



Universidad  
Nacional de Rosario

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

Efectos del hábitat sobre la estructura de  
ensambles de invertebrados presentes en el  
fitotelma de *Aechmea distichantha*

**AUTOR:** Ing. Agr. Rodrigo Manuel Freire

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS**

**DIRECTOR:** Ing. Agr. Dr. Ignacio Martín Barberis

**CO-DIRECTOR:** Ing. Agr. MSc. Guillermo Alberto Montero

AÑO 2018

**EFFECTOS DEL HÁBITAT SOBRE LA ESTRUCTURA DE ENSAMBLES DE  
INVERTEBRADOS PRESENTES EN EL FITOTELMA DE *Aechmea distichantha***

Rodrigo Manuel Freire

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en esta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR, el IICAR-CONICET y los sitios de muestreo detallados en el texto, durante el período comprendido entre abril de 2013 y diciembre de 2016, bajo la dirección de Ignacio Martín Barberis y la co-dirección de Guillermo Alberto Montero.

Rodrigo Manuel Freire  
-Tesisista-

Ignacio Martín Barberis  
-Director-

Guillermo Alberto Montero  
-Co-director-

Defendida: 20 de marzo de 2018.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director, por su labor docente y su inconmensurable generosidad con el conocimiento.

A mi co-director por ilustrarme con su capacidad de observación derivada de una gran pasión.

A Graciela Klekailo, mi amiga, por su compañía y por haber trabajado en esta tesis desde el principio hasta el final.

A Cate, Quique, Euge, Anto, Juliana, Angie y Jor por su ayuda en el trabajo de campo.

A los jurados por sus aportes que fueron muy valorados y mejoraron sustanciosamente el manuscrito.

A la Cátedra de Ecología de la Facultad de Ciencias Agrarias-UNR porque allí se encuentra un pedazo importante de mi mundo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas que es una institución de alto prestigio internacional que me abrió sus puertas.

## **PUBLICACIONES Y PRESENTACIONES A CONGRESOS**

**Freire R.**, Barberis IM, Vesprini JL. 2018. Infructescence traits, floral visitors and seed production of *Aechmea distichantha* Lem. plants growing in different habitats of a South American xerophytic forest. *Rodriguésia* 69(2): 385-396 año 2018).

Barberis IM, Batista WB, Torres PS, Klekailo GN, **Freire RM**, Montero GA. La heterogeneidad ambiental del sotobosque de bromeliáceas en quebrachales de Santa Fe: implicancias sobre la regeneración de leñosas y las comunidades de fitotelmata. Presentado en el marco del Simposio "Heterogeneidad espacial y temporal de los ecosistemas a distintas escalas: el legado de Rolando León" dentro de la VI Reunión Binacional de Ecología, organizada por la Sociedad de Ecología de Chile y la Asociación Argentina de Ecología. Puerto Iguazú, 28-22 de setiembre de 2016.

Srivastava DS, Acosta Mercado D, Antikeira P, Barberis IM, Campos A, Carrias JF, Da Silva Leal J, Dezerald O, Farjalla VF, **Freire R**, Marino NDAC, MacDonald AAM, Montero G, Omena PMD, Ospina-Bautista MF, Piccoli GCdO, Realpe E, Romero GQ, Trzcinski MK, Hammill E. Geographic constancy and contingency in the sensitivity of bromeliad food webs to precipitation change. 53rd Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, realizado en Le Corum, Montpellier, France, 19-23 junio de 2016. Página 168.

**Freire R**, Montero G, Barberis IM. Trophic structure on *Aechmea distichantha* along a latitudinal gradient. II International Bromeliad Workshop: Structure and Functioning in Phytotelm Bromeliads. Paraty, Río de Janeiro, Brazil. Septiembre 2015.

**Freire R**, Barberis IM, Vesprini JL. Visitantes florales y polinización en plantas de *Aechmea distichantha* Lem. que crecen en distintos ambientes. Presentado en el XVI Congreso y XXXIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, realizado en Rosario, 3 y 4 diciembre 2014. ISSN: 2314-1484. Página 81.

**Freire R**, Montero GA, Vesprini JL, Barberis IM. Interacciones planta-animal: el caso de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). Presentado en el XVI Congreso y XXXIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, realizado en Rosario, 3 y 4 diciembre 2014. ISSN: 2314-1484. Página 76.

**Freire R**, Tessore Á, Asmus J, Vesprini JL, Barberis IM. Caracteres reproductivos sexuales en plantas de *Aechmea distichantha* Lem. que crecen en distintos ambientes luminosos. Presentado en el XVI Congreso y XXXIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, realizado en Rosario, 3 y 4 diciembre 2014. ISSN: 2314-1484. Página 80.

Montero G, Cánepa ME, Klekailo GN, **Freire R**, Barberis IM. Abundancia y riqueza de grupos funcionales de artrópodos presentes en el follaje de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). Presentado en el XV Congreso y XXXIII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Zavalla, 28 y 29 noviembre 2013. ISSN 2314-1484. Página 86.

Montero G, Cánepa ME, Klekailo GN, Montero Bulacio E, **Freire R**, Barberis IM. Abundancia y riqueza de artrópodos presentes en fitotelmata de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). Presentado en el XV Congreso y XXXIII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Zavalla, 28 y 29 noviembre 2013. ISSN 2314-1484. Página 85.

<b>Índice General</b>	
<b>Índice de figuras .....</b>	<b>8</b>
<b>Índice de tablas.....</b>	<b>12</b>
<b>Resumen .....</b>	<b>15</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>17</b>
<b>Organización de la tesis.....</b>	<b>18</b>
<b>Introducción General.....</b>	<b>19</b>
<b>Objetivo General.....</b>	<b>29</b>
<b>CAPÍTULO I – Área de estudio, especie vegetal estudiada (<i>Aechmea distichantha</i>) y revisión bibliográfica sobre interacciones de esta planta con el reino Animal .....</b>	<b>30</b>
<b>Descripción del área de estudio.....</b>	<b>30</b>
<b>Descripción de la especie vegetal estudiada .....</b>	<b>32</b>
<b>Interacciones de <i>Aechmea distichantha</i> con especies del reino Animal .....</b>	<b>36</b>
<b>CAPÍTULO II - Evaluación de los efectos del hábitat, de la estructura y del tamaño de las plantas en diferentes años sobre los ensamblados de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i>.....</b>	<b>61</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>61</b>
<b>Objetivo específico .....</b>	<b>63</b>
<b>Hipótesis y predicciones .....</b>	<b>63</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>65</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>73</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>97</b>
<b>CAPÍTULO III - Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y de la latitud sobre los ensamblados de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> .....</b>	<b>106</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>106</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>110</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>117</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>143</b>

<b>CAPÍTULO IV - Efecto de distintos escenarios de precipitación sobre los ensambles de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i>.....</b>	<b>152</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>152</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>155</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>164</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>173</b>
<b>DISCUSIÓN FINAL .....</b>	<b>176</b>
<b>Conclusiones generales y sugerencias para futuros estudios.....</b>	<b>183</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>184</b>

## Índice de figuras

<b>Figura 1.1.</b> Mapa de la distribución del Gran Chaco en Argentina. _____	30
<b>Figura 1.2.</b> Plantas de <i>Aechmea distichantha</i> terrestre (a) y epífita (b), creciendo en ambientes abiertos de sol (c) y cerrados de sombra (d). Fitotelma de la planta donde habitan vertebrados (e) y crecen leñosas (f). Polinizador visitando una inflorescencia (g) y huevos en la intermata. _____	35
<b>Figura 2.1.</b> Fotografías de los distintos hábitats del quebrachal de <i>Schinopsis balansae</i> donde crecen las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> y la apertura del canopeo de los mismos. _____	65
<b>Figura 2.2.</b> Fotografías que ilustran parte del trabajo de campo realizado durante los cuatro años de muestreo. _____	67
<b>Figura 2.3.</b> Fotografías que muestran parte del trabajo realizado en la estación biológica durante los cuatro años de muestreo. _____	68
<b>Figura 2.4.</b> Fotografías que ilustran parte del trabajo realizado en el laboratorio durante los cuatro años de muestreo. _____	69
<b>Figura 2.5.</b> Apertura de canopeo (%) en los tres hábitats en los que fueron muestreadas las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> . _____	74
<b>Figura 2.6.</b> Fotografías de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en hábitats abierto y hábitats cerrado que fueron muestreadas para esta tesis. _____	75
<b>Figura 2.7.</b> Variación de la altura, diámetro promedio, longitud de la hoja más larga, cantidad de hojas, área de captura y fracción de biomasa asignada a la vaina a lo largo de un gradiente de tamaño en plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats. _____	77
<b>Figura 2.8.</b> Variación de los caracteres hidrológicos a lo largo de un gradiente de tamaño para plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en cuatro años. _____	78
<b>Figura 2.9.</b> Variación en el contenido de materia orgánica total y todas sus fracciones en el fitotelmata de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en cuatro años distintos a lo largo de un gradiente de tamaño de la planta. _____	81
<b>Figura 2.10.</b> Variación del pH del agua del fitotelmata de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en cuatro años distintos a lo largo de un gradiente de tamaño de la planta. _____	82
<b>Figura 2.11.</b> Fotografías obtenidas con la lupa Nikon de las morfoespecies encontradas en el tanque de <i>Aechmea distichantha</i> . _____	84
<b>Figura 2.12.</b> Variación de los caracteres de los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en cuatro años. _____	87

<b>Figura 2.13.</b> Variación de los caracteres de los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en cuatro años.	88
<b>Figura 2.14.</b> Abundancia de los distintos órdenes y de los grupos tróficos que habitan en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos hábitats y años.	89
<b>Figura 2.15.</b> Abundancia relativa de los distintos órdenes y grupos tróficos que habitan en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos hábitats y años.	89
<b>Figura 2.16.</b> Diagrama de dispersión del ordenamiento para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en los cuatro años en los que se realizaron los muestreos.	93
<b>Figura 2.17.</b> Diagrama de dispersión del ordenamiento para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en los cuatro años en los que se realizaron los muestreos.	95
<b>Figura 2.1.</b> Ubicación de los seis sitios en los que se realizó el muestreo del fitotelma de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> , a lo largo de un gradiente latitudinal en el este del Chaco Húmedo.	110
<b>Figura 2.2.</b> Fotografías que ilustran parte del trabajo de campo realizado durante el muestreo a lo largo del gradiente latitudinal.	113
<b>Figura 2.3.</b> Fotografías que ilustran parte de trabajo realizado en las estaciones biológicas durante el muestreo a lo largo del gradiente latitudinal.	114
<b>Figura 2.4.</b> Apertura de canopy en los dos hábitats en los que fueron muestreadas las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> .	117
<b>Figura 2.5.</b> Variación de la altura, diámetro promedio, área de captura y fracción de biomasa de la hoja asignada a la vaina a lo largo de un gradiente de tamaño en plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en los seis sitios muestreados.	120
<b>Figura 2.6.</b> Variación de la altura, diámetro promedio, área de captura y fracción de biomasa de la hoja asignada a la vaina a lo largo de un gradiente de tamaño en plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en los seis sitios muestreados.	121
<b>Figura 2.7.</b> Variación del volumen máximo en función de la biomasa de la hoja más larga y del pH del tanque de las plantas de <i>A. distichantha</i> .	124
<b>Figura 2.8.</b> Variación en el contenido de materia orgánica total y todas sus fracciones en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en seis sitios a lo largo de un gradiente de tamaño.	125
<b>Figura 2.9.</b> Variación en la abundancia total, en la abundancia de detritívoros y predadores y en la riqueza de morfoespecies registrada en cada sitio a lo largo del gradiente latitudinal para ambos hábitats.	128

<b>Figura 2.10.</b> Abundancia de los distintos órdenes y de los grupos tróficos que habitan en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos sitios y hábitats. _____	130
<b>Figura 2.11.</b> Abundancia relativa de los distintos órdenes y grupos tróficos que habitan en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos sitios y hábitats. _____	130
<b>Figura 2.12.</b> Diagrama de dispersión del ordenamiento para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en los seis sitios muestreados. _____	134
<b>Figura 2.13.</b> Diagrama de dispersión del ordenamiento para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en los seis sitios en los que se realizaron los muestreos. _____	137
<b>Figura 2.14.</b> Variación de los caracteres de los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats en los seis sitios muestreados. _____	141
<b>Figura 2.15.</b> Variación de la riqueza en ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> creciendo en distintos hábitats a lo largo de un gradiente de tamaño en los seis sitios muestreados. _____	142
<b>Figura 4.1.</b> Milímetros de agua que recibieron las plantas durante los 60 días del experimento. _____	157
<b>Figura 4.2.</b> Mililitros de agua agregados a las plantas durante los 60 días del experimento. _____	158
<b>Figura 4.3.</b> Esquema y foto de los refugios cónicos ubicados sobre las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> que se utilizaron durante los 60 días que duró el experimento de riego. _____	160
<b>Figura 4.4.</b> Detalle de las actividades realizadas a campo durante el experimento de riego. _____	160
<b>Figura 4.5.</b> Detalle de las actividades realizadas durante el experimento de riego _____	162
<b>Figura 4.6.</b> Variación del nivel de agua del tanque central de las plantas a lo largo del experimento para distintas combinaciones de cantidad de agua y frecuencia de riego. _____	165
<b>Figura 4.7.</b> Variación de la temperatura del agua del tanque central de las plantas a lo largo del experimento para distintas combinaciones de cantidad de agua y frecuencia de riego. _____	166
<b>Figura 4.8.</b> Diagrama de dispersión del ordenamiento para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> al finalizar el experimento de riego. _____	168

**Figura 4.9.** Variación de los caracteres de los ensamblajes de invertebrados presentes en el fitotelma de las plantas de *Aechmea distichantha* al finalizar el experimento de riego en función de la cantidad de agua aplicada total para cada una de las distribuciones de la frecuencia de riego. \_\_\_\_\_ 172

## Índice de tablas

<b>Tabla 1.1.</b> Número de registros de interacciones de animales con <i>Aechmea distichantha</i> agrupados por órdenes de acuerdo al uso que hacen de la planta.	37
<b>Tabla 1.2.</b> Número de registros de interacciones de animales que usan a la planta de <i>Aechmea distichantha</i> para alimentarse.	39
<b>Tabla 1.3.</b> Número de registros de interacciones de animales herbívoros que usan a la planta de <i>Aechmea distichantha</i> para alimentarse.	40
<b>Tabla 1.4.</b> Número de registros de interacciones de animales que usan a la planta de <i>Aechmea distichantha</i> agrupados por órdenes de acuerdo a la parte donde se realiza la interacción.	41
<b>Tabla 1.5.</b> Número de registros de interacciones de animales agrupados de acuerdo a donde se realiza la interacción y de acuerdo (a) al tipo de uso que hacen de la planta de <i>Aechmea distichantha</i> , (b) al tipo de alimentación y (c) al tipo de herbivoría.	43
<b>Tabla 2.1.</b> Clasificación y descripción de las variables que fueron medidas en los muestreos y sus abreviaturas.	70
<b>Tabla 2.2.</b> Datos de precipitaciones mensuales y temperatura media mensual registrados durante los meses en los que se realizaron los muestreos y en los dos meses previos para los años 2010, 2012, 2013 y 2016.	73
<b>Tabla 2.3.</b> Resultados de los ANCOVAs para las variables relacionadas con el tamaño, la arquitectura de la planta, la partición de biomasa y la hidrología de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones.	76
<b>Tabla 2.4.</b> Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con las características del tanque de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones.	80
<b>Tabla 2.5.</b> Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de <i>Aechmea distichantha</i> .	83
<b>Tabla 2.6.</b> Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con los ensambles de invertebrados en plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones.	86
<b>Tabla 2.7.</b> Valor Indicador de las especies obtenido a partir del valor de abundancias relativas y frecuencias relativas para las morfoespecies en las que se registró alguna preferencia por alguno de los hábitats y/o años analizados.	91
<b>Tabla 2.8.</b> Correlaciones de Spearman entre los dos primeros ejes de NMDS y la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos hábitats y años.	94

<b>Tabla 2.9.</b> Correlaciones de Spearman entre las variables del tanque y las que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> con los dos primeros ejes del ordenamiento y entre las variables del tanque y las variables que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> .	96
<b>Tabla 3.1.</b> Detalle de los sitios (quebrachales de <i>Schinopsis balansae</i> ) donde se realizaron los muestreos del fitotelma de plantas de <i>Aechmea distichantha</i> , a lo largo de un gradiente latitudinal en el este del Chaco Húmedo.	140
<b>Tabla 3.2.</b> Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con la morfología y la partición de la biomasa de <i>Aechmea distichantha</i> en función de la biomasa de la hoja más larga, el hábitat, el sitio y sus interacciones.	119
<b>Tabla 3.3.</b> Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con las características del tanque de las plantas de <i>Aechmea distichantha</i> en función de la biomasa de la hoja más larga o el volumen máximo del tanque, el hábitat, el sitio y sus interacciones.	123
<b>Tabla 3.4.</b> Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de <i>Aechmea distichantha</i> de los seis sitios muestreados a lo largo del gradiente latitudinal.	126
<b>Tabla 3.5.</b> Análisis de regresión entre la latitud y las abundancias y la riqueza de morfoespecies para ambos hábitats y para hábitats abiertos y cerrados.	128
<b>Tabla 3.6.</b> Importancia relativa (%) de los predadores y detritívoros más importantes que se encontraron habitando el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos sitios y hábitats a lo largo del gradiente latitudinal.	131
<b>Tabla 3.7.</b> Valor Indicador de las especies obtenido a partir del valor de abundancias relativas y frecuencias relativas para las morfoespecies en las que se registró alguna preferencia por alguno de los hábitats y/o sitios analizados.	133
<b>Tabla 3.8.</b> Correlaciones de Spearman entre los dos primeros ejes de NMDS y la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> en los distintos sitios y hábitats.	135
<b>Tabla 3.9.</b> Correlaciones de Spearman entre las variables del tanque y las que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> con los dos primeros ejes del ordenamiento (NMDS) y entre las variables del tanque y las variables que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de <i>Aechmea distichantha</i> .	138
<b>Tabla 3.10.</b> Resultados de los ANCOVAs para variables que describen a las comunidades de invertebrados de <i>Aechmea distichantha</i> en función del volumen máximo, el hábitat, el sitio y sus interacciones.	140
<b>Tabla 4.1.</b> Tratamientos-Escenarios de precipitaciones aplicados a cada planta durante el experimento.	155
<b>Tabla 4.2.</b> Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de <i>Aechmea distichantha</i> al finalizar el experimento de riego.	164

**Tabla 4.3.** Correlaciones de Spearman entre  $\mu$  y  $k$  y los dos primeros ejes de NMDS y entre la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de *Aechmea distichantha* al finalizar el experimento de riego y los ejes del ordenamiento. \_\_\_\_\_ 169

**Tabla 4.4.** Resultados de los ANOVAs para variables que describen a los ensambles de invertebrados en plantas de *Aechmea distichantha* en función de la cantidad media aplicada y la distribución de la precipitación a lo largo del tiempo. \_\_\_\_\_ 171

## RESUMEN

En numerosos bosques neotropicales, el sotobosque está habitado por densas colonias de bromeliáceas terrestres. En algunas especies de bromeliáceas, las bases foliares forman un tanque donde se acumula agua y materia orgánica (fitotelma) y crecen numerosas especies de invertebrados acuáticos. Estos invertebrados forman ensambles cuya estructura depende de las condiciones ambientales del tanque y de la disponibilidad de agua y nutrientes en el mismo. Este sistema es afectado por el tamaño de la planta y las condiciones del hábitat donde vive. Esto es particularmente importante cuando la bromeliácea presenta elevada plasticidad fenotípica, ya que el hábitat puede además afectar el fitotelma al modificar la arquitectura de la planta.

En el sotobosque de los quebrachales de *Schinopsis balansae* Engl. del Chaco Húmedo crece *Aechmea distichantha* Lem., que presenta una elevada plasticidad fenotípica y un fitotelma desarrollado. Para evaluar los efectos de las variaciones de las condiciones del hábitat sobre la estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos que habitan en el tanque de esta bromeliácea se realizaron tres estudios (dos relevamientos y un experimento). En el primer relevamiento (interanual) realizado en un quebrachal del norte de Santa Fe se evaluaron los efectos del tamaño de la planta y de las condiciones dadas por diferentes hábitats dentro del bosque (hábitats abiertos, de borde y cerrado) en 30 plantas en cuatro años: (total: 120 plantas). En el segundo relevamiento se evaluaron los efectos del tamaño de la planta y de hábitats contrastantes (hábitats abiertos y cerrados) en seis quebrachales (20 plantas/sitio) ubicados a lo largo de un gradiente latitudinal en el Chaco Húmedo argentino (total: 120 plantas). En ambos relevamientos se caracterizaron las condiciones del tanque y del hábitat, se procesaron las plantas y se extrajeron e identificaron los invertebrados que habitaban en el fitotelma. En el estudio experimental, se evaluó el efecto del régimen de precipitaciones sobre la estructura de los ensambles de invertebrados del fitotelma en un quebrachal del norte de Santa Fe. Se utilizó información histórica sobre las precipitaciones de los últimos 30 años para crear diferentes escenarios en función de la cantidad total de agua y su distribución. Se seleccionaron 30 plantas y se asignó una planta a cada una de las combinaciones. Sobre cada planta se instaló un refugio para evitar el ingreso del agua de lluvia. Durante 2 meses, las plantas fueron regadas. Al finalizar, se procesaron las plantas y invertebrados. Los datos de los tres estudios se analizaron con modelos lineales generalizados y análisis multivariado.

En los dos relevamientos (interanual y latitudinal) las plantas del sotobosque tuvieron mayor altura, diámetro, materia orgánica, pero menor número de hojas y volumen máximo de agua que las plantas de áreas abiertas. En el relevamiento interanual, las plantas de borde

presentaron características intermedias para todas las variables. En el relevamiento interanual se registraron 3506 individuos de 30 morfoespecies pertenecientes a dos Clases: Insecta (órdenes Coleoptera, Diptera y Hemiptera) y Gastropoda (orden Pulmonata). Los detritívoros fueron el grupo trófico más diverso y más abundante en los cuatro años. Una especie detritívora (Scirtidae: Coleoptera) comprendió el 61% del total de los individuos y fue muy abundante en todos los ambientes. En los cuatro años se registró un aumento de la abundancia y la riqueza de invertebrados en función del tamaño de la planta en los tres ambientes. Hubo un efecto importante del año sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de la comunidad, mientras que el hábitat tuvo un efecto sobre la abundancia en determinados años y fue mayor en hábitats abiertos. El año más seco tuvo una menor abundancia, riqueza y diversidad y una composición específica diferente que el año más húmedo. En el relevamiento latitudinal se registraron 9579 individuos de 30 morfoespecies pertenecientes a tres Clases: Insecta (órdenes Coleoptera, Diptera), Gastropoda (orden Pulmonata) e Hirudinea. A lo largo del gradiente latitudinal se registró un patrón común de aumento de la abundancia y la riqueza en función del tamaño de la planta. Las plantas del norte tuvieron mayor tamaño y mayor abundancia de invertebrados que las plantas del sur. Las plantas ubicadas en el sotobosque tuvieron mayor abundancia y riqueza de invertebrados que las ubicadas en las abras. Este efecto del hábitat fue menor hacia el norte. En el experimento de escenarios de precipitaciones se registraron 1195 individuos pertenecientes a 13 morfoespecies de dos clases: Insecta (órdenes Coleoptera, Diptera y Trichoptera) e Hirudinea. Se registró un efecto de la media de las precipitaciones sobre la abundancia y la riqueza de la comunidad de invertebrados del fitotelma. No hubo efectos de la distribución de las precipitaciones sobre los caracteres de la comunidad. La diversidad y la riqueza disminuyeron en los tratamientos con precipitaciones distribuidas más y menos uniformemente.

Los resultados de los relevamientos interanual y latitudinal, así como del experimento de escenarios de precipitación sugieren que la heterogeneidad del hábitat juega un rol importante en la estructuración de los ensambles de invertebrados que habitan el fitotelma de *A. distichantha* al generar condiciones diferenciales en la disponibilidad de recursos.

## ABSTRACT

### **Effects of habitat on the structure of invertebrate assemblages inhabiting the phytotelmata of *Aechmea distichantha*.**

In the understory of the *Schinopsis balansae* forests (“quebrachales”) grows *Aechmea distichantha*, a bromeliad whose leaf bases form a tank (phytotelma) where water and litter accumulate and many aquatic arthropods grow. The structure of these arthropod assemblages depends on tank size, environmental conditions, and water and nutrient availabilities. This is particularly important for bromeliads that show high phenotypic plasticity.

Two surveys and one experiment were carried out to analyze the effects of variation in habitat conditions on the structure of arthropod assemblages living in *A. distichantha* tanks. Firstly, the effects of habitat and plant size were evaluated in four different years. Secondly, the effects of habitat and plant size were analysed in six “quebrachales” along a latitudinal gradient. For both surveys, tank and habitat conditions were characterized, plants were processed, and arthropods were identified. Thirdly, an experiment was carried out to evaluate the effects of precipitation change on the structure of arthropod assemblages. Different scenarios that resulted from the combination of different amounts and distribution of rainfall were assigned to 30 plants. A rain-shelter was installed above each plant, and they were watered according to an irrigation schedule throughout the length of the experiment (60 days). Finally, plants and arthropods were processed. Data were analyzed with generalized lineal models and multivariate analysis.

In both surveys, plants differed in their morphology and architecture among habitats. In the first survey, 30 morphospecies belonging to two classes: Insecta (Coleoptera, Diptera and Hemiptera) and Gastropoda (Pulmonata) were recorded. Detritivores were the most diverse and abundant trophic group. Arthropod abundance and richness increased with plant size. Community composition and structure were different between the driest and wettest years. Habitat affected abundance in some years, being higher in open habitats. Along the latitudinal gradient, morphospecies belonging to three classes: Insecta (Coleoptera, Diptera), Gastropoda (Pulmonata) and Hirudinea were recorded. From south to north an increase in arthropod abundance and richness along a plant size gradient was registered. Higher arthropod abundance was found in the north than in the south. Open habitats had higher abundances and richness than close habitats. In the experiment, arthropod abundance and richness were affected by total amount of water added to the plants, but not by its distribution.

These results suggest that habitat heterogeneity plays an important role structuring the arthropod assemblages that inhabit *A. distichantha* phytotelmata.

## **Organización de la tesis**

Esta tesis está organizada en seis partes: una introducción, cuatro capítulos y una discusión final. El capítulo 1 presenta (a) una descripción de la estructura de la vegetación, composición florística y factores ambientales del Chaco Húmedo donde se realizaron los experimentos, (b) una descripción general sobre la distribución, morfología, fisiología y ecología de la bromeliácea utilizada en los estudios experimentales (*A. distichantha*) y (c) una revisión exhaustiva de trabajos publicados sobre interacciones entre *A. distichantha* con especies del reino Animal. En el capítulo 2 se analizan los efectos del hábitat y del tamaño de las plantas sobre la estructura de la comunidad de invertebrados que viven en el fitotelmata en cuatro años. En el capítulo 3 se analizan los efectos del hábitat y del tamaño de las plantas sobre la estructura de la comunidad de invertebrados a lo largo de un gradiente latitudinal. En el capítulo 4 se evalúa experimentalmente las variaciones en el régimen de precipitaciones (cantidad de agua y frecuencia de riego) sobre la comunidad de invertebrados que habitan en el fitotelma de *A. distichantha*. Finalmente, en la discusión final se proponen algunas conclusiones generales basadas en los capítulos previos y se brindan algunas sugerencias para futuros estudios.

