismo patrón que los artrópodos predadores, aumentando con la intensidad de disturbio en el Chaco, mientras que la predación por artrópodos se relacionó positivamente con la abundancia de predadores. Generar zonas de exclusión ganadera o disminuir la intensidad de disturbios en estos bosques podría ser una forma de aminorar los efectos negativos de la actividad antrópica sobre la abundancia de artrópodos, así como fomentar la restauración de parches degradados.

Agradecimientos

A mi familia, en especial a mis padres, cuyo apoyo a lo largo de estos años fue imprescindible para lograr este objetivo, soportando mis largas sesiones de estudio y acompañando de muchas formas que siempre me dieron fuerzas para seguir.

A Ezequiel Gonzalez, mi director de tesina, cuya presencia en la dirección fue mayor a lo que hubiese esperado, facilitando el proceso en términos logísticos pero también emocionales.

A la universidad pública y sus profesores, la cual no podría decir que me salvó la vida, pero sí que me la cambió por completo.

PALABRAS CLAVE: conservación, ganadería, artrópodos predadores, Chaco Seco, Espinal, disturbio

INTRODUCCIÓN

Desde hace décadas existe una crisis de biodiversidad a escala global, en parte debido a que alrededor del 22% de la cobertura de la superficie terrestre se ha convertido en uso antrópico (Ellis *et al.*, 2021). En particular, los biomas de bosques secos y sabanas se encuentran entre los sistemas con mayor presión por procesos de cambio en los regímenes de uso de la tierra del planeta, siendo transformados hacia sistemas de producción agrícola o ganadera (Hoekstra *et al.*, 2005; MEA 2005). Estos cambios en el uso de la tierra tienen un fuerte impacto negativo sobre la biodiversidad de numerosos grupos (Newbold *et al.*, 2020), y en consecuencia, sobre el funcionamiento de los ecosistemas y servicios ecosistémicos como la provisión de agua y la regulación de la temperatura y fertilidad de los suelos (DeFries *et al.*, 2004).

Los cambios de uso de la tierra pueden evidenciarse a distintas escalas: local, regional y de paisaje. Los patrones de distribución de las especies y la composición de las comunidades están asociados a la variación en la intensidad del uso de la tierra en el pasado y el presente (Foster *et al.*, 1993; Millard *et al.*, 2021), siendo esta historia diferente para cada región. Por ejemplo, los pastizales templados de la Pampa han sido fuertemente reemplazados por cultivos al punto de que actualmente sólo un pequeño porcentaje del área original presenta pastizales naturales en buen estado de conservación, y en muchos casos están fragmentados y esparcidos en pequeños parches, poniendo en serio riesgo de extinción a numerosas especies (Bilenca, 2005). A nivel de paisaje, la simplificación de los mismos se ve reflejada en la pérdida y fragmentación de hábitat, y tiene fuertes efectos sobre la riqueza y abundancia de especies locales (Conceição & De Oliveira, 2010; Fahrig, 2003). De esta forma, paisajes con una alta proporción de ambientes naturales se consideran más favorables para la conservación de la

biodiversidad de distintos grupos (Bianchi *et al.*, 2006; Fahrig, 2013; Tschardtke *et al.*, 2012). A escala local, cambios en la estructura de la vegetación asociados a modificaciones en el uso del suelo provocan disminuciones poblacionales en especies típicas asociadas a la comunidad vegetal original, que en general dependen de una mayor complejidad estructural de estratos (Knuff *et al.*, 2020) y de elementos típicos de ecosistemas conservados como madera en descomposición y microhábitats arbóreos en bosques (Hale *et al.*, 1999; Larrieu *et al.*, 2018).

Un grupo sensible a estos cambios en los ecosistemas son los artrópodos, que responden a disturbios en distintas escalas (González *et al.*, 2015; Schweiger *et al.*, 2005; Seibold *et al.*, 2019). Los artrópodos son un componente fundamental de todos los ecosistemas terrestres, donde participan de múltiples procesos ecosistémicos, teniendo por ejemplo una fuerte influencia indirecta en la productividad primaria y en procesos de reciclado de nutrientes (Seastedt & Crossley, 1984). El suelo es el hábitat más biodiverso del mundo, incluyendo desde los organismos más simples (microbios) a los más complejos (vertebrados) (Anthony *et al.*, 2023). En él, los artrópodos constituyen el 20% de la diversidad, y son importantes para el funcionamiento de los ecosistemas edáficos al actuar como ingenieros ecosistémicos y transformadores de la hojarasca en materia orgánica, mejorando así la calidad del suelo y sus propiedades estructurales (Culliney, 2013), además de estar inmersos en complejas redes de interacciones entre especies de distintos niveles tróficos (Potapov *et al.*, 2023). Se ha demostrado que distintas intensidades en cambios de uso de la tierra pueden disminuir la abundancia de artrópodos de suelo (Siqueira, 2014), alterar la composición de estas comunidades (Gardner *et al.*, 1995; Pérez-Bote & Romero, 2012), o producir una disminución en su riqueza (Blaum *et al.*, 2019; Meijer *et al.*, 2011). Atributos de estas especies, tales como el tamaño corporal y la especialización a recursos o hábitats particulares, pueden también determinar respuestas ante cambios ambientales a diferentes escalas (Burel *et al.*, 2004; Purtauf *et al.*, 2005; Schirmel *et al.*, 2016)

Dentro de los artrópodos de suelo, se destacan las hormigas (Insecta: Formicidae), cuyo impacto en los ambientes terrestres es muy grande dada su gran abundancia y contribución en distintos procesos ecosistémicos (Holldobler and Wilson, 1990). Diferentes especies cumplen distintos roles funcionales, incluyendo algunos de los principales predadores de otros insectos y pequeños invertebrados (Jeanne, 1979), o uno de los grupos de herbívoros más importantes, como ocurre con hormigas cortadoras de hojas, especialmente de géneros *Acromyrmex* y *Atta* (Cherrett, 2019). Si bien las hormigas tienen mucha plasticidad y capacidad de adaptarse a disturbios (Holldobler and Wilson 1990), investigaciones recientes en bosques del Chaco Serrano de Córdoba han

evidenciado que la fragmentación de los mismos produce alteraciones significativas en la composición de las comunidades de hormigas (Gonzalez *et al.*, 2018). Estos cambios afectan de manera diferencial a cada grupo funcional de hormigas, lo que sugiere una compleja respuesta de estos insectos ante la alteración de su hábitat natural. Este fenómeno resalta la importancia de comprender en profundidad cómo las perturbaciones ambientales pueden influir en la estructura y función de las comunidades de hormigas, y cómo estos cambios pueden tener repercusiones en la estabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres.

Otro componente importante de las comunidades de artrópodos son los predadores, ya que regulan las poblaciones de herbívoros actuando como controladores biológicos (Schowalter, 2013; Speight *et al.*, 2008), lo que puede repercutir en cambios en los niveles de herbivoría (Rossetti *et al.*, 2014). La pérdida y fragmentación de hábitat afecta de manera desigual a distintos grupos. En entornos simples caracterizados por una baja proporción de hábitats naturales y una predominancia de cultivos, que resulta en una escasa heterogeneidad ambiental, los predadores son más afectados que los herbívoros (Bianchi *et al.*, 2006; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011). Esta mayor vulnerabilidad se atribuye principalmente a la posición de los predadores en niveles elevados de las cadenas tróficas, donde los efectos de la fragmentación pueden amplificarse, y sus poblaciones generalmente reducirse de forma más aguda en comparación con herbívoros (Holt *et al.*, 1999; Kruess & Tschardtke, 1994), lo cual lleva a un aumento en abundancia de estos por disminución del control “*top-down*” (efectos descendientes desde niveles altos en cadenas tróficas sobre niveles más bajos). A pesar de que diferentes estudios han demostrado cómo los artrópodos predadores responden a cambios de uso de suelo y simplificación de los paisajes (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011; Chaplin-Kramer *et al.*, 2012), cuantificar los efectos directos sobre el proceso ecosistémico de predación resulta más complicado. El uso de técnicas que utilizan presas centinela, como las orugas artificiales, permiten identificar intentos de predación por diferentes grupos de predadores como artrópodos, aves y roedores y así cuantificar la presión relativa de predación de forma práctica (Lövei & Ferrante, 2017). La predación por estos grupos puede mostrar diferentes respuestas a la intensidad de uso y la pérdida de hábitat (Ferrante *et al.*, 2017; Schwab *et al.*, 2020), siendo la predación por roedores menos perjudicada por disturbios antrópicos (Meyer *et al.*, 2019). Por otro lado, distintos estudios han demostrado que la intensidad de predación por artrópodos se correlaciona de manera directa con la abundancia de predadores como carábidos, en particular (Gonzalez *et al.*, 2020; Menalled *et al.*, 1999).

En las últimas décadas, la provincia de Córdoba ha perdido grandes extensiones de ambientes conservados, mayormente debido a la expansión de la frontera agrícola, y al avance de áreas urbanas (Agost, 2015). Como resultado, las provincias fitogeográficas del Espinal y Chaco han sido fuertemente fragmentadas, y gran parte de sus paisajes simplificados (Cabido & Zak, 2010). El estado actual de los bosques del Chaco argentino se caracteriza por una significativa alteración en su composición y configuración del paisaje. En términos de composición, se observa una reducción drástica en la cobertura boscosa en los últimos años, con la transformación de extensas áreas de bosques en tierras agrícolas y urbanizaciones. Esta conversión ha generado un paisaje altamente fragmentado, con la presencia de parches de bosque aislados, densos matorrales espinosos y áreas seminaturales dispersas, resultando también en cambios en la configuración espacial. Asimismo, la fragmentación del paisaje ha llevado a una pérdida considerable de la conectividad entre los hábitats naturales, lo que puede tener graves implicaciones para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Zak *et al.*, 2004). En el caso del Espinal la degradación es más acentuada ya que la transformación de sus ambientes con fines agrícolas tiene una historia más prolongada (Lewis *et al.*, 2009). Estas perturbaciones fragmentaron su extensión original, reduciendo la superficie de bosques en la provincia de Córdoba a sólo el 0,1 % de su superficie original (Zak, 2008), quedando así remanentes que se distribuyen en numerosos fragmentos o relictos, en su mayoría muy pequeños y aislados en un paisaje agrícola (Lewis & Collantes, 1973; Lewis *et al.*, 2004, 2005, 2006; Zak & Cabido, 2004; Verzino & Joseau, 2005; Zak, 2008). La mayoría de estos relictos pertenecen a emprendimientos agropecuarios y están altamente modificados por tala selectiva, uso ganadero e invasión por especies exóticas (Lewis *et al.*, 2009), con cambios en la estructura y composición florística de estos bosques, poniendo en serio riesgo su conservación (Arturi, 2005).

A pesar de que estos cambios en el uso de suelo y simplificación de la estructura del paisaje en bosques del Chaco Seco y el Espinal están bien documentados, y se han descrito algunos efectos sobre procesos y servicios ecosistémicos (Conti *et al.*, 2013, 2014, 2018), todavía se desconoce qué efectos tienen sobre las comunidades de artrópodos de suelo y el proceso de depredación en general. Por este motivo, en el marco del presente trabajo de investigación, nos planteamos los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar los efectos de la intensidad de disturbio por uso antrópico a escala local y de paisaje sobre las comunidades de artrópodos y el proceso ecosistémico de

predación en ecosistemas leñosos del Espinal y del Chaco Seco de Córdoba (Argentina).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar cómo la intensidad de disturbios antrópicos en bosques de Espinal y Chaco Seco a escala local (intensidad del disturbio) y de paisaje (composición y configuración) afectan a la riqueza y abundancia de artrópodos a nivel total y por gremios tróficos.
- Cuantificar, mediante presas centinela, los efectos de la intensidad de disturbios antrópicos en bosques de Espinal y Chaco Seco a escala local (intensidad del disturbio) y de paisaje (composición y configuración) sobre la predación por artrópodos, aves y roedores.
- Evaluar la relación entre la abundancia y diversidad de artrópodos predadores, y la predación por artrópodos observada a campo.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

H1: Distintas intensidades de uso de la tierra por actividades como tala, desmonte y ganadería producen simplificaciones de los paisajes y modificaciones en la estructura de la vegetación, las que repercuten sobre la disponibilidad de recursos y las comunidades de artrópodos.

P1: A nivel de paisaje, sitios simplificados (con bajos porcentajes de cobertura de bosque) tendrán menor abundancia y riqueza de artrópodos que sitios con mayor cobertura boscosa, siendo estos efectos más pronunciados para predadores. Se espera además que estos efectos sean más fuertes en el Espinal, dado el mayor tiempo histórico sujeto a uso antrópico, lo cual resultó en una mayor pérdida de su superficie original. Por otro lado, a escala local, sitios con mayores intensidades de disturbios antrópicos tendrán menor riqueza y abundancia de artrópodos.

H2: La simplificación de los paisajes y la modificación de la estructura vegetal asociada a las distintas intensidades de disturbios antrópicos afectan, de manera indirecta a través de efectos sobre predadores, a la predación. En particular, el grado de tolerancia al disturbio de distintos grupos de predadores determina la magnitud de los efectos sobre la predación.

P2: Los sitios con mayor simplificación de paisajes e intensidad de disturbios presentarán menor predación. Estos efectos serán más pronunciados para la predación por artrópodos, ya que los vertebrados, en particular los roedores, pueden depender en menor medida de la estructura de la vegetación y los ambientes naturales.

H3: La predación por artrópodos es influida tanto por la riqueza de artrópodos predadores presentes en los ecosistemas como por su abundancia. Por un lado, un mayor número de especies puede repercutir en aumentos en el funcionamiento ecosistémico. Alternativamente, la abundancia de especies dominantes puede ser el factor más relevante para los niveles de procesos ecosistémicos.

P3: La predación por artrópodos se relacionará de manera positiva con la diversidad y abundancia de artrópodos predadores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en las Provincias Fitogeográficas del Espinal y Chaco Seco, dentro del Dominio Chaqueño (Cabrera, 1976). En representación del Espinal, los sitios de estudio se seleccionaron dentro de la Subcuenca del Arroyo Tortugas, en el centro-este de la Provincia de Córdoba (Fig. 1 A-B; Lewis *et al.*, 2006). Esta región presenta una muy alta antropización histórica, por lo que los remanentes de bosque son escasos y muy fragmentados (Guida Johnson & Zuleta, 2013; Lewis *et al.*, 2009). Los sitios de muestreo seleccionados se encuentran cercanos a San Antonio de Litin y Noetinger, corresponden al distrito Entrerriense y presentan un estrato arbóreo continuo poco denso dominado por *Neltuma alba*, *Celtis tala*, *Geoffroea decorticans* y *Trithrinax campestris* (Lewis *et al.*, 2006). El clima de la zona es templado húmedo, con una precipitación media anual de 870 mm y una temperatura media anual de 17,5 °C (Weather Spark, 2024).