# Introducción General

## Introducción

La Teoría General Ecológica establece en uno de sus principios fundamentales que las condiciones ambientales son heterogéneas en el espacio y en el tiempo (Scheiner y Willig, 2008). Una primera partición del ambiente puede hacerse en relación con la densidad del medio entre distintos tipos de ecosistemas (i.e. terrestres, marinos y de agua dulce; Lewis, 2001). Los ecosistemas de agua dulce pueden clasificarse en ecosistemas lóticos, donde el agua fluye con velocidad (e.g. ríos y arroyos) y lénticos en los que el agua circula muy lentamente o no lo hace (e.g. lagos, lagunas, bañados, cañadas, charcas, etc.) (Lewis, 2001). Dentro de los ecosistemas lénticos se destaca un subgrupo formado por los cuerpos de agua temporarios. Estos cuerpos de agua naturales experimentan una fase seca recurrente o periódica, es decir una sequía cíclica (Williams, 2006). La biota asociada a esta dinámica hídrica presenta numerosas adaptaciones que le permiten tolerar estas condiciones cambiantes o sólo desarrollan una parte de sus ciclos de vida en los mismos (Grime y Pierce, 2012). Estos cuerpos de agua suelen estar dominados por crustáceos e insectos (Williams, 2006).

## Fitotelmata

En una escala mucho más pequeña se agrupan un conjunto de cuerpos de agua llamados hábitats contenedores. Cuando la estructura contenedora forma parte de una planta terrestre, estos ecosistemas en miniatura se denominan fitotelmata (singular: fitotelma). Los mismos se clasifican en cinco tipos: tanques de Bromeliaceae, plantas “pitcher” (plantas insectívoras que poseen hojas modificadas donde se acumulan agua en forma de jarra en las que se digieren algunos de los organismos que ingresan), huecos en los árboles, entrenudos de bambú (Poaceae de la tribu Bambuseae que tienen tallos leñosos con nudos macizos en los que se forman los cuerpos de agua) y agua colectada en las axilas de hojas, brácteas o pétalos (Kitching, 2000).

Esta diversidad de fitotelmata hace que estén presentes en una gran variedad de ecosistemas desde turberas subárticas (tanque de plantas del género *Sarracenia*), áreas urbanas (bromelias tanques, huecos de árboles), diversos tipos de humedales, bordes de caminos y agroecosistemas (axilas de *Eryngium* y *Dipsacus*), hasta bosques deciduos (huecos en los árboles) y tropicales (bromelias tanque, bambúes, *Heliconia* spp.) (Mogi y Sembel, 1996; Campos y Lounibos, 1999; Kitching, 2000; Yanoviak, 2001; Derraik, 2009;

Campos, 2010; Cruz-García et al., 2010; Albicocco et al., 2011, Mangudo et al., 2011; Rossi, 2015; Campos, 2016a, 2016b; Campos y Gleiser, 2016; Junges et al., 2016).

Los fitotelmata son habitados por una gran variedad de organismos, desde organismos complejos como anfibios hasta simples como Protozoa (Kitching, 2000). Entre los grupos que se encuentran podemos mencionar los filos Platyhelminthes (lombrices planas), Rotifera, Gastrotricha, Nematoda, Anelida (lombrices y sanguijuelas), Artropoda (crustáceos, insectos y arácnidos), Mollusca (caracoles) y Chordata (anuros) (Lackey, 1940; Maguire, 1971; Naeem, 1988; Diesel, 1989; Naeem, 1990; Summers, 1992; Caldwell, 1993; Fragoso y Rojas-Fernández 1996; Reid y Janetzky, 1996; Sota y Mogi, 1996; Kitching, 2000; Greeney, 2001). En los fitotelmata habitan representantes de varios órdenes importantes de insectos, pero el más importante suele ser el orden Diptera (Williams, 2006).

#### Las bromeliáceas como fitotelmata

Las bromeliáceas forman una familia de plantas perennes herbáceas que se encuentran en América (salvo una excepción) y que nuclea más de 3400 especies (Ulloa Ulloa et al., 2017). En 40 de los 50 géneros de bromeliáceas las axilas de sus hojas forman tanques en el que se acumula agua y materia orgánica (Benzing, 2000; Kitching, 2000). En los tanques de estas bromeliáceas comúnmente se encuentran individuos de Diptera (Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Psychodidae, Tipulidae, Syrphidae, Muscidae, Stratiomyidae, Phoridae, Tabanidae, Borboridae y Anisopidae), Coleoptera (Scirtidae), Hemiptera, varias especies de Odonata, algunos anfibios y otros grupos de invertebrados (Benzing, 2000; Kitching, 2000; Greeney, 2001; Mestre et al., 2001; Ambruster et al., 2002; Williams, 2006; Frank y Lounibos, 2009; Campos y Fernández, 2011; Campos et al., 2011; Dézerald et al., 2013; Campos y Gleiser, 2016).

Estas bromelias tanques constituyen ecosistemas en miniatura (i.e. microcosmos, Srivastava et al., 2004), especialmente separados, que contienen varios niveles tróficos (desde bacterias a macro-invertebrados predadores) (Brouard et al., 2012; Farjalla et al., 2012; Dézerald et al., 2018). Dentro de estos tanques se encuentran comunidades sostenidas por los aportes de detritos y algas y pueden identificarse gremios tróficos como los detritívoros, predadores y predadores superiores (i.e. "top predator") y algunas categorías menos importantes como los parásitos y herbívoros (Kitching, 2000). Dentro de los detritívoros, algunos grupos filtran la columna de agua alimentándose de materia orgánica particulada viva o muerta (e.g. los mosquitos del género *Aedes*), otros se alimentan de fragmentos pequeños de detritos (e.g. mosquitos del género *Culex* y algunos miembros de la familia Chironomidae), y otros se alimentan de partículas de materia orgánica más grande o menos descompuesta

(e.g. Syrphidae y Tipulidae). Todos estos organismos detritívoros son presas de los predadores que se encuentran en estos ecosistemas. Dentro de los predadores existen diferentes hábitos, estrategias o adaptaciones, algunos son generalistas y otros más especialistas, algunos se mueven sobre el sustrato (e.g. Chaoboridae), otros son predadores de la superficie y otros son nadadores libres (e.g. ninfas de Odonata) (Kitching, 2000).

Estos microcosmos pueden ser fácilmente muestreados (Romero y Srivastava, 2010) y sus cadenas tróficas pueden ser documentadas exhaustivamente, por lo cual son muy útiles para evaluar los efectos de diversos factores sobre la estructura de la comunidad y sobre el funcionamiento del ecosistema (Kitching, 2000, 2001; Srivastava et al., 2004; Céréghino et al., 2010, 2011; Farjalla et al., 2012; Dézerald et al., 2013, b; Leroy et al., 2013; Marino et al., 2013). La estructura de la comunidad de macrofauna que habita en el fitotelma varía dependiendo de varios factores que incluyen el conjunto de especies regionales, la disponibilidad de recursos, las condiciones del hábitat y la probabilidad de predación (Weiher y Keddy, 1999; Armbruster et al., 2002; Ngai y Srivastava, 2006; Yanoviak et al., 2006).

Los procesos que explican los patrones en los ensambles de invertebrados varían en función de la escala espacial (Kitching, 2001). A una escala global o continental, los ensambles de invertebrados están condicionados por el tipo de planta y el clima de la región determinado en gran medida por la latitud. A una escala regional, los patrones de los ensambles son explicados por los procesos relacionados con la dinámica de las metapoblaciones y el fenómeno de islas biogeográficas. Finalmente, a una escala local, los patrones de ensambles se explican por las sucesiones, la estacionalidad, el azar y la heterogeneidad del hábitat (Kitching, 2000). El hábitat que se les presenta a los organismos que habitan en los fitotelmata puede definirse en función de la distribución de las unidades de hábitat dentro del ecosistema donde ocurren, del tamaño de las unidades de hábitat, de la dinámica de los detritos, de la cantidad y calidad del agua y de la variación temporal de las propiedades físicas del cuerpo de agua (Kitching, 2000).

#### Heterogeneidad ambiental

Para los organismos que habitan en el tanque de las bromeliáceas, el hábitat puede presentar diferencias a una escala relacionada con la distribución de estas plantas en el ecosistema del que forman parte y con la dinámica del agua y los detritos (Juncá y Borges, 2002; Srivastava et al., 2005; Fincke, 2006). Muchas especies de bromeliáceas habitan en ecosistemas con vegetación boscosa (Smith y Downs, 1979; Benzing, 2000). La heterogeneidad espacial dentro de los bosques responde a gradientes topográficos y sus variables asociadas, que generan diferencias en la cobertura arbórea y en la distribución de los individuos y de las

especies o comunidades vegetales en el espacio (Beatty, 1984; Scarano et al., 2002; Thomsen et al., 2005; Burton et al., 2011; Barberis et al., 2014). Esta heterogeneidad causada por la variabilidad en las coberturas vegetales genera microhábitats diferentes (Clark et al., 1996; Barberis et al., 1998; Denslow et al., 1998; Ostertag, 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Montgomery y Chazdon, 2001; Scarano et al., 2002; Fine et al., 2004; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008; Burton et al., 2011; Barberis et al., 2014). Numerosas especies de bromeliáceas se asocian a determinados microhábitats, mientras otras son capaces de desarrollar en todos los microhábitats (Freitas et al., 1998; Scarano et al., 1999, 2002; Sampaio et al., 2004; Barberis et al., 2014). Las diferencias en las características morfológicas de especies de bromelias tanques que coexisten en un determinado hábitat, condicionan la disponibilidad de recursos en sus tanques (i.e. agua, detritos, refugio), y por lo tanto muestran diferencias en la composición de invertebrados del fitotelma (Armbruster et al., 2002; Liria, 2007; Jabiol et al., 2009; Farjalla et al., 2012; ver sin embargo Ospina-Bautista et al., 2008).

El hábitat también puede tener un efecto sobre las comunidades de macrofauna al afectar la morfología y arquitectura de las plantas ('plasticidad fenotípica'). La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir un rango de fenotipos en respuesta a condiciones ambientales diferentes (DeWitt et al., 1998). La plasticidad fenotípica de las plantas es considerada un tema central en la investigación ecológica y evolutiva, debido a la importancia de los ambientes heterogéneos en la ecología y evolución de las especies (Schlichting, 1986; Schlichting y Pigliucci, 1998; Schlichting, 2002; de Kroon et al., 2005; Pigliucci, 2005; Miner et al., 2005; van Kleunen y Fischer, 2005; Valladares et al., 2006, 2007; Gratani, 2014; Turcotte y Levine, 2016). La plasticidad estructural puede deberse a factores bióticos (mutualismos con hormigas; Leroy et al., 2009) o abióticos (luz; Valladares et al., 2006). Las bromeliáceas son altamente plásticas cuando son expuestas a diferentes ambientes lumínicos. Esto ha sido demostrado en especies terrestres, epífitas y epífitas facultativas (Lee et al., 1989; Cogliatti-Carvalho et al., 1998; Scarano et al., 2002; Freitas et al., 2003; Skillman et al., 2005; Lenzi et al., 2006; Mantuano y Martinelli, 2007; Cavallero et al., 2009, 2011; Céréghino et al., 2011; Reinert et al., 2013; Barberis et al., 2017). En general, las bromeliáceas que crecen en áreas abiertas son más bajas, más erectas y tienen una mayor área de vaina que las plantas que crecen a la sombra. Esta disposición de las hojas permite que las plantas expuestas al sol retengan mayor cantidad de agua en sus tanques (Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010). A su vez, la arquitectura de la planta también puede cambiar drásticamente a lo largo su crecimiento (i.e. 'deriva ontogenética' o 'plasticidad aparente', Evans, 1972; McConnaughay y Coleman, 1999; Wright y McConnaughay, 2002; Weiner, 2004; Chambel et al., 2005; Cavallero et al., 2009; Petit et al., 2014). En numerosas especies

de bromeliáceas se han observado variaciones en su estructura debido al tamaño de las plantas, las cuales tienen importantes implicancias en su fisiología (Schmidt y Zotz, 2001; Zotz et al., 2002; Hietz y Wanek, 2003; Zotz et al., 2004).

Las diferencias en condiciones climáticas entre los distintos hábitats pueden tener un efecto sobre la macrofauna al afectar la cantidad y calidad del agua y de la hojarasca acumulada dentro del fitotelma. De hecho, las condiciones locales determinarían el tipo de pirámide trófica en el fitotelma, ya sea “autotrófica” basado en algas o “heterotrófica” basado en la hojarasca acumulada (Srivastava et al., 2008; Haubrich et al., 2009; Marino et al., 2011; Brouard et al., 2011; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016). En años recientes, se ha evaluado la influencia del ambiente lumínico sobre la estructura de las bromeliáceas (Cogliatti-Carvalho et al., 1998; Freitas et al., 2003; Cavallero et al., 2009, 2011; Leroy et al., 2012) y a su vez, numerosos estudios han registrado diferencias en la estructura de invertebrados que habitan en bromeliáceas que crecen en hábitats expuestos al sol y a la sombra (Oliveira et al., 1994; Lopez y Iglesias Rios, 2001; Céréghino et al., 2010; Leroy et al., 2012; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016; ver sin embargo Montero et al., 2010; Rangel et al., 2017).

### Tamaño

De acuerdo a la Teoría de la Relación Especies-Área (SAR) existe una relación positiva entre el tamaño del hábitat o del área sobre la riqueza de especies, debido a una mayor disponibilidad de recursos, así como a una mayor heterogeneidad ambiental (Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Spencer et al., 1999; Drakare et al., 2006). Este patrón también se observa en las bromeliáceas (Srivastava et al., 2008; Céréghino et al., 2010; Dézerald et al., 2013, 2014; Jocque y Field, 2014; Amundrud y Srivastava, 2015; Romero et al., 2016). El hábitat del fitotelma está caracterizado por su tamaño cuyo mejor descriptor es el volumen máximo de agua que puede contener la planta (Srivastava, 2006). Existe un efecto del volumen máximo que puede contener una planta sobre la composición de los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma de bromeliáceas. Este efecto en realidad se produce al afectar la cantidad de detrito que contienen las plantas, así como la cantidad de hojas de las mismas (Ambruster et al., 2002). La cantidad de detritos en las plantas influye sobre la riqueza porque es una medida de la cantidad de recursos que se encuentran disponibles en la base de las cadenas tróficas, y además las plantas con más detritos tienen mayor probabilidad de sostener predadores superiores (Ambruster et al., 2002; Srivastava et al., 2008). El número de hojas de la planta es una medida de la complejidad estructural de las plantas y consecuentemente tiene un efecto sobre la riqueza (Ambruster et al., 2002; Srivastava, 2006).

Existe cuantiosa evidencia de esta relación positiva entre el tamaño del hábitat sobre la abundancia (Benzing, 2000; Kitching, 2000; Stuntz et al., 2002; Yanoviak et al., 2006; Marino et al., 2013), la riqueza (Kitching, 2000; Stuntz et al., 2002; Yanoviak et al., 2006; Srivastava et al., 2008; Amundrud y Srivastava, 2015), la diversidad (Céréghino et al., 2010) y la estructura o composición de los ensambles de invertebrados de fitotelmata en bromeliáceas (Marino et al., 2013; Petermann et al., 2015). Esta relación positiva podría atribuirse a diferencias en la disponibilidad de recursos (i.e. agua y hojarasca) acumulados en el interior de la planta entre plantas de distintos tamaños (Cavallero et al., 2009; Cerrudo, 2010; Cogliatti-Carvalho et al., 2010; Ospina-Bautista y Estévez-Barón, 2016). A su vez, las plantas más grandes tienen mayor probabilidad de ser detectadas y colonizadas por invertebrados y, por lo tanto, pueden albergar mayor abundancia y diversidad de especies que las de menor tamaño (Srivastava, 2006; Marino et al., 2013). Finalmente, el tamaño del hábitat tiene un efecto diferente sobre los distintos niveles tróficos (Holt et al., 1999). Los predadores son más sensibles que las presas debido a que generalmente son de mayor tamaño y además están limitados por la abundancia de sus presas (Srivastava et al., 2008; Romero et al., 2016), pero no debido a diferencias en la sensibilidad a la sequía (Amundrud y Srivastava, 2015), aunque algunos predadores superiores (e.g. Odonata) suelen ser muy sensibles (Amundrud y Srivastava, 2015, 2016).

#### Variaciones temporales

La estructura de la comunidad de invertebrados que habita en el fitotelma de las bromelias tanque también varía a diferentes escalas temporales. Dado que la vida de estas plantas suele ser mayor que las de los invertebrados, frecuentemente se observan procesos relacionados con la estacionalidad, invasión y sucesión (Kitching, 2000). Algunos estudios reportaron diferencias en la abundancia y riqueza de especies entre estaciones secas y lluviosas (Liria, 2007; Müller y Marcondes, 2007; Pereira et al., 2007), así como entre distintas estaciones del año (Lopez e Iglesias Rios, 2001; Mestre et al., 2001; Montero et al., 2010; ver sin embargo Lounibos et al., 1987). Las variaciones en la abundancia y biomasa de numerosas especies de invertebrados podrían atribuirse a las variaciones estacionales en temperatura, humedad, precipitaciones y disponibilidad de detritos que ocurren en el tanque de las bromeliáceas (Dézerald et al., 2017). Sin embargo, en un estudio realizado en las Guayanas Francesas se registraron diferencias entre las especies en su distribución a lo largo del año, ya que algunas eran estacionales, otras bimodales y otras no presentaban un patrón claro (Dézerald et al., 2017). Por otro lado, también se han registrado diferencias en la comunidad de invertebrados entre distintas etapas fenológicas de una bromelia tanque, lo que podría atribuirse a

diferencias en las condiciones meteorológicas entre estaciones, así como a los cambios en la arquitectura de la planta entre estadios vegetativos y reproductivos (Amadeo et al., 2017).

Las variaciones en precipitaciones y temperaturas entre años podrían afectar la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de la comunidad de invertebrados del fitotelma, dado que muchas especies de insectos acuáticos son sensibles a los niveles de agua (Schowalter, 2006). Debido al pequeño tamaño del fitotelma, las variaciones en el nivel del agua afectan rápidamente la temperatura del agua, ya que se absorbe o se pierde calor rápidamente (Schowalter, 2006). A su vez, las variaciones en la cantidad de agua en el tanque también afectan la calidad del agua, ya que los solutos están más concentrados cuando se evapora el agua (Schowalter, 2006). Sin embargo, son escasos los estudios que analicen la comunidad del fitotelma por más de un año. Un estudio realizado en tres tipos de bosques de Puerto Rico durante 2 años consecutivos no mostró diferencias en la estructura de la comunidad del fitotelma entre años, posiblemente debido a la similitud en las condiciones del tanque en ambos años (Richardson, 1999). Por el contrario, otro estudio registró diferencias en la abundancia y composición en algunos bosques entre años debido a la acción de un huracán que redujo la cantidad de bromelias tanques (Richardson et al., 2015).

### Gradiente latitudinal

Numerosos estudios han demostrado que hacia el ecuador aumenta la riqueza de especies leñosas y herbáceas, invertebrados y vertebrados (Pianka, 1966; Willig et al., 2003; Schemske y Mittelbach, 2017; ver sin embargo Kindlmann et al., 2007). Este aumento de la diversidad puede explicarse a partir de (a) la ‘teoría del tiempo’, que establece que las regiones más antiguas tienen comunidades más ricas y las regiones cálidas son más antiguas, (b) la ‘teoría de la heterogeneidad espacial’ que sostiene que hacia el ecuador el hábitat es más complejo y esto se traduce en comunidades más complejas, (c) la ‘hipótesis de la competencia’ basada en que la competencia se incrementa a través de los trópicos y esto genera nichos más pequeños que permiten la existencia de un mayor número de especies, (d) la ‘hipótesis de la predación’ en la que los predadores aumentan hacia el ecuador producto de los aumentos de productividad y esto limita las poblaciones de las presas y las hace más diversas, (e) la ‘teoría de la estabilidad climática’ que se fundamenta en que los climas más estables permiten el desarrollo de especializaciones y adaptaciones y (f) la ‘hipótesis de la productividad’ en la que se establece que mayor productividad se asocia a mayor diversidad (Pianka 1966; Schemske y Mittelbach, 2017).

Algunos estudios sobre la diversidad en fitotelma muestran patrones similares (Kitching, 2001; Srivastava, 2005), mientras otros muestran un patrón opuesto debido al rol

de algunos predadores superiores (Buckley et al., 2003; Romero et al., 2016). La mayor riqueza específica y complejidad de las redes tróficas cerca del ecuador estaría asociado a las condiciones climáticas. El clima puede tener efectos indirectos y directos sobre los organismos del fitotelma. Las mayores temperaturas y precipitaciones tienen un efecto positivo sobre la productividad y por consiguiente sobre la producción de detritos, que constituyen la principal fuente de energía de los fitotelmata. A su vez, el régimen de temperatura afecta la longitud de la estación de crecimiento en animales poiquiloterms (todos los de fitotelma) (Dézerald et al., 2018). Todos estos filtros ambientales seleccionan a las especies que pueden habitar el fitotelma (Kitching, 2000). Por ejemplo, son escasas las especies de Odonata cuyas ninfas pueden habitar en el fitotelma de bromeliáceas (Kitching, 2000) y su presencia y/o abundancia pueden ser afectadas por las características del hábitat determinado por el tamaño del tanque (i.e. se encuentran/son más abundantes en plantas grandes) y por las distintas condiciones derivadas de la cobertura vegetal (i.e. las plantas de sol tienen más individuos que las de sombra) (Srivastava et al., 2005). La distribución de algunas especies de Odonata predadores del fitotelma (e.g. *Mecistogaster modesta*) está limitada por las condiciones climáticas dadas por las bajas temperaturas y las bajas precipitaciones (Amundrud et al., 2018). La presencia de Odonata ha sido registrada en el fitotelma de plantas de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae) ubicadas al norte del Chaco Húmedo (Iriart et al., 2003; Muzón et al., 2009), pero no en el fitotelma de plantas ubicadas al sur de este (Montero et al., 2010). Debido a esta variación en la riqueza o la diversidad se esperaría que hubiera diferencias en la composición específica de la comunidad de artrópodos del fitotelma entre localidades ubicadas a distintas latitudes, que estarán afectadas también por otros factores del hábitat.

### Cambio climático

Existe numerosa evidencia de los efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies (Thuiller et al., 2008; Beier et al., 2012). Se espera que el cambio climático tenga un fuerte impacto sobre los ecosistemas de agua dulce (Woodward et al., 2010), y estos cuerpos de agua pequeños como los tanques de las bromeliáceas permiten estudiar este impacto ya que poseen límites claramente definidos y los procesos que en estos ecosistemas ocurren pueden ser fácilmente muestreados y los ensamblajes de invertebrados pueden ser documentados exhaustivamente (Romero y Srivastava, 2010).

Los ciclos repetidos de desecamiento e inundación representan una fuente de disturbio en las comunidades acuáticas (Vanschoenwinkel et al., 2009, 2013) y restringen el conjunto de especies capaces de tolerar estas condiciones ambientales (Williams, 1996). Varios

estudios han demostrado que los disturbios hidrológicos pueden resultar en la dominancia de especies tolerantes al estrés, así como una disminución en la riqueza de especies, en la diversidad trófica (Neckles et al., 1990; Chase, 2007; Ledger et al., 2011, 2013; Evtimova y Donohue 2014, 2016) y un aumento (Chase, 2007; Vanschoenwinkel et al., 2013) o una disminución (Therriault y Kolasa, 2001; Evtimova y Donohue, 2014, 2016) en la similitud entre comunidades.

La dinámica hidrológica de los ecosistemas acuáticos puede afectar la dinámica de la comunidad y de la red trófica al imponer restricciones ambientales a la persistencia de las especies, así como al afectar el control por parte de los predadores (Marino et al., 2017). Este efecto de la dinámica hidrológica sobre el control de los predadores podría atribuirse a que bajo condiciones hidrológicas estables la densidad de presas estaría más limitada por la predación que por la competencia entre las presas (Menge y Olson, 1990). Además, los predadores superiores pueden ser más sensibles que sus presas a las fluctuaciones en el nivel de agua y por lo tanto estarían restringidos a los hábitats menos disturbados (Chase y Knight, 2003; Ledger et al., 2011, 2013; Dézerald et al., 2015). Finalmente, cuanto más largo sea el período húmedo en estos sistemas acuáticos temporarios, más tiempo tendrán los predadores para colonizar (Jocqué et al., 2007).

Los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma de bromeliáceas terrestres podrían ser afectados por las variaciones en los regímenes de temperatura y de precipitación ya que por ejemplo la variación en los regímenes de precipitaciones pueden afectar las interacciones tróficas aunque no se modifiquen los caracteres de los ensamblajes (Pires et al., 2016), o en los casos en que se presenten pirámides autotróficas, la alteración de la comunidad de algas puede afectar la estructura de las redes tróficas (Pires et al., 2017). Sin embargo, la estructura de caracteres funcionales de los ensamblajes de invertebrados que habitan el fitotelma de bromaliáceas puede ser resistente a períodos prolongados de sequía (Dézerald et al., 2015), o la estructura de los ensamblajes depender de la estabilidad o dinámica hidrológica resultante y no directamente de los escenarios de precipitación (Marino et al., 2017) y el efecto de las variaciones en los regímenes de precipitaciones será condicionado por las estructuras tróficas de los ensamblajes (Trzcinski et al., 2016). Paralelamente, la alteración de los regímenes térmicos podría no afectar directamente a los ensamblajes pero afectar la productividad de los ecosistemas (Antiqueira et al., 2018).

Dado que las especies de artrópodos que habitan en el fitotelma difieren en sus caracteres biológicos (Céréghino et al., 2011), las variaciones en los regímenes de precipitaciones, al afectar los niveles de agua del tanque de las bromeliáceas, podrían afectar la estructura de la comunidad de artrópodos y el funcionamiento del ecosistema y por lo tanto es necesario

profundizar en el conocimiento de las respuestas de estos ensamblajes a las variaciones los regímenes de precipitación.

#### Fitotelmata en bromelias tanques en el Chaco Húmedo

En los quebrachales de *Schinopsis balansae* del Chaco Húmedo, el sotobosque está frecuentemente cubierto por densas poblaciones de *A. distichantha* (Barberis et al., 2002, 2005, 2014) que crecen sobre un sustrato con elevada heterogeneidad asociada al microrrelieve y relacionada con diferentes regímenes de drenaje y aireación de los suelos (Barberis et al., 2002). Esta heterogeneidad del sustrato está asociada con una marcada heterogeneidad en la estructura y en la composición del bosque (Barberis et al., 1998, 2002).

Las bromeliáceas se encuentran más asociadas a las áreas convexas que tienen cobertura leñosa continua con alta densidad de árboles (Barberis et al., 1998, 2002, 2014), a las áreas planas secas que tienen una cobertura leñosa discontinua y a los límites entre estas dos unidades (Barberis et al., 2002). Estas plantas muestran elevada plasticidad fenotípica 'real' y 'aparente' y en sus fitotelmata habitan numerosas especies de invertebrados (Torales, 1972; Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010; Cavallero et al., 2011), por lo cual resultan en un sistema de estudio adecuado para evaluar los efectos del hábitat, de la arquitectura y del tamaño de las plantas sobre los ensamblajes de invertebrados que habitan esta bromeliácea. Las grandes variaciones en los valores de precipitaciones anuales y en su distribución a lo largo del año que se presentan en el Chaco Húmedo (Burgos, 1970) podrían provocar variaciones en los niveles de agua del tanque, lo que tendría un efecto sobre los ensamblajes ya que las especies de invertebrados presentes en los fitotelmata de estas bromeliáceas diferirían en sus caracteres biológicos y por ende en su capacidad de adaptación. Estas diferencias en la composición podrían verse afectadas a su vez debido a los efectos del hábitat sobre la estructura de las plantas y en consecuencia en el volumen de agua almacenada en el tanque. Variaciones en la riqueza, abundancia y composición específica de los ensamblajes del fitotelmata podrían

Finalmente, *A. distichantha* crece en el sotobosque de los quebrachales a lo largo de un extenso gradiente latitudinal, así como en el sotobosque de otros tipos de bosques subtropicales (Smith y Downs, 1979). Esta especie es la bromeliácea fitotélmica más austral y se desconoce si existen variaciones en la riqueza, abundancia y composición específica del fitotelma a lo largo de su gradiente latitudinal.

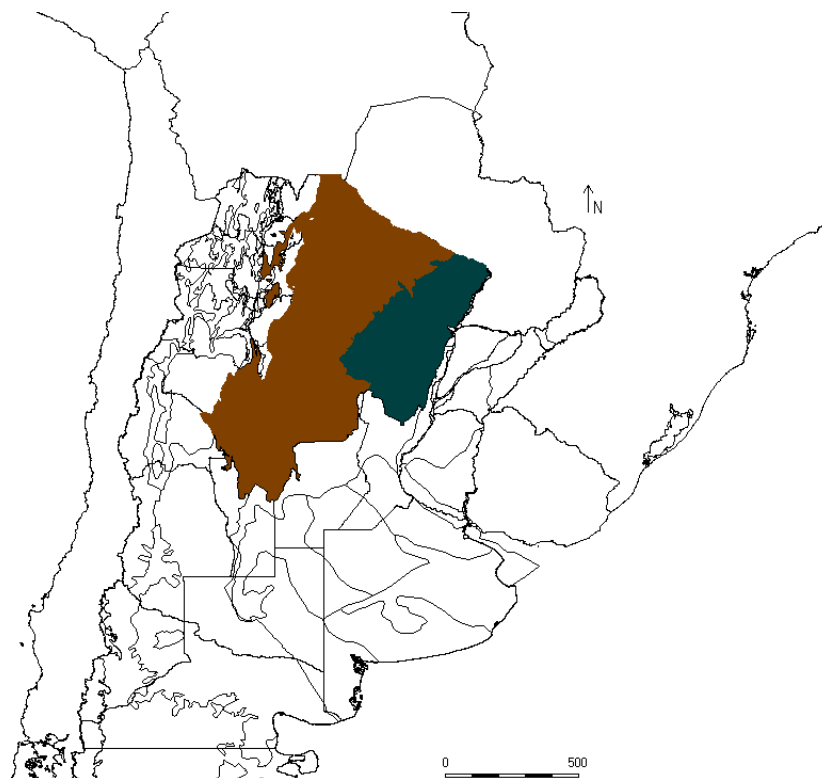
### **Objetivo General**

Evaluar los efectos de factores bióticos y abióticos sobre la estructura de ensamblajes de invertebrados presentes en plantas de *A. distichantha*, que crecen en los bosques de *S. balansae* del Chaco Oriental.

# CAPÍTULO I – Área de estudio, especie vegetal estudiada (*Aechmea distichantha*) y revisión bibliográfica sobre interacciones de esta planta con el reino Animal

## Descripción del área de estudio

El Gran Chaco es una gran llanura aluvial que se extiende por el norte de Argentina, oeste de Paraguay, este de Bolivia y una pequeña porción al sudoeste de Brasil (Parodi, 1964; Cabrera y Willink, 1980; Bucher, 1982; Prado, 1993; Biani et al., 2004). El clima es subtropical estacional, diferenciándose un sector húmedo al este y uno seco al oeste (Burgos, 1970; Ragonese y Castiglioni, 1970; Prado, 1993) (Fig. 1.1). La vegetación abarca un mosaico de bosques secos, sabanas, pastizales y humedales (Morello y Adámoli, 1974; Prado, 1993; Biani et al., 2004).



**Figura 1.1.** Mapa de la distribución del Gran Chaco en Argentina. En ocre está indicado el Chaco Seco y en verde el Chaco Húmedo.

La porción más austral del Chaco Húmedo es la Cuña Boscosa Santafesina, que está ubicada entre los Bajos Submeridionales y el río Paraná desde los 28° a los 30°30" S (Lewis y Pire, 1981). La Cuña Boscosa está surcada por una red de drenaje relativamente densa formada por las cuencas de varios arroyos que desaguan en el río Paraná. Las principales

formaciones boscosas del paisaje se distribuyen en aparente correspondencia con diferencias de humedad y salinidad (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991). En las porciones más altas y mejor drenadas de los interfluvios se encuentran los bosques densos mixtos (Lewis et al., 1994). En posiciones intermedias se encuentran los quebrachales de *S. balansae* que ocupan grandes extensiones sobre suelos halo-hidromórficos con drenaje lento (Ragonese y Covas, 1940; Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991; Lewis et al., 1997; Marino y Pensiero, 2003; Lewis et al., 2004; Barberis et al., 2012). En las posiciones bajas de las laderas hay “algarrobales” de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991).

Los quebrachales de *S. balansae* crecen sobre un sustrato que es marcadamente heterogéneo como resultado de un pronunciado microrrelieve. A esta heterogeneidad microtopográfica se asocia un mosaico de heterogeneidad en los regímenes de drenaje y aireación de los suelos (Barberis et al., 2002). Mientras los suelos de las áreas convexas son bien drenados, los de las áreas planas algo elevadas son frecuentemente secos y los de las más bajas frecuentemente encharcados (Espino et al., 1983; Barberis et al., 1998, 2002). Esta heterogeneidad del sustrato está asociada con una marcada heterogeneidad en la estructura y en la composición del bosque (Barberis et al., 1998, 2002).

Las áreas convexas dentro de los quebrachales tienen cobertura leñosa continua con alta densidad de árboles, arbustos y plántulas de especies leñosas (Barberis et al., 1998, 2002, 2014). En estas áreas se encuentran todas las especies leñosas del bosque y la dominancia es compartida por especies arbóreas, como *Acacia praecox*, *Achatocarpus praecox*, *Sideroxylon obtusifolium*, y arbustivas, como *Celtis pallida*, *Capparis retusa* y *Grabowskia duplicata* (Barberis et al., 2002). El estrato herbáceo está comúnmente dominado por bromeliáceas espinosas, *A. distichantha* o *Bromelia serra* (matorral de “caraguatá”; Marino y Pensiero, 2003; Barberis y Lewis, 2005). Las áreas planas secas tienen una cobertura leñosa discontinua, con *S. balansae*, *Prosopis* spp. y *Geoffroea decorticans* como especies dominantes, con muy baja proporción de arbustos (Barberis et al., 2002). El sotobosque de estas áreas está dominado por pastos cespitosos (“flechillares”; Marino y Pensiero, 2003) o presenta suelo desnudo por efecto del sobrepastoreo y pisoteo por el ganado (Pire y Prado, 2001). Las áreas planas húmedas tienen muy escasos árboles y vegetación herbácea de vegas de “canutillos” (Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003). A medida que se desciende desde las áreas convexas a las planas húmedas la densidad de individuos y la diversidad de especies leñosas disminuyen (Barberis et al., 1998, 2002, 2005). A lo largo del mismo gradiente aumenta la proporción de plantas leñosas con hojas compuestas y con espinas. Además, las áreas planas secas tienen una muy baja proporción de arbustos y alta proporción de plantas leñosas con hojas pequeñas. Aparentemente, las diferentes áreas

determinadas por el microrrelieve están asociadas con porciones de bosque con diferente grado de xerofitismo (Barberis et al., 2005). Dentro de las áreas convexas de los quebrachales, la vegetación del sotobosque presenta heterogeneidad asociada con la presencia de densas poblaciones de dos especies de bromeliáceas terrestres: *Bromelia serra* y *A. distichantha* (Lewis y Pire, 1981; Marino y Pensiero, 2003). Estas colonias tienen extensión reducida (100 a 1000 m<sup>2</sup>) y densidad variable (55 ± 40 individuos/10m<sup>2</sup>). Debido a la distribución espacial agrupada de estas plantas, consecuencia de su propagación por estolones o rizomas, el sotobosque de las áreas convexas incluye parches sin poblaciones de bromeliáceas y parches dominados por una o ambas especies de bromeliáceas.

El bosque de *S. balansae* en el cual se realizó la mayoría del estudio está ubicado en el Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa (Ministerio de la Producción, Santa Fe), Las Gamas, depto. Vera, Santa Fe (29°28'S, 60°28'W, 58 m s.n.m.). Durante la primera mitad del siglo XX este bosque, como la mayoría de los de la Cuña Boscosa Santafesina, fue intensamente explotado para la industria taninera y posteriormente para la extracción de leña y la producción de carbón (Bittloch y Sormani, 1997). Actualmente este stand está parcialmente recuperado y los principales disturbios son el pastoreo del ganado y extracción de madera para leña. El área de estudio presenta una temperatura media anual de 20°C y temperaturas máxima y mínima absoluta de 42,8°C y -5,6°C respectivamente. La precipitación media anual es de 1090 mm, existiendo una gran variabilidad entre los registros totales anuales, que oscilan entre 529 mm y 2060 mm (rangos años 1911-1950 y 1986-2010). El stand de bosque se ubica sobre la unidad cartográfica denominada Planos elevados con monte denso que ocupa posiciones de lomadas extendidas, muy suavemente onduladas a planas (Mussetti y Alconchel, 1986). Los suelos son Natracuafes típicos y tienen una baja conductividad hidráulica, que pareciera ser el resultado de la suma de varios factores desfavorables como la predominancia de arcillas expandibles, sodio y magnesio intercambiable relativamente alto y predominancia de bicarbonatos y carbonatos en el extracto salino (Espino et al., 1983).

### **Descripción de la especie vegetal estudiada**

*A. distichantha* se distribuye a lo largo y ancho de la parte sur del continente sudamericano, en Brasil, Paraguay, Bolivia y Argentina, habiendo sido registrada en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Formosa, Chaco, Misiones, Corrientes y Santa Fe (Smith y Downs, 1979). Habita en distintas comunidades vegetales del dominio Amazónico (provincias Paranaense, Mata Atlántica, Cerrado y Yungas) y del dominio Chaqueño (provincia Chaqueña) (*sensu* Cabrera, 1971). Dado que varias de estas ecorregiones son consideradas como áreas de alta riqueza faunística (Klink y Machado, 2005; Brown et al., 2006; Morello, 2012) es de esperar

que se establezcan numerosas interacciones entre esta bromeliácea y la comunidad animal que habitan estas ecorregiones.

*A. distichantha* una especie terrestre o epífita facultativa, cuyas raíces sirven para apoyo mecánico y son condicionalmente absorbentes. Las plantas miden de 30 a 100 cm de altura y tienen de 15 a 20 hojas erectas dispuestas en densas rosetas. Sus hojas carnosas miden 30 a 100 cm de longitud y 2 a 8 cm de ancho, tienen metabolismo CAM (Crassulacean acid metabolism) (Coutinho, 1969). El borde de las hojas está finamente armado y su ápice remata en una espina (Smith y Downs, 1979), por lo cual se lo denomina “cardo chuza” (de la Peña y Pensiero, 2004). Estas características de las hojas podrían hacer que la relación de herbivoría sea poco frecuente (Grubb et al., 2008). Las bases foliares forman un tanque (i.e. fitotelma) que intercepta y retiene en su interior el agua de lluvia (Cavallero et al., 2009; Cogliatti-Carvalho et al., 2010), la materia orgánica, así como los propágulos que caen (Cerrudo, 2010; Barberis et al., 2011). Los nutrientes y el agua se absorben a través de los tricomas foliares que se encuentran en el tanque (Benzing, 2000). En el tanque y sobre el follaje de esta planta desarrollan numerosas especies de invertebrados (Torales et al., 1972; Iriart et al., 2003; Rubio y Meza Torres, 2005; Montero et al., 2010), así como entre las bases de sus hojas (Roisin y Leponce, 2004; Leponce et al., 2005). La elevada plasticidad fenotípica que se presenta en esta especie implica que, a igualdad de biomasa, las plantas que crecen al sol son más bajas, tienen menor diámetro y mayor área de captura que las de sombra, por lo que capturan y almacenan mayor volumen de agua que las plantas ubicadas a la sombra (Cavallero et al., 2009, 2011).

La inflorescencia de esta especie que se reproduce tanto sexual como asexualmente (Freire et al., 2018) es bipinada con forma piramidal, se ubica sobre un escapo floral erecto y sus flores son de color rosa y blanco con los pétalos azules o púrpuras (Smith y Downs, 1979). La polinización y la dispersión de semillas son realizadas principalmente por aves (Bernardello et al., 1991; Bianchi et al., 2000; Scrok y Varassin, 2011). Los colores de la inflorescencia y de los pétalos son muy llamativos, por lo que podrían jugar un rol importante en la atracción de los polinizadores (Medel et al., 2009). La flor tiene un formato tubular, lo que podría indicar una alta importancia de polinización ornitófila (Aizen et al., 2002). Las características carnosas del fruto podrían explicar la existencia de relaciones en las que esté implicada la frugivoría que podría tener su contracara en la dispersión de semillas (Aizen et al., 2002). El crecimiento vegetativo hace que se formen colonias de alta densidad de individuos de esta especie (Barberis et al., 2014), lo cual sumado a la espinescencia de sus hojas hacen que algunas especies de animales puedan usar la planta como refugio o protección. Estas características de la especie hacen que las interacciones en las que se encuentra implicada se vean

modificadas a lo largo del tiempo y del espacio y que se den con distintas partes de la planta. En la figura 1.2 se pueden ver algunos de los aspectos mencionados.



**Figura 1.2.** Plantas de *A. distichantha* terrestre (a) y epífita (b), creciendo en ambientes abiertos de sol (c) y cerrados de sombra (d). Fitotelma de la planta donde habitan vertebrados (e) y crecen leñosas (f). Polinizador visitando una inflorescencia (g) y huevos en la intermata.

## **Interacciones de *Aechmea distichantha* con especies del reino Animal**

### **Revisión**

Se realizó una revisión exhaustiva en *Google Académico* de trabajos publicados en cualquier idioma en los que se mencionara alguna interacción entre *A. distichantha* con especies del reino Animal. En las búsquedas bibliográficas se incluyeron sinonimias del nombre científico de la planta y se contempló la posibilidad de que estuviera escrito erróneamente. No se incluyó un registro del estado de Pernambuco, Brasil (de Oliveira et al., 2017) debido a que está fuera del área de distribución de *A. distichantha*, por lo que pareciera haber un error en la determinación de la especie vegetal. Se revisó la sinonimia en la nomenclatura de las especies animales, no obstante, no podemos asegurar que una especie con un nivel taxonómico inferior no sea la misma de un nivel taxonómico superior. Si bien el hombre ha utilizado y utiliza las plantas de esta especie como fuente de alimento (frutos) (Hilgert y Gil, 2006), ornamental, medicinal y como material de construcción y fuente de fibras (hojas) (Acebey et al., 2006), la especie humana no fue incluida en la base de datos de interacciones.

Se elaboró una base de datos con la información recopilada a partir de 67 publicaciones científicas y además se incluyeron algunos registros y observaciones personales del grupo de investigación. Las especies animales fueron clasificadas de acuerdo a la parte de la planta donde se ubican o que utilizan en: 'Fitotelma', 'Follaje', 'Fitotelma-Follaje', 'Inflorescencia', 'Inflorescencia-Follaje' y 'Espacio intermata'. A su vez, de acuerdo al uso que hacen las especies animales de *A. distichantha* se las clasificó en las siguientes categorías de uso: 'Hábitat/refugio', 'Nidificación' y 'Alimentación'. Los animales que se alimentaban de *A. distichantha* fueron clasificados en 'Predadores', 'Detritívoros' y 'Herbívoros'. Estos últimos a su vez fueron clasificados en 'Nectívoros', 'Frugívoros' y 'Folívoros'.

## Resultados

Se recopilaron 67 publicaciones (52 artículos en revistas científicas, 3 capítulos de libros, 3 libros, 5 resúmenes de congresos, 3 tesis de grado o posgrado y 1 reporte) y observaciones personales de 3 personas. La mayoría de los estudios fueron realizados en ecosistemas de Argentina (41 publicaciones) y Brasil (19) y en mucho menor medida en Paraguay (3) y Uruguay (1). Estos estudios comprenden ecosistemas del dominio Amazónico (provincias Paranaense, Mata Atlántica y las Yungas) y en el dominio Chaqueño (provincia Chaqueña). También se registraron interacciones en Estados Unidos (3) fuera del rango de distribución geográfica de *A. distichantha*, donde esta especie ha sido introducida como ornamental.

La mayoría de los estudios realizados en Brasil evaluaron interacciones con animales que habitan o se alimentan en las inflorescencias o en el follaje, mientras que los estudios de Argentina evalúan principalmente interacciones con animales del fitotelma.

Se obtuvieron 372 registros de animales (morfoespecies) pertenecientes a 100 familias (sin contar 58 indeterminadas), 47 órdenes de 18 clases (Apéndice I.1). Algunas de estas morfoespecies establecen más de un tipo de interacción con *A. distichantha*, por lo que en total se registraron 437 interacciones (Tabla 1.1). La mayoría de las morfoespecies (252 registros pertenecientes a 41 órdenes y 17 clases) utilizaron a la planta como hábitat o refugio, mientras que 169 morfoespecies de 28 órdenes y 11 clases usaron la planta para su alimentación y sólo 16 morfoespecies de 6 órdenes y 4 clases utilizaron la planta para nidificar (Tabla 1.1).

**Tabla 1.1.** Número de registros de interacciones de animales con *A. distichantha* agrupados por órdenes de acuerdo al uso que hacen de la planta.

Clase suprataxón	– Orden	Hábitat/Refugio	Nidificación	Alimentación	Total
Amphibia	Anura	13	1		14
Arachnida	Acari	1			1
Arachnida	Araneae	28	6	25	59
Arachnida	Opiliona	1			1
Arachnida	Oribatida	1			1
Arachnida	Pseudoscorpionida	2		2	4
Arachnida	Scorpionida	2		2	4
Aves	Accipitriformes	2	2		4
Aves	Passeriformes	2	2	6	10
Aves	Tinamiformes	1	1		2
Aves	Trochiliformes			21	21
Chylozoa	Geophilomorpha	1		1	2
Crustacea	Cyclopoida	1			1
Crustacea	Isopoda	1		1	2

Clase suprataxón	– Orden	Hábitat/Refugio	Nidificación	Alimentación	Total
Crustacea	Ostracoda	5			5
Diplopoda	Julida	2		2	4
Diplopoda	Polydesmida	1		1	2
Gastropoda	Desconocido	1			1
Gastropoda	Pulmonata	1		1	2
Gastrotricha	Chaetonotida	1			1
Hirudinea	Desconocido	1			1
Insecta	Blattaria	3		3	6
Insecta	Coleoptera	44		12	56
Insecta	Dermaptera	1		1	2
Insecta	Diptera	66		42	108
Insecta	Embioptera	2			2
Insecta	Hemiptera	6			6
Insecta	Homoptera	4		5	9
Insecta	Hymenoptera	17	4	5	26
Insecta	Lepidoptera	12		20	32
Insecta	Neuroptera	1		1	2
Insecta	Odonata	2			2
Insecta	Orthoptera	5		3	8
Insecta	Thysanoptera			1	1
Mammalia	Artiodactyla			3	3
Mammalia	Carnivora			2	2
Mammalia	Perissodactyla			1	1
Mammalia	Primates			1	1
Nematoda	Desconocido	3			3
Nematomorpha	Desconocido	1			1
Oligochaeta	Haplotaxida	5		4	9
Reptilia	Serpentes	6			6
Reptilia	Squamata	2			2
Rotifera	Bdelloidea	1		1	2
Rotifera	Desconocido	1		1	2
Sauropsida	Testudines	1			1
Turbellaria	Desconocido	1		1	2
	<b>Total</b>	252	16	169	437
	<b>Riqueza</b>	41	6	28	47

Entre los animales que utilizan la planta para alimentarse (aquí incluimos tanto a los animales que se alimentan de partes de la planta como aquellos que se alimentan de algún organismo que habita en la planta), la mayoría son herbívoros (69 registros pertenecientes a

13 órdenes) o detritívoros (60 registros pertenecientes a 9 órdenes) y en menor proporción predadores (40 registros pertenecientes a 10 órdenes) (Tabla 1.2).

**Tabla 1.2.** Número de registros de interacciones de animales que usan a la planta de *A. distichantha* para alimentarse agrupados por órdenes de acuerdo al tipo de alimentación.

Clase	- Orden	Predadores	Detritívoros	Herbívoros	Total
Arachnida	Pseudoscorpionida	2			2
Arachnida	Scorpionida	2			2
Arachnida	Araneae	25			25
Aves	Passeriformes	1		5	6
Aves	Trochiliformes			21	21
Chylopoda	Geophilomorpha	1			1
Crustacea	Isopoda		1		1
Diplopoda	Polydesmida		1		1
Diplopoda	Julida		2		2
Gastropoda	Pulmonata			1	1
Insecta	Neuroptera	1			1
Insecta	Dermaptera		1		1
Insecta	Lepidoptera		1	19	20
Insecta	Blattaria		3		3
Insecta	Coleoptera		10	2	12
Insecta	Diptera	5	37		42
Insecta	Thysanoptera			1	1
Insecta	Orthoptera			3	3
Insecta	Homoptera			5	5
Insecta	Hymenoptera			5	5
Mammalia	Perissodactyla			1	1
Mammalia	Primates			1	1
Mammalia	Carnivora			2	2
Mammalia	Artiodactyla			3	3
Oligochaeta	Haplotaxida		4		4
Rotifera	Bdelloidea	1			1
Rotifera	Desconocido	1			1
Turbellaria	Desconocido	1			1
	<b>Total</b>	40	60	69	169
	<b>Riqueza</b>	10	9	13	28

Entre los herbívoros la mayoría de los registros pertenecen al grupo de los nectívoros (41 registros pertenecientes a 5 órdenes). En segundo lugar, aparecen los folívoros (24 registros pertenecientes a 11 órdenes, y en menor proporción los frugívoros (2 registros pertenecientes a un orden) (Tabla 1.3).

**Tabla 1.3.** Número de registros de interacciones de animales herbívoros que usan a la planta de *A. distichantha* para alimentarse agrupados por órdenes de acuerdo al tipo de recurso utilizado.

Clase suprataxón	- Orden	Nectívoros	Frugívoros	Folívoros	Total
Aves	Passeriformes	1	4		5
Aves	Trochiliformes	21			21
Gastropoda	Pulmonata			1	1
Insecta	Coleoptera			2	2
Insecta	Homoptera			5	5
Insecta	Hymenoptera	5			5
Insecta	Lepidoptera	14		5	19
Insecta	Orthoptera			3	3
Insecta	Thysanoptera			1	1
Mammalia	Artiodactyla			3	3
Mammalia	Carnivora			2	2
Mammalia	Perissodactyla			1	1
Mammalia	Primates			1	1
	<b>Total</b>	41	4	24	69
	<b>Riqueza</b>	5	2	11	14

El mayor número de registros corresponden al follaje (139 pertenecientes a 30 órdenes) y al fitotelma (103 pertenecientes a 16 órdenes), mientras que en las inflorescencias se contabilizaron 47 registros pertenecientes a 6 órdenes y en el espacio intermata sólo 3 registros pertenecientes a 2 órdenes. Finalmente, 14 registros de 2 órdenes utilizaron el fitotelma y el follaje y una especie utilizó el follaje y la inflorescencia (Tabla 1.4).

**Tabla 1.4.** Número de registros de interacciones de animales que usan a la planta de *A. distichantha* agrupados por órdenes de acuerdo a la parte donde se realiza la interacción.

Clase suprataxón	- Orden	Espacio intermata	Fitotelma	Fitotelma- Follaje	Follaje	Inflorescencia	Inflorescencia- Follaje	Total
Amphibia	Anura			13				13
Arachnida	Acari				1			1
Arachnida	Araneae				28			28
Arachnida	Opiliona				1			1
Arachnida	Oribatida				1			1
Arachnida	Pseudoscorpionida				2			2
Arachnida	Scorpionida				2			2
Aves	Accipitriformes	2						2
Aves	Passeriformes				2	4	1	7
Aves	Tinamiformes	1						1
Aves	Trochiliformes					21		21
Chylopoda	Geophilomorpha				1			1
Crustacea	Cyclopoida		1					1
Crustacea	Isopoda				1			1
Crustacea	Ostracoda		5					5
Diplopoda	Julida				2			2
Diplopoda	Polydesmida				1			1
Gastropoda	Desconocido				1			1
Gastropoda	Pulmonata		1					1
Gastrotricha	Chaetonotida		1					1
Hirudinea	Desconocido		1					1
Insecta	Blattaria				3			3
Insecta	Coleoptera		11		33			44
Insecta	Dermaptera				1			1
Insecta	Diptera		66					66

Clase suprataxón	- Orden	Espacio intermata	Fitotelma	Fitotelma- Follaje	Follaje	Inflorescencia	Inflorescencia- Follaje	Total
Insecta	Embioptera				2			2
Insecta	Hemiptera		1		5			6
Insecta	Homoptera				5			5
Insecta	Hymenoptera				17	5		22
Insecta	Lepidoptera		7		6	14		27
Insecta	Neuroptera				1			1
Insecta	Odonata		2					2
Insecta	Orthoptera				5			5
Insecta	Thysanoptera					1		1
Mammalia	Artiodactyla			1		2		3
Mammalia	Carnivora				2			2
Mammalia	Perissodactyla				1			1
Mammalia	Primates				1			1
Nematoda	Desconocido		2		1			3
Nematomorpha	Desconocido		1					1
Oligochaeta	Haplotaxida		1		4			5
Reptilia	Serpentes				6			6
Reptilia	Squamata				2			2
Rotifera	Bdelloidea		1					1
Rotifera	Desconocido		1					1
Sauropsida	Testudines				1			1
Turbellaria	Desconocido		1					1
	<b>Total</b>	3	103	14	139	47	1	307
	<b>Riqueza</b>	2	16	2	30	6	1	47

La mayoría de los registros corresponden a refugio en el follaje y en menor medida al fitotelma. La nidificación ocurre principalmente en follaje. Una gran proporción de morfoespecies obtiene su alimento del follaje, siendo también importante el número de morfoespecies que lo obtienen en el fitotelma y en las inflorescencias (Tabla 1.5a). El mayor registro de predadores se observa en el follaje, mientras que los detritívoros predominan en el fitotelma y los herbívoros en la inflorescencia y en menor medida en el follaje (Tabla 1.5b). Los nectívoros predominan en las inflorescencias y los folívoros en el follaje (Tabla 1.5c).