En representación del Chaco Seco, los sitios de estudio se seleccionaron cercanos a la localidad de Chancaní, ubicada en el departamento de Pocho, en el noroeste de la Provincia de Córdoba (Fig. 1 A,C). Esta región presenta una menor antropización, con pequeños productores que se dedican principalmente a la actividad ganadera caprina y bovina, a la explotación forestal complementada con la cría de animales de granja y el cultivo de pequeñas chacras para autoconsumo (Karlin *et al.*, 2013). En la zona predominan bosques xerófilos, ralos y bajos, dominados por *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco) en bosques prístinos, en tanto que, en zonas de monte con historia de uso forestal, encontramos a *Neltuma flexuosa* (algarrobo negro) como principal especie dominante. Entre las especies secundarias de la masa forestal encontramos a *Parkinsonia praecox* (brea), *Ziziphus mistol* (mistol), *Geoffroea decorticans* (chañar) y *Celtis tala* (tala) (Cabido *et al.*, 1992). La precipitación media anual ronda los 300 a 500 milímetros anuales, con un 70 % concentradas en los cuatro meses más cálidos (Karlin *et al.*, 1992)

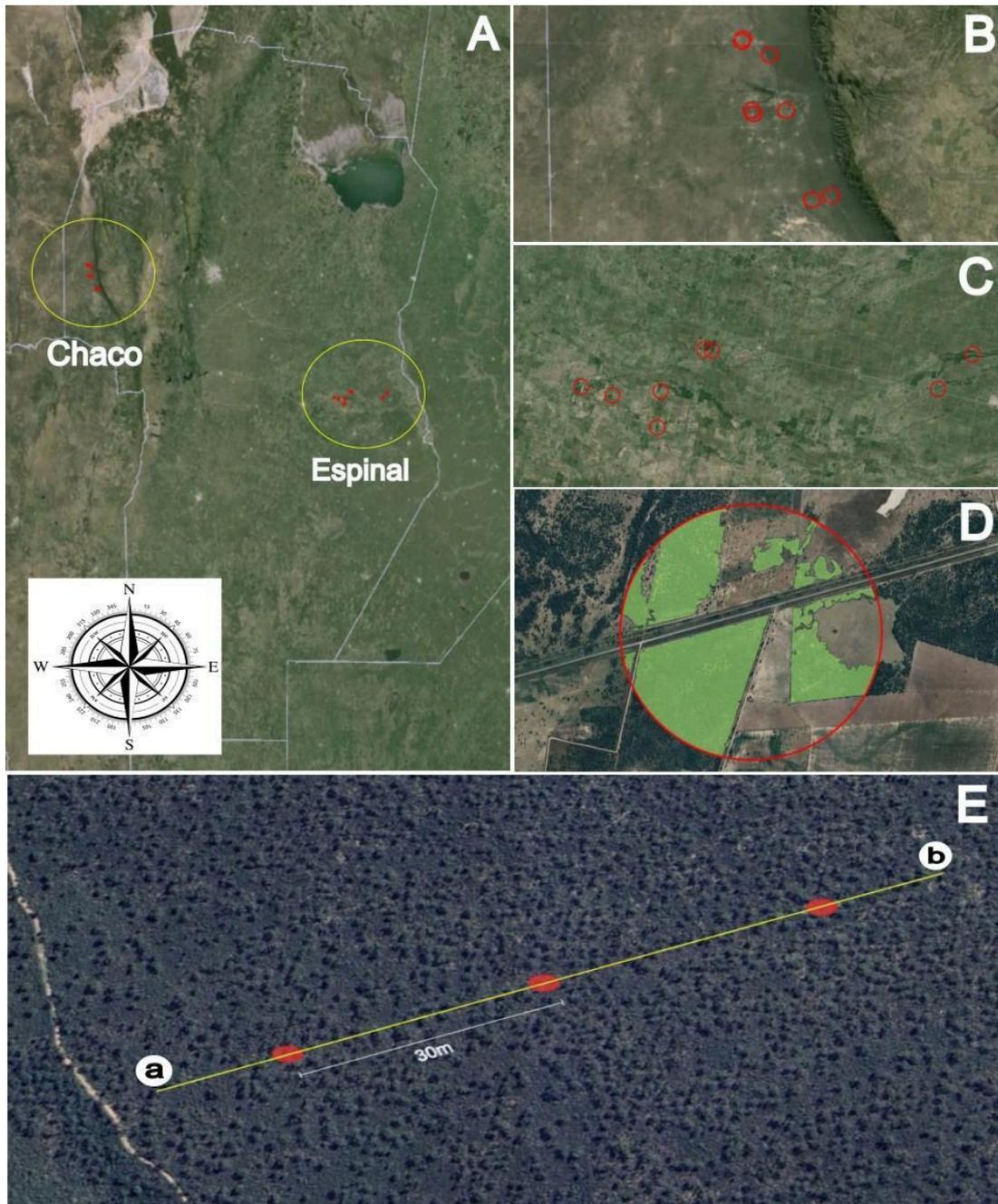


Figura 1. Sitios de estudio y diseño experimental. (A) Regiones muestreadas. Cada círculo rojo indica un sitio de muestreo. (B) Sitios de muestreo en el Chaco. (C) Sitios de muestreo en el Espinal. (D) Ejemplo de círculo de paisaje de 1 km de radio para estimar la estructura del paisaje, centrados en el punto medio de las transectas. El área sombreada de verde indica cobertura boscosa. (E) Ejemplo de transecta de 80 m. Los puntos rojos indican el sitio donde fueron colocadas las trampas pitfall, y los puntos a y b el inicio y final de la transecta respectivamente. Las presas centinela se colocaron en los 60 m que abarcan los puntos rojos, separadas cada 2 m.

Diseño experimental

En cada región se seleccionaron ocho sitios que representan ecosistemas de bosque afectados por diferentes intensidades de uso antrópico (Fig. 1B, C; Tabla A1). Tales usos corresponden a diversas combinaciones de actividades como tala, raleo, desmonte y ganadería (bovina, caprina o equina). Además, dentro de los sitios se incluyó uno sin uso de la tierra por al menos 20 años, representando el extremo del gradiente de intensidad de uso constituido por todos los sitios muestreados en cada región. Se realizaron dos muestreos en cada uno de los 16 sitios, el primero en el mes de febrero y el segundo en marzo de 2022. Para el muestreo se delimitó en cada sitio una transecta de 1 x 80 m en cada sitio, en

la cual se midieron variables relacionadas a la intensidad de uso de la tierra, las comunidades de plantas y artrópodos de suelo y se cuantificó la predación. Además, el centro de cada transecta se tomó como punto central de los paisajes en los que se cuantificaron variables de composición y configuración.

Caracterización de la comunidad vegetal, la intensidad de disturbio y la estructura del paisaje

La caracterización de las comunidades vegetales y la intensidad del disturbio antrópico a escala local se realizaron utilizando datos de una tesis doctoral en curso (Biólogo Julián Medrano). En la época estival, en cada sitio se realizaron censos de vegetación para describir las comunidades en términos de fisonomía, composición y abundancias relativas de las diferentes especies vegetales en una parcela de 50 x 50 m, siguiendo los criterios establecidos por Cabido *et al.* (1993). Además, se recabaron mediante encuestas datos acerca del uso de la tierra actual y pasado para conocer en más detalle la historia de disturbio antrópico de cada sitio. A partir de las mediciones realizadas en las parcelas se obtuvo, para cada sitio, la riqueza de especies vegetales y el índice de diversidad de Shannon (considerando la identidad y cobertura de cada especie) para ser utilizadas en los análisis. Por otro lado, a lo largo de la transecta de 80 m se estimaron el porcentaje de cobertura de suelo desnudo, vegetación herbácea y arbórea en cada metro (Fig. 1D). Posteriormente, se realizó un promedio de estas coberturas alrededor de los tres puntos de muestreo de artrópodos (promediando los valores 5 metros anteriores y posteriores a los 10, 40 y 70 m). Finalmente, el conjunto de variables obtenidas en las parcelas y transectas, junto con datos físico-químicos del suelo (densidad, penetración, contenido de materia orgánica, humedad e infiltración) y de altura de los estratos vegetales se utilizaron para construir un índice de alteración estructural de la vegetación (Medrano *et al.*, 2023; de aquí en adelante denominado índice de intensidad de disturbio). Este eje explicativo se utilizó en los análisis para evaluar los cambios en las comunidades de artrópodos y la predación (López *et al.*, 2011; López *et al.*, 2013; López & Cavallero 2017). Para la construcción del índice se utilizaron las distancias de Mahalanobis de todos los sitios respecto del sitio más conservado (raíz), en el espacio multivariado conformado por variables estructurales de la vegetación y el suelo, para cada provincia fitogeográfica (Medrano *et al.*, 2023).

Para estimar la estructura del paisaje circundante a cada sitio se utilizaron círculos de paisaje de 1 km de radio (Fig. 1D), escala similar a la utilizada en otros estudios de predadores y control biológico (Rusch *et al.*, 2010). En estos círculos se cuantificaron variables de composición y configuración del paisaje utilizando imágenes satelitales (Airbus 2023 mediante Google Earth Pro). Los círculos estuvieron centrados en el punto medio de las transectas y, dentro de esa área, se marcaron los diferentes ambientes como polígonos y se calculó el porcentaje de bosque (como medida de composición relacionada a la cantidad de hábitat) y la densidad de bordes de bosque (como medida de configuración relacionada a la disposición y fragmentación del hábitat; Fahrig *et al.*, 2011) utilizando el software QGIS (QGIS Development Team, 2018).

Muestreo e identificación de artrópodos de suelo

Los muestreos se realizaron en los meses de febrero y marzo, donde la actividad de artrópodos es más alta debido a las altas temperaturas y a las precipitaciones acumuladas. En cada sitio se utilizaron tres trampas de caída o “pitfall” para muestrear artrópodos de suelo (González *et al.*, 2020), ubicadas en ambos extremos y en el punto medio de la transecta (a los 10, 40 y 70 m en las transectas; Fig. 1E). Este tipo de trampas permite coleccionar artrópodos caminadores que caen en el interior de las trampas al desplazarse, y los artrópodos predadores suelen estar bien representados en las colectas (González *et al.*, 2020). Las trampas consistieron en recipientes plásticos de 250 ml llenados en un tercio de su capacidad con propilenglicol al 20% como agente de conservación. Estos recipientes fueron enterrados con el borde a nivel del suelo, y expuestos durante un período de 24 horas. Posteriormente, las trampas fueron retiradas, etiquetadas y transportadas al laboratorio para su almacenamiento y procesamiento.

Los artrópodos capturados en las trampas fueron clasificados a nivel de orden y familia utilizando claves dicotómicas (Triplehorn & Johnson, 2005). Posteriormente, fueron clasificados a nivel de especie utilizando claves específicas, o al nivel de morfoespecie en caso de no ser posible (basándose en la forma, color y tamaño; González *et al.*, 2016). Cada morfoespecie fue asignada a un gremio trófico (predadores, herbívoros, detritívoros y omnívoros) en función del hábito dominante de la familia o subfamilia en el caso de familias con hábitos alimenticios variados. Para cada trampa se cuantificó la riqueza de especies y abundancia total, así como la abundancia y riqueza por gremio trófico. La categoría de omnívoros incluyó morfoespecies de familias consideradas omnívoras y especies de hormigas que no son consideradas estrictamente predadoras o cortadoras de hojas (siendo estas últimas consideradas como herbívoras).

Cuantificación de niveles de predación

Para cuantificar los niveles de predación se utilizó la técnica de la presa centinela artificial, la cual consiste en la utilización de pequeñas larvas modeladas en plastilina y asentadas en pequeñas bases de caña (González *et al.*, 2020b; Lövei & Ferrante, 2017). Luego de ser expuestas en campo, las larvas permiten reconocer las marcas de intentos de predación que reciben por parte de diferentes predadores, determinando así los niveles de predación por insectos, aves y roedores, entre otros (Howe *et al.*, 2009). Se utilizaron larvas de plastilina de color verde (Smeedi Plus, Dinamarca) de 3 mm de diámetro y 15 mm de largo. En cada sitio se colocaron 30 larvas a nivel del suelo, separadas por 2 m (entre los 10 y 70 m de la transecta), que fueron expuestas por 24 horas. Pasado el período de exposición, se constató la presencia o ausencia de intentos de predación utilizando una lupa de mano de 30 aumentos y, en el caso de presencia de ataques, la identidad del predador. Para asociar el nivel de predación a las variables de cobertura de suelo de la transecta, las primeras 10 larvas se asignaron a los valores de cobertura de la primera trampa pitfall, las 10 centrales a la segunda trampa y las últimas 10 a la tercera trampa, de manera de tomar valores de cobertura promedio para la zona donde se colocaron.

Análisis estadísticos

Para analizar los efectos de la región de estudio, la estructura del paisaje, la intensidad de uso de suelo y la estructura de la vegetación sobre las comunidades de artrópodos predadores y la predación se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos. Para los primeros dos objetivos específicos, los efectos fijos fueron la región (Espinal y Chaco Árido), los niveles de intensidad de disturbio, las variables de paisaje y las variables de la vegetación (riqueza y diversidad vegetal, cobertura de suelo desnudo y de vegetación herbácea y arbórea). Si bien las variables de vegetación fueron utilizadas para el cálculo del índice de intensidad de disturbio, se las analizó por separado para evaluar si sus efectos eran más importantes que los de este índice complejo. Además, se incluyeron modelos con interacciones entre la región y las variables locales y de paisaje para considerar posibles variaciones en los efectos de las variables locales y de paisaje en ambas regiones. El sitio y la fecha de muestreo fueron incluidos como efectos aleatorios debido al diseño anidado del estudio, mientras que para el segundo objetivo específico la trampa, anidada dentro del sitio, fue considerada como un factor aleatorio adicional para considerar la dependencia espacial entre orugas localizadas en las distintas secciones de la transecta. Para el primer objetivo específico, la riqueza y abundancia (total y por gremios tróficos) fueron las variables respuesta, que se modelaron utilizando una distribución Poisson de los errores, binomial negativa en caso de sobredispersión y Poisson generalizada en caso de subdispersión. Para el segundo objetivo específico, la predación (total, por insectos y por vertebrados, considerando predación por aves y roedores en conjunto para ésta última) se utilizó como variable respuesta mediante una distribución binomial de los errores. Para evaluar la influencia de las comunidades de artrópodos predadores sobre la predación se utilizaron modelos similares, en los que la predación por artrópodos fue la variable respuesta y la riqueza y abundancia de artrópodos predadores las variables predictoras.

Para la selección de modelos, en primer lugar, se cuantificó el nivel de correlación entre variables independientes continuas para evitar la multicolinealidad al incluir variables altamente correlacionadas ($r > 0,6$). Posteriormente se corrió un set de 37 modelos (ver Anexo) que incluyeron el modelo nulo (sin ningún efecto fijo), modelos univariados, modelos aditivos e interactivos (incluyendo la región y una variable local o de paisaje, en el segundo caso en interacción con la región) y modelos bivariados (con dos variables locales o de paisaje no correlacionadas). Posteriormente, se utilizaron los criterios de la inferencia basada en múltiples modelos, ordenándose los modelos en función del valor del criterio de Akaike para muestras pequeñas (AICc) y promediando aquellos modelos competitivos dentro de un $\Delta AICc = 2$ (Burnham & Anderson, 2003; Zuur *et al.*, 2009). Los análisis fueron realizados en el software R (R CoreTeam, 2019) utilizando los paquetes glmmTMB (Brooks *et al.*, 2017) y MuMIn (Barton & Barton, 2015), mientras que los gráficos de los efectos más relevantes para cada variable respuesta se realizaron con el paquete ggeffects (Lüdecke, 2018).

RESULTADOS

1.1 Comunidades de Artrópodos

Los artrópodos recolectados se identificaron como pertenecientes a cuatro clases distintas. Se recolectaron 89 especies pertenecientes a la clase Insecta, 19 pertenecientes a la clase Arachnida, una especie de Myriapoda y una especie de Crustacea (Isopoda; Fig. 2; Tabla A2). El orden más diverso fue Coleoptera con 31 especies recolectadas, seguido por Hymenoptera con 19 especies, y en tercer lugar Diptera con 12 especies.