**Tabla 1.5.** Número de registros de interacciones de animales agrupados de acuerdo a donde se realiza la interacción y de acuerdo (a) al tipo de uso que hacen de la planta de *A. distichantha*, (b) al tipo de alimentación y (c) al tipo de herbivoría.

<b>a)</b>		Tipo de uso		
Ubicación en la Planta	Hábitat/Refugio	Nidificación	Alimentación	Total
Espacio intermata	3	3		6
Fitotelma	103		52	155
Fitotelma-Follaje	13	1	1	15
Follaje	132	11	68	211
Inflorescencia-Follaje	1	1	1	3
Inflorescencia			47	47
<b>Total</b>	252	16	169	437

<b>b)</b>		Alimentación		
Ubicación en la Planta	Predadores	Detritívoros	Herbívoros	Total
Fitotelma	8	43	1	52
Fitotelma-Follaje			1	1
Follaje	32	17	19	68
Inflorescencia			47	47
Inflorescencia-Follaje			1	1
<b>Total</b>	40	60	69	169

<b>c)</b>		Herbívoros		
Ubicación en la Planta	Nectívoros	Frugívoros	Folívoros	Total
Fitotelma			1	1
Fitotelma-Follaje			1	1
Follaje			19	19
Inflorescencia	41	3	3	47
Inflorescencia-Follaje		1		1
<b>Total</b>	41	4	24	69

## Discusión

Estos resultados muestran (1) que existe una gran diversidad de animales que interactúan con *A. distichantha*, (2) que emplean a esta planta para realizar numerosos usos. En esta revisión no incluimos las relaciones indirectas que no por eso dejan de ser relevantes. Tal es el caso del mutualismo digestivo que establecen algunas bromeliáceas terrestres con ciertas especies de arañas (Romero, 2006).

Para las bromeliáceas en general, existen pocos registros de patógenos o herbívoros de gran tamaño como los mamíferos. Esto podría atribuirse a que deben tener en general bien desarrollada inmunidad a estos organismos y probablemente la espinescencia esté jugando un rol muy importante (Benzing, 2000). Sin embargo, si existen registros de invertebrados herbívoros en bromeliáceas pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, y Hemiptera (Frank y Lounibos, 2009)

Si bien muchas bromeliáceas establecen interacciones de tipo mutualística con las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) “Ant-guarded species”, “Ant-nest garden species” y “Ant-fed, ant-house species” (Benzing, 2000), no encontramos registros de este tipo de interacción para el caso de *A. distichantha*.

Se encontraron registros de Culicidae de importancia sanitaria o epidemiológica habitando el fitotelma de *A. distichantha* (lo utilizan como sitio de cría). Por ejemplo, *Aedes albopictus* es un mosquito citado como transmisor del virus del dengue (Consoli y Lourenço-de-Oliveira, 1994), fiebre amarilla (Rey y Lounibos, 2015) y chikungunya (Vazeille et al., 2007) y *Aedes aegypti* transmite los virus de la fiebre amarilla, del dengue (Consoli y Lourenço-de-Oliveira, 1994) y chikungunya (Anubis et al., 2014). El complejo de *Culex pipens* juega un rol importante en la transmisión de patógenos como el virus del dengue, el virus de la encefalitis del oeste del Nilo, el virus de la encefalitis de St. Louis, el virus de la encefalitis equina y en la transmisión de parásitos que causan la filariasis linfática o elefantiasis (Farajollahi et al., 2011).

**Apéndice I.1.** Listado de morfoespecies animales que interactúan con *A. distichantha*. Se muestra la clase, orden y familia a la que pertenecen. Para cada una se detalla el uso que hace de la planta y la ubicación en la misma. Además, se presentan las referencias bibliográficas que avalan las interacciones con *A. distichantha*. Códigos de uso: Háb/Ref = hábitat o refugio, Nid = nidificación, Pre = predación, Fru = frugivoría, Nec = nectivoría, Fol = folivoría, Det = detritívoros. Códigos de ubicación: Fito = fitotelma, Fol = follaje, Inf-Fol = inflorescencia-follaje, Inf = inflorescencia, Esp int = espacio intermata.

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Amphibia	Anura	Bufo	<i>Melanophryniscus xanthostomus</i> Bornschein <i>et al.</i> 2015	Háb/Ref	Fito-Fol	Bornschein <i>et al.</i> , (2015)
Amphibia	Anura	Bufo	<i>Rhinella fernandezae</i> Gallardo, 1957	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009)
Amphibia	Anura	Desconocido	Anura sp. 1	Háb/Ref	Fito-Fol	Iriart <i>et al.</i> , (2003)
Amphibia	Anura	Hylidae	5 especies de Hylidae	Háb/Ref	Fito-Fol	Bucher, (1980)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Argenteohyla siemersi</i> Mertens, 1937	Háb/Ref	Fito-Fol	Basterra <i>et al.</i> , (2008); Schaefer <i>et al.</i> , (2009); Cajade <i>et al.</i> , (2013)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Dendropsophus nanus</i> Boulenger, 1889	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Hyla minuta</i> Peters, 1872	Háb/Ref	Fito-Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Hyla sanborni</i> Schmidt, 1944	Háb/Ref	Fito-Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Phrynohyas venulosa</i> Laurenti, 1768	Háb/Ref	Fito-Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Scinax acuminatus</i> Cope, 1862	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009)
Amphibia	Anura	Hylidae	<i>Scinax nasicus</i> Cope, 1862	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009); Montero GA (Obs. Pers.)
Amphibia	Anura	Leptodactylidae	<i>Leptodactylus chaquensis</i> Cej, 1950	Háb/Ref	Fito-Fol	Schaefer <i>et al.</i> , (2009)
Arachnida	Acari	Desconocido	Acari sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart <i>et al.</i> , (2003)
Arachnida	Araneae	Araneidae	Araneidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero <i>et al.</i> , (2010)
Arachnida	Araneae	Araneidae	Araneidae sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero <i>et al.</i> , (2010)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Arachnida	Araneae	Araneidae	Araneidae sp. 3	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Clubionidae	Clubionidae sp. 1	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Ctenidae	<i>Ancylometes</i> sp.	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Ctenidae	Ctenidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Ctenidae	Ctenidae sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Desconocido	Araneae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Arachnida	Araneae	Dictynidae	Dictynidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Dictynidae	Dictynidae sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Dictynidae	Dictynidae sp. 3	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Gnaphosidae	Gnaphosidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Lycosidae	<i>Aglaoctenus lagotis</i> Holmberg, 1876	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Rubio y Meza Torres, (2003); Rubio y Meza Torres, (2005); Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp. 3	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Pisauridae	Pisauridae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Salticidae	<i>Coryphasia monteverde</i> Santos & Romero, 2007	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Romero et al., (2007)
Arachnida	Araneae	Salticidae	<i>Coryphasia</i> sp.	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Romero, (2006)
Arachnida	Araneae	Salticidae	<i>Psecas chapoda</i> Peckham & Peckham, 1894	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Romero, (2006); Omena y Romero, (2008); Omena y Romero, (2010); Gonçalves et al., (2011)
Arachnida	Araneae	Salticidae	<i>Psecas splendidus</i> Badcock, 1932	Háb/Ref-Nid-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Salticidae	Salticidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Arachnida	Araneae	Salticidae	Salticidae sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Salticidae	Salticidae sp. 3	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Salticidae	Salticidae sp. 4	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Araneae	Salticidae	Salticidae sp. 5	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Sparassidae	<i>Polybetes pythagoricus</i> Holmberg, 1875	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Araneae	Sparassidae	Sparassidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Opilionida	Gonyleptidae	Gonyleptidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Oribatida	Mochlozetidae	<i>Mochlozetes saltensis</i> Bischoff de Alzuet, 1989	Háb/Ref	Fol	Salazar Martinez et al., (2004)
Arachnida	Pseudoscorpionida	Desconocido	Pseudoscorpionida sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero et al., (2010)
Arachnida	Pseudoscorpionida	Desconocido	Pseudoscorpionida sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Scorpionida	Buthidae	<i>Tityus confluens</i> Borelli, 1899	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Arachnida	Scorpionida	Buthidae	<i>Tityus paraguayensis</i> Kraepelin, 1895	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Aves	Accipitriformes	Cathartidae	<i>Cathartes burrovianus</i> Cassin, 1845	Háb/Ref-Nid	Esp int	Di Giacomo, (2005)
Aves	Accipitriformes	Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i> Bechstein, 1793	Háb/Ref-Nid	Esp int	Di Giacomo, (2005)
Aves	Passeriformes	Dendrocolaptidae	<i>Campylorhamphus trochilirostris</i> Lichtenstein, 1820	Pre	Fol	Di Giacomo, (2005)
Aves	Passeriformes	Fringillidae	<i>Euphonia cyanocephala</i> Vieillot, 1818	Fru	Inf	Blendinger et al., (2015)
Aves	Passeriformes	Icteridae	<i>Cacicus solitarius</i> Vieillot, 1816	Háb/Ref-Nid	Fol	Di Giacomo, (2005)
Aves	Passeriformes	Thraupidae	<i>Coereba flaveola</i> Linnaeus, 1758	Nec	Inf	Sazima y Sazima, (1999)
Aves	Passeriformes	Thraupidae	<i>Tachyphonus rufus</i> Boddaert, 1783	Nid-Fru	Inf-Fol	Di Giacomo, (2005)
Aves	Passeriformes	Thraupidae	<i>Thraupis sayaca</i> Linnaeus, 1766	Fru	Inf	Blendinger y Villegas, (2011)
Aves	Passeriformes	Turdidae	<i>Turdus rufiventris</i> Vieillot, 1818	Fru	Inf	Blendinger et al., (2015)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Aves	Tinamiformes	Tinamidae	<i>Crypturellus tataupa</i> Temmink, 1815	Nid	Esp int	de la Peña, (2016); Klekailo GN (Com. Pers.); Montero GA (Obs. Pers.)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Amazilia fimbriata</i> Gmelin, 1788	Nec	Inf	Sazima y Sazima, (1999); Chupil, (2013); Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Amazilia</i> sp.	Nec	Inf	Bueno, (2012)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Amazilia versicolor</i> Vieillot, 1818	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Anthracothorax nigricollis</i> Vieillot, 1817	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Aphantochroa cirrochloris</i> Vieillot, 1818	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Calliphlox amethystina</i> Boddaert, 1783	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Chlorostilbon lucidus</i> Shaw, 1812	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011); Bueno, (2012); Chupil, (2013); Freire et al., (2018); Montero GA (Obs. Pers.)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Clytolaema rubricauda</i> Boddaert, 1783	Nec	Inf	Chupil, (2013); Vizentin-Bugoni et al., (2014); Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Colibri serrirostris</i> Vieillot, 1816	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Eptyches eupompe</i> Geyer, 1832	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Eupetomena macroura</i> Gmelin, 1788	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Florisuga fusca</i> Vieillot, 1817	Nec	Inf	Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Hylocharis chrysura</i> Shaw, 1812	Nec	Inf	Bueno, (2012)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Leucochloris albicollis</i> Vieillot, 1818	Nec	Inf	Sazima et al., (1996); Buzato et al., (2000); Scrok y Varassin, (2011); Chupil, (2013)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Phaethornis eurynome</i> Lesson, 1832	Nec	Inf	Sazima et al., (1996); Buzato et al., (2000); Vizentin-Bugoni et

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
						al., (2014); Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Phaethornis pretrei</i> Lesson & Delattre, 1839	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011); Bueno, (2012)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Phaethornis ruber</i> Linnaeus, 1758	Nec	Inf	Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Ramphodon naevius</i> Dumont, 1818	Nec	Inf	Buzato et al., (2000); Scrok y Varassin, (2011); Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Stephanoxis lalandi</i> Vieillot, 1818	Nec	Inf	Sazima et al., (1996); Buzato et al., (2000); Bueno, (2012); Chupil, (2013); Scrok y Varassin, (2011)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	<i>Thalurania glaucopsis</i> Gmelin, 1818	Nec	Inf	Sazima y Sazima, (1999); Scrok y Varassin, (2011); Chupil, (2013); Vizontin-Bugoni et al., (2014); Bergamo et al., (2017)
Aves	Trochiliformes	Trochilidae	Trochilidae sp. 1	Nec	Inf	Rosa y Monteiro, (2012)
Chylopoda	Geophilomorpha	Geophilidae	Geophilidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Crustacea	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Cyclops</i> sp. 1	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Crustacea	Isopoda	Porcellionidae	Porcellionidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Crustacea	Ostracoda	Desconocido	Ostracoda (Nauplius) sp. 2	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Crustacea	Ostracoda	Desconocido	Ostracoda sp. 1	Háb/Ref	Fito	Siri et al., (2014)
Crustacea	Ostracoda	Desconocido	Ostracoda sp. 3	Háb/Ref	Fito	Galíndez et al., (2010)
Crustacea	Ostracoda	Desconocido	Ostracoda sp. 4	Háb/Ref	Fito	Iriart et al., (2003)
Crustacea	Ostracoda	Desconocido	Ostracoda sp. 5	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Diplopoda	Julida	Pseudonannolenidae	<i>Pseudonannolene meridionalis</i> Silvestri, 1902	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Diplopoda	Julida	Rhinocricidae	Rhinocricidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Diplopoda	Polydesmida	Oniscodesmidae	Oniscodesmidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Gastropoda	Desconocido	Desconocido	Gastropoda sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Gastropoda	Pulmonata	Planorbidae	Planorbidae sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Gastrotricha	Chaetonotida	Chaetonotidae	<i>Chaetonotus similis</i> Zelinka, 1889	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Hirudinea	Desconocido	Desconocido	Hirudinea sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Blattaria	Blaberidae	Blaberidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Blattaria	Blaberidae	<i>Panchlora</i> sp.	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Blattaria	Blattellidae	Ischnoptera sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Apionidae	<i>Apion</i> sp. 1	Háb/Ref	Fol	Campos y Fernández, (2011)
Insecta	Coleoptera	Brentidae	Brentidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Bruchidae	Bruchidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Bruchidae	Bruchidae sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	<i>Brachinus</i> sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	Carabidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	<i>Ega montevidensis</i> Tremoleras, 1917	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	Harpalini sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	<i>Inna megalis</i> Reichardt, 1966	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	Pterostichini sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Chrysomelidae	Clitrinae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Coccinellidae	Coccinellidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp. 3	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 1	Háb/Ref	Fol	Galíndez et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 2	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 3	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 4	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 5	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Desconocido	Coleoptera sp. 6	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Liodessus</i> sp. 1	Háb/Ref	Fito	Campos y Fernández, (2011)
Insecta	Coleoptera	Elateridae	Elateridae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 2	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 3	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 4	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Lampyridae	Lampyridae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Nitidulidae	<i>Neopocadius loretoensis</i> Bruch, 1938	Háb/Ref-Det	Fol	Viana y Williner, (1978)
Insecta	Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	Aphodini sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	<i>Archophileurus chaconus</i> Kolbe, 1910	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	Cyclocephala sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 3	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 4	Háb/Ref-Det	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 5	Háb/Ref-Det	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 6	Háb/Ref-Det	Fito	Campos y Fernández, (2011)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp. 3	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae	<i>Lobopoda breyeri</i> Brèthes, 1910	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Dermaptera	Anisolabididae	<i>Euborellia annulipes</i> Lucas, 1847	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Axmyiidae	Axmyiidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	<i>Atrichopogon</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	<i>Culicoides nigrigenus</i> Wirth & Blanton, 1956	Háb/Ref-Det	Fito	Ronderos y Spinelli, (1990)
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	<i>Dasyhelea</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Chaoboridae	Chaoboridae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 3	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 4	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5	Háb/Ref-Det	Fito	Galíndez et al., (2010)
Insecta	Diptera	Chironomidae	<i>Larsia angusticornis</i> sp. n.	Háb/Ref	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Corethrellidae	Corethrellidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Aedes (Ochlerotatus) crinifer</i> Theobald, 1903	Háb/Ref-Det	Fito	Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Aedes (Stegomyia) aegypti</i> Linnaeus, 1762	Háb/Ref-Det	Fito	Stein et al., (2013); Veggiani Aybar y Rossi, (2017)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Aedes albopictus</i> Skuse, 1894	Háb/Ref-Det	Fito	O`Meara et al., (1993); O`Meara et al., (1995); Lounibos et al., (2003)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Anopheles (Anopheles) pseudopunctipennis</i> Theobald, 1901	Háb/Ref-Det	Fito	Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Anopheles (Nyssorhynchus) argyritarsis</i> Robineau-Desvoidy, 1827	Háb/Ref-Det	Fito	Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex (Culex) fernandesi</i> Casal, García & Cavalieri, 1966	Háb/Ref-Det	Fito	Stein et al., (2013); Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex (Microculex) davisii</i> Kumm, 1933	Háb/Ref-Det	Fito	Torales et al., (1972); Rossi et al., (2006); Stein et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex (Microculex) imitator</i> Theobald, 1903	Háb/Ref-Det	Fito	Torales et al., (1972); Campos, (2011); Campos et al., (2011); Stein et al., (2011); Steciow et al., (2013); Stein et al., (2013); Siri et al., (2014); Linares et al., (2016); Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex (Microculex) pleuristriatus</i> Theobald, 1907	Háb/Ref-Det	Fito	Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex nigripalpus</i> Theobald, 1901	Háb/Ref-Det	Fito	O`Meara et al., (1993); O`Meara et al., (1995); Lounibos et al., (2003)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex quinquefasciatus</i> Say, 1823	Háb/Ref-Det	Fito	Torales et al., (1972); O`Meara et al., (1993); Stein et al., (2013)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex</i> sp.	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Culicidae	Culicidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Galíndez et al., (2010)
Insecta	Diptera	Culicidae	Culicidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Culicidae	Culicidae sp. 3	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Howardina</i> sp.	Háb/Ref	Fito	Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Phoniomyia muehlensi</i> Petrocchi, 1927	Háb/Ref	Fito	Campos, (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites (Lynchiella) bambusicolus</i> Lutz & Neiva, 1913	Háb/Ref-Pre	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis</i> Dyar & Knab, 1906	Háb/Ref-Pre	Fito	Augier et al., (2003); Stein et al., (2013); Veggiani Aybar y Rossi, (2017)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites (Lynchiella) haemorrhoidalis separatus</i> Lynch-Arribalzaga, 1891	Háb/Ref-Pre	Fito	Campos, (2011); Stein et al., (2011); Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites (Lynchiella) solstitialis</i> Lutz, 1904	Háb/Ref-Pre	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites rutilus</i> Coquillett, 1896	Háb/Ref-Pre	Fito	O`Meara et al., (1995)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Trichoprosopon (Trichoprosopon) pallidiventer</i> Lutz, 1905	Háb/Ref	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia (Phoniomyia) quasilongirostris</i> Theobald, 1907	Háb/Ref-Det	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia (Wyeomyia) limai</i> Lane & Cerqueira, 1942	Háb/Ref-Det	Fito	Campos et al., (2011)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia muehlensi</i> Petrocchi, 1927	Háb/Ref-Det	Fito	Torales et al., (1972); Bar et al., (2005); Bar et al., (2008); Stein et al., (2011); Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	O`Meara et al., (1995)
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp. 3	Háb/Ref-Det	Fito	Lounibos et al., (2003)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 1	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 3	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 4	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 5	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 6	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 7	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 8	Háb/Ref	Fito	Iriart et al., (2003)
Insecta	Diptera	Desconocido	Diptera sp. 9	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Empididae	Empididae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Ephydriidae	Ephydriidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Phoridae	Phoridae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Psychodidae	<i>Pericoma</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Psychodidae	Psychodidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Siri et al., (2014)
Insecta	Diptera	Stratiomyidae	<i>Hermetia</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i> Linnaeus, 1758	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Tabanidae	Tabanidae sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Tabanidae	Tabanidae sp. 2	Háb/Ref-Pre	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Diptera	Tabanidae	Tabanidae sp. 3	Háb/Ref-Pre	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Therevidae	Therevidae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 3	Háb/Ref-Det	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Embioptera	Desconocido	Embioptera sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Embioptera	Desconocido	Embioptera sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Hemiptera	Desconocido	Hemiptera sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Insecta	Hemiptera	Desconocido	Hemiptera sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hemiptera	Desconocido	Hemiptera sp. 3	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Hemiptera	Desconocido	Hemiptera sp. 4	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Hemiptera	Gerridae	Gerridae sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hemiptera	Pyrrhocoridae	Pyrrhocoridae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Homoptera	Cicadidae	Cicadidae sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Homoptera	Cicadidae	Cicadidae sp. 2	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Homoptera	Cicadidae	Cicadidae sp. 3	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Homoptera	Cicadidae	Cicadidae sp. 4	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Homoptera	Diaspididae	<i>Gymnaspis aechmeae</i> Newstead, 1898	Fol	Fol	D'Almeida, (2015)
Insecta	Hymenoptera	Apidae	Apidae sp. 1	Nec	Inf	Taura y Laroca, (2001)
Insecta	Hymenoptera	Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	Nec	Inf	Bazurro et al., (2005)
Insecta	Hymenoptera	Apidae	<i>Tetragonisca fiebrigi</i> Schwarz, 1938	Nec	Inf	Vossler et al., (2014)
Insecta	Hymenoptera	Apidae	<i>Xylocopa ordinaria</i> Smith, 1874	Nec	Inf	Freire et al., (2018)
Insecta	Hymenoptera	Desconocido	Hymenoptera sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Insecta	Hymenoptera	Desconocido	Hymenoptera sp. 2	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Hymenoptera	Desconocido	Hymenoptera sp. 3	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Hymenoptera	Evaniidae	Evaniidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Atta vollenweideri</i> Forel, 1893	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Basicerus</i> sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus rufipes</i> Fabricius, 1775	Háb/Ref-Nid	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 2	Háb/Ref-Nid	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Crematogaster</i> sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	Formicidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Odontomachus chelifer</i> Latreille, 1802	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole cornuta</i> Emary, 1890	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pogonomyrmex</i> sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp. 1	Háb/Ref-Nid	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp. 2	Háb/Ref-Nid	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumonidae sp. 1	Hábitat	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Hymenoptera	Vespidae	Vespidae sp. 1	Háb/Ref	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Lepidoptera	Acrolophidae	<i>Acrolophus</i> sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Lepidoptera	Castniidae	<i>Castnia invaria penelope</i> Schaufuss, 1870	Nec	Inf	Ríos y González, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fito	Iriart et al., (2003)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 10	Háb/Ref	Fol	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 11	Háb/Ref	Inf	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 2	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 3	Háb/Ref	Fito	Montero et al., (2010)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 4	Nec	Fito	Rosa y Monteiro, (2012)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 5	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 6	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 7	Háb/Ref	Fito	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 8	Háb/Ref	Fol	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Desconocido	Lepidoptera sp. 9	Háb/Ref	Fol	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Lychnuchoides ozias</i> Hewitson, 1878	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Vettius artona</i> Hewitson, 1868	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Vettius diversus</i>	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Hesperiidae	<i>Wallengrenia premnas</i> Wallegren, 1860	Nec	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Lepidoptera	Lycaenidae	<i>Strymon megarus</i> Godart, 1824	Háb/Ref-Nec	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Agraulis vanillae</i> Stichel, 1912	Nec	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Dynastor darius ictericus</i> Stichel, 1904	Fol	Fol	Canals, (2003)
Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Heliconius beskei</i> Menetries, 1857	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Heliconius ethilla narcaea</i> Godart, 1819	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Pieridae	<i>Glutophrissa drusila</i> Cramer, 1777	Nec	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Lepidoptera	Pieridae	<i>Hesperocharis erota</i> Lucas, 1852	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Pieridae	<i>Phoebis neocypris</i> Hübner, 1823	Nec	Inf	Scrok y Varassin, (2011)
Insecta	Lepidoptera	Pieridae	Pieridae sp. 1	Nec	Inf	Freire et al., (2018)
Insecta	Lepidoptera	Pyralidae	<i>Aglossa caprealis</i> Hübner, 1809	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Neuroptera	Desconocido	Neuroptera sp. 1	Háb/Ref	Fol	Amadeo et al., (2017)
Insecta	Odonata	Coenagrionidae	<i>Leptagrion andromache</i> Hagen in Selys, 1876	Háb/Ref	Fito	Muzon et al., (2009)
Insecta	Odonata	Desconocido	Odonata sp. 1	Háb/Ref	Fito	Iriart et al., (2003)
Insecta	Orthoptera	Acrididae	Acrididae sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Orthoptera	Acrididae	<i>Staleochlora viridicata</i> Serville, 1838	Háb/Ref-Fol	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Orthoptera	Desconocido	Orthoptera sp. 1	Háb/Ref-Fol	Fol	Iriart et al., (2003)
Insecta	Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero et al., (2010)
Insecta	Orthoptera	Tettigoniidae	Copiphorinae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Insecta	Thysanoptera	Phlaeothripidae	<i>Haplothrips trellesi</i> Moulton, 1935	Háb/Ref-Fol	Inf	Montero GA (Obs. Pers.)
Mammalia	Artiodactyla	Bovidae	<i>Bos primigenius</i> Bojanus, 1827	Fol	Inf	Freire RM (Obs. Pers.)
Mammalia	Artiodactyla	Cervidae	<i>Mazama gouazoubira</i> G. Fischer, 1814	Fol	Inf	Schulz, (1963)
Mammalia	Artiodactyla	Tayasuidae	<i>Pecari tajacu</i> Linnaeus, 1758	Fol	Fito-Fol	Schmeda-Hirschmann, (1998)
Mammalia	Carnivora	Procyonidae	<i>Nasua nasua</i> Linnaeus, 1766	Fol	Fol	Chébez et al., (2005)
Mammalia	Carnivora	Ursidae	<i>Tremarctos ornatus</i> Cuvier, 1925	Fol	Fol	Del Moral Sachetti y Lameda Camacaro, (2011)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Mammalia	Perissodactyla	Equidae	<i>Equus ferus</i> Linnaeus, 1758	Fol	Fol	Freire RM (Obs. Pers.)
Mammalia	Primates	Cebidae	<i>Cebus apella</i> Linneo, 1758	Fol	Fol	Brown et al., (1984); Brown et al., (1985); Brown y Zunino, (1990)
Nematoda	Desconocido	Desconocido	Nematoda sp. 1	Háb/Ref	Fol	Iriart et al., (2003)
Nematoda	Desconocido	Desconocido	Nematoda sp. 2	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Nematoda	Desconocido	Desconocido	Nematoda sp. 3	Háb/Ref	Fito	Martínez y Salas, (2014)
Nematomorpha	Desconocido	Desconocido	Nematomorpha sp. 1	Háb/Ref	Fito	Montero GA (Obs. Pers.)
Oligochaeta	Haplotaxida	Desconocido	Haplotaxida sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Galíndez et al., (2010)
Oligochaeta	Haplotaxida	Desconocido	Haplotaxida sp. 2	Háb/Ref-Det	Fol	Iriart et al., (2003)
Oligochaeta	Haplotaxida	Lumbricidae	Lumbricidae sp. 1	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Oligochaeta	Haplotaxida	Lumbricidae	Lumbricidae sp. 2	Háb/Ref-Det	Fol	Montero et al., (2010)
Oligochaeta	Haplotaxida	Tubificidae	<i>Dero (Aulophorus) superterrenus</i> Michaelsen, 1912	Háb/Ref	Fito	Di Persia, (1980)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	<i>Chironius quadricarinatus maculoventris</i> Dixon, Wiest & Cej, 1993	Háb/Ref	Fol	Montero GA (Obs. Pers.)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	Colubridae sp. 1	Háb/Ref	Fol	Freire RM (Obs. Pers.)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	<i>Leptophis ahaetulla</i> Linneo, 1758	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	<i>Liophis dilepis</i> Cope, 1862	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	<i>Liophis poecilogyrus</i> Wied, 1824	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Reptilia	Serpentes	Colubridae	<i>Philodryas olfersii</i> Lichtenstein, 1823	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Reptilia	Squamata	Teiidae	<i>Cnemidophorus ocellifer</i> Spix, 1825	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Reptilia	Squamata	Tropiduridae	<i>Tropidurus torquatus</i> Wied-Neuwied, 1820	Háb/Ref	Fol	Schaefer et al., (2009)
Rotifera	Bdelloidea	Philodinidae	<i>Rotatoria rotatoria</i> Pallas, 1766	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)
Rotifera	Desconocido	Desconocido	Rotifera sp. 1	Háb/Ref-Pre	Fito	Martínez y Salas, (2014)