Los análisis de riqueza total de artrópodos arrojaron seis modelos competitivos, incluyendo el modelo nulo, que fueron promediados e incluyeron a la densidad de borde, la cobertura herbácea, la región y la riqueza de plantas como variables independientes (Tabla A3). Ninguna de las variables tuvo efectos significativos, aunque la cobertura herbácea mostró una relación negativa y marginalmente significativa con la riqueza total, mientras que se observó también una tendencia a mayor número de especies en el Espinal que en el Chaco (Tabla 1).

Riqueza de artrópodos

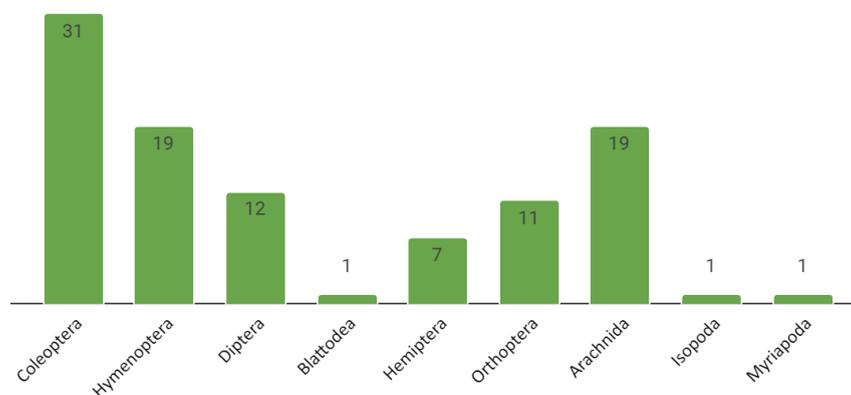


Figura 2. Riqueza de artrópodos recolectados en las trampas pitfall a nivel de orden (insectos) o categorías taxonómicas superiores (otros artrópodos). El número en la barra indica la cantidad de especies del grupo (orden o clase).

Con respecto a las abundancias de cada grupo, se colectaron un total de 28.728 artrópodos, de los cuales 28.497 pertenecieron a la clase Insecta. El orden más numeroso fue Hymenoptera con 27.939 individuos, de los cuales 27.925 fueron hormigas (Formicidae). Es decir que la familia Formicidae representó el 98 % de la abundancia total de las muestras (Fig. 3).

Los análisis de abundancia total de artrópodos arrojaron dos modelos competitivos que fueron promediados (Tabla A3). El modelo promedio incluyó tres variables, la intensidad de disturbio, el

porcentaje de bosque en el paisaje y la región (Tabla 1). La variable más influyente fue la intensidad de disturbio, estando presente en ambos modelos. Se observa que a medida que el bosque presenta mayor nivel de disturbio, la abundancia de artrópodos disminuye (Fig. 4A). Por otro lado, el Chaco presentó una mayor abundancia que el Espinal (Fig. 4B) mientras que el porcentaje de bosque en el paisaje se relacionó positivamente con la abundancia (Fig. 4C).

Abundancia de artrópodos

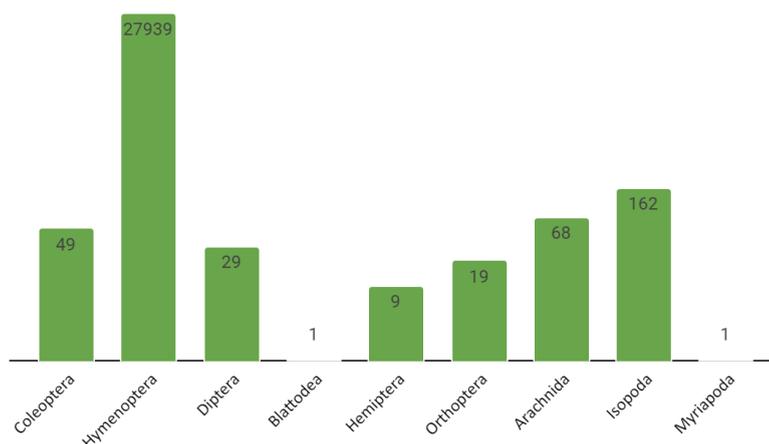


Figura 3. Abundancia de artrópodos recolectados en las muestras pitfall a nivel de orden (insectos) o categorías taxonómicas superiores (otros artrópodos). Las barras están ajustadas en escala logarítmica.

Tabla 1. Modelos promedio para riqueza y abundancia total de artrópodos de suelo colectados en bosque de la provincia de Córdoba. Para cada variable respuesta se muestran las variables independientes incluidas en el modelo promedio, los valores de los estimadores, el intervalo de confianza (CI) y el valor de p. Se indican en negrita las variables independientes con un efecto significativo (el intervalo de confianza no incluyó el 0). Con superíndice se indica la distribución de los errores utilizada en cada variable respuesta (pg = Poisson generalizada; bn = binomial negativa).

Variable Respuesta	Variabes Independientes	Estimador	CI	p
Riqueza total ^{pg}	Intercepto (Chaco)	1,39	1.23 – 1.56	<0.001
	Región: Espinal	0,16	-0.03 – 0.34	0,101
	Cobertura herbácea	-0,07	-0.16 – 0.01	0,089
	Densidad de borde	-0,06	-0.14 – 0.01	0,116
Riqueza vegetal		0,04	-0.03 – 0.11	0,229
Abundancia total ^{bn}	Intercepto (Chaco)	5,14	3.76 – 6.52	<0.001
	Región: Espinal	-1,72	-2.37 – -1.07	<0.001
	Intensidad de disturbio	-0,5	-0.83 – -0.18	0,002
	Proporción de bosque	0,86	0.53 – 1.20	<0.001

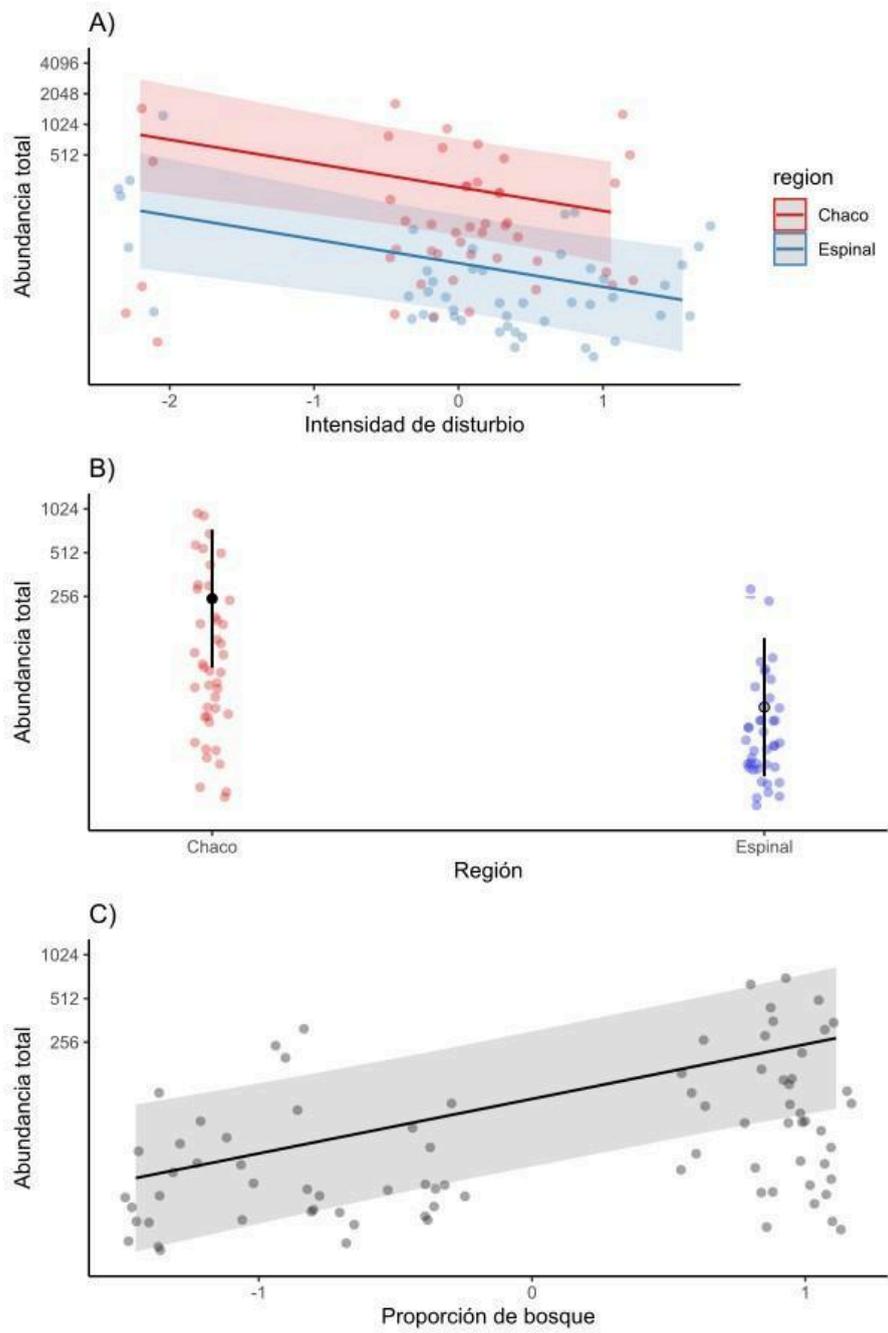


Figura 4. Efectos de intensidad de disturbio (A), región (B) y proporción de bosque en el paisaje (C) sobre la abundancia total de artrópodos. En (A) y (C) se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada), mientras que en (B) los puntos negros representan la media para cada región y las barras negras el intervalo de confianza del 95%. Los puntos representan los datos crudos, que en (A) y (B) se muestran en rojo para el Chaco y en azul para el Espinal. En (A), valores positivos indican mayor intensidad de disturbio.

1.2 Efectos de la intensidad de disturbio a distintas escalas sobre los grupos funcionales de artrópodos

Los análisis de riqueza de predadores arrojaron tres modelos competitivos que incluyeron la intensidad de disturbio, el porcentaje de bosque en el paisaje y la región como variables predictoras (Tabla 2; Tabla A4). Se observa que, a mayor porcentaje de bosque en el paisaje, aumenta la riqueza de predadores (Fig. 5C). Por otro lado, la intensidad de disturbio se relacionó positivamente con la riqueza de predadores (Fig. 5B). Finalmente, se observaron diferencias significativas en la riqueza de predadores entre regiones, siendo mayor en el Chaco (Fig. 5A).

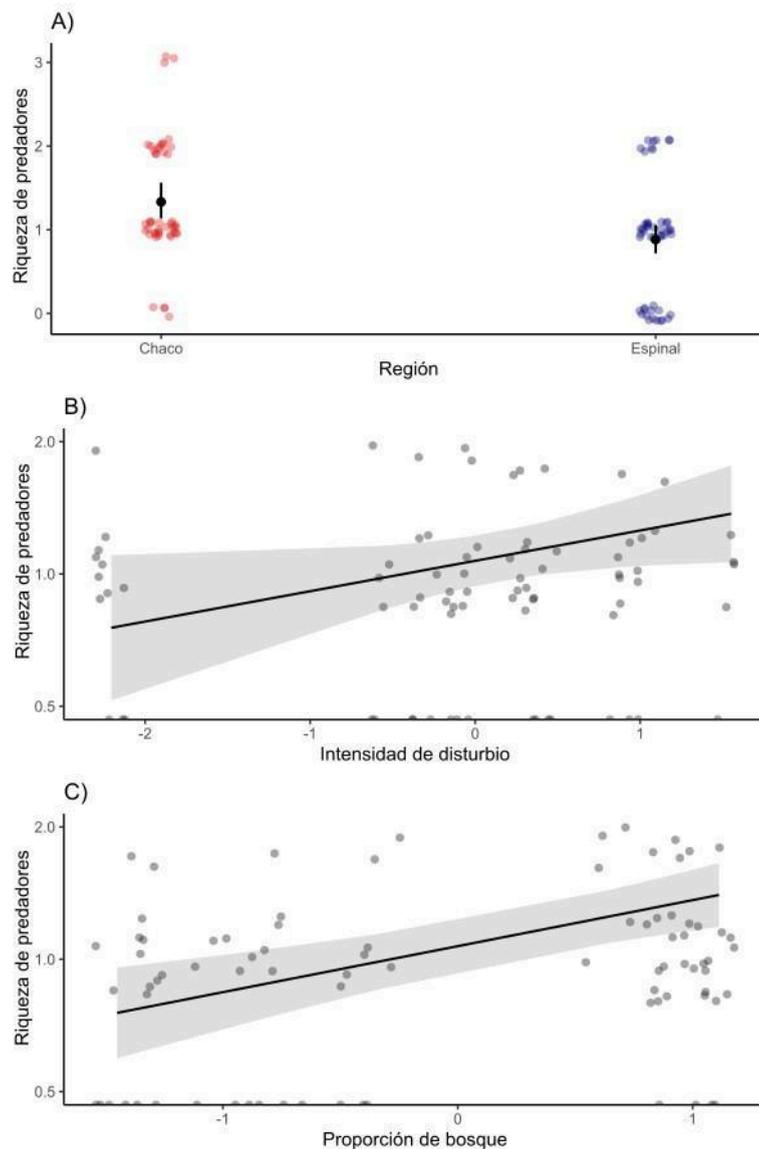


Figura 5. Efectos de la región (A), intensidad de disturbio (B) y proporción de bosque en el paisaje sobre la riqueza de artrópodos predadores. En (B) y (C) se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada). Mientras que en (A) los puntos negros representan la media para cada región y las barras negras el intervalo de confianza del 95%. Los puntos representan los datos crudos que en (A) se muestran en rojo para el Chaco y en azul para el Espinal.

Tabla 2. Modelos promedio para riqueza y abundancia de gremios tróficos de artrópodos de suelo colectados en bosque de la provincia de Córdoba. Para cada variable respuesta se muestran las variables independientes incluidas en el modelo promedio, los valores de los estimadores, el intervalo de

confianza (CI) y el valor de p. Se indican en negrita las variables independientes con un efecto significativo (el intervalo de confianza no incluyó el 0). Con superíndice se indica la distribución de los errores utilizada en cada variable respuesta (pg = Poisson generalizada; bn = binomial negativa).

Gremio trófico	Variable respuesta	Estim		p	
		Variables independientes	CI		
Predadores	Riqueza ^{pg}	Intercepto (Chaco)	0,12	-0.11 – 0.34	0,3
		Proporción de bosque	0,23	0.11 – 0.35	<0.001
		Intensidad de disturbio	0,15	-0.00 – 0.31	0,058
		Región: Espinal	-0,43	-0.66 – -0.19	<0.001
	Abundancia ^{bn}	Intercepto (Chaco)	1,23	0.43 – 2.04	0,003
		Región: Espinal	-1,43	-1.95 – -0.90	<0.001
		Intensidad de disturbio	0,79	0.32 – 1.27	0,001
		Intensidad de disturbio*región	-0,73	-1.31 – -0.15	0,014
		Proporción de bosque	0,81	0.49 – 1.13	<0.001
Detritívoros	Riqueza ^{pg}	Intercepto	-0,65	-0.98 – -0.33	<0.001
		Densidad de borde	-0,77	-1.20 – -0.34	<0.001
		Cobertura arbórea	0,2	-0.08 – 0.47	0,169
		Intensidad de disturbio	-0,13	-0.35 – 0.09	0,24
		Diversidad de Shannon	-0,15	-0.45 – 0.15	0,333
		Cobertura herbácea	0,09	-0.18 – 0.37	0,505
		Riqueza de vegetación	-0,08	-0.35 – 0.19	0,566
	Abundancia ^{bn}	Intercepto	0,17	-0.30 – 0.64	0,471
		Densidad de borde	-1,18	-1.71 – -0.64	<0.001
		Intensidad de disturbio	-0,15	-0.44 – 0.15	0,32
		Diversidad de Shannon	-0,1	-0.52 – 0.32	0,63
Herbívoros	Riqueza ^{pg}	Intercepto (Chaco)	-0,75	-1.24 – -0.26	0,003
		Riqueza de vegetación	0,22	-0.04 – 0.48	0,101
		Región: Espinal	0,54	-0.26 – 1.35	0,187
		Intensidad de disturbio	0,2	-0.11 – 0.50	0,208
		Diversidad de Shannon	0,24	-0.12 – 0.59	0,19
		Cobertura herbácea	-0,15	-0.50 – 0.20	0,391
		Densidad de borde	0,26	-0.15 – 0.67	0,214
		Proporción de bosque	-0,15	-0.43 – 0.12	0,283
		Cobertura arbórea	0,07	-0.21 – 0.35	0,612
	Abundancia ^{bn}	Intercepto (Chaco)	-0,47	-1.54 – 0.60	0,389
		Región: Espinal	1,44	-0.05 – 2.93	0,058
		Cobertura herbácea	-0,31	-1.13 – 0.51	0,455
		Cobertura herbácea* Región	-1,11	-2.45 – 0.22	0,102
		Diversidad de Shannon	0,59	-0.12 – 1.29	0,104
		Intensidad de disturbio	0,46	-0.14 – 1.05	0,135
		Proporción de bosque	-0,44	-1.01 – 0.14	0,137
		Densidad de borde	0,6	-0.17 – 1.36	0,128
		Riqueza vegetal	0,44	-0.12 – 1.01	0,125
Omnívoros	Riqueza ^{pg}	Intercepto (Chaco)	0,49	0.32 – 0.67	<0.001
		Región: Espinal	-0,03	-0.25 – 0.19	0,797
		Intensidad de disturbio	-0,08	-0.21 – 0.05	0,238
		Intensidad de disturbio*Región	0,24	0.06 – 0.41	0,007
		Cobertura herbácea	-0,1	-0.20 – 0.00	0,058
		Densidad de borde	-0,07	-0.16 – 0.02	0,138

	Cobertura arbórea	-0,07	-0.17 – 0.03	0,182
	Riqueza vegetal	0,02	-0.06 – 0.11	0,588
Abundancia ^{bn}	Intercepto (Chaco)	5,04	3.55 – 6.53	<0.001
	Región: Espinal	-1,97	-2.75 – -1.18	<0.001
	Intensidad de disturbio	-0,52	-0.91 – -0.13	0,009
	Proporción de bosque	0,99	0.58 – 1.40	<0.001

Al analizar la abundancia de predadores se obtuvieron dos modelos competitivos que fueron promediados (Tabla A4). El modelo promedio incluyó cuatro variables: la intensidad de disturbio, el porcentaje de bosque en el paisaje, la región, y la interacción entre la intensidad de disturbio y la región (Tabla 2). La variable más influyente fue la intensidad de disturbio, que se relacionó positivamente con la abundancia de predadores en el Chaco, mientras que en el Espinal la abundancia permaneció relativamente constante a lo largo del gradiente de disturbio (Fig. 6A). Por otro lado, el porcentaje de bosque en el paisaje se relacionó positivamente con la abundancia de predadores (Fig. 6B).

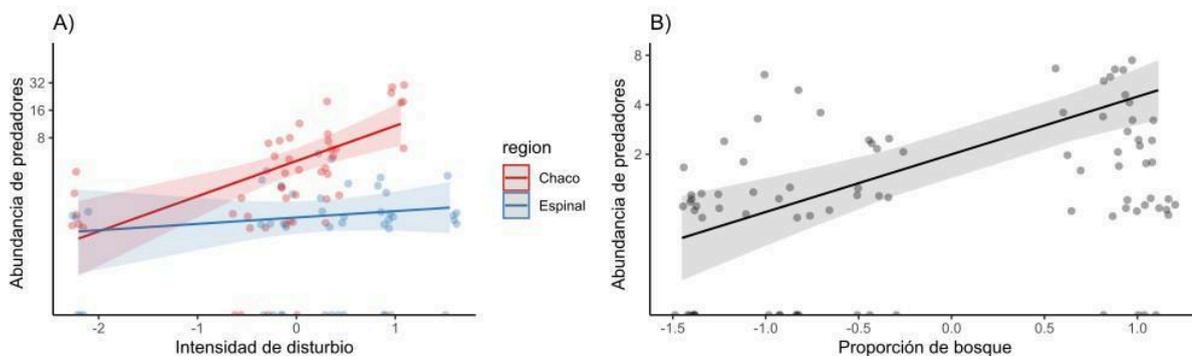


Figura 6. Efectos interactivos (A) entre la región e intensidad de disturbio sobre la abundancia de artrópodos predadores, y (B) entre la proporción de bosque en el paisaje y abundancia de los mismos. Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada). Los puntos representan los datos crudos que en (A) se muestran en rojo para el Chaco y en azul para el Espinal.

Al analizar la riqueza de detritívoros se obtuvieron siete modelos competitivos que fueron promediados (Tabla A4). El modelo promedio incluyó seis variables, de las cuales la densidad de borde en el paisaje fue la única que tuvo un peso significativo sobre la riqueza de este grupo (Tabla 2). Se observa que, a medida que aumenta la densidad de borde en el paisaje, disminuye la riqueza de detritívoros (Fig. 7A). Los análisis de abundancia de detritívoros arrojaron tres modelos competitivos que incluyeron tres variables: la densidad de borde en el paisaje, la intensidad de disturbio, y el índice de diversidad vegetal de Shannon (Tabla 2). El porcentaje de borde en el paisaje fue la única variable con un efecto importante, en el que se observa que a medida que éste aumenta, disminuye la abundancia de detritívoros (Fig. 7B).

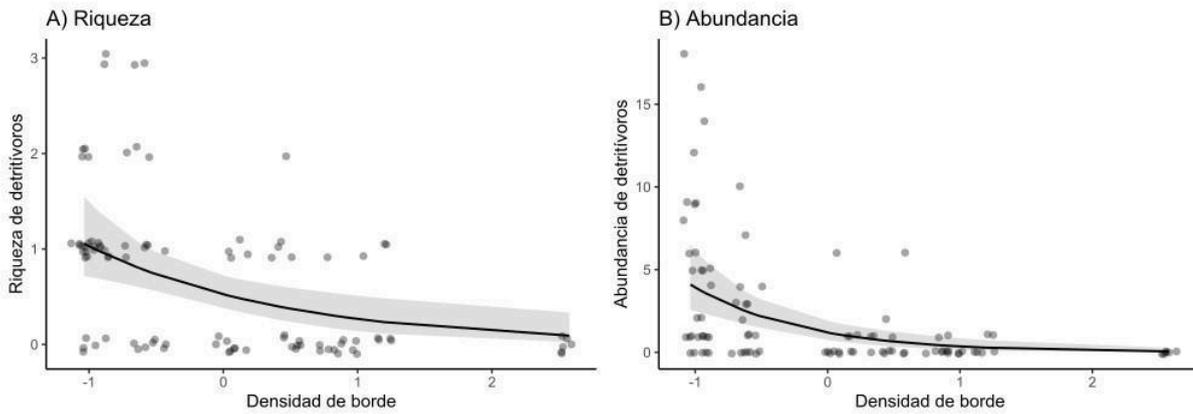


Figura 7. Efectos de la densidad de borde en el paisaje sobre la riqueza (A) y la abundancia (B) de artrópodos detritívoros. Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada). Los puntos representan los datos crudos

Al analizar la riqueza de herbívoros se obtuvieron once modelos competitivos, incluido el modelo nulo (Tabla A4). No se encontraron efectos significativos en ninguna de las variables analizadas (Tabla 2). Similarmente, para la abundancia de herbívoros se obtuvieron doce modelos competitivos, incluyendo el modelo nulo y ninguna de las variables incluidas explicaron cambios en la abundancia (Tabla 2). Cabe destacar que se observa una leve tendencia de disminución en la abundancia de herbívoros al disminuir el porcentaje de cobertura herbácea en el Espinal, aunque esta relación está dada por la presencia de numerosos individuos de *Acromyrmex* sp. en algunos sitios.

Respecto a la riqueza de omnívoros, se obtuvieron nueve modelos competitivos, incluyendo el modelo nulo (Tabla A4). El modelo promedio incluyó seis variables y la interacción entre la intensidad de disturbio y la región, aunque la mayoría no tuvieron un peso significativo para explicar la variabilidad en la riqueza (Tabla 2). La interacción entre la intensidad de disturbio y la región se manifestó como tendencias opuestas entre regiones, con un aumento en la riqueza a mayores valores de intensidad de disturbio en el Espinal y una disminución en el caso del Chaco, aunque estas relaciones fueron débiles (Fig. 9A). Por otra parte, la cobertura herbácea se relacionó de manera negativa con la riqueza, aunque la misma fue marginalmente significativa (Fig. 9B).

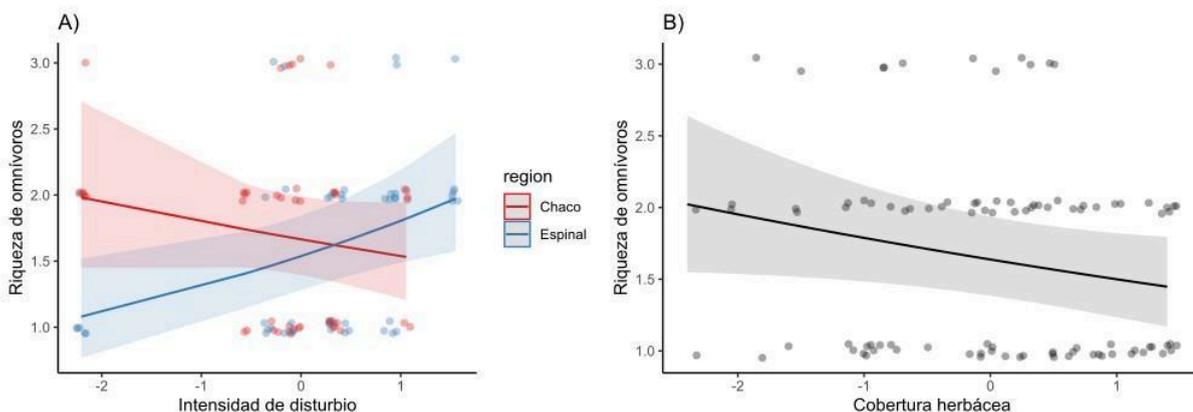


Figura 9. Efectos de la intensidad de disturbio (A) y la cobertura herbácea (B) sobre la riqueza de artrópodos omnívoros. Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada). Los puntos representan los datos crudos, que en (A) se muestran en rojo para el Chaco y en azul para el Espinal.

Para la abundancia de omnívoros se obtuvieron dos modelos competitivos, siendo los mismos modelos que los obtenidos para la abundancia total, dada la preponderancia de este grupo en la comunidad de artrópodos (Tabla A4). El modelo promedio incluyó tres variables, la intensidad de disturbio, el porcentaje de bosque en el paisaje y la región (Tabla 2). La variable más influyente fue la intensidad de disturbio, donde se observa que a medida que esta aumenta, la abundancia de omnívoros disminuye en ambas regiones (Fig. 10A). Por otro lado, se observa una leve tendencia de mayor abundancia en el Chaco con respecto al Espinal (Fig. 10B). Por último, el porcentaje de bosque en el paisaje se relacionó positivamente con la abundancia (Fig. 10C).

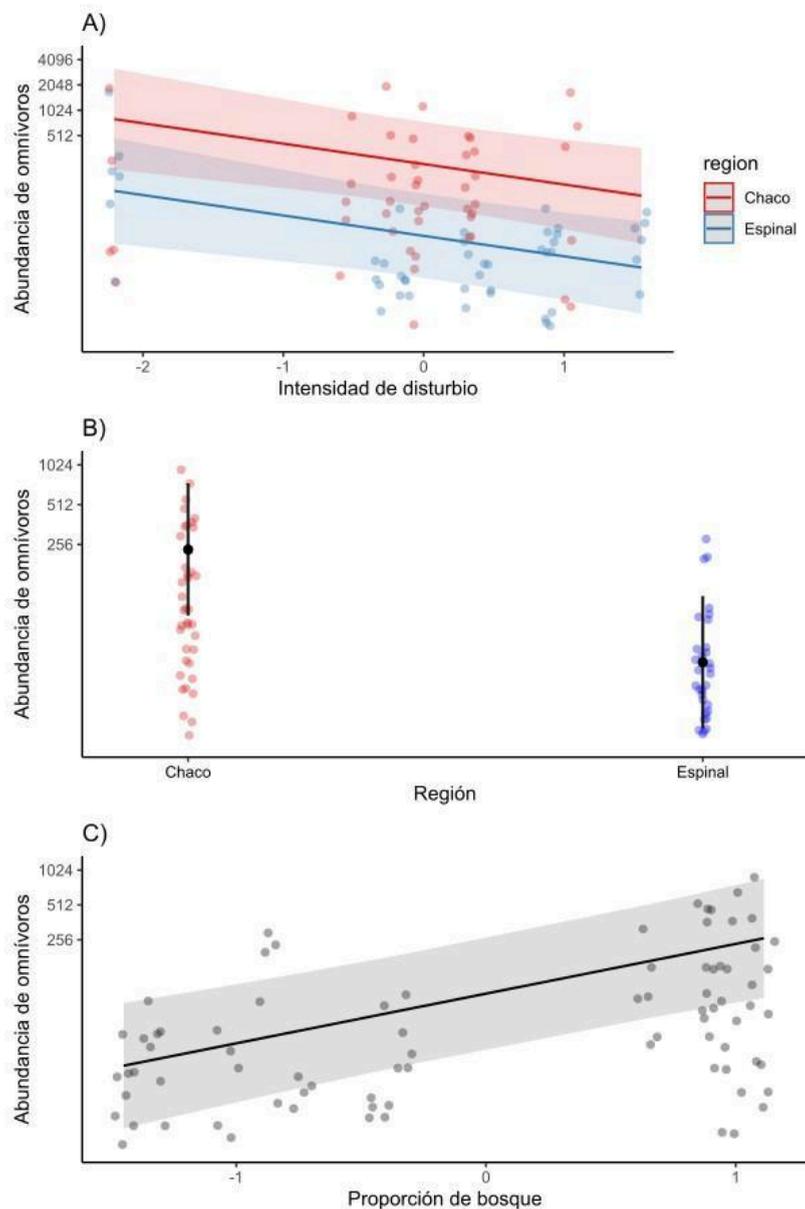


Figura 10. Efectos de la intensidad de disturbio (A), región (B) y proporción de bosque en el paisaje sobre la abundancia de artrópodos omnívoros. En (A) y (C) se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada), mientras

que en (B) los puntos negros representan la media para cada región y las barras negras el intervalo de confianza del 95%. Los puntos representan los datos crudos que en (A) y (B) se muestran en rojo para el Chaco y en azul para el Espinal.

1.3 Efectos de la intensidad de disturbio sobre los niveles de predación

Se expusieron un total de 960 orugas artificiales para la cuantificación de predación, de las cuales se recuperó el 98,2 %. Del total de orugas expuestas, un 22,3 % presentó signos de predación, siendo los artrópodos predadores el grupo más importante (17 % del total), seguidos por roedores (3,2 %) y aves (2,0 %). Las marcas identificadas como provenientes de artrópodos fueron realizadas únicamente por insectos, pero son expresadas como intentos de predación por artrópodos predadores para simplificar en términos.