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Uso	Ubicación	Referencia
Sauropsida	Testudines	Testudinidae	<i>Chelonoidis carbonaria</i> Spix, 1824	Háb/Ref	Fol	Vinke y Vinke, (2016)
Turbellaria	Desconocido	Desconocido	Turbellaria sp. 1	Háb/Ref	Fito	Torales et al., (1972)

## **CAPÍTULO II - Evaluación de los efectos del hábitat, de la estructura y del tamaño de las plantas en diferentes años sobre los ensambles de invertebrados del fitotelma de *Aechmea distichantha***

### **Introducción**

*A. distichantha* es una bromeliácea terrestre que forma densas colonias en el sotobosque y en áreas abiertas de los quebrachales de *S. balansae* del Chaco Húmedo (Barberis et al., 2002, 2005, 2014). Entre las vainas o bases foliares de sus hojas se forma un tanque que constituye un ecosistema en miniatura (Srivastava et al., 2004), en el que habitan comunidades compuestas por varios grupos tróficos, desde detritívoros hasta predadores superiores (Kitching, 2000) y que son sostenidas por los aportes de detritos (Brouard et al., 2012; Farjalla et al., 2012; Dézerald et al., 2018). Estos ecosistemas pueden ser fácilmente muestreados y son muy útiles para evaluar los efectos de diversos factores sobre la estructura de las comunidades de macrofauna que habitan en el fitotelma (Romero y Srivastava, 2010). La estructura de estas comunidades varía dependiendo de varios factores que incluyen el conjunto de especies regionales, la disponibilidad de recursos y las condiciones del hábitat (Weiher y Keddy, 1999; Armbruster et al., 2002; Ngai y Srivastava, 2006; Yanoviak et al., 2006).

Dentro del quebrachal existe heterogeneidad debida al microrrelieve (Barberis et al., 2002) y asociada con una marcada heterogeneidad en la estructura y en la composición de la vegetación (Barberis et al., 1998, 2002). Esta heterogeneidad condiciona las características del hábitat (Clark et al., 1996; Barberis et al., 1998; Denslow et al., 1998; Ostertag, 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Montgomery y Chazdon, 2001; Scarano et al., 2002; Fine et al., 2004; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008; Burton et al., 2011; Barberis et al., 2014) y por lo tanto afecta a las comunidades de invertebrados del fitotelma (Armbruster et al., 2002; Liria, 2007; Jabiol et al., 2009; Farjalla et al., 2012).

El hábitat puede tener un efecto sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición de los ensambles de invertebrados del fitotelma al afectar la disponibilidad de recursos. Se espera que la cantidad de hojarasca recibida por las plantas ubicadas en el sotobosque sea mayor que la recibida por aquellas de los bordes del bosque, y mayor aún que aquellas de áreas abiertas (Clark et al., 1996; Barberis et al., 1998; Denslow et al., 1998; Ostertag, 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Montgomery y Chazdon, 2001; Scarano et al., 2002; Fine et al., 2004; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008;

Burton et al., 2011; Barberis et al., 2014). Al mismo tiempo, debido a la elevada plasticidad fenotípica de esta bromeliácea, el hábitat puede tener un efecto sobre los ensamblajes del fitotelma, al afectar la biomasa de la planta, la asignación de biomasa y su arquitectura, las cuales a su vez pueden afectar la disponibilidad de recursos (e.g. agua y hojarasca) (Cavallero et al., 2009). El tamaño de las plantas también puede tener un efecto sobre aquellas variables relacionadas con la captación de recursos (e.g. área proyectada) y la acumulación de recursos (e.g. máximo contenido de agua del tanque) (Cavallero et al., 2009; Ospina-Bautista y Estévez Barón, 2016) y por consiguiente sobre el ensamblaje de invertebrados. A su vez, las variaciones estacionales en la temperatura, humedad, precipitaciones y disponibilidad de detritos que ocurren en el tanque de las bromeliáceas afectarían la abundancia y biomasa de numerosas especies de invertebrados (Dézerald et al., 2017). De manera similar, las variaciones interanuales en las precipitaciones y disponibilidad también afectarían la estructura de la comunidad del fitotelma.

Existen numerosos registros de las diferencias en la estructura de los ensamblajes de invertebrados en los tanques de bromeliáceas que crecen en hábitats expuestos al sol y a la sombra (Oliveira et al., 1994; López e Iglesias Ríos, 2001; Céréghino et al., 2010; Leroy et al., 2012; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016; ver sin embargo Montero et al., 2010; Rangel et al., 2017), así como del efecto del tamaño del hábitat sobre los ensamblajes (Stuntz et al., 2002; Yanoviak et al., 2006; Srivastava et al., 2008; Céréghino et al., 2010; Marino et al., 2013; Amundrud y Srivastava, 2015). También se han registrado diferencias estacionales en los ensamblajes de invertebrados (López e Iglesias Ríos, 2001; Mestre et al., 2001; Montero et al., 2010). Sin embargo, no pareciera haber estudios que analicen si existen diferencias interanuales en la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de la macrofauna del tanque de bromeliáceas.

Las plantas de *A. distichantha* muestran elevada plasticidad fenotípica y en sus fitotelmata habitan numerosas especies de invertebrados (Torales et al., 1972; Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010; Cavallero et al., 2011), por lo cual resultan un sistema de estudio adecuado para evaluar los efectos del hábitat, de la arquitectura y del tamaño de las plantas sobre los ensamblajes de invertebrados que habitan esta bromeliácea. A su vez, el área geográfica en la que crecen estas bromeliáceas presenta una elevada variación interanual en las precipitaciones, por lo que resulta adecuado para evaluar la estructura de los ensamblajes de invertebrados del fitotelma en diferentes años.

### Objetivo específico

- Evaluar los efectos del hábitat, de la estructura y del tamaño de las plantas en diferentes años sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de los ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma de *A. distichantha*.

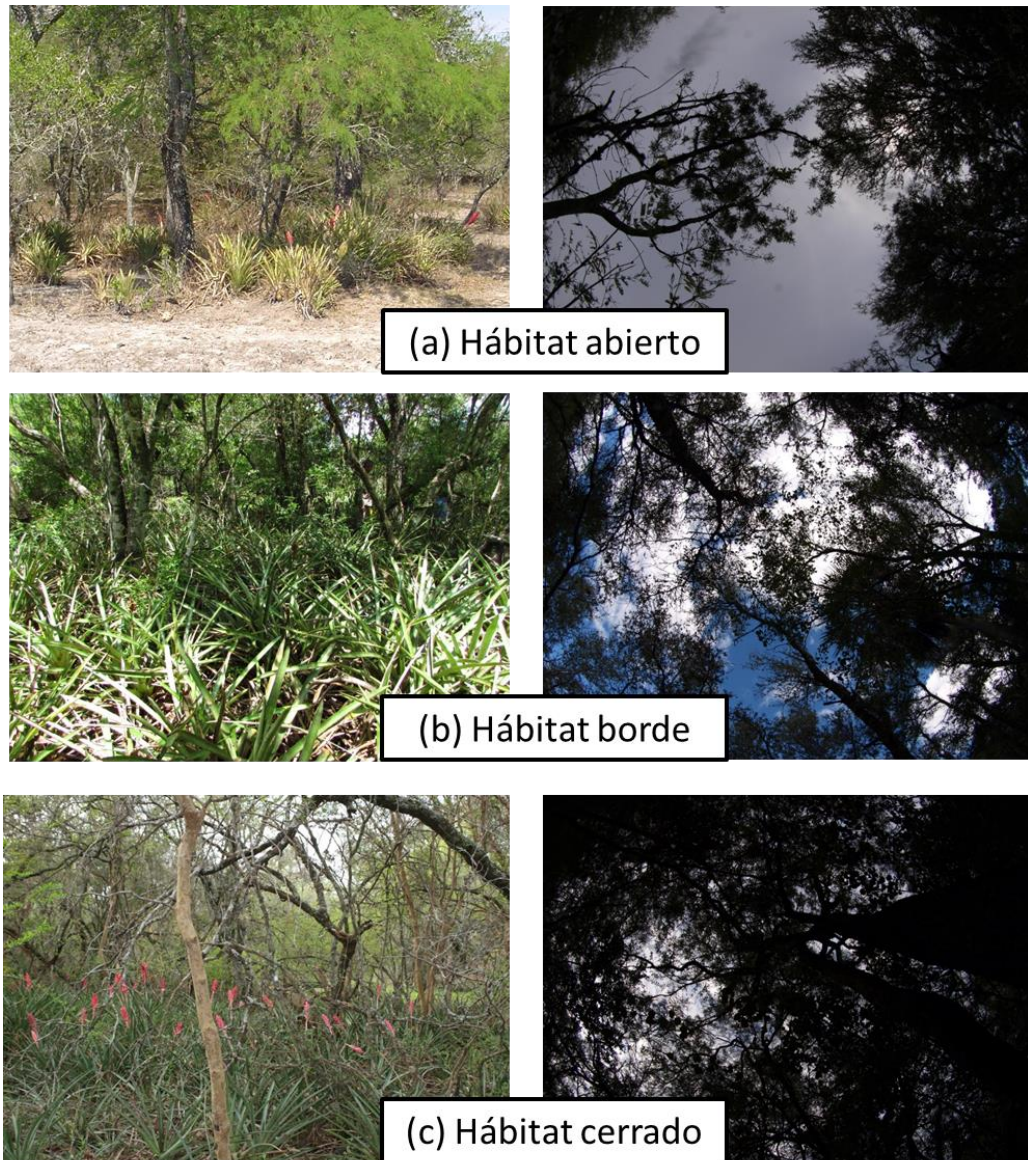
### Hipótesis y predicciones

- H<sub>II-1</sub>. Las plantas de *A. distichantha* presentan una elevada plasticidad fenotípica adaptativa por lo que responden a las variaciones ambientales asignando diferencialmente la biomasa entre los distintos órganos optimizando la captura de luz, agua, nutrientes y dióxido de carbono.
  - P<sub>II-1-1</sub>. Las plantas de los hábitats cerrados son más altas y tienen mayores diámetros, hojas más largas y mayor área de captura que las de hábitats abiertos. Las plantas de borde presentan características intermedias.
  - P<sub>II-1-2</sub>. Las plantas de áreas abiertas tienen mayor número de hojas y particionan más biomasa a las vainas y por lo tanto tienen tanques con mayor capacidad de almacenar agua que las de hábitats cerrados. Las plantas de borde presentan características intermedias.
- H<sub>II-2</sub>. El tamaño de la planta condiciona el área de captura y el volumen máximo del tanque contenido entre las bases de sus hojas.
  - P<sub>II-2-1</sub>. Las plantas más grandes tienen tanques de mayor tamaño y contienen mayores contenidos de hojarasca que las más pequeñas.
- H<sub>II-3</sub>. Las características del hábitat donde crecen las plantas condicionan el contenido de hojarasca en el tanque y el pH del agua contenida en el mismo.
  - P<sub>II-3-1</sub>. Las plantas de hábitats cerrados tienen mayor contenido de hojarasca que las de hábitats abiertos. Las plantas de borde presentan caracteres intermedios.
  - P<sub>II-3-2</sub>. El pH del agua del tanque de las plantas es diferente para los distintos hábitats.
- H<sub>II-4</sub>. Las diferencias en las condiciones climáticas entre años influyen sobre las características del tanque y la disponibilidad de recursos.
  - P<sub>II-4-1</sub>. En los años más húmedos se acentúan las diferencias entre las plantas de distintos hábitats respecto a la cantidad de agua y de hojarasca en el tanque.

- H<sub>II-5</sub>. Las características del tanque y la disponibilidad de recursos afectan la abundancia y diversidad de los ensamblajes de invertebrados.
  - P<sub>II-5-1</sub>. Las plantas que se encuentran en los hábitats cerrados tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad de invertebrados en sus fitotelmata que las que se encuentran en hábitats abiertos y las de borde presentan características intermedias.
  - P<sub>II-5-2</sub>. Las plantas más grandes tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad de invertebrados en sus fitotelmata que las más pequeñas.
  - P<sub>II-5-3</sub>. En los años más húmedos las plantas tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad de invertebrados en sus fitotelmata que en los años más secos.
- H<sub>II-6</sub>. Las especies que componen el ensamblaje de invertebrados del fitotelma difieren en sus ciclos de vidas, grupo trófico al que pertenecen, características fisiológicas y adaptaciones a la sequía.
  - P<sub>II-6-1</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre los distintos hábitats.
  - P<sub>II-6-2</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre plantas de distintos tamaños.
  - P<sub>II-6-3</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre años húmedos y años secos.

## Materiales y métodos

En un quebrachal del Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa (Las Gamas, depto. Vera, prov. Santa Fe) durante cuatro veranos se seleccionaron 10 plantas de cada hábitat (i.e. áreas cerradas, bordes del bosque y áreas abiertas) sumando un total de 120 individuos (Fig. 2.1).



**Figura 2.1.** Fotografías de los distintos hábitats del quebrachal de *S. balansae* donde crecen las plantas de *A. distichantha* y la apertura del canopeo de los mismos. (a): sotobosque y apertura del canopeo para el hábitat abierto. (b): sotobosque y apertura de canopeo para el hábitat de borde y (c): sotobosque y apertura de canopeo para el hábitat cerrado.

Los muestreos se realizaron a principios de enero 2010, principios de enero 2012, principios de febrero 2013 y fines de enero 2016. Para cada muestreo se obtuvieron las precipitaciones mensuales y las temperaturas mensuales promedios de las bases de datos de la estación biológica de Las Gamas y del INTA Reconquista, respectivamente, durante los

tres meses previos a la realización del mismo. Para poder comparar las precipitaciones de cada año de muestreo con los valores históricos (i.e. serie de 34 años de precipitaciones mensuales de Las Gamas) se tuvo en cuenta la fecha en la que se realizó el muestreo y a partir de ésta, se calculó la precipitación acumulada en los 90 días previos a la fecha de muestreo para ese año, así como para el promedio de la serie histórica para ese período.

En todos los muestreos, las plantas estaban a más de 5 m entre sí y variaron en tamaño desde pequeños individuos hasta plantas grandes, pero no reproductivas (Amadeo et al., 2017). En el campo, se tomó una fotografía hemisférica del canopeo de cada planta con una Cámara Olympus E-420 provista de lente Olympus Zuiko ED8mm f3.5 Fisheye. Las fotografías se tomaron con trípode al amanecer o al atardecer de modo de favorecer el contraste del canopeo (Roxburgh y Kelly, 1995), y se analizaron en gabinete con el software Gap Light Analyzer v 2.0 (Frazer et al., 1999) para calcular el porcentaje de cobertura de canopeo sobre cada planta. A cada planta se le midió su altura, diámetro mayor y transversal para caracterizar su tamaño, y se le tomó una fotografía desde arriba, junto a un objeto de área conocida para calcular el área de captura mediante el programa ImageJ 1.50I, Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, de dominio público) (Cavallero et al., 2009). Además, se midió el pH del agua del tanque con una sonda multiparamétrica (pHTest-Oakton Instruments). Luego, las plantas fueron cuidadosamente descalzadas del suelo, el volumen de agua fue medido con probetas y filtrado en el campo. Finalmente, las plantas fueron transportadas en bolsas plásticas hacia la estación biológica para ser procesadas (Fig. 2.2).



**Figura 2.2.** Fotografías que ilustran parte del trabajo de campo realizado durante los cuatro años de muestreo. (a) y (b): las plantas fueron cuidadosamente seleccionadas. (c): las plantas fueron descalzadas. (d) y (e): su contenido se filtró a través de los tamices y luego fueron acondicionadas para su transporte a la estación biológica.

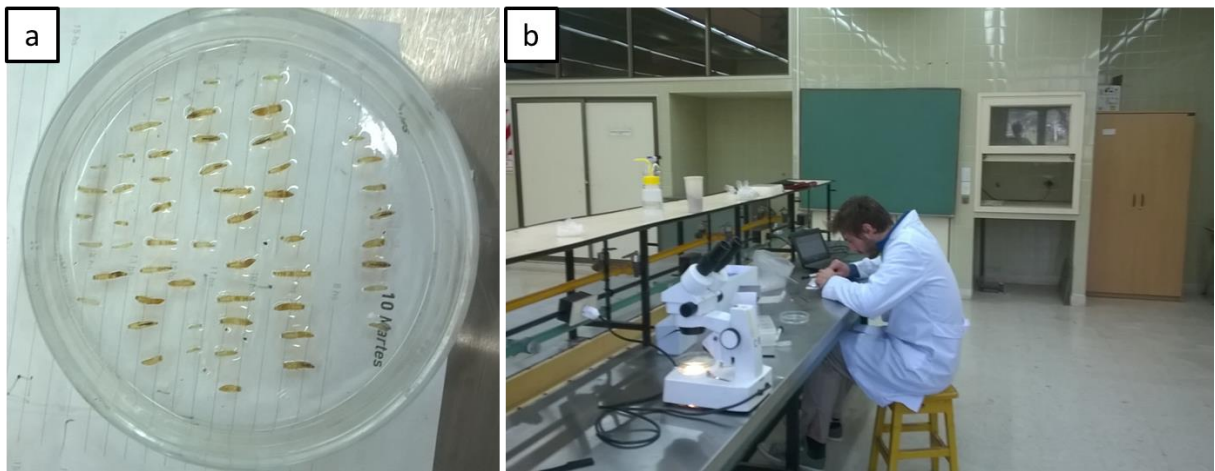
En la estación biológica, las plantas se colocaron dentro de un balde y se les agregó un volumen conocido de agua (ml) hasta completar la capacidad del tanque de la planta. El contenido máximo de agua del tanque se estimó como el volumen de agua agregado menos el agua que drenó al balde. Cada planta se desmanteló hoja por hoja sobre un recipiente y se registró el número de hojas totales y el número de hojas con agua (i.e. número de hojas capaces de sostener agua en las bases de sus vainas). Se seleccionó la hoja más larga de cada planta y se le midió su longitud (Tabla 2.1). La hojarasca capturada por la planta se removió con agua, y luego, el agua y la hojarasca fueron filtradas a través de tamices de 2000  $\mu\text{m}$ , 850  $\mu\text{m}$  y 150  $\mu\text{m}$  (twente Metaalgaas BV, Hengelo, The Netherlands). El residuo fue colocado en bandejas plásticas de color blanco y se separó meticulosamente la macrofauna presente (i.e. animales que pueden ser divisados a ojo descubierto) utilizando pinzas y pipetas descartables. Los individuos de la macrofauna fueron preservados en alcohol (70%) y la hojarasca de los tamices envuelta en papel para ser transportada al laboratorio (Fig. 2.3).



**Figura 2.3.** Fotografías que muestran parte del trabajo realizado en la estación biológica durante los cuatro años de muestreo. (a): estación biológica “Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa” (Las Gamas, depto. Vera, prov. Santa Fe). (b): las plantas fueron desmanteladas en agua para poder remover la hojarasca utilizando los tamices. (c) y (d): se buscó meticulosamente la macrofauna presente.

En el laboratorio, la hojarasca, las láminas, vainas y tallos de las plantas fueron secados a 70°C hasta peso constante y pesados con balanzas de precisión (Scaltec SBA52, máx = 2200 g; d = 0,01 g y Scaltec SBA32, máx = 120 g; d = 0,0001 g). Para cada planta se identificaron y contaron todos los individuos de la macrofauna presente. La identificación se realizó a nivel de ‘morfoespecie’, tal como fuera realizado por otros autores (Stork, 1987; Cotgreave et al., 1993; Lawton et al., 1998; Morse et al., 1988; Richardson, 1999; Armbruster et al., 2002; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010). A cada morfoespecie se le asignó un número que corresponden a la colección de la Facultad de Ciencias Agrarias-UNR y se condice con la información que se encuentra en la base de datos del BGW (Bromeliad Working Group: <http://www.zoology.ubc.ca/~srivast/bwg/>). Aquellas morfoespecies que no tienen un número asignado aún no fueron ingresadas a la colección). Las morfoespecies fueron asignadas a distintos grupos tróficos (e.g. detritívoros, herbívoros, predadores) (Stehr, 1991;

Borrer et al., 1992; Kitching, 2001). Se sacaron fotos (TSDT-Tucsen Camera-S/N:K110209011, 10MP) de las morfoespecies en la lupa Wild Heerbrugg 50X (Fig. 2.4).



**Figura 2.4.** Fotografías que ilustran parte del trabajo realizado en el laboratorio durante los cuatro años de muestreo. (a): individuos de la morfoespecie Scirtidae sp. 5545 separados de la muestra de una planta y ordenados para ser contados. (b): identificación y conteo de individuos de las distintas morfoespecies en los laboratorios de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR (Zavalla).

**Tabla 2.1.** Clasificación y descripción de las variables que fueron medidas en los muestreos y sus abreviaturas.

Tipo	Abreviatura	Variable
Morfología-Planta	AreaCap	Área de captura de la planta (cm <sup>2</sup> )
Morfología-Planta	Altura	Altura de la planta (cm)
Morfología-Planta	Diam.prom	Diámetro promedio de la planta (cm)
Arquitectura-Planta	Hojas.tot	Número total de hojas de la planta
Arquitectura-Planta	H.L.Lar.tot	Largo total de la hoja más larga (cm)
Tamaño-Planta	MS.Total	Peso seco de toda la planta (g)
Partición de la biomasa	Fracción.Vaina	Proporción de materia seca en las vainas respecto del total (g/g)
Tanque	pH	pH del agua del tanque
Tanque	MO.Gruesa	Peso seco de la materia orgánica gruesa (> 2 mm) contenida en el tanque (g)
Tanque	MO.Media	Peso seco de la materia orgánica media (2 > MO > 0,85 mm) contenida en el tanque (g)
Tanque	MO.Fina	Peso seco de la materia orgánica fina (0,85 > MO > 0,15 mm) contenida en el tanque (g)
Tanque	MO.Total	Peso seco de la materia orgánica total contenida en el tanque (g)
Hidrología	Vmax	Volumen máximo de agua (ml)
Hidrología	Vmax.Nº.hojas	Volumen máximo de agua en relación al número de hojas (ml/Nº hojas)
Hidrología	Hojas.c.H <sub>2</sub> O	Cantidad de hojas con agua
Ensamble	Abundancia	Cantidad de individuos por planta
Ensamble	AbDET	Cantidad de individuos detritívoros por planta
Ensamble	AbPRE	Cantidad de individuos predadores por planta
Ensamble	Riqueza	Cantidad de morfoespecies encontradas por planta
Ensamble	Equitatividad	Medida de distribución de la abundancia entre las morfoespecies
Ensamblés	Div.Simpson	Diversidad estimada a partir del índice de Simpson

## Análisis de datos

Para cada año y hábitat se calcularon los valores correspondientes a la riqueza, equitatividad (índice de Pielou) y diversidad (índice de Simpson) con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011; MacDonald et al., 2017).

Para los caracteres que describen a las plantas, al tanque y a los ensambles de invertebrados se trabajó con modelos lineales generalizados. Los datos de los muestreos se analizaron como un experimento factorial de dos factores (año x hábitat) y se consideró al tamaño de la planta (peso seco de la planta o el volumen máximo del tanque) como una covariable. El ANCOVA (análisis de la covariancia) se realizó con la función glm del paquete stats en R (Crawley, 2013). Las covariables fueron transformadas mediante la función logaritmo, ya que son buenos predictores de ensambles de invertebrados y de procesos ecosistémicos (Armbruster et al., 2002; Petermann et al., 2015; Lecraw et al., 2017).

Para cada uno de los modelos analizados se controlaron los supuestos de normalidad y de homocedasticidad. Para todas las variables se utilizaron distribuciones gaussianas, excepto para la abundancia y la riqueza que se utilizaron distribuciones quasi-Poisson ya que se trata de variables discretas (Crawley, 2013). Se seleccionó el modelo mínimo a través de la función step en R que utiliza el criterio de Akaike (Crawley, 2013). Posteriormente, se realizaron comparaciones múltiples para evaluar si existían diferencias significativas entre los distintos niveles de los factores o sus combinaciones, a través del paquete multcomp en R (Crawley, 2013).