Al analizar la predación total se obtuvo un solo modelo competitivo, que incluyó la intensidad de disturbio, la región y la interacción entre ambas variables como predictoras (Tabla 3; Tabla A5). Esta interacción reflejó efectos variables de la intensidad de disturbio en el nivel de predación de acuerdo a la región de estudio. Mientras que en el Chaco el nivel de disturbio se relaciona positivamente con los niveles de predación, en el Espinal los valores fueron relativamente constantes, ya que la pendiente negativa para el efecto del nivel de disturbio en esta región no difiere de cero (Fig. 11A). Por otro lado, en promedio, se observa un mayor nivel de predación en el Chaco con respecto al Espinal.

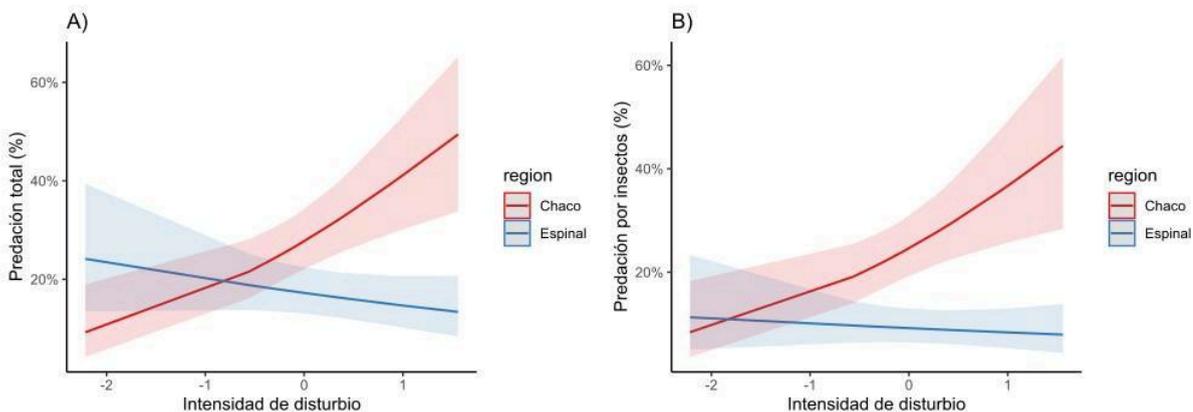


Figura 11. Porcentajes de predación total (A) y por insectos (B) en relación a la intensidad de disturbio. Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada).

Con respecto a la predación por artrópodos, también se obtuvo un solo modelo competitivo, que incluyó las mismas variables que el modelo para la predación total (la intensidad de disturbio, la región y la interacción entre ambas; Tabla 3; Tabla A5). De igual manera, se observa que la intensidad de disturbio tiene efectos significativos en el Chaco, donde a medida que éste aumenta también lo hace el nivel de predación por artrópodos (Fig. 11B). Contrariamente, al aumentar el disturbio en el Espinal, la

predación por artrópodos permanece prácticamente constante. Por otro lado, los niveles de predación por artrópodos fueron en promedio superiores en el Chaco.

Tabla 3. Modelos promedio para niveles de predación total, por artrópodos y por vertebrados en bosques de la provincia de Córdoba. Para cada variable respuesta se muestran las variables independientes incluidas en el modelo promedio, los valores de los estimadores, el intervalo de confianza (CI) y el valor de p. Se indican en negrita las variables independientes con un efecto significativo (el intervalo de confianza no incluyó el 0). Con superíndice se indica la distribución de los errores utilizada en cada variable respuesta (b= binomial)

Grupo	Variable respuesta	Variáveis independientes	Estimador	CI	p
Artrópodos	Predación ^b	Intercepto (Chaco)	-1,12	-1.43 – -0.80	<0.001
		Región: Espinal	-1,17	-1.66 – -0.68	<0.001
		Intensidad de disturbio	0,57	0.19 – 0.96	0,004
		Intensidad de disturbio*Región	-0,68	-1.19 – -0.16	0,01
Vertebrados	Predación ^b	Intercepto (Chaco)	-3,39	-4,08 – -2,71	<0.001
		Cobertura arbórea	0,61	0,078 – 1,15	0,024
		Densidad de borde	-0,28	-0,81 – 0,25	0,307
		Diversidad de Shannon	0,22	-0,26 – 0,70	0,363
		Cobertura herbácea	-0,64	-1,2 – -0,09	0,021
		Región: Espinal	0,45	-0,74 – 1,66	0,453
		Riqueza vegetal	-0,09	-0,53 – 0,36	0,692
		Proporción de suelo desnudo	-0,06	-0,49 – 0,38	0,791
Total	Predación ^b	Intercepto (Chaco)	-0,96	-1.26 – -0.65	<0.001
		Región: Espinal	-0,61	-1.03 – -0.20	0,004
		Intensidad de disturbio	0,6	0.24 – 0.96	0,001
		Intensidad de disturbio*región	-0,79	-1.24 – -0.34	0,001

La predación por vertebrados arrojó siete modelos competitivos (Tabla A5). El modelo promedió incluyó siete variables, de las cuales sólo se observan efectos significativos del porcentaje cobertura del estrato arbóreo y del índice de diversidad vegetal de Shannon (Tabla 4). Se observa una relación positiva de los niveles de predación de vertebrados con la cobertura arbórea (Fig. 12A), mientras que la relación entre los niveles de predación por vertebrados y el índice de diversidad de Shannon fue negativa (Fig. 12B)

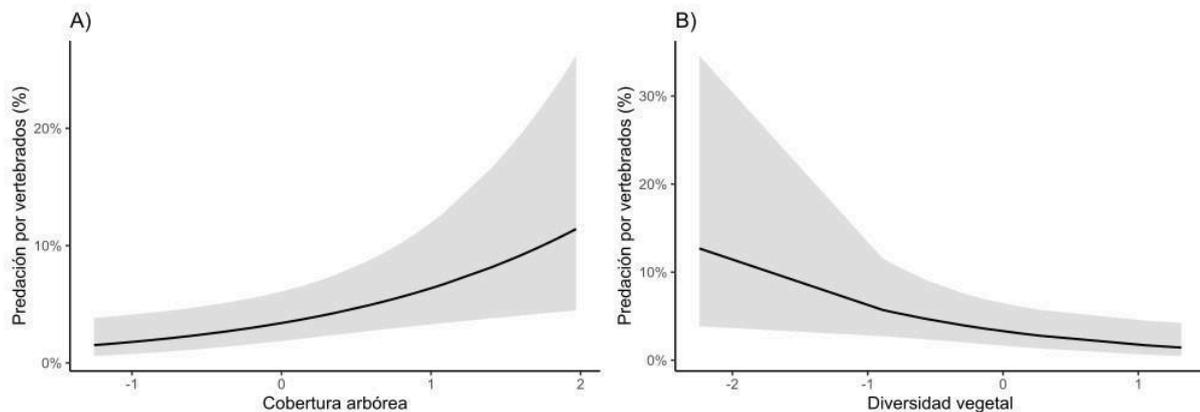


Figura 12. Porcentajes de predación por vertebrados en relación a la cobertura arbórea (A) y la diversidad vegetal (B). Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada).

1.4 Relación entre artrópodos predadores y niveles de predación

Los resultados de este análisis indican que los niveles de predación se vieron relacionados positivamente con la abundancia de insectos predadores (Tabla 4; Fig. 13A). Por otro lado, los niveles de predación no se relacionaron con la riqueza de insectos predadores (Tabla 4).

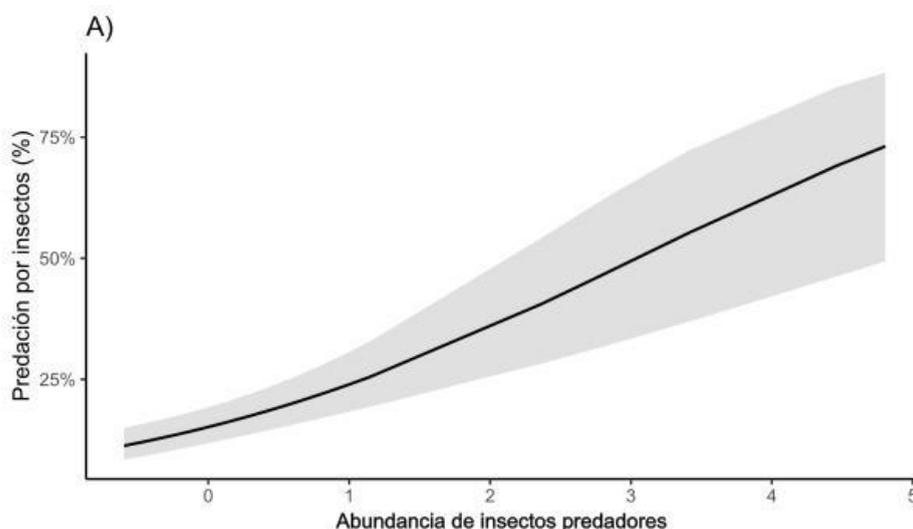


Figura 13. Porcentaje de predación por insectos en relación a la abundancia de insectos predadores. Se muestran los efectos lineales estimados por los GLMMs (línea sólida) y los intervalos de confianza del 95 % (banda sombreada).

Tabla 4. Modelos promedio de niveles de predación total en bosques de la provincia de Córdoba. Para la variable respuesta se muestran las variables independientes incluidas en el modelo promedio, los valores de los estimadores, el intervalo de confianza (CI) y el valor de p. Se indican en negrita las variables independientes con un efecto significativo (el intervalo de confianza no incluyó el 0). Con superíndice se indica la distribución de los errores utilizada en cada variable respuesta (pg = Poisson generalizada; bn = binomial negativa)

Variables independientes	Estimador	CI	P
Intercepto	-1,72	-2.01 – -1.43	<0.001
Abundancia de predadores	0,57	0.36 – 0.78	<0.001
Intercepto	-1,76	-2.17 – -1.35	<0.001
Riqueza de predadores	0,02	-0.20 – 0.24	0,878

Discusión

En las últimas décadas, la provincia de Córdoba ha perdido grandes extensiones de ambientes conservados. Como resultado, los bosques de las provincias fitogeográficas del Espinal y Chaco han sido fuertemente fragmentados, resultando en una simplificación a escala regional y de paisaje (Cabido & Zak, 2010; Hoyos et al., 2013). En consecuencia, la dinámica de las distintas comunidades de artrópodos que habitan los bosques nativos se ha visto alterada (Moreno et al., 2014; González et al., 2015, 2017, 2018), aunque los estudios previos se centran principalmente en el Chaco Serrano y existe escasa evidencia sobre los efectos que tienen estos disturbios sobre las comunidades de artrópodos de suelo y el proceso de predación en general en bosques del Chaco Seco y el Espinal. En ese sentido, este trabajo se enfocó en analizar la influencia de diversas variables del sistema, tanto a escala de paisaje como a escala local, sobre las comunidades de artrópodos de suelo y el proceso ecosistémico de predación. Nuestros principales resultados coinciden con las predicciones realizadas, mostrando que la intensidad de disturbio en el bosque y la proporción de bosque en el paisaje fueron las dos variables más influyentes para las comunidades de artrópodos de suelo. La abundancia total y de varios grupos en particular, fueron mayores en el Chaco con respecto al Espinal, lo que podría deberse a una historia de disturbios antrópicos más prolongada en este último (Brown et al., 2006), y a que el Chaco presenta una mayor cobertura de bosques en general. A una mayor intensidad de disturbio, disminuyó la abundancia total de artrópodos de suelo, mientras que los predadores tendieron a mostrar una relación positiva con esta variable en ambos tipos de bosque. La proporción de bosque se relacionó positivamente con la abundancia total de artrópodos y la de omnívoros, y fue particularmente influyente sobre la abundancia y riqueza de artrópodos predadores, tanto en el Chaco como Espinal. Por último, nuestros análisis arrojaron que la predación total y por insectos mostraron el mismo patrón que los artrópodos predadores, aumentando con la intensidad de disturbio en el Chaco. Finalmente, esto se tradujo en una relación positiva con la abundancia de predadores, denotando la importancia de las especies más abundantes para este proceso.

Los artrópodos de suelo se destacan por su alta diversidad y por cumplir variadas funciones ecosistémicas. En este estudio estuvieron representados por más de 100 especies y casi 30.000 individuos, siendo el orden Coleoptera el más diverso, coincidiendo con otros estudios realizados en la región (Molina *et al.*, 1999; Moreno *et al.*, 2013). A nivel de los distintos gremios tróficos, entre los predadores los coleópteros e himenópteros fueron los órdenes de insectos más abundantes. Esto coincide con el patrón hallado en un estudio realizado en el Chaco Serrano, otro bosque seco del centro de Argentina que sufrió disturbios antrópicos similares (González, 2015). Por otro lado, las arañas fueron el grupo de predadores más diverso, patrón que ya ha sido destacado en una revisión reciente y que puede explicarse por sus hábitos generalistas y la variedad de nichos que ocupan (Michalko *et al.*, 2019). Finalmente, las hormigas (Formicidae) fueron el grupo que mayor cantidad de individuos aportó,

representando el 98% de la abundancia total. Esta dominancia numérica, relacionada con sus hábitos sociales, las convierte en grandes reguladoras de distintos procesos ecosistémicos (Holldobler & Wilson, 1990). Además, aún siendo mayormente representado por especies omnívoras, este grupo aportó un gran número de individuos predadores.

Efectos sobre las comunidades de artrópodos

Conforme a lo predicho, la abundancia total de artrópodos mostró mayores valores en el Chaco con respecto al Espinal. Estas diferencias podrían deberse a que la pérdida de cobertura boscosa en el Espinal es mayor (Muñoz *et al.*, 2018). Históricamente, el Espinal sufrió un proceso de antropización más intenso, con pérdida de bosque por avance de la frontera agrícola, y éste suele estar asociado a una pérdida en la abundancia de insectos (Forister *et al.*, 2019; Watt *et al.*, 1997). En contraste, la historia de uso antrópico del Chaco se caracterizó por la actividad ganadera y tala selectiva del monte nativo (Karlin & Bronstein, 1986), con menor uso de agroquímicos. La riqueza y la abundancia de predadores también mostraron mayores valores en el Chaco, lo cual podría relacionarse con la mayor abundancia total de artrópodos en esta región, representando una mayor disponibilidad potencial de presas, ya que algunos predadores presentan una respuesta numérica de agregación en áreas con mayor disponibilidad de presas (Bianchi *et al.*, 2010). Contrariamente, a nivel de riqueza total y del resto de los gremios tróficos, no se encontraron diferencias entre regiones, detectándose sólo una tendencia a mayor riqueza en el Espinal. Otros factores, como una mayor diversidad de hábitats, efecto borde y la presencia de especies típicas de ambientes agrícolas (Fahrig *et al.*, 2019) podrían explicar cómo el Espinal mantiene valores altos de diversidad aún con menor abundancia.

Con respecto a los efectos de las variables de paisaje consideradas, el porcentaje de cobertura de bosque en el paisaje se asoció positivamente con la abundancia total de artrópodos, con la abundancia y riqueza de predadores, y con la abundancia de omnívoros. Esto coincide con trabajos en el Chaco Serrano que muestran cómo una mayor cobertura de ambientes naturales o seminaturales a escala de paisaje benefician a las comunidades de artrópodos (González *et al.*, 2015; González *et al.*, 2015; González *et al.*, 2017). Estudios similares en otras regiones arrojaron los mismos resultados (Bianchi *et al.*, 2016; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), y en ellos destacan que estos efectos no son uniformes para todos los grupos, siendo particularmente importantes para los predadores, lo que concuerda con nuestros resultados. Este patrón, en conjunto con los mayores valores de abundancia y riqueza de predadores en el Chaco respecto al Espinal, respaldan nuestra hipótesis de que distintas intensidades de uso de la tierra producen simplificaciones de los paisajes y modificaciones en la estructura de la vegetación, las que repercuten sobre los recursos (presas y recursos alternativos) y las comunidades de artrópodos predadores. Particularmente, la cobertura de bosque fue considerablemente mayor en Chaco que en Espinal, lo que explica que en los casos en los que se detectó un efecto positivo de la cobertura de bosque también se obtuvieron modelos competitivos incluyendo a la región como variable relevante.

Por otro lado, la densidad de borde demostró ser importante para los detritívoros, ya que se relacionó negativamente tanto con la abundancia como con la riqueza de este grupo. Paisajes con mayor densidad de borde de bosques presentan un mayor nivel de fragmentación, y los artrópodos detritívoros de suelo pueden ser más vulnerables a este tipo de disturbio (Caitano *et al.*, 2020; Gibbs & Stanton, 2011), ya que suelen ser más pequeños y tener una movilidad más reducida como es el caso de los isópodos. Por lo tanto, esto se traduce en una menor conectividad entre parches para este grupo, afectando sus poblaciones. A pesar de que estudios previos en el Chaco Serrano no detectaron efectos de variables como el tamaño del parche sobre artrópodos detritívoros (González *et al.*, 2024), nuestros resultados sugieren que otras variables más relacionadas a la fragmentación *per se*, como la densidad de bordes, y escalas mayores podrían ser más importantes. Por ejemplo, un estudio experimental demostró que los efectos de la fragmentación, dados por el aumento de la cantidad de borde, afectó negativamente a la riqueza y abundancia de microartrópodos dominados por especies detritívoras (With & Pavuk, 2012).

A escala local, el índice de intensidad de disturbio fue la variable más influyente, con efectos negativos sobre la abundancia total de artrópodos, pero no sobre la riqueza. Esta relación con la abundancia total coincide con nuestras predicciones y podría indicar que, a medida que los bosques sufren más modificaciones estructurales asociadas al disturbio, disminuyen las poblaciones de especies típicas del mismo, que dependen de diversos estratos de vegetación (Knuff *et al.*, 2020), y de elementos típicos de bosques conservados (Hale *et al.*, 1999; Larrieu *et al.*, 2018). Por otro lado, al contrario de lo que se esperaba, la intensidad de disturbio tuvo un efecto positivo sobre los predadores. Esta última mostró una interacción con la región, en la que una mayor intensidad de disturbio reflejó valores más altos de abundancia en el Chaco, pero no así en el Espinal donde la abundancia permaneció relativamente constante. Una explicación para esto podría ser que los disturbios van generando una mayor diversidad de fisonomías en el paisaje, sumando pastizales y arbustales, beneficiando a predadores generalistas y aumentando su abundancia, como ya ha sido comprobado en otros estudios (Jonsen *et al.*, 1997). Esto ha sido desarrollado en otro trabajo como Hipótesis de Heterogeneidad de Hábitats (MacArthur, 1972), que indica que el número de nichos disponibles aumenta a medida que el hábitat se vuelve más heterogéneo, generando efectos positivos en la coexistencia de especies, como la fuerza relativa de la competencia intraespecífica frente a la interespecífica y la tasa de ataque a las presas debido a la vulnerabilidad de las mismas (Bolnick *et al.*, 2011), pudiendo así beneficiar a grupos de artrópodos predadores, especialmente a generalistas. Por ejemplo, los predadores que utilizan estímulos visuales como el carábido *Pterostichus melanarius* (Homburg *et al.*, 2014) pueden preferir la vegetación abierta para detectar a sus presas (Harvey *et al.*, 2008), ya que la complejidad estructural puede afectar al comportamiento de búsqueda y captura de presas (Michel & Adams, 2009). La baja cobertura de bosque en el Espinal se relacionó negativamente con la abundancia total de artrópodos, por lo cual es de esperar que haya una menor cantidad de presas potenciales, lo que podría explicar por qué se están limitando los beneficios que aportan los disturbios para el grupo de predadores. Trabajos locales recientes obtuvieron resultados similares, encontrando una mayor riqueza de coleópteros

predadores al aumentar el porcentaje de pastizales en el paisaje, lo que indica que estos ambientes abiertos son relevantes para este grupo (Ochoa, 2023). Por otra parte, las arañas de suelo fueron más diversas y abundantes en ambientes abiertos en comparación con bosques, coincidiendo con el patrón aquí descripto (Oxbrough, 2006).

Efectos sobre los niveles de predación

A través del uso de orugas artificiales, se encontró que los artrópodos predadores fueron el grupo más importante (representando el 76,4 % de los ataques), mientras que los ataques por roedores y aves fueron considerablemente menores (14,5 % y 9,1 %, respectivamente). Los niveles de predación por artrópodos se relacionaron positivamente con la abundancia de predadores, pero no con la riqueza de los mismos. Esto concuerda parcialmente con nuestra tercera predicción, donde propusimos que el nivel de predación se asociaría con ambas variables. Este resultado se relaciona con otros trabajos donde se ha demostrado que el funcionamiento de servicios ecosistémicos puede estar garantizado por pocas especies dominantes que contribuyen en una proporción muy alta (Gaston & Fuller, 2008; Smith & Knapp, 2003; Winfree *et al.*, 2015), por lo que una merma en su abundancia puede generar efectos negativos en las funciones. Por otro lado, la riqueza de predadores fue dominada por arañas, las cuales no suelen dejar marcas de predación en las orugas, por lo que su contribución al proceso de predación no ha sido explorada por nuestro trabajo.

Al contrario de lo que se esperaba, los niveles de predación mostraron una relación positiva con la intensidad de disturbio, tanto para la predación total como para la predación por artrópodos. Sin embargo, esta relación no se evidenció de forma similar entre regiones, ya que en el Espinal la intensidad de disturbio no tuvo influencia sobre ambos niveles de predación. Cabe destacar que el Chaco presentó niveles superiores de predación total con respecto al Espinal, lo cual puede estar relacionado al grado de degradación de éste último como se discutió anteriormente para los artrópodos. Alternativamente, esta relación positiva con la intensidad de disturbio en el Chaco puede ser explicada por cambios asociados al pastoreo, ya que Meyer *et al.* (2019) comprobaron que las tasas de predación por artrópodos aumentaron frente a una mayor intensidad de pastoreo, que en el Chaco seco representa la principal fuente de disturbio. Además, la intensidad de disturbio también tuvo una relación positiva con la riqueza y abundancia de artrópodos predadores y la misma interacción con la región en el caso de la abundancia, lo que indica que los niveles de predación respondieron de igual forma que la abundancia de los predadores.

Por otro lado, el nivel de predación por vertebrados se relacionó con otras variables a escala local, evidenciando una relación positiva con la cobertura del estrato arbóreo, y una relación negativa con la diversidad vegetal de Shannon. Debido al número relativamente bajo de ataques de aves y roedores, no se pudieron analizar los grupos por separado. Estudios han demostrado que aves Passeriformes insectívoras son sensibles a pérdidas de superficie boscosa, y que un aumento en la proporción de esta,

aumenta su abundancia (Alves *et al.*, 2023; Vergara *et al.*, 2021). Por otro lado, los roedores pueden ser importantes predadores tanto de plagas como de invertebrados benéficos (Tschumi *et al.*, 2018a), pero sus respuestas a cambios en el paisaje son variables (Tschumi *et al.*, 2018b).

Cabe preguntarse si este aumento en los niveles de predación frente a mayores intensidades de disturbio puede estar generando algún desbalance en el ecosistema, afectando a otros gremios de artrópodos tales como detritívoros, omnívoros y herbívoros. En el trabajo de Randt & Louda (2006) se detalla/indica que la pérdida y fragmentación de hábitat puede tener fuertes efectos negativos sobre comunidades de artrópodos locales al aumentar la densidad de predadores generalistas en matrices de cultivo, lo que conlleva a un aumento en los niveles de predación sobre herbívoros nativos en ambientes conservados próximos. Si bien los mecanismos subyacentes pueden ser distintos, en nuestro estudio también observamos una mayor abundancia de predadores y niveles de predación en sitios disturbados en el Chaco, lo cual podría estar influyendo negativamente en los herbívoros y los niveles de herbivoría en el ecosistema. La menor abundancia total de artrópodos en sitios con más intensidad de disturbio podría resultar por una combinación de efectos ascendentes “*bottom-up*”, mediados por cambios en la estructura de la vegetación, y efectos descendentes “*top-down*”, dados por el aumento de predadores en estos sitios.

Conclusiones y consideraciones finales

En este trabajo se evaluaron variables a múltiples escalas con el objetivo de dilucidar los efectos de los disturbios antrópicos sobre las comunidades de artrópodos y el proceso de predación en bosques secos de la provincia de Córdoba. El estudio contó con un buen número de réplicas a escala local y de paisaje, lo cual refuerza la confianza de los resultados obtenidos. Cabe destacar que se trabajó sobre dos ecorregiones distintas, explorando las diferencias en los efectos de las variables en cada una, siendo además el Espinal una región seriamente amenazada. Por otro lado, este estudio presentó algunas limitaciones, tales como la duración de los muestreos de artrópodos (baja cantidad de horas de exposición de las trampas pitfall, cuando el promedio suele ser de siete días (Hohbein & Conway, 2018)) y la identificación taxonómica a nivel de morfoespecies. Sin embargo, se obtuvo una gran cantidad de artrópodos de diversas especies y se abordó la comunidad de artrópodos de suelo en la ecorregión del Espinal, la cual ha sido poco estudiada. Asimismo, se consideraron los impactos diferenciales sobre distintos gremios tróficos, lo que puede ayudar a comprender cómo estos procesos antrópicos impactan en la provisión de diversos servicios ecosistémicos que proveen nuestros bosques. Sería interesante realizar estudios más minuciosos de estos ambientes, complementando con análisis de

artrópodos herbívoros, los cuales suelen asociarse más estrechamente a la vegetación y por ende no estar bien representados en nuestras muestras, y el proceso de herbivoría, con la finalidad de dilucidar si este aumento en los niveles de predación tiene algún efecto negativo sobre los herbívoros.

El cambio de uso de suelo es un fenómeno que aún persiste en las regiones estudiadas, y atenta contra la biodiversidad de las mismas. Ante este panorama, nuestro estudio ayuda a identificar los perjuicios que esto genera, y revela que la intensidad de disturbio a escala local, y la proporción de bosque a escala de paisaje son las variables más influyentes para las comunidades de artrópodos de estos bosques, y por ende en las que se debería hacer foco si queremos reducir efectos negativos. El principal disturbio en los sitios de estudio fue el uso para ganadería, por lo cual generar zonas de exclusión o disminuir la intensidad de carga en ellos podría ser una forma de aminorar los efectos negativos de esta actividad sobre la abundancia de artrópodos, así como fomentar la restauración de parches degradados. Por otro lado, a escala de paisaje sería fundamental la creación de nuevos parches de comunidades vegetales nativas, especialmente en el Espinal donde son muy escasos, la cual podría promoverse a través de la reciente Ley Agroforestal. Estas acciones necesariamente deben ir acompañadas de políticas que resguarden los parches conservados que aún existen. Asimismo, este trabajo exploró las implicancias que tienen estos cambios en los bosques sobre el proceso ecosistémico de predación, el cual fue de menor magnitud en el Espinal y aumentó a mayor disturbio en el Chaco. Esto indica, por un lado, la mayor degradación en Espinal podría afectar negativamente el funcionamiento ecosistémico. Por otro lado, en el Chaco la mayor intensidad de disturbio podría llevar a un desbalance si el aumento en la predación perjudica a otros grupos de artrópodos. Por lo tanto, promover la conservación de estos relictos de bosque puede reflejarse en múltiples beneficios a nivel ecosistémico.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOST, L. (2015). Cambio de la cobertura arbórea de la provincia de Córdoba: análisis a nivel departamental y de localidad (periodo 2000-2012). *Revista de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 2(2), 111-123.
- ALVES, T., LIMA, M. R., & DOS ANJOS, L. (2023). Forest cover positively affects the occurrence of understory insectivorous Passeriformes in bird communities of the Atlantic Forest. *Community Ecology*, 24(1), 87-98.
- ANTHONY, M. A., BENDER, S. F., & VAN DER HEIJDEN, M. G. (2023). Enumerating soil biodiversity. *PNAS*, 120(33), e2304663120.
- ARTURI, M. (2005). Situación ambiental en la Ecorregión Espinal. *La situación ambiental argentina, 2005*, 241-246.
- BARTON, K., & BARTON, M. K. (2015). Package 'mumin'. Version, 1(18), 439.
- BIANCHI, F. J., 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(1595), 1715-1727.
- BIANCHI, F. J. J. A., SCHELLHORN, N. A., BUCKLEY, Y. M., & POSSINGHAM, H. P. (2010). Spatial variability in ecosystem services: simple rules for predator-mediated pest suppression. *Ecological Applications*, 20(8), 2322-2333.
- BILENCA, D., & ARGENTINA, F. V. S. (2005). Situación de los pastizales en la Región Pampeana y estrategias para su conservación. *Programa Pastizales, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires*.
- BLAUM, N., SEYMOUR, C., ROSSMANITH, E., SCHWAGER, M., & JELTSCH, F. (2009). Changes in arthropod diversity along a land use driven gradient of shrub cover in savanna rangeland: identification of suitable indicators. *Biodiversity Conservation*, 18, 1187-1199.
- BROWN, A. D., et al. La situación ambiental argentina 2005. 2006.
- BUREL, F., BUTET, A., DELETTRE, Y. R., & DE LA PEÑA, N. M. (2004). Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning*, 67(1-4), 195-204.
- CABIDO, M., & ZAK, M. (2010). Deforestación, agricultura y biodiversidad: apuntes sobre el panorama global y la realidad de Córdoba. *Uniciencia, UNC*.
- CABIDO, M., ACOSTA, A., CARRANZA, M. L., & DÍAZ, S. (1992). La vegetación del Chaco Árido en el W de la provincia de Córdoba, Argentina. *Documents phytosociologiques*, 14, 447-456.
- CABIDO, M., GONZÁLEZ, C., ACOSTA, A., & DÍAZ, S. (1993). Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio*, 109, 5-14.
- CABRERA, A. (1976). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería (2ª edición), Tomo II*, 1, 1-85, ACME, Buenos Aires.
- CAITANO, B., CHAVES, T. P., DODONOV, P., & DELABIE, J. H. C. (2020). Edge effects on insects depend on life history traits: a global meta-analysis. *Journal of Insect Conservation*, 24, 233-240.
- CHAPLIN-KRAMER, R., O'ROURKE, M.E., BLITZER, E.J. AND KREMEN, C. (2011), A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14: 922-932
- CHAPLIN-KRAMER, R., & KREMEN, C. (2012). Pest control experiments show benefits of complexity at landscape and local scales. *Ecological Applications*, 22(7), 1936-1948.
- CHERRETT, J. M. (2019). History of the leaf-cutting ant problem. In *Fire ants and leaf-cutting ants* (pp. 10-17). CRC Press.
- COIRINI, R. (1992). Caracterización Social y Económica del Área Problema del Chaco Árido. Sistemas Agroforestales para Pequeños Productores de Zonas Áridas. *FCA*, 54-58.
- CONCEIÇÃO, K. S., & DE OLIVEIRA, V. M. (2010). Habitat fragmentation effects on biodiversity patterns. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 389(17), 3496-3502.
- CONTI G., ENRICO L., CASANOVES F., & DÍAZ S.M. (2013). Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: A contribution to the quantification of an underrated carbon reservoir. *Annals of Forest Science* 70(5): 515-524.