Para analizar el efecto del hábitat y del año sobre la composición de invertebrados, se realizó un análisis de la varianza multivariado (PERMANOVA) con el paquete Vegan en R (Oksanen, 2011). Luego con el paquete RVAideMemoire en R se realizaron las comparaciones múltiples (<https://cran.r-project.org>). También se realizó un ordenamiento NMDS (Non-Metric-Multidimensional-Scaling) con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011) utilizando como medida de disimilitud la 'distancia a la cuerda' o 'distancia euclídea reducida'. Este método re-arregla los objetos en el espacio en un número particular de dimensiones, reproduciendo las distancias observadas. El valor de Stress (S) es una medida de la distorsión de ese nuevo arreglo es decir del ajuste que existe entre las distancias originales y las distancias en el nuevo arreglo (McCune y Mefford, 2011; Lewis y Torres, 2015; Amadeo et al., 2017). Finalmente se trabajó con el paquete Hmisc en R (Harrell y Harrell, 2018) para analizar las correlaciones entre los ejes del NMDS y las variables del hábitat, así como entre los ejes del NMDS y la matriz de invertebrados. Por último, se calculó el 'Valor Indicador' de las especies con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011). Este análisis utiliza la abundancia relativa de cada morfoespecie entre los distintos hábitats y la frecuencia

relativa para cada hábitat para calcular un 'Valor Indicador' (abundancia relativa × frecuencia relativa) al que se le realiza un análisis de Monte Carlo para evaluar su significancia estadística.

Si bien los muestreos de los años 2010, 2012 y 2013 fueron realizados por Guillermo Montero e Ignacio Barberis con anterioridad al desarrollo de esta tesis, cabe aclarar que el tesista colaboró en el procesamiento de los datos y fue responsable de su análisis.

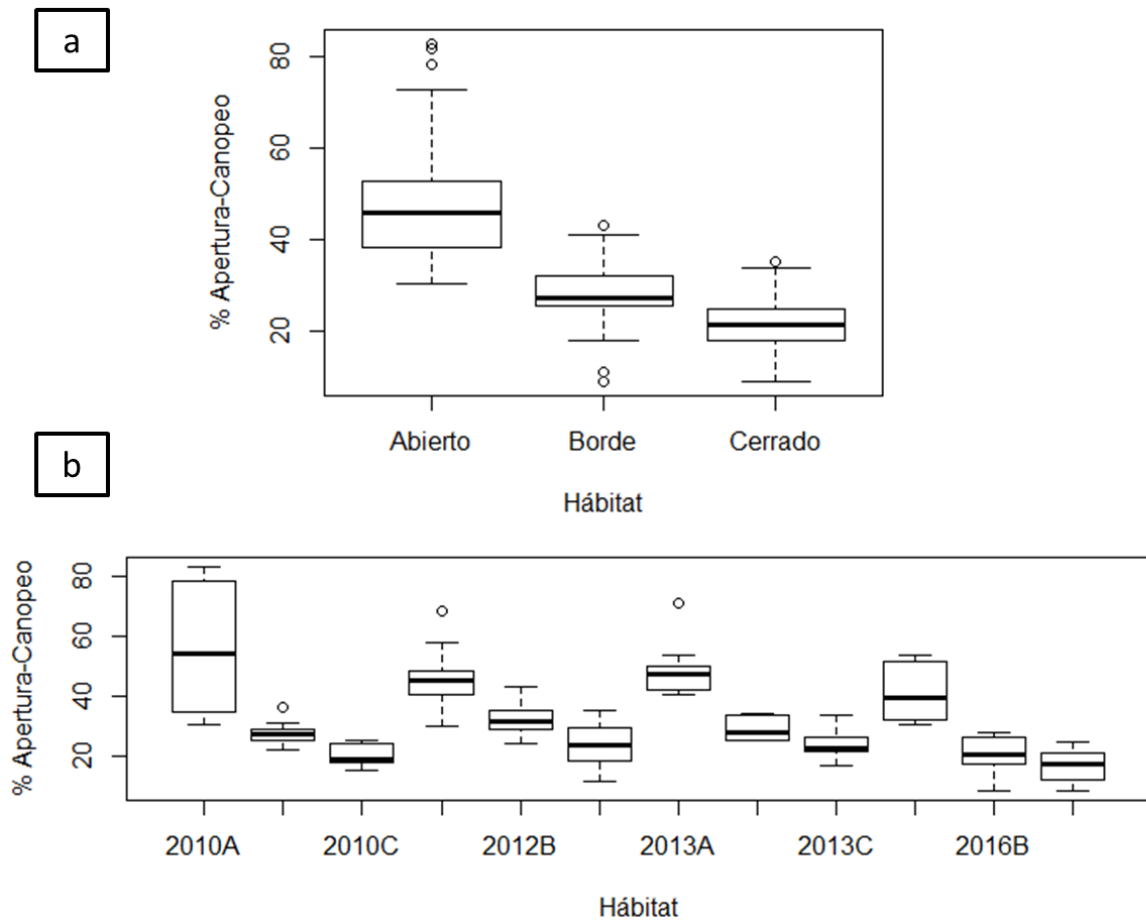
## Resultados

Los cuatro años en los que se realizaron los muestreos difirieron en términos de su precipitación (cantidad y distribución a lo largo del tiempo), pero no en su régimen de temperaturas (Tabla 2.2). El año más seco fue el 2012, seguido por el 2016, luego el 2013 y finalmente el 2010. Durante el año 2012 se registraron precipitaciones del orden de la mitad del promedio histórico y durante el 2010 fueron un 60% superiores al promedio histórico (Tabla 2.2).

**Tabla 2.2.** Datos de precipitaciones mensuales (PP, en mm) y temperatura media mensual (T°, en °C) registrados durante los meses en los que se realizaron los muestreos y en los dos meses previos para los años 2010, 2012, 2013 y 2016. Las precipitaciones se registraron en la estación biológica de Las Gamas y la temperatura en el INTA Reconquista (<http://inta.gob.ar/documentos/estacion-meteorologica-reconquista>). Se detallan también los datos de precipitación histórica (X PP, en mm) obtenidos de la base de datos de Las Gamas (período de 34 años).

	2010			2012			2013			2016		
	PP	X PP	T°	PP	X PP	T°	PP	X PP	T°	PP	X PP	T°
60-90 días pre-muestreo	81	122	24,9	156	122	23,4	99	137	26,1	231	137	22,0
30-60 días pre-muestreo	375	137	25,1	99	137	24,6	338	165	25,3	311	165	25,0
0-30 días pre-muestreo	221	165	26,6	0	165	27,0	192	150	25,3	52	150	27,7
∑ mm 90 días	677	424		255	424		629	452		594	452	
T° Promedio			25,5			25			25,6			24,9

Las plantas de los distintos hábitats presentaron diferente apertura de canopy ( $F_{2,117} = 82,48$ ,  $P < 0,001$ ). El hábitat cerrado presentó valores de apertura de canopy significativamente mayores que el hábitat abierto y al borde le correspondieron valores intermedios ( $P < 0,05$ ). Sin embargo, a pesar de que se mantuvieron las diferencias entre hábitats dentro de cada año ( $F_{2,108} = 19,97$ ,  $P < 0,001$ ) el borde no se diferenció del cerrado en ningún año ( $P > 0,05$ ) (Fig. 2.5).



**Figura 2.5.** Apertura de canopeo (%) en los tres hábitats en los que fueron muestreadas las plantas de *A. distichantha*: (a) para todos los años juntos y (b) para cada año en particular. Las cajas representan el 2<sup>do</sup> y 3<sup>er</sup> cuartil, las barras al 1<sup>ero</sup> y 4<sup>to</sup> y la línea es la mediana.

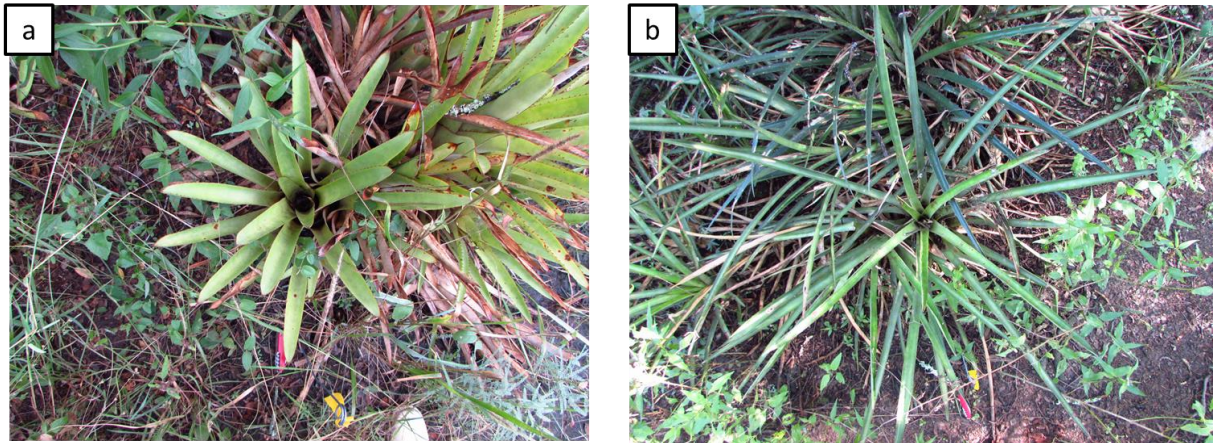
Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y del año sobre los caracteres de las plantas

Para todas las variables relacionadas con la morfología, la arquitectura, la partición de la biomasa y para aquellas que describen la hidrología hubo un efecto significativo del tamaño de la planta (i.e. biomasa o peso seco total de la planta) (Tabla 2.3). A medida que incrementan su biomasa, las plantas aumentan su área de captura, altura, diámetro promedio, volumen máximo de agua del tanque, tienen mayor número de hojas con agua y las mismas son más largas (Fig. 2.6 y 2.7).

Se registró interacción entre la biomasa y el hábitat para la altura, el diámetro promedio, el área de captura, el número de hojas y la longitud de la hoja más larga, ya que no se observaron diferencias entre hábitats para las plantas pequeñas, pero sí para las de mayor tamaño (Tabla 2.3, Fig. 2.6 y 2.7). Las plantas grandes del hábitat cerrado presentaron menor cantidad de hojas, pero hojas más largas y por lo tanto mayores diámetros, alturas y área de

captura, que las plantas grandes de los hábitats abiertos, mientras que las plantas grandes de borde presentaron valores intermedios de todas las variables (Fig. 2.6 y 2.7).

El hábitat afectó la partición de la biomasa de las plantas (Tabla 2.3). Las plantas de hábitats abiertos particionaron una mayor proporción de su biomasa a las vainas, que las plantas de borde y éstas una mayor proporción que las de hábitats cerrados (Fig. 2.6 y 2.7).

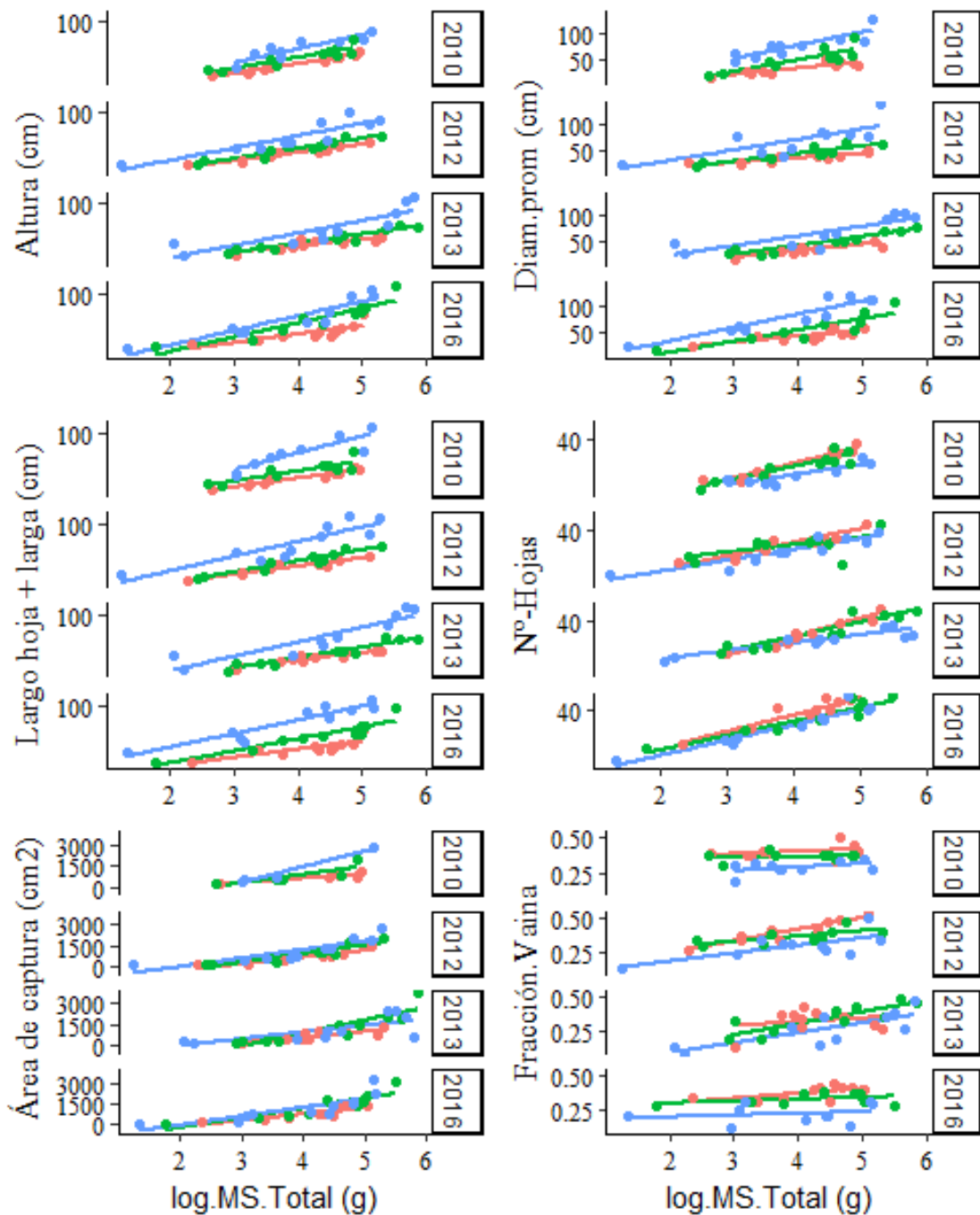


**Figura 2.6.** Fotografías de las plantas de *A. distichantha* creciendo en hábitats abierto (a) y hábitats cerrado (b) que fueron muestreadas para esta tesis. Notar las diferencias en las características morfológicas y la partición de biomasa entre plantas de distintos hábitats.

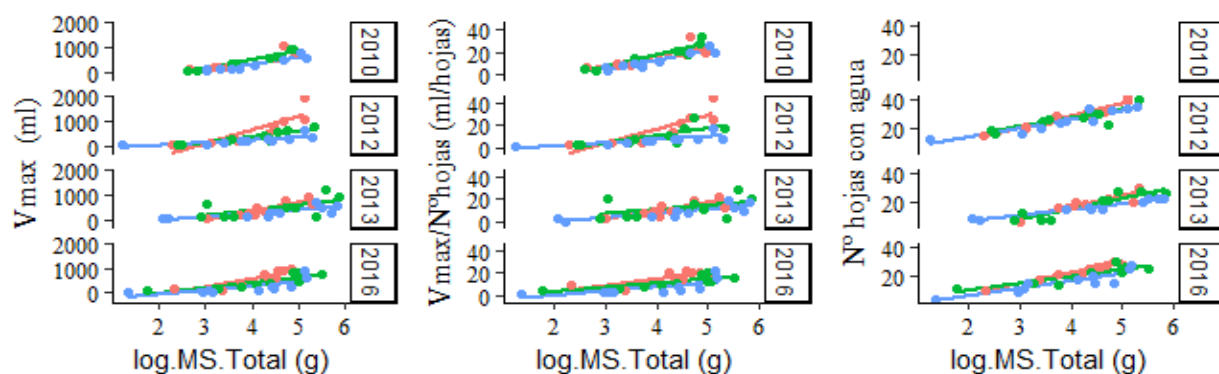
Se registró interacción entre el hábitat y la biomasa para las tres variables hidrológicas, ya que las plantas chicas no difirieron entre hábitats, mientras que las plantas de mayor tamaño del hábitat abierto tuvieron mayor volumen máximo, más hojas con agua y mayor volumen por hoja que las del hábitat cerrado (Fig. 2.8).

**Tabla 2.3.** Resultados de los ANCOVAs para las variables relacionadas con el tamaño, la arquitectura de la planta, la partición de biomasa y la hidrología de las plantas de *A. distichantha* en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominando (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice II.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	Biomasa			Hábitat			Año			Biomasa-Hábitat			Biomasa-Año			Año-Hábitat			Bio-Año-Háb			
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	
Área de Captura	1,95	212,23	<b>&lt;0,001</b>	2,95	13,76	<b>1</b>	3,95	2,04	0,114	2,95	3,83	<b>0,025</b>										
Altura	1,108	429,81	<b>&lt;0,001</b>	2,108	79,29	<b>1</b>	3,10	8	9,68	<b>1</b>	8	5,63	<b>0,005</b>	3,10	8	2,22	0,090					
Diámetro promedio	1,111	252,23	<b>&lt;0,001</b>	2,111	9	<b>1</b>	3,11	1	9,15	<b>1</b>	1	6,39	<b>0,002</b>									
Nº de Hojas	1,96	514,78	<b>&lt;0,001</b>	2,96	2,53	<b>1</b>	3,96	54,94	<b>1</b>	2,96	5,02	<b>0,008</b>	3,96	2,78	<b>0,045</b>	696	0,84	5	6,96	1,86	6	0,54
Largo-Hojas más larga	1,105	445,90	<b>&lt;0,001</b>	2,105	210,6	<b>1</b>	3,10	5	10,70	<b>1</b>	5	9	<b>1</b>									0,09
Fracción Vaina	1,110	62,90	<b>&lt;0,001</b>	2,110	40,35	<b>1</b>	3,11	0	8,95	<b>1</b>			3,11	<b>&lt;0,00</b>								
Volumen máximo	1,105	181,75	<b>&lt;0,001</b>	2,105	18,67	<b>1</b>	3,10	5	3,09	<b>0,031</b>	2,10	14,2	<b>&lt;0,00</b>									0,08
Vol.máximo/Nº hojas	1,96	144,26	<b>&lt;0,001</b>	2,96	14,62	<b>1</b>	3,96	8,85	<b>1</b>	2,96	7,48	<b>1</b>	3,96	4,19	<b>0,008</b>	6,96	1,48	2	6,96	1,82	2	0,19
Hojas con agua	1,82	296,14	<b>&lt;0,001</b>	2,82	12,00	<b>1</b>	2,82	0	<b>1</b>	2,82	6,47	<b>0,002</b>										0,10



**Figura 2.7.** Variación de la altura, diámetro promedio, longitud de la hoja más larga, cantidad de hojas, área de captura y fracción de biomasa asignada a la vaina a lo largo de un gradiente de tamaño (log biomasa total) en plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto, Verde: Borde, Azul: Cerrado) en cuatro años (2010, 2012, 2013 y 2016).



**Figura 2.8.** Variación de los caracteres hidrológicos (volumen máximo, volumen máximo/Nº hojas y Nº hojas con agua) a lo largo de un gradiente de tamaño (log biomasa total) para plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto, Verde: Borde, Azul: Cerrado) en cuatro años (2010, 2012, 2013 y 2016).

#### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y del año sobre los caracteres del fitotelma

Para todas las variables que describen al tanque de la planta existió un efecto significativo del volumen máximo de agua que puede contener el tanque (Tabla 2.4). A mayor volumen del tanque, se registró mayor contenido de materia orgánica total y de todos sus componentes (Fig. 2.9). En cambio, a mayores volúmenes máximos disminuyó el pH, salvo para el hábitat abierto del año 2012 (año más seco) (Fig. 2.10).

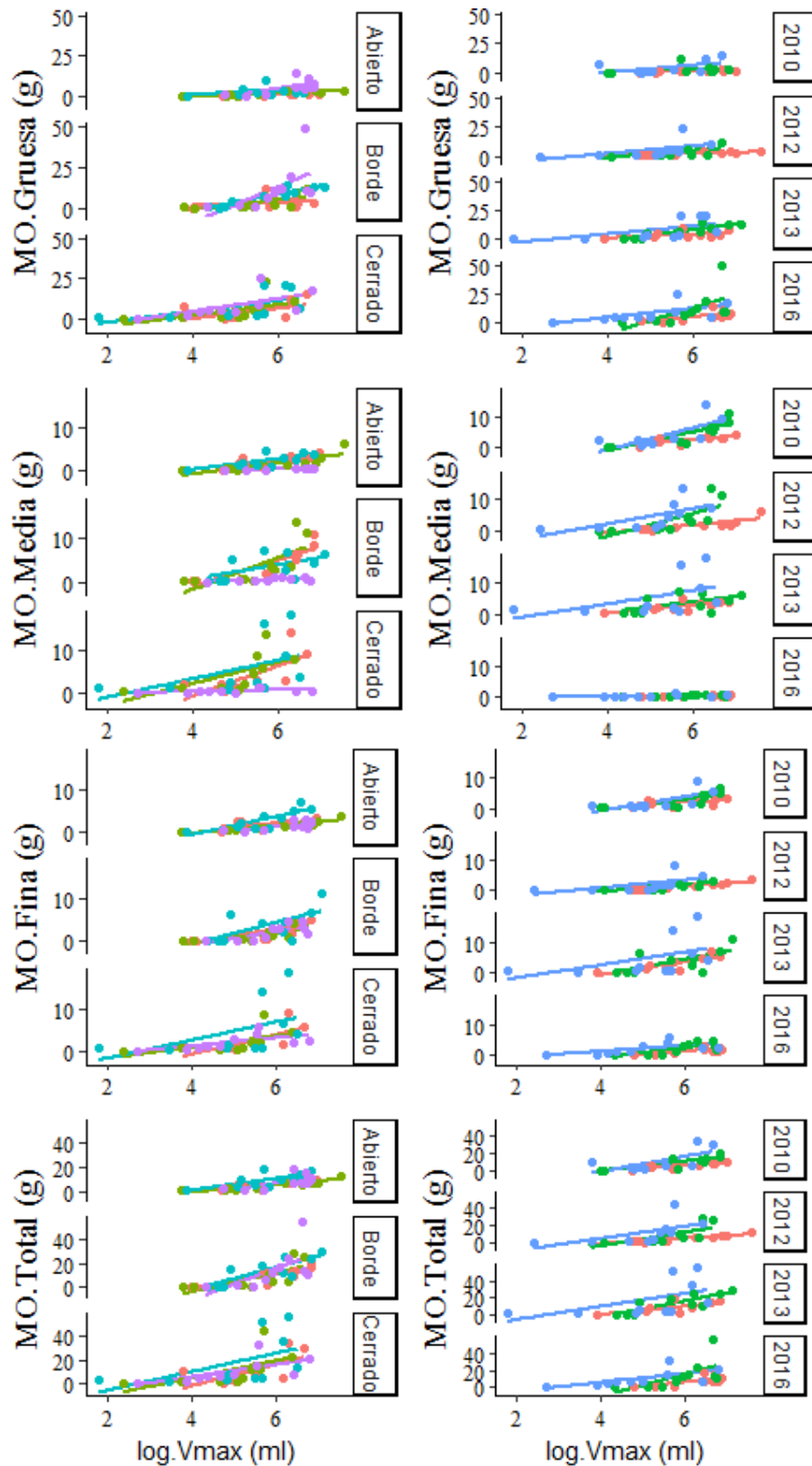
Existió un efecto del hábitat en el contenido de materia orgánica (Tabla 2.5). Para la fracción media, se observaron diferencias entre los tres hábitats siendo mayor el contenido para el hábitat cerrado, menor para el abierto e intermedio para el borde. En el caso de la fracción fina, el hábitat cerrado presentó mayor contenido que los otros dos hábitats. Los valores para la fracción gruesa y para el total de materia orgánica fueron siempre superiores en el hábitat cerrado que en el abierto (Fig. 2.9).

Existió un efecto del año para todas las variables que caracterizan al tanque (Tabla 2.4, Fig. 2.9). Para el total del contenido de materia orgánica, los dos años más húmedos fueron estadísticamente diferentes entre sí (el año más húmedo de todos presentó menores valores entre los dos) y no fueron diferentes de los años más secos. Existió interacción entre los efectos del volumen y del año para el contenido de materia orgánica de la fracción media; sólo las plantas más grandes mostraron diferencias entre los años. El año 2016 (uno de los más secos) fue el que tuvo menor contenido de la fracción media. La fracción gruesa no pareció mostrar diferencias entre los años a pesar de que el efecto en el ANCOVA dio significativo, posiblemente debido a las interacciones casi significativas entre año y volumen ( $P = 0,094$ ) (Fig. 2.9). Para la fracción fina, el año 2013 fue el que presentó mayor contenido.

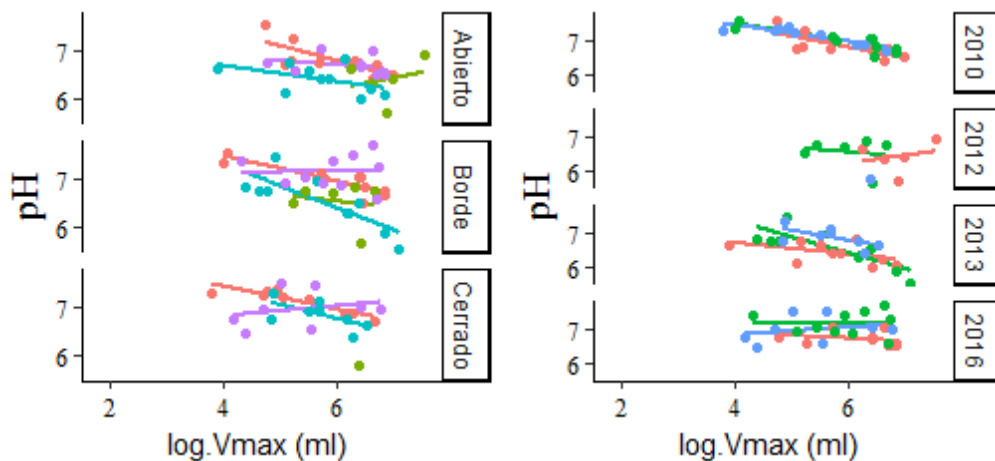
En relación al pH, existió interacción significativa entre el año y el hábitat por lo que, dentro de cada año, los hábitats se comportaron de manera diferente (Fig. 2.10). No hubo diferencias entre los hábitats en el año más húmedo (2010), pero sí en los otros años (Tabla 2.4, Fig. 2.10). También existió interacción entre el volumen y los años, ya que en los años húmedos (2010 y 2013), el pH disminuyó con similares pendientes en la medida en que aumentaba el volumen de la planta, siendo mayor en el año más húmedo (2010) que en el más seco (2013). Por el contrario, en los años secos el pH no varió, o incluso aumentó con el volumen de la planta (Fig. 2.10). A su vez, entre los años secos, el más húmedo (2016) presentó mayores valores de pH que el más seco (2012) (Fig. 2.10).

**Tabla 2.4.** Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con las características del tanque de las plantas de *A. distichantha* en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominando (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice II.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	Volumen máximo			Hábitat			Año			Volumen-Hábitat			Volumen-Año			Año-Hábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
pH	1,82	40,95	<b>&lt;0,001</b>	2,82	4,72	<b>0,011</b>	3,82	13,74	<b>&lt;0,001</b>				3,82	5,58	<b>0,002</b>	6,82	2,67	<b>0,020</b>
Materia Orgánica Gruesa	1,108	27,62	<b>&lt;0,001</b>	2,108	10,80	<b>&lt;0,001</b>	3,108	6,73	<b>&lt;0,001</b>	2,108	2,42	0,094	3,108	2,16	0,096			
Materia Orgánica Media	1,110	29,92	<b>&lt;0,001</b>	2,110	13,77	<b>&lt;0,001</b>	3,110	11,73	<b>&lt;0,001</b>				3,110	2,83	<b>0,042</b>			
Materia Orgánica Fina	1,113	40,18	<b>&lt;0,001</b>	2,113	8,44	<b>&lt;0,001</b>	3,113	6,35	<b>&lt;0,001</b>									
Materia Orgánica Total	1,111	43,92	<b>&lt;0,001</b>	2,111	15,54	<b>&lt;0,001</b>	3,111	3,01	<b>0,033</b>	2,111	2,53	0,084						



**Figura 2.9.** Variación en el contenido de materia orgánica total y todas sus fracciones en el fitotelmata de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats en cuatro años distintos a lo largo de un gradiente de tamaño de la planta (log Volumen máximo). Columna izquierda: efecto del año dentro de cada ambiente (Rojo: 2010, Verde: 2012, Turquesa: 2013, Violeta: 2016). Columna derecha: efecto del ambiente dentro de cada año (Rojo: Abierto, Verde: Borde, Azul: Cerrado).



**Figura 2.10.** Variación del pH del agua del fitotelmata de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (abierto, de borde y cerrado) en cuatro años distintos a lo largo de un gradiente de tamaño de la planta (log Volumen máximo). Columna izquierda: efecto del año dentro de cada ambiente (Rojo: 2010, Verde: 2012, Turquesa: 2013, Violeta: 2016). Columna derecha: efecto del ambiente dentro de cada año (Rojo: Abierto, Verde: Borde, Azul: Cerrado).

#### Descripción general del ensamble de invertebrados

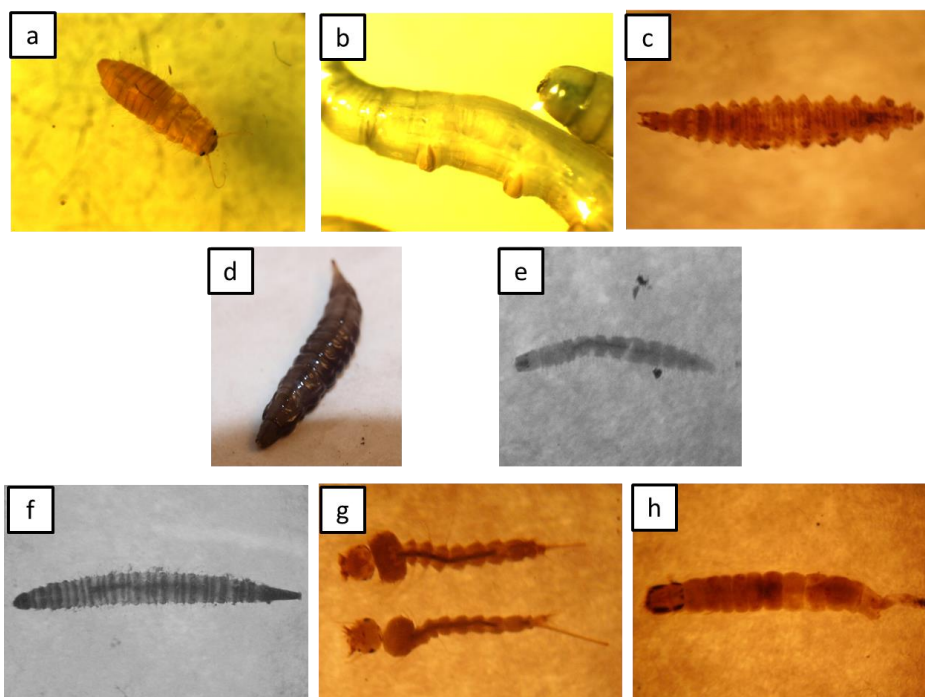
En los cuatro años se registraron 3312 individuos de 30 morfoespecies pertenecientes a 14 familias (sin contar cinco indeterminadas), cuatro órdenes (Pulmonata, Coleoptera, Diptera y Hemiptera) y dos clases (Gastropoda e Insecta) (Tabla 2.5, Fig. 2.11). Coleoptera fue el orden más abundante (61,17% de los individuos) con tres familias (Hydrophilidae, Psephenidae y Scirtidae), siendo la última la más importante con el 60% de la abundancia total. En segundo lugar, se encuentra el orden Diptera (38,68% de los individuos) repartidos en 11 familias (sin contar tres indeterminadas). Dentro de este orden, la familia Culicidae fue la que registró el mayor número de individuos (14% de la abundancia total), seguida por las familias Chironomidae (8%), Ceratopogonidae (5%) y Tipulidae (4%). Para los otros dos órdenes (Pulmonata y Hemiptera) se registró un bajo número de individuos: cuatro y uno respectivamente. Hay dos morfoespecies de las que sólo se registró un individuo (“singleton”): Hydrophilidae sp. 5553 y Gerridae sp. 5562 cf. y dos morfoespecies de las que se registraron sólo dos individuos (“doubleton”): Phoridae cf. sp. 5556 y *Toxorhynchites* sp. 5422.

El grupo trófico de los detritívoros fue el más abundante (95% de los individuos) y el de mayor riqueza (15 morfoespecies), seguidos por los predadores con el 3% de la abundancia y 8 morfoespecies y finalmente los herbívoros con menos del 1% de la abundancia y una única morfoespecie. Dentro de los detritívoros, una morfoespecie perteneciente a la familia Scirtidae representó el 60% de la abundancia total y el 63% dentro de los detritívoros. Dentro de los predadores, *Stibasoma theotaenia* (Tabanidae) representó tan solo el 1% de la abundancia total, pero el 38 % dentro de los predadores (Tabla 2.5).

Hubo marcadas diferencias entre años en la abundancia y riqueza de morfoespecies. En 2010 se registraron 1079 individuos de 23 morfoespecies, en 2016 1183 individuos de 21 morfoespecies, mientras que en 2012 y 2013 se registraron 581 y 469 individuos de 12 y 13 morfoespecies. En las abras se observó una mayor abundancia de invertebrados que en los bordes y sotobosques (1453, 1074 y 785 individuos, respectivamente) y mayor riqueza (27, 24 y 23 morfoespecies, respectivamente) (Apéndice II.2).

**Tabla 2.5.** Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de *A. distichantha*. Se detalla su posición sistemática y grupo trófico al que pertenece (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores). El número de cada morfoespecie corresponde a un número de colección como se detalla en la sección de materiales y métodos.

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo trófico	Abundancia
Gastropoda	Pulmonata	Planorbidae	Planorbidae sp. 5789	HER	4
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5547	PRE	4
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5553	PRE	1
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5564	PRE	8
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5778	PRE	4
Insecta	Coleoptera	Psephenidae	Psephenidae sp. 5901	DET	4
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 0936	DET	6
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 5545	DET	1999
Insecta	Diptera	Indeterminada	Diptera sp. 5561	-	21
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5555	DET	106
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5563	DET	62
Insecta	Diptera	Indeterminada	Diptera sp. 5578	DET	71
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5551	DET	200
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5557	DET	70
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	PRE	2
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex</i> sp. 5549	DET	337
Insecta	Diptera	Culicidae	Culicidae sp. 5560	DET	94
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	PRE	25
Insecta	Diptera	Empididae	Empididae sp. 5558	-	9
Insecta	Diptera	Indeterminada	Diptera sp. 0897	-	28
Insecta	Diptera	Indeterminada	Diptera sp. 5565	-	4
Insecta	Diptera	Phoridae	Phoridae cf. sp. 5556	-	2
Insecta	Diptera	Psychodidae	<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	DET	34
Insecta	Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i>	DET	23
Insecta	Diptera	Syrphidae	Syrphidae sp. 5554	DET	15
Insecta	Diptera	Tabanidae	<i>Stibasoma theotaenia</i>	PRE	38
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 5552	DET	131
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 5559	DET	4
Insecta	Diptera	Indeterminada	Chironomoidea sp.	-	5
Insecta	Hemiptera	Gerridae	Gerridae sp. 5562 cf.	PRE	1



**Figura 2.11.** Fotografías obtenidas con la lupa Nikon de las morfoespecies encontradas en el tanque de *A. distichantha*. (a): Scirtidae sp. 5545, (b) Tipulidae sp. 5552, (c) Hydrophilidae sp. 5547, (d) *Stibasoma theotaenia*, (e) Ceratopogonidae sp. 5555, (f) *Pericoma* sp. 5544, (g) *Culex* sp. 5549, (h) Hydrophilidae sp. 5553.

#### Efectos del tamaño de la planta, el hábitat y el año sobre los caracteres del ensamble del fitotelma

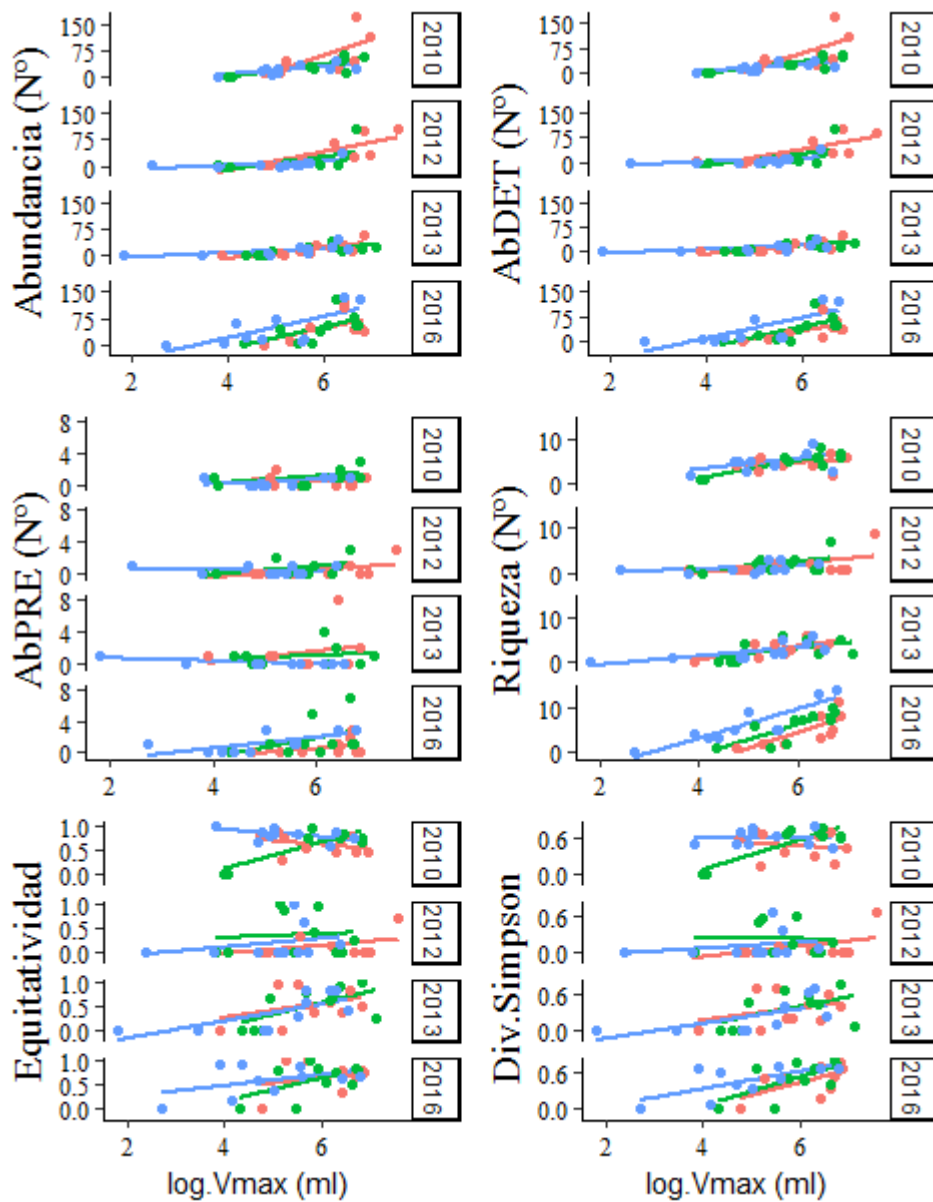
En general, hubo un efecto positivo del volumen máximo sobre las variables que describen al ensamble de invertebrados que habitan en el fitotelma de *A. distichantha* (Tabla 2.6, Fig. 2.12). A mayores valores de volumen máximo, se incrementaron la abundancia total, la abundancia de detritívoros, la equitatividad y la riqueza. Parece escaparse de este patrón el año 2010 (el año más húmedo) en que algunas de estas variables se relacionaron negativamente o no variaron a lo largo del gradiente de tamaño de la planta. Puntualmente merece especial atención la riqueza en el hábitat abierto para el 2010 que mostró un patrón constante a lo largo del gradiente de tamaño. La equitatividad decreció con el aumento del volumen durante el año 2010 para los hábitats contrastantes. Para la riqueza, la interacción del año por el volumen muestra que, en los años más húmedos, la riqueza fue mayor en las plantas más grandes y esto no ocurrió en las plantas chicas (Tabla 2.6, Fig. 2.13). Por otro lado, para la abundancia de los predadores, si bien existió un efecto del volumen sobre esta variable, no pareciera haber una clara tendencia positiva o negativa (Fig. 2.12). Además, es la única variable que describe a la comunidad que no fue afectada por el hábitat, ni por el año (Tabla 2.6).

El hábitat no tuvo un efecto sobre los caracteres de la comunidad salvo sobre la riqueza (Tabla 2.6). El hábitat cerrado fue más rico en morfoespecies que el abierto, pero ninguno de los dos fue diferente del hábitat intermedio, el borde (Fig. 2.12).

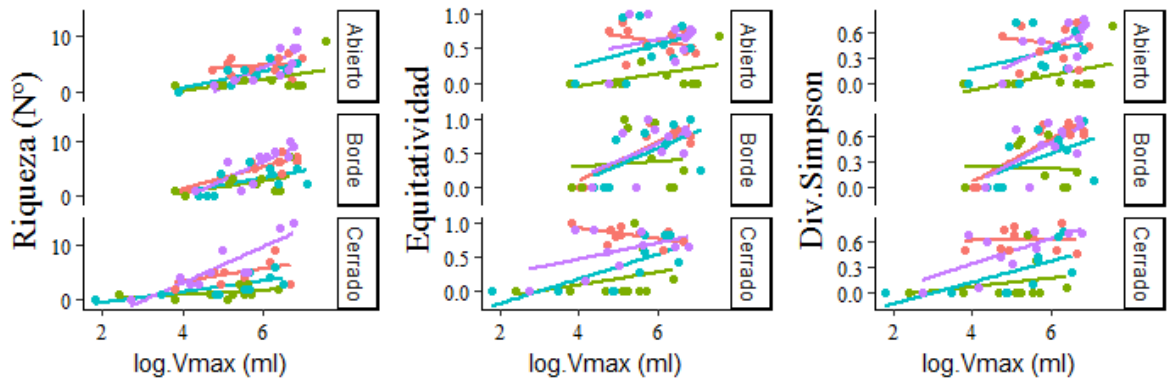
Existió un efecto del año sobre todas las variables que caracterizan la comunidad de invertebrados, excepto para la abundancia de los predadores (Tabla 2.6). La interacción entre el año y el hábitat para la abundancia de detritívoros muestra que en los distintos años, hubo diferencias de abundancia entre los hábitats. El hábitat cerrado del año más seco tuvo menores abundancias de detritívoros que el hábitat abierto del año más húmedo (Fig. 2.12). En el año seco, los detritívoros se encontraron en las plantas más grandes del hábitat abierto. Para la abundancia total hubo un efecto de los años, pero fue marginal. Para la equitatividad y la diversidad, los menores valores se registraron en el año más seco (2012), los más elevados en los años más húmedos (2010 y 2013), mientras que el año 2016 presentó valores intermedios (Fig. 2.13).

**Tabla 2.6.** Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con los ensamblajes de invertebrados en plantas de *A. distichantha* en función de la biomasa, el hábitat, el año y sus interacciones. No se realizó el ANCOVA para los herbívoros por tener una abundancia muy baja. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominando (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice II.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	Volumen máximo			Hábitat			Año			Volumen-Hábitat			Volumen-Año			Año-Hábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
Abundancia	1,102	75,14	<b>&lt;0,001</b>	2,102	1,30	0,277	3,102	8,58	<b>&lt;0,001</b>	2,102	3,01	0,054	3,102	2,12	0,102	6,102	2,37	<b>0,035</b>
Abund. Det.	1,102	81,34	<b>&lt;0,001</b>	2,102	0,96	0,385	3,102	5,03	<b>0,003</b>	2,102	2,63	0,077	3,102	2,66	0,052	6,102	3,48	<b>0,004</b>
Abund. Pred.	1,118	4,12	<b>0,0447</b>															
Riqueza	1,110	77,31	<b>&lt;0,001</b>	2,110	4,18	<b>0,018</b>	3,110	20,22	<b>&lt;0,001</b>				3,110	3,95	<b>0,010</b>			
Equitatividad	1,115	23,06	<b>&lt;0,001</b>				3,115	12,34	<b>&lt;0,001</b>									
Diversidad	1,112	32,74	<b>&lt;0,001</b>	2,112	2,59	0,079	3,112	16,86	<b>&lt;0,001</b>									



**Figura 2.12.** Variación de los caracteres de los ensamblados de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño ( $\log$  Volumen máximo) de plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto, Verde: Borde y Azul: Cerrado) en cuatro años (2010, 2012, 2013 y 2016).

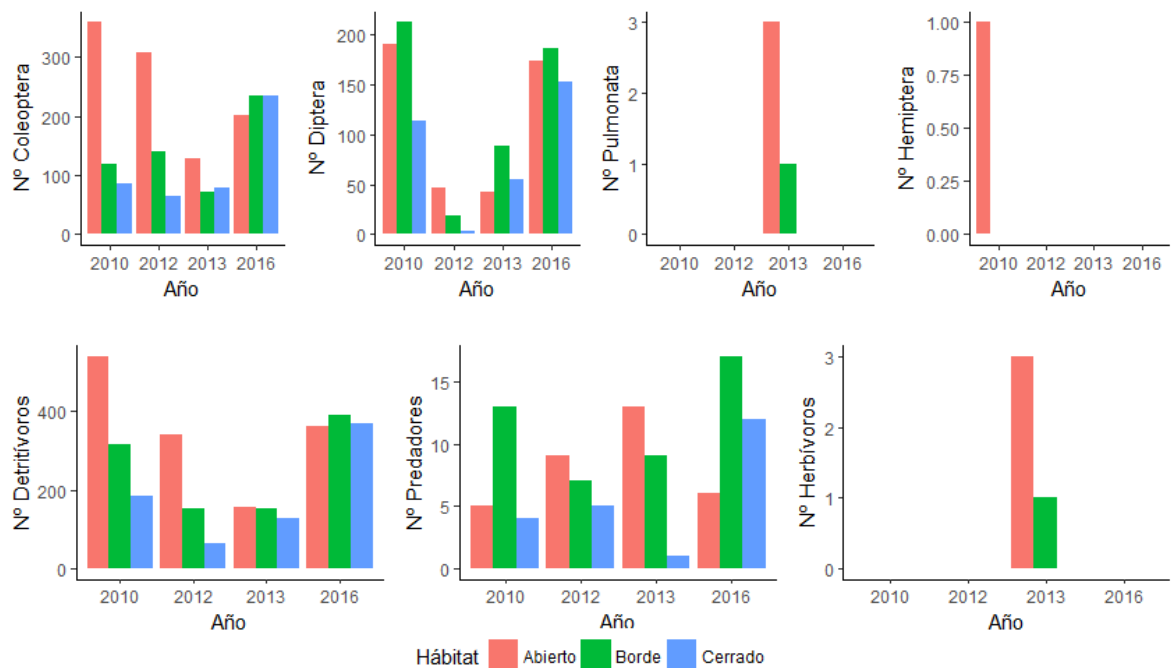


**Figura 2.13.** Variación de los caracteres de los ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño (log Volumen máximo) de plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Abierto, Borde y Cerrado) en cuatro años (Rojo: 2010, Verde: 2012, Turquesa: 2013. Violeta: 2016).

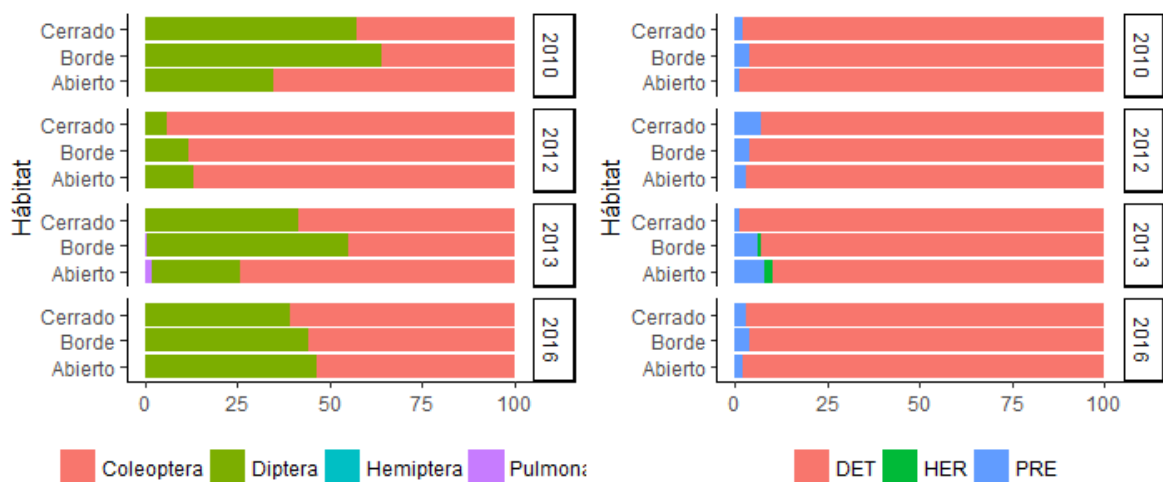
#### Efectos del hábitat y del año sobre la composición del ensamble de invertebrados

Los Coleoptera fueron más abundantes en los hábitats abiertos en la mayoría de los años, excepto en 2016 (Fig. 2.14). Por el contrario, la mayoría de los Diptera se encontró en el borde, excepto en el año seco (2012) que fueron más abundantes en hábitats abiertos y estuvieron casi ausentes en el hábitat cerrado (Fig. 2.14). La mayoría de los años, la mayor abundancia de detritívoros se encontró en los hábitats abiertos y la de predadores en los hábitats de bordes (Fig. 2.14).

Siempre la mayor importancia relativa se repartió entre los órdenes Diptera y Coleoptera (Fig. 2.15). En los años secos (2012 y 2016), la importancia relativa del orden Diptera fue mayor en las áreas abiertas que en los bordes y en éstos mayor que en los hábitats cerrados. En el año más seco (2012) tuvieron mucha importancia los Coleoptera y disminuyó la importancia relativa de los Diptera. Incluso, dentro de cada ambiente, la importancia relativa de ese orden disminuyó en el año 2012 respecto a los otros años. Para los años 2010 y 2013, que fueron los más húmedos, el orden Diptera fue siempre más importante que en los otros años, salvo para el hábitat abierto (Fig. 2.15). Dentro de los grupos tróficos, la mayor importancia relativa la tuvieron los detritívoros y en un segundo lugar y con porcentajes mucho más bajo estuvieron los predadores. La variación de las importancias relativas de los grupos tróficos no mostró un patrón claro.



**Figura 2.14.** Abundancia de los distintos órdenes y de los grupos tróficos que habitan en el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos hábitats y años.



**Figura 2.15.** Abundancia relativa (%) de los distintos órdenes (Coleoptera, Diptera, Hemiptera y Pulmonata) y grupos tróficos (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores) que habitan en el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos hábitats y años.

Para el detritívoro más importante (*Scirtidae* sp. 5545, *Scirtidae*: Coleoptera) el 50% de los individuos se encontró en hábitats abiertos, el 28% en bordes y el 22% en el cerrado; el 28%, 25%, 14% y 33% en los años 2010, 2012, 2013 y 2016, respectivamente. Para el predador más importante (*Stibasoma theotaenia* (Tabanidae: Diptera) el 26% de los individuos se encontró en hábitats abiertos, el 53% en el borde y el 21% en hábitats cerrados; 29%, 21%, 21% y 29% en los años 2010, 2012, 2013 y 2016, respectivamente. Para la familia Culicidae,

que fue la familia de Diptera más abundante, el 37% de los individuos se encontró en hábitats abiertos, el 41% en bordes y 22% en hábitats cerrados y el 47%, 6%, 22% y 25% en los años 2010, 2012, 2013 y 2016, respectivamente. Este patrón se condice con la morfoespecie más importante de esta familia (*Culex* sp. 5549).