- CONTI G., PÉREZ HARGUINDEGUY N., QUÉTIER F., GORNÉ L.D., JAUREGUIBERRY P., BERTONE G., ENRICO L., CUCHIETTI A., & DIAZ S. (2014). Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture Ecosystems & Environment* 197:68-76.
- CONTI G., ENRICO L., JAUREGUIBERRY P., CUCHIETTI A., LIPOMA M.L., CABROL D. (2018). El rol de la diversidad funcional en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos: Un análisis empírico en el Chaco seco de Córdoba, Argentina central. *Ecosistemas: revista científica y técnica de ecología y medio ambiente*. ISSN 1697-2473.
- CULLINEY, T. W. (2013). Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture*, 3(4), 629-659.
- DEFRIES, R. S., FOLEY, J. A., & ASNER, G. P. (2004). Land-use choices: Balancing human needs and ecosystem function. *Front. Journal of Ecology & Environment*, 2(5), 249-257.
- DOBSON, A., LODGE, D., ALDER, J., CUMMING, G. S., KEYMER, J., MCGLADE, J., & XENOPOULOS, M. A. (2006). Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology*, 87(8), 1915-1924.
- ELLIS, E. C., GAUTHIER, N., KLEIN GOLDEWIJK, K., BLIEGE BIRD, R., BOIVIN, N., DÍAZ, S., ... & WATSON, J. E. (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *PNAS*, 118(17), e2023483118.
- FAHRIG, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- FAHRIG, L., BAUDRY, J., BROTONS, L., BUREL, F. G., CRIST, T. O., FULLER, R. J., & MARTIN, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology letters*, 14(2), 101-112.
- FAHRIG, L., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., BENNETT, J. R., BOUCHER-LALONDE, V., CAZETTA, E., CURRIE, D. J., & WATLING, J. I. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity?. *Biological Conservation*, 230, 179-186.
- FERRANTE, M., GONZÁLEZ, E., & LÖVEI, G. L. (2017). Predators do not spill over from forest fragments to maize fields in a landscape mosaic in central Argentina. *Ecology and Evolution*, 7(19), 7699-7707.
- FOSTER, D. R. (1992). Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of ecology*, 753-771.
- GARDNER S., CABIDO M., VALLADARES G. & DIAZ S. (1995) The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veg. Sci.* 6, 349-356.
- GASTON, K. J., & FULLER, R. A. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in ecology & evolution*, 23(1), 14-19.
- GIBBS, J. P., & STANTON, E. J. (2001). Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological applications*, 11(1), 79-85.
- 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*, 8(4), 359-366.
- GONZÁLEZ, E., SALVO, A., DEFAGÓ, M. T., & VALLADARES, G. (2016). A moveable feast: insects moving at the forest-crop interface are affected by crop phenology and the amount of forest in the landscape. *PLoS One*, 11(7), e0158836.
- GONZÁLEZ, E., SALVO, A., & VALLADARES, G. (2017). Arthropod communities and biological control in soybean fields: Forest cover at landscape scale is more influential than forest proximity. *Agriculture, ecosystems & environment*, 239, 359-367.
- GONZÁLEZ, E., SALVO, A., & VALLADARES, G. (2020). *Journal of Insect Conservation*, 24, 249-258.
- GONZÁLEZ, E., SEIDL, M., KADLEC, T., FERRANTE, M., & KNAPP, M. (2020). Distribution of ecosystem services within oilseed rape fields: Effects of field defects on pest and weed seed predation rates. *Agriculture, ecosystems & environment*, 295, 106894.

- GONZÁLEZ, E., SEIDL, M., KADLEC, T., FERRANTE, M., & KNAPP, M. (2020). Distribution of ecosystem services within oilseed rape fields: Effects of field defects on pest and weed seed predation rates. *Agriculture, ecosystems & environment*, 295, 106894.
- GONZÁLEZ, E., ROSSETTI, M.R., MORENO, M.L., BERNASCHINI, M.L., CAGNOLO, L., MUSICANTE, M.L., SALVO, A., VALLADARES, G. (2024). Habitat loss and fragmentation in Chaco forests: a review of the responses of insect communities and consequences for ecosystem processes. En: *Insect decline and conservation in the Neotropics* (editores: J. León-Cortés, A. Córdoba-Aguilar). Springer.
- GUIDA-JOHNSON, B., & ZULETA, G. A. (2013). *Agriculture, ecosystems & environment*. 181, 31-40.
- HALE, C. M., PASTOR, J., & RUSTERHOLZ, K. A. (1999). Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(10), 1479-1489.
- HARVEY, J. A., VAN DER PUTTEN, W. H., TURIN, H., WAGENAAR, R., & BEZEMER, T. M. (2008). Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127(1-2), 100-106.
- 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.
- HOBBEIN, R. R., & CONWAY, C. J. (2018). Pitfall traps: A review of methods for estimating arthropod abundance. *Wildlife Society Bulletin*, 42(4), 597-606.
- HÖLDOBLER, B., & WILSON, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press.
- HOLT, R. D., LAWTON, J. H., POLIS, G. A., & MARTINEZ, N. D. (1999). Trophic rank and the species–area relationship. *Ecology*, 80(5), 1495-1504.
- HOMBURG, K., HOMBURG, N., SCHÄFER, F., SCHULDT, A., & ASSMANN, T. (2014). Carabids. org—a dynamic online database of ground beetle species traits (Coleoptera, Carabidae). *Insect Conservation and Diversity*, 7(3), 195-205.
- HOWE, A., LÖVEI, G. L. & NACHMAN, G. (2009) *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 131, 325-329.
- HOYOS, L. E., CINGOLANI, A. M., ZAK, M. R., VAIERETTI, M. V., GORLA, D. E., & CABIDO, M. R. (2013). Deforestation and precipitation patterns in the arid Chaco forests of central Argentina. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 260-271.
- JEANNE, R. L. (1979). A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, 60(6), 1211-1224.
- JONSEN, I. D., & FAHRIG, L. (1997). Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12, 185-197.
- KARLIN, U., & BRONSTEIN, G. (1986). Caracterización de los sistemas de producción del Árido Subtropical Argentino. *V Reunión de Intercambio Tecnológico en Zonas Áridas y Semiáridas*. La Rioja, 439-448.
- KARLIN, U., COIRINI, R., PIETRARELLI, L., & PERPIÑAL, E. (1992). Caracterización del Chaco Árido y propuesta de recuperación del recurso forestal. *Sistemas Agroforestales para pequeños productores de zonas áridas*, 7-12.
- KARLIN, M. S., KARLIN, U. O., COIRINI, R. O., REATI, G. J., & ZAPATA, R. M. (2013). *El chaco árido*. Marcos Sebastián Karlin.
- KNUFF, A. K., STAAB, M., FREY, J., DORMANN, C. F., ASBECK, T., & KLEIN, A. M. (2020). Insect abundance in managed forests benefits from multi-layered vegetation. *Basic and Applied Ecology*, 48, 124-135.
- KRUESS, A., & TSCHARNTKE, T. (1994). Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 264(5165), 1581-1584.
- LARRIEU, L., PAILLET, Y., WINTER, S., BÜTLER, R., KRAUS, D., KRUMM, F., & VANDEKERKHOVE, K. (2018). Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators*, 84, 194-207.

- LEWIS, J. P., & COLLANTES, M. B. (1973). El espinal periestépico. *Ciencia e investigación*, 29(11-12), 360-377.
- LEWIS, J. P., NOETINGER, S., PRADO, D. E., & BARBERIS, I. M. (2004) Los Remanentes de bosques del Espinal en el este de la provincia de Córdoba. Facultad de Ciencias Agrarias, UNR, Agromensajes N° 13, 1-5
- LEWIS, J. P., PIRE, E. F., BARBERIS, I., & PRADO, D. (2006). Los bosques del Espinal Periestépico en las proximidades de la localidad de Coronda, provincia de Santa Fe (Argentina).
- LEWIS, J. P., NOETINGER, S., PRADO, D. E., & BARBERIS, I. M. (2009). Woody vegetation structure and composition of the last relicts of Espinal vegetation in subtropical Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 18, 3615-3628.
- LOPEZ, D. R., CAVALLERO, L., BRIZUELA, M. A., & AGUIAR, M. R. (2011). Ecosystemic structural–functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 6-16.
- LÓPEZ, D. R., BRIZUELA, M. A., WILLEMS, P., AGUIAR, M. R., SIFFREDI, G., & BRAN, D. (2013). Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of North Patagonia. *Ecological Indicators*, 24, 1-11.
- LÓPEZ, D. R., & CAVALLERO, L. (2017). The role of nurse functional types in seedling recruitment dynamics of alternative states in rangelands. *Acta Oecologica*, 79, 70-80.
- LÖVEI, G. L., & FERRANTE, M. (2017). A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions. *Insect Science*, 24(4), 528-542.
- LÜDECKE, D. (2018). ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software*, 3(26), 772.
- MAGNUSSON, A., SKAUG, H., NIELSEN, A., BERG, C., KRISTENSEN, K., MAECHLER, M., & BROOKS, M. M. (2017). Package ‘glmmtmb’. R Package Version 0.2. 0, 25.
- MEDRANO J., 2023, Impacto del uso antrópico en la estructura del bosque y la diversidad de juveniles, XXX Reunion Argentina de Ecología, p255.
- MEIJER, S. S., WHITTAKER, R. J., & BORGES, P. A. (2011). The effects of land-use change on arthropod richness and abundance on Santa Maria Island (Azores): unmanaged plantations favour endemic beetles. *Journal of Insect Conservation*, 15, 505-522.
- MENALLED, F. D., LEE, J. C., & LANDIS, D. A. (1999). Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields. *BioControl*, 43, 441-456.
- MEYER, S. T., HEUSS, L., FELDHAAR, H., WEISSER, W. W., & GOSSNER, M. M. (2019). Land-use components, abundance of predatory arthropods, and vegetation height affect predation rates in grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 270, 84-92.
- MICHALKO, R., PEKÁR, S., & ENTLING, M. H. (2019). An updated perspective on spiders as generalist predators in biological control. *Oecologia*, 189, 21-36.
- MICHEL, M. J., & ADAMS, M. M. (2009). Differential effects of structural complexity on predator foraging behavior. *Behavioral Ecology*, 20(2), 313-317.
- MILLARD, J., OUTHWAITE, C. L., KINNERSLEY, R., FREEMAN, R., GREGORY, R. D., ADEDOJA, O., & NEWBOLD, T. (2021). Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. *Nature Communications*, 12(1), 2902.
- MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT (2005). *Ecosystems and human well-being* (Vol. 5, p. 563). Island Press, Washington,
- MOLINA, S. I., VALLADARES, G. R., GARDNER, S., & CABIDO, M. R. (1999). The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 42(1), 29-42.
- MORENO, M. L., FERNÁNDEZ, M. G., MOLINA, S. I., & VALLADARES, G. (2013). The role of small woodland remnants on ground dwelling in-sect conservation in Chaco Serrano, Central Argentina. *Journal of Insect Science*, 13(1), 40.

- MORENO, M. L., (2014). Descomposición de hojarasca en Chaco Serrano: efectos de la fragmentación del hábitat y el rol de los insectos. <https://rdu.unc.edu.ar/handle/11086/14074>.
- MUÑOZ GARACHANA, D., ARAGÓN, R., & BALDI, G. (2018). Estructura espacial de remanentes de bosque nativo en el Chaco Seco y el Espinal. *Ecología austral*, 28(3), 553-564.
- NEWBOLD, T., BENTLEY, L. F., HILL, S. L., EDGAR, M. J., HORTON, M., SU, G., & PURVIS, A. (2020). Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Functional Ecology*, 34(3), 684-693.
- OXBROUGH, A. G., GITTINGS, T., O'HALLORAN, J., GILLER, P. S., & KELLY, T. C. (2006). The influence of open space on ground-dwelling spider assemblages within plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 404-417.
- PARMENTER, R. R., YATES, T. L., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P., DUNNUM, J. L., FRANKLIN, A., & WHITE, G. C. (2003). Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73(1), 1-26.
- PÉREZ-BOTE, J. L., & ROMERO, A. J. (2012). Epigeic soil arthropod abundance under different agricultural land uses. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 10(1), 55-61.
- PURTAUF, T., ROSCHEWITZ, I., DAUBER, J., THIES, C., TSCHARNTKE, T., & WOLTERS, V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms: influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108(2), 165-174.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM, A. E. (2018). QGIS geographic information system. *Open source geospatial foundation project*.
- R CORE TEAM. (2019). R development core team. R: a language and environment for statistical computing, 55, 275-286.
- RAND, T. A., & LOUDA, S. M. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 20(6), 1720-1729.
- 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.
- RUSCH, A., VALANTIN-MORISON, M., SARTHOU, J. P., & ROGER-ESTRADE, J. (2010). Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems, and seminatural habitats at the landscape scale: a review. *Advances in agronomy*, 109, 219-259.
- SCHOWALTER, T. D. (2013). *Insects and sustainability of ecosystem services*. CRC Press.
- SCHWAB, D., WURZ, A., GRASS, I., RAKOTOMALALA, A. A., OSEN, K., SOAZAFY, M. R., & TSCHARNTKE, T. (2021). Decreasing predation rates and shifting predator compositions along a land-use gradient in Madagascar's vanilla landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 58(2), 360-371.
- SCHIRMEL, J., BUNDSCHUH, M., ENTLING, M. H., KOWARIK, I., & BUCHHOLZ, S. (2016). Impacts of invasive plants on resident animals across ecosystems, taxa, and feeding types: a global assessment. *Global change biology*, 22(2), 594-603.
- SCHWEIGER, O., MAELFAIT, J. P., VAN WINGERDEN, W. K. R. E., HENDRICKX, F., BILLETER, R., SPEELMANS, M., & BUGTER, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of applied Ecology*, 42(6), 1129-1139.
- SEASTEDT, T. R., & CROSSLEY JR, D. A. (1984). The influence of arthropods on ecosystems. *Bioscience*, 34(3), 157-161.
- SEIBOLD, S., GOSSNER, M. M., SIMONS, N. K., BLÜTHGEN, N., MÜLLER, J., AMBARLI, D., & WEISSER, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574(7780), 671-674.

- SIQUEIRA, G. M., SILVA, E. F. F., & PAZ-FERREIRO, J. (2014). Land use intensification effects in soil arthropod community of an Entisol in Pernambuco state, Brazil. *The Scientific World Journal*, 2014.
- SMITH, M. D., & KNAPP, A. K. (2003). Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology letters*, 6(6), 509-517.
- SPEIGHT, M. R., HUNTER, M. D., & WATT, A. D. (2008). *Ecology of insects: concepts and applications*, 2nd edition. Blackwell Science Ltd.
- TSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J. M., RAND, T. A., DIDHAM, R. K., FAHRIG, L., BATÁRY, P., & WESTPHAL, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, 87(3), 661-685.
- TSCHUMI, M., EKROOS, J., HJORT, C., SMITH, H. G., & BIRKHOFFER, K. (2018). Rodents, not birds, dominate predation-related ecosystem services and disservices in vertebrate communities of agricultural landscapes. *Oecologia*, 188(3), 863-873.
- TSCHUMI, M., EKROOS, J., HJORT, C., SMITH, H. G., & BIRKHOFFER, K. (2018). Predation-mediated ecosystem services and disservices in agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 28(8), 2109-2118.
- TRIPLEHORN, C. A., & JOHNSON, N. F. (2005) *Introduction to the Study of Insects*. Thomson Brooks/Cole, Belmont, California.
- VERZINO, G., & JOSEAU, M. J. (2005). El banco nacional de germoplasma de Prosopis. *Revista de la Asociación Forestal Argentina (Argentina)*.(1992). a. 46 (2), 37-43.
- WEATHERSPARK.COM 01/03/2024
- WINFREE, R., W. FOX, J., WILLIAMS, N. M., REILLY, J. R., & CARIVEAU, D. P. (2015). Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology letters*, 18(7), 626-635.
- WITH, K. A., & PAVUK, D. M. (2012). Direct versus indirect effects of habitat fragmentation on community patterns in experimental landscapes. *Oecologia*, 170, 517-528.
- ZAK, M. R., CABIDO, M., & HODGSON, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future?. *Biological conservation*, 120(4), 589-598.
- ZAK, M. R. (2008). Patrones espaciales de la vegetación de la provincia de Córdoba. Análisis complementario de información satelital y datos de campo. *Universidad Nacional de Córdoba*.
- ZUUR, A. F., IENO, E. N., WALKER, N. J., SAVALIEV, A. A., & SMITH, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574, p. 574). New York: springer.