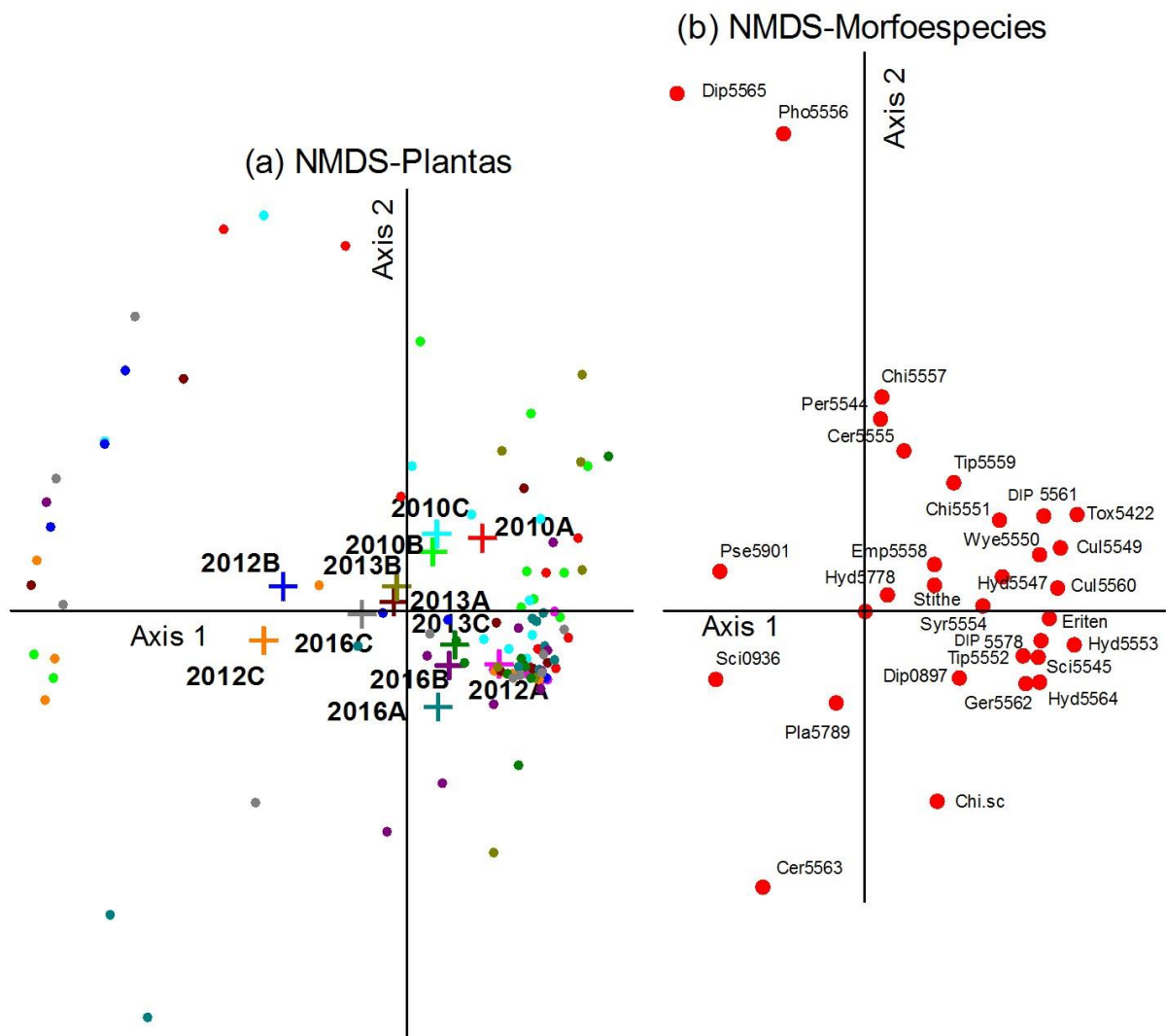
El análisis del valor indicador de las especies mostró que para el conjunto de todos los años la morfoespecie Syrphidae sp. 5554 se encontró preferentemente en hábitats cerrados, mientras que el Tabanidae *Stibasoma theotaenia* estuvo asociado preferentemente a hábitats de borde (Tabla 2.7). A su vez, también hubo morfoespecies que estuvieron mayormente presentes en determinados años. Por ejemplo, para el conjunto de todos los hábitats hay morfoespecies que se encontraron más representada en el año 2016 (Ceratopogonidae sp. 5563, Diptera sp. 5578, Culicidae sp. 5560, Empididae sp. 5558, Diptera sp. 0897, Psephenidae sp. 5901), otras en el 2010 (Ceratopogonidae sp. 5555, *Pericoma* cf. sp. 5544) y otras en el 2013 (Planorbidae sp. 5789) (Tabla 2.7).

**Tabla 2.7.** Valor Indicador de las especies obtenido a partir del valor de abundancias relativas y frecuencias relativas para las morfoespecies en las que se registró alguna preferencia por alguno de los hábitats (a) y/o años (b) analizados. Para cada morfoespecie se detalla la familia, el grupo trófico al que pertenece (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores), el número de individuos (N), el valor indicador (VI) y la probabilidad asociada (P). Valores de P en negrita ( $P < 0,05$ ) indican asociación significativa de una morfoespecie con algún hábitat o año. Para estas asociaciones se detalla el hábitat o año con el cual está relacionado.

(a) Comparación entre hábitats																	
Familia	Morfoespecie		2010			2012			2013			2014					
			N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P			
Syrphidae	Syrphidae sp. 5554	DET	15	16	<b>0,0060</b> (Cerrado)	7	25,7	0,1538	2	5,0	1,0000	4	22,5	0,2843	2	10,0	1,0000
Tabanidae	<i>Stibasoma theotaenia</i>	PRE	38	22,4	<b>0,0222</b> (Borde)	11	38,2	0,0808	8	31,2	0,1650	8	31,2	0,0776	11	18,2	0,7618

(b) Comparación entre años														
Familia	Morfoespecie		Abierto			Borde			Cerrado					
			N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P			
Planorbidae	Planorbidae sp. 5789	HER	4	13,3	<b>0,0134</b> (2013)	3	30,0	0,0576	1	10,0	1,0000			
Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5563	DET	62	37,4	<b>0,0002</b> (2016)	35	40,0	<b>0,0094</b> (2016)	18	31,1	<b>0,0462</b> (2016)	9	40	<b>0,0092</b> (2016)
Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5555	DET	106	28,2	<b>0,0026</b> (2010)	47	-	-	37	25,7	0,2551	22	54,1	<b>0,0012</b> (2010)
Indeterminada	Diptera sp. 5578	DET	71	42,7	<b>0,0002</b> (2016)	29	50,0	<b>0,0020</b> (2016)	30	40,0	<b>0,0088</b> (2016)	12	36,7	<b>0,0234</b> (2016)
Chironomidae	Chironomidae sp. 5557	DET	70	8,6	0,2791	32	20,0	0,2244	16	16,2	0,4127	22	50	<b>0,0016</b> (2016)
Culicidae	Culicidae sp. 5560	DET	94	15,6	<b>0,0288</b> (2016)	19	25,3	<b>0,0406</b> (2016)	45	-	-	30	26	0,0892
Empididae	Empididae sp. 5558	-	9	10,4	<b>0,0482</b> (2016)	2	10,0	1,0000	4	20,0	0,2264	3	20	0,2456
Indeterminada	Diptera sp. 0897	-	28	46,7	<b>0,0002</b> (2016)	6	30,0	<b>0,0472</b> (2016)	14	60,0	<b>0,0006</b> (2016)	8	50	<b>0,0016</b> (2016)
Psychodidae	<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	DET	34	26,5	<b>0,0010</b> (2010)	11	19,1	0,1774	5	18,0	0,3513	18	37,8	<b>0,0242</b> (2010)
Psephenidae	Psephenidae sp. 5901	DET	4	13,3	<b>0,0180</b> (2016)				2	20,0	0,2308	2	20	0,2214

Los resultados del PERMANOVA muestran que hubo interacción año  $\times$  hábitat sobre la composición del ensamble de invertebrados ( $F_{6,108} = 1,92$ ,  $P = 0,04$ ). El diagrama de dispersión de los dos primeros ejes del NMDS explicó un 85,8% de la varianza de la matriz original (i.e. el primer eje 63,8% y el segundo eje 21,9%) (Fig. 2.16). Los resultados de este ordenamiento muestran que los años más secos tuvieron ensambles diferentes para sus distintos hábitats (Fig. 2.16). En 2012 que es el más seco, los ensambles del hábitat abierto (2012A) se ubican en el extremo positivo del primer eje, mientras que los otros dos hábitats (2012B y 2012C) se ubican en el extremo negativo del mismo. Similar patrón mostró el año 2016, sólo que al no ser tan seco como el 2012, los ensambles de los hábitats abierto y borde (2016A y 2016B) se diferenciaron del ensamble del hábitat cerrado (2016C) (Fig. 2.16).



**Figura 2.16.** Diagrama de dispersión del ordenamiento (NMDS) para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* en los cuatro años en los que se realizaron los muestreos. (a) Se muestran las plantas (círculos) y los centroides para cada combinación de año x hábitat y (b) se muestran todas las morfoespecies con un código resumido que permiten la visualización y se corresponden a las morfoespecies según se detalla en la Tabla 2.8.

Los Diptera estuvieron asociados a hábitats abiertos. Los grupos más importantes de Diptera estuvieron asociados al eje 1 (Tabla 2.8, Fig. 2.16). El *Culex* sp. 5549 fue el más abundante dentro de ese orden y dentro de la familia Culicidae. Dentro de la familia Culicidae, el Culicidae sp. 5560 fue el segundo más importante. El Tipulidae sp. 5552 fue el tercero en abundancia dentro del orden. Todos tuvieron alta correlación con el eje 1 (Tabla 2.8). El *Culex* sp. 5549 específicamente, que en el resto de los años estuvo repartido más homogéneamente, en años secos solo fue encontrado en hábitats abiertos. También el

Scirtidae sp. 5545 tuvo una elevada correlación con el eje 1, pero su abundancia no se vio disminuida en años secos

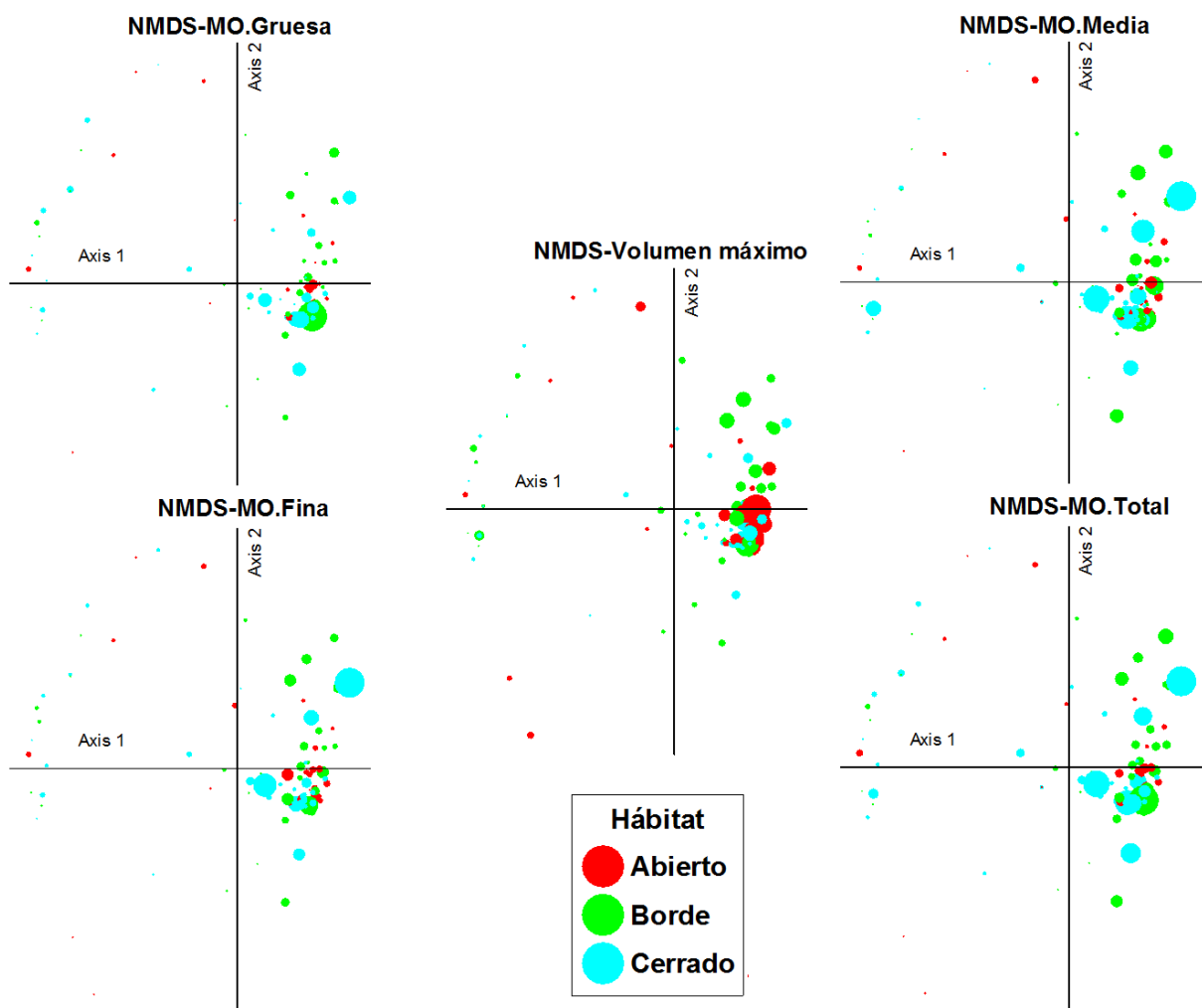
**Tabla 2.8.** Correlaciones de Spearman entre los dos primeros ejes de NMDS y la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos hábitats y años. A cada morfoespecie se le asignó un código resumido. En negrita se resaltan las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ).

Morfoespecie	Código-Resumen	Eje1	Eje2
Planorbidae sp. 5789	Pla5789	-0,1	-0,08
Hydrophilidae sp. 5547	Hyd5547	0,14	0,07
Hydrophilidae sp. 5553	Hyd5553	0,13	-0,02
Hydrophilidae sp. 5564	Hyd5564	<b>0,19</b>	<b>-0,22</b>
Hydrophilidae sp. 5778	Hyd5778	-0,02	0,02
Psephenidae sp. 5901	Pse5901	-0,06	-0,07
Scirtidae sp. 0936	Sci0936	<b>-0,2</b>	0,06
Scirtidae sp. 5545	Sci5545	<b>0,85</b>	<b>-0,54</b>
Diptera sp. 5561	Dip5561	<b>0,25</b>	0,13
Ceratopogonidae sp. 5555	Cer5555	0,11	<b>0,3</b>
Ceratopogonidae sp. 5563	Cer5563	0,05	<b>-0,2</b>
Diptera sp. 5578	Dip5578	<b>0,27</b>	<b>-0,18</b>
Chironomidae sp. 5551	Chi5551	0,47	<b>0,1</b>
Chironomidae sp. 5557	Chi5557	0,05	<b>0,21</b>
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	Tox5422	0,16	0,08
<i>Culex</i> sp. 5549	Cul5549	<b>0,69</b>	<b>0,22</b>
Culicidae sp. 5560	Cul5560	<b>0,41</b>	-0,01
<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	Wye5550	<b>0,39</b>	0,1
Empididae sp. 5558	Emp5558	0,03	-0,1
Diptera sp. 0897	Dip0897	0,07	<b>-0,21</b>
Diptera sp. 5565	Dip5565	-0,08	0,16
Phoridae cf. sp. 5556	Pho5556	-0,06	0,15
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	Per5544	0,13	0,17
<i>Eristalis tenax</i>	Eriten	<b>0,28</b>	0,02
Syrphidae sp. 5554	Syr5554	0,12	-0,07
<i>Stibasoma theotaenia</i>	Stithe	<b>0,21</b>	0,08
Tipulidae sp. 5552	Tip5552	<b>0,42</b>	<b>-0,2</b>
Tipulidae sp. 5559	Tip5559	0,09	0,07
Chironomoidea sp.	Chi.sc	0,03	-0,12
Gerridae sp. 5562 cf.	Ger5562	0,04	-0,08

El tamaño (volumen máximo) de la planta influyó en la composición específica. En el diagrama del ordenamiento, el arco de plantas que está alejado de los centroides corresponde a las de pequeño tamaño (Fig. 2.17). Las plantas con tanques más grandes fueron las plantas

de hábitats abiertos. Las plantas más grandes tuvieron mayores contenidos de materia orgánica (todas sus fracciones). Entre los hábitats, los mayores contenidos de materia orgánica correspondieron a las plantas de borde y cerrado (Fig. 2.17).

El eje 1 del ordenamiento está altamente correlacionado positivamente con el volumen máximo y la materia orgánica (salvo la fracción media) (Tabla 2.9 y Fig. 2.17). Además, está altamente correlacionado positivamente con la abundancia total y la de detritívoros y en menor medida con la diversidad y la riqueza (Tabla 2.9). Finalmente, la abundancia total y la de detritívoros se correlacionaron principalmente con el volumen máximo y en segundo lugar (no menos relevante) con el contenido de materia orgánica de las plantas (Tabla 2.9).



**Figura 2.17.** Diagrama de dispersión del ordenamiento (NMDS) para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* en los cuatro años en los que se realizaron los muestreos. Se detallan el volumen máximo y las distintas fracciones de materia orgánica de cada planta. Cada punto es una planta y el color corresponde al hábitat. El tamaño del punto representa el contenido de esa fracción de la materia orgánica y el volumen para cada planta en particular.

**Tabla 2.9.** Correlaciones de Spearman (a) entre las variables del tanque y las que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *A. distichantha* con los dos primeros ejes del ordenamiento y (b) entre las variables del tanque y las variables que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *A. distichantha*. En negrita se resaltan las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

(a)

	Eje1	Eje2
Volumen máximo	<b>0,74</b>	<b>-0,31</b>
Materia orgánica Gruesa	<b>0,53</b>	<b>-0,32</b>
Materia orgánica Media	<b>0,43</b>	-0,10
Materia orgánica Fina	<b>0,60</b>	<b>-0,27</b>
Materia orgánica Total	<b>0,60</b>	<b>-0,27</b>
Abundancia	<b>0,78</b>	<b>-0,31</b>
Abundancia detritívoros	<b>0,86</b>	<b>-0,31</b>
Abundancia predadores	<b>0,26</b>	<b>-0,04</b>
Riqueza	<b>0,65</b>	-0,04
Equitatividad	<b>0,23</b>	<b>0,20</b>
Diversidad	<b>0,44</b>	<b>0,21</b>

(b)

	Abundancia	AbDET	AbPRE	Riqueza	Equitatividad	Div.Sim
Vmax	<b>0,73</b>	<b>0,76</b>	<b>0,29</b>	<b>0,55</b>	<b>0,25</b>	<b>0,38</b>
MO.Gruesa	<b>0,52</b>	<b>0,50</b>	<b>0,22</b>	<b>0,48</b>	<b>0,29</b>	<b>0,34</b>
MO.Media	<b>0,26</b>	<b>0,33</b>	0,10	<b>0,24</b>	<b>0,17</b>	<b>0,19</b>
MO.Fina	<b>0,56</b>	<b>0,60</b>	<b>0,30</b>	<b>0,54</b>	0,28	<b>0,39</b>
MO.Total	<b>0,55</b>	<b>0,56</b>	<b>0,30</b>	<b>0,53</b>	<b>0,30</b>	<b>0,38</b>

## **Discusión**

La heterogeneidad espacial que ha sido descrita en trabajos anteriores (Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010; Cavallero et al., 2011; Barberis et al., 2014), que está relacionada con la existencia de diferentes hábitats adentro del bosque, fue tomada en cuenta a la hora de seleccionar los sitios de muestreo en el quebrachal. Además, los años en los que se realizaron los muestreos difirieron en términos de su precipitación.

### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y del año sobre los caracteres de las plantas

En el presente estudio, tal como reportaran otros autores que estudiaron la plasticidad fenotípica real y aparente en esta planta (Cavallero et al., 2009) y la real en otras bromeliáceas (Lee et al., 1989; Cogliatti-Carvalho et al., 1998; Scarano et al., 2002; Freitas et al., 2003; Lenzi et al., 2006; Guimarães-Souza et al., 2006), el tamaño de la planta y el hábitat afectaron la morfología y la arquitectura de las plantas. Las plantas más pesadas fueron más grandes, tuvieron mayor altura, diámetro promedio, área de captura, volumen máximo de agua del tanque, mayor número de hojas con agua, hojas más largas, y asignaron mayor biomasa a las vainas. Estas diferencias entre los hábitats solo fueron registradas para las plantas grandes, lo cual concuerda con los resultados de otros trabajos (Dézerald et al., 2014). Similares resultados fueron reportados para un estudio realizado exclusivamente con plantas grandes en el mismo quebrachal (Montero et al., 2010). Para todos estos caracteres, las plantas de borde presentan situaciones intermedias. A igualdad de biomasa, las plantas de hábitats abiertos tienen láminas y vainas más anchas y particionan más biomasa a las vainas y las plantas de borde muestran situaciones intermedias. La relación entre la materia seca del conjunto de las vainas respecto del peso total había sido seleccionada (Cavallero et al., 2009) como el índice que mejor describe el efecto del hábitat sobre la partición de biomasa en esta morfoespecie. Para casi todas las variables (salvo el área de captura) hubo efecto del año, pero resultó muy difícil su interpretación y probablemente la variación haya estado relacionada con el muestreo.

### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y del año sobre los caracteres del tanque

Las plantas más grandes tienen mayor contenido de hojarasca de todas las fracciones y menor pH. Resultados similares fueron reportados por otros autores para la cantidad de detrito que contienen las plantas (Armbruster et al., 2002; Srivastava et al., 2008; Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016; Romero et al., 2016). En relación al peso seco de la materia orgánica en los tanques de las plantas muestreadas, hubiese sido esperable encontrar diferencias más marcadas entre los distintos hábitats como fuera reportado en otros trabajos relacionados

(Guimarães-Souza et al., 2006; Montero et al., 2010; Barberis et al., 2014; Dézerald et al., 2014). Los hábitats con mayor cobertura leñosa aportan mayor cantidad de detritos (Denslow et al., 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008), por lo que las plantas de hábitats cerrados reciben mayores aportes y además capturan una mayor cantidad por tener mayor área de captura (Cavallero et al., 2009 y este trabajo). Los resultados para las fracciones fina y media coinciden con esta tendencia, pero no así la gruesa y la total. La materia orgánica gruesa no muestra diferencias entre hábitats y esto genera que tampoco haya diferencias para la total. El hábitat cerrado tiene más materia orgánica fina y media. Debe tenerse en cuenta que son las fracciones fina y media las que utilizan principalmente los grupos encontrados para alimentarse, excepto los Tipulidae que se alimentan de las hojas grandes de *S. balansae* y otras especies arbóreas (Observación Personal). Para el contenido de materia orgánica, el patrón de variación en los distintos años no fue claro y resultó difícil la interpretación de los resultados.

Se encontraron valores de pH levemente más alcalinos que Torales et al., (1972) en *A. distichantha* y que Dézerald et al., (2015) y Bouard et al., (2011) en Guayana Francesa con varias especies de Bromelias y Marino et al., 2013, pero similares a Lopez et al., (2009) en Brasil. A mayores volúmenes disminuyó el pH, salvo para el hábitat abierto del año 2012 (año más seco). La variación entre hábitats y años no mostró un patrón claro. Otros autores encontraron variaciones estacionales (Montero et al., 2010) o una disminución en condiciones de sequía (Dézerald et al., 2015).

#### Descripción general del ensamble de invertebrados

El número de individuos registrados en este estudio (3312 individuos totales en 120 plantas, 27,6 individuos/planta) parece bajo en comparación con publicaciones anteriores sobre el fitotelma de *A. distichantha* donde encontraron 1274 larvas de Culicidae exclusivamente en 18 plantas (70,8 individuos/planta; Torales et al., 1972), 3481 individuos en 72 plantas (48,3 individuos/planta; Amadeo et al., 2017) o 3053 individuos en 48 plantas (63,6 individuos/planta; Montero et al., 2010). Esta relativa baja abundancia de individuos/planta posiblemente está relacionada con el gradiente de tamaño utilizado, ya que en el presente trabajo se incluyeron plantas chicas.

Los mayores valores de riqueza del presente trabajo (30 morfoespecies de 19 familias, cuatro órdenes y dos clases) respecto a otros estudios realizados en *A. distichantha* en el mismo quebrachal (13 morfoespecies de 16 familias, cuatro órdenes y dos clases; Montero et al., 2010) y en Brasil (16 morfoespecies de 11 familias, dos órdenes y una clase; Amadeo et al., 2017) podrían atribuirse al mayor número de plantas procesadas. Cabe destacar que

Amadeo et al., (2017) incluyen a individuos del orden Lepidoptera, que no han sido tenidos en cuenta en este trabajo debido a que no se los considera habitantes frecuentes de los fitotelmata.

Los resultados coinciden con otros trabajos en los que el orden Coleoptera (familia Scirtidae principalmente) fue el más abundante y el orden Diptera el que posee mayor riqueza de morfoespecies (Mestre et al., 2001 en *Vriesea inflata*; Ospina-Bautista et al., 2004 en *Tillandsia turneri*; Montero et al., 2010 y Amadeo et al., 2017 en *A. distichantha*). Es llamativo que en el oeste de Argentina, las plantas muestreadas en las Yungas no contengan al orden Coleoptera (Martínez y Salas, 2014) y que en la provincia de Corrientes el orden Diptera sea el más abundante (Iriart et al., 2003). Diptera fue el orden más abundante registrado en Brasil en *Vriesea* sp. (Araújo et al., 2007) y en las Guayanas Francesas en cuatro especies de bromelia tanque (Jabiol et al., 2009). En el presente trabajo se encontró que la familia Culicidae es la más importante dentro del orden Diptera. Esto no coincide con Montero et al., (2010) quienes encontraron que ese lugar lo ocupaba la familia Tipulidae.

Al igual que Montero et al., (2010) fueron pocos los casos de “Singletons” y “Doubletons”. Estos resultados no concuerdan con otros estudios en los que el número de “Singletons” y “Doubletons” es significativamente mayor (Armbruster et al., 2002; Stunz et al., 2002) y en los que el grupo de los detritívoros fue el más importante y el más rico también (Mestre et al., 2001; Stunz et al., 2002; Montero et al., 2010). Tal vez sea necesario aclarar que en esta tesis el foco fue puesto exclusivamente en los invertebrados acuáticos que habitan en el fitotelma, mientras que otros trabajos incluyen a diversos grupos de invertebrados que habitan en el follaje de las plantas y sólo tienen contacto esporádico con los habitantes del fitotelma, tales como larvas de Lepidoptera (Amadeo et al., 2017) o especies de invertebrados terrestres (Armbruster et al., 2002).

#### Efectos del hábitat y del año sobre la composición del ensamble de invertebrados

Para otros autores existen diferencias entre hábitats para la composición específica (López e Iglesias Ríos, 2001; Farjalla et al., 2016). En esta tesis, las diferencias entre hábitats se evidenciaron cuando los años son secos al igual que Montero et al., (2010) quienes encontraron que las diferencias entre hábitats se evidenciaban en el invierno que es la época seca. Además, al igual que lo encontrado por otros autores, el tamaño (volumen máximo) de la planta es un factor que influye en la composición específica (Dézerald et al., 2013). Estos resultados indican que la sequía es responsable de las diferencias en la composición entre los hábitats.

Los años más secos parecieran tener ensambles diferentes para sus distintos hábitats. El año 2012 tiene menor cantidad de Diptera en todos los hábitats y el Scirtidae sp. 5545, que es la morfoespecie más abundante, incrementa su importancia relativa en consecuencia. Los Culicidae detritívoros se asocian a plantas más grandes de hábitats abiertos en años secos y eso explica las diferencias en la composición observada. Amundrud y Srivastava (2015) encontraron que los mosquitos son un grupo sensible a la duración de la sequía, incluso a sequías parciales. Por el contrario, los Scirtidae son menos sensibles, e incluso dentro de los Culicidae, las especies del género *Wyeomyia* no son sensibles (Amundrud y Srivastava, 2015). Estos resultados concuerdan con los encontrados en esta tesis y explica las mencionadas diferencias en la composición. En las restingas, distinguiendo únicamente entre dos tipos de hábitat, los Tabanidae prefieren hábitats cerrados (Farjalla et al., 2016), mientras que los resultados de este trabajo muestran preferencia de *Stibasoma theotaenia* por los bordes. Pueden encontrarse coincidencias teniendo