Anexo

Tabla A1 - Lista de sitios con coordenadas, valores de % de bosque, densidad de borde, y demás variables usadas en análisis.

Sitio	Región	Coordenadas (Extremo Norte y Sur)	Porcentaje de bosque	Densidad de borde	Porcentaje suelo desnudo	Cobertura herbácea	Cobertura arbórea	Riqueza vegetal	Diversidad de Shannon
1	Chaco	S31°25'13,6"W065°27'43,7" (N) S31°25'16,1"W065°27'44,1"(S)	0,812	0,012	28,863	47,954	28,030	34	2,890
2	Chaco	S31°25'27,0"W065°30'16,1" (N) S31°25'29,4"W065°30'15,4" (S)	0,928	0,006	37,727	42,757	6,969	31	2,379
3	Chaco	31°25'11,5"W065°30'24,4" (N) S31°25'14,0"W065°30'23,1" (S)	0,890	0,007	11,999	63,939	18,999	29	2,317
4	Chaco	S31°21'13,2"W065°28'57,6" (N) S31°21'15,5"W065°28'57,2" (S)	0,976	0,003	13,257	22,484	19,121	40	2,891
5	Chaco	S31°20'13,8"W065°31'05,2" (N) S31°20'16,2"W065°31'04,8" (S)	0,909	0,007	32,954	40,227	26,969	44	2,880
6	Chaco	S31°20'02,9"W065°31'00,4" (N) S31°20'06,5"W065°31'02,7" (S)	0,908	0,008	65,303	19,318	30,606	29	2,465
7	Chaco	S31°31'40,2"W065°25'47,1" (N) S31°31'42,6"W065°25'46,2" (S)	0,975	0,005	8,338	64,984	5,515	36	2,896
8	Chaco	S31°31'21,8"W065°24'17,1" (N) S31°31'24,3"W065°24'16,5" (S)	0,947	0,006	10,045	66,984	25,818	31	2,521
9	Espinal	S32°21'21,8"W062°54'35,7" (N) S32°21'24,2"W062°54'35,0" (S)	0,447	0,005	6,848	80,303	40,181	60	2,798
10	Espinal	S32°21'57,0"W062°51'52,6" (N) S32°21'59,6"W062°51'52,4" (S)	0,227	0,002	1,993	92,575	45,636	43	2,135
11	Espinal	S32°21'37,4"W062°47'41,6" (N)	0,133	0,003	11,333	73,636	16,636	37	2,102

		S32°21'39,8"W062°47'42,5" (S)							
12	Espina I	S32°24'08,6"W062°47'57,8" (N)	0,084	0,002	1,515	97,575	76,212	24	1,161
		S32°24'11,2"W062°47'57,9" (S)							
13	Espina I	S32°18'36,9"W062°43'56,9" (N)	0,329	0,001	0	86,212	91,969	44	2,115
		S32°18'39,5"W062°43'56,9" (S)							
14	Espina I	S32°18'41,6"W062°43'16,1" (N)	0,439	0,002	0,848	43,181	38,363	40	2,323
		S32°18'43,8"W062°43'15,2" (S)							
15	Espina I	S32°18'48,9"W062°20'36,9" (N)	0,288	0,003	0,757	92,121	79,393	40	2,207
		S32°18'48,7"W062°20'36,9" (S)							
16	Espina I	S32°21'10,0"W062°23'35,1" (N)	0,098	0,002	16,606	66,212	63,212	40	2,225
		S32°21'12,7"W062°23'35,2" (S)							

Tabla A2 - Lista de morfoespecies de artrópodos con detalles taxonómicos, gremio trófico y abundancia total por especie.

Morfoespecie	Orden	Familia	Especie / morfoespecie	Grupo funcional	Abundancia total
1	Araneae	S/D	Araneae sp. 1S/D	Predador	1
2	Araneae	S/D	S/D	Predador	2
3	Araneae	S/D	S/D	Predador	5
4	Araneae	S/D	S/D	Predador	8
5	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
6	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
7	Araneae	S/D	S/D	Predador	4
8	Araneae	S/D	S/D	Predador	18
9	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
10	Araneae	S/D	S/D	Predador	6
11	Araneae	S/D	S/D	Predador	6
12	Araneae	S/D	S/D	Predador	2
13	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
14	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
15	Araneae	S/D	S/D	Predador	2
16	Araneae	S/D	S/D	Predador	1
17	Blattodea	Blatellidae	S/D	Detritívoro	1
18	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	2
19	Coleoptera	Tenebrionidae	S/D	Detritívoro	1
20	Coleoptera	Curculionidae	S/D	Herbívoro	1
21	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	7
22	Coleoptera	Coccinellidae	S/D	Predador	3
23	Coleoptera	Archeocrypticidae	S/D	Detritívoro	4
24	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Diloboderus abderus</i>	Herbívoro	1
25	Coleoptera	Anthicidae	S/D	Omnívoro	1
26	Coleoptera		S/D		1
27	Coleoptera	Staphylinidae	S/D	Predador	1
28	Coleoptera	Tenebrionidae	S/D	Detritívoro	1
29	Coleoptera	Curculionidae	S/D	Herbívoro	1
30	Coleoptera	Curculionidae	S/D	Herbívoro	1
31	Coleoptera	Tenebrionidae	S/D	Detritívoro	1

32	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	1
33	Coleoptera	Carabidae	<i>Calosoma argentinense</i>	Predador	1
34	Coleoptera	Curculionidae	S/D	Herbívoro	1
35	Coleoptera	Coccinellidae	<i>Eriopsis connexa</i>	Predador	1
36	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Euphoria lurida</i>	Detritívoro/adulto floricola	1
37	Coleoptera	Carabidae	Tethraca	Predador	2
38	Coleoptera	Elateridae	S/D	Herbívoro	2
39	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	4
40	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	2
41	Coleoptera	Scarabaeidae	S/D	Detritívoro	1
42	Coleoptera	Cantharidae	Chauliognathus	Predador/floricola	1
43	Coleoptera	S/D	S/D		2
44	Coleoptera	Tenebrionidae	S/D	Detritívoro	1
45	Coleoptera	Trogidae	S/D	Detritívoro	1
46	Coleoptera	Carabidae	S/D	Predador	1
47	Coleoptera	Cydnidae	S/D	Herbívoro	2
48	Coleoptera	Curculionidae	S/D	Herbívoro	1
49	Coleoptera	S/D	S/D		1
50	Diptera	Sarcophagidae	S/D		5
51	Diptera	Phoridae	S/D		2
52	Diptera	Sciaridae	S/D		1
53	Diptera	Sciaridae	S/D		1
54	Diptera	Therevidae	S/D		1
55	Diptera	Phoridae	S/D		1
56	Diptera	Tachinidae	S/D		9
57	Diptera	Sciaridae	S/D		1
58	Diptera	Tachinidae	S/D		3
59	Diptera	Scathophagidae	S/D		2
60	Diptera	Drosophilidae	S/D		1
61	Diptera	Bibionidae	S/D		1
62	Diplopoda	S/D	S/D		1
63	Hemiptera	Tingidae	S/D		1
64	Hemiptera	Cycadellidae	S/D		2
65	Hemiptera	Cydnidae	S/D		1
66	Hemiptera	Lygaeidae	S/D		1

67	Hemiptera	Psyllidae	S/D		1
68	Hemiptera	Lygaeidae	S/D		1
69	Hemiptera	Cydnidae	S/D		2
70	Hymenoptera	Sphecidae	Sphex argentinus	Predador	2
71	Hymenoptera	Scelionidae	S/D	Parasitoide	1
72	Hymenoptera	Pompilidae	Pepsis	Predador	1
73	Hymenoptera	Pompilidae	S/D	Predador	4
74	Hymenoptera	Pompilidae	S/D	Predador	1
75	Hymenoptera	Halictidae	Lassioglossum	Polinizador	2
76	Hymenoptera	Encyrtidae	Copidosoma	Parasitoide	1
78	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae		163
79	Hymenoptera	Formicidae	Ectatomma brunneum	Predadora	244
80	Hymenoptera	Formicidae	Formicinae		23262
81	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae		64
82	Hymenoptera	Formicidae	Formicinae		59
83	Hymenoptera	Formicidae	Pseudomyrmecinae		2
84	Hymenoptera	Formicidae	Camponotus mus	Mellivora	3980
85	Hymenoptera	Formicidae	Acromyrmex	Herbívoro	129
86	Hymenoptera	Formicidae	Formicinae		9
87	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae		2
88	Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae		11
89	Isopoda	S/D	S/D	Detritívoro	162
90	Lepidoptera	Tinoidea	S/D	Herbívoro	2
91	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	2
92	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
93	Orthoptera	Gryllidae	S/D	Omnívoro	1
94	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
95	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
96	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
97	Orthoptera	Gryllidae	S/D	Omnívoro	1
98	Orthoptera	Ommexechidae	S/D	Herbívoro	1
99	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
101	Orthoptera	Acridiidae	S/D	Herbívoro	1
102	Orthoptera	Gryllidae	S/D	Omnívoro	1
103	Pseudoescorpiones	S/D	S/D	Predador	3

104	Solifugae	S/D	S/D	Predador	1
105	Scorpiones	S/D	S/D	Predador	2

Tabla A3 - Modelos competitivos para riqueza y abundancia total de artrópodos de suelo. Para cada variable respuesta se reportan los modelos que fueron promediados con sus respectivas variables independientes, valores de AICc, Δ AICc y peso (weight), Los efectos aditivos de las variables independientes se indican con el símbolo +.

Variable Respuesta	Modelos	AICc	(Δ AICc)	Weight
Riqueza Total	Cobertura herbácea+Región	347,90	0	0,27
	Nulo	348,71	0,81	0,18
	Densidad de borde	348,99	1,08	0,16
	Densidad de borde+Cobertura herbácea	349,05	1,14	0,15
	Región	349,46	1,56	0,12
	Riqueza vegetal	349,48	1,57	0,12
Abundancia Total	Intensidad disturbio+Región	1119,01	0	0,57
	Intensidad disturbio+Porcentaje de bosque	1119,58	0,57	0,43

Tabla A4 - Modelos competitivos para riqueza y abundancia por gremios de artrópodos de suelo. Para cada variable respuesta se reportan los modelos que fueron promediados con sus respectivas variables independientes, valores de AICc, Δ AICc y peso (weight), Los efectos aditivos de las variables independientes se indican con el símbolo + y los efectos interactivos con el símbolo *.

Variable Respuesta	Modelos	AICc	Δ AICc	Weight
Riqueza	Intensidad disturbio+Porcentaje de bosque	212,35	0	0,57
	Porcentaje de bosque	214,27	1,92	0,22

predadores	Intensidad disturbio+Región	214,32	1,97	0,21
Abundancia predadores	Intensidad disturbio+Región+Intensidad disturbio*Región	390,43	0	0,67
	Intensidad disturbio+Porcentaje de bosque	391,88	1,45	0,33
Riqueza detritívoros	Densidad de borde	189,33	0	0,26
	Cobertura arbórea+Densidad de borde	189,59	0,27	0,23
	Densidad de borde+Intensidad disturbio	190,18	0,85	0,17
	Densidad de borde+Diversidad Shannon	190,59	1,26	0,14
	Densidad de borde+Cobertura herbácea	191,08	1,76	0,11
	Densidad de borde+Riqueza vegetal	191,21	1,89	0,10
Abundancia detritívoros	Densidad de borde	322,91	0	0,53
	Densidad de borde+Intensidad disturbio	324,24	1,33	0,27
	Densidad de borde+Diversidad Shannon	324,49	2,03	0,19
Riqueza herbívoros	Riqueza vegetal	187,26	0	0,18
	Nulo	188,12	0,86	0,12
	Región	188,37	1,11	0,10
	Intensidad disturbio	188,57	1,31	0,09
	Región+Diversidad Shannon	188,84	1,58	0,08
	Cobertura herbácea+Región	188,96	1,70	0,08
	Región+Riqueza vegetal	188,97	1,71	0,08
	Densidad de borde+Región	189,08	1,82	0,07
	Porcentaje de bosque	189,12	1,86	0,07
	Cobertura arbórea+Riqueza vegetal	189,22	1,96	0,07
	Cobertura herbácea+Riqueza vegetal	189,24	1,98	0,07
Abundancia herbívoros	Cobertura herbácea+Región+Cobertura herbácea*Región	285,82	0	0,14
	Cobertura herbácea+Región	286,31	0,49	0,11
	Región+Diversidad Shannon	286,60	0,78	0,09
	Intensidad disturbio	286,74	0,92	0,09
	Porcentaje de bosque	286,82	1,00	0,08
	Densidad de borde+Región	286,90	1,08	0,08
	Riqueza vegetal	286,91	1,08	0,08
	Región	286,93	1,11	0,08
	Nulo	297,03	1,21	0,07
	Intensidad disturbio+Región	287,12	1,30	0,07
	Intensidad disturbio+Riqueza vegetal	287,33	1,51	0,06
		Intensidad disturbio+Suelo desnudo	287,86	2,04
Riqueza omnívoros	Intensidad disturbio+Región+Intensidad disturbio*región	205,43	0	0,18
	Cobertura herbácea	205,48	0,05	0,17
	Densidad de borde+Cobertura herbácea	205,51	0,08	0,17
	Porcentaje de bosque	206,60	1,18	0,10
	Porcentaje de bosque+Cobertura herbácea	206,83	1,41	0,09
	Nulo	206,97	1,54	0,08
	Cobertura herbácea+Región	207,03	1,60	0,08
	Porcentaje de bosque+Densidad de borde	207,34	1,91	0,07
	Cobertura herbácea+Riqueza vegetal	207,45	2,03	0,06
Abundancia omnívoros	Intensidad disturbio+Región	1085,87	0	0,57
	Intensidad disturbio+Porcentaje de bosque	1086,47	0,60	0,43

Tabla A5 - Modelos competitivos para predación total, por insectos y por vertebrados. Para cada variable respuesta se reportan los modelos que fueron promediados con sus respectivas variables independientes, valores de AICc, Δ AICc y peso (weight), Los efectos aditivos de las variables independientes se indican con el símbolo + y los efectos interactivos con el símbolo *.

Variable Respuesta	Modelos	AICc	Δ AICc	Weight
--------------------	---------	------	---------------	--------

Predación total	Región*Intensidad disturbio	981,7	0	1
Predación por insectos	Región*Intensidad disturbio	818,4	0	1
Predación por vertebrados	Cobertura arbórea	364,61	0	0,24
	Cobertura arbórea+Densidad de borde	365,42	0,81	0,16
	Diversidad Shannon	365,68	1,07	0,14
	Cobertura arbórea+Cobertura herbácea	365,71	1,11	0,14
	Cobertura arbórea+Región	365,94	1,33	0,12
	Cobertura arbórea+Riqueza vegetal	366,47	1,86	0,10
	Cobertura arbórea+Suelo desnudo	366,54	1,94	0,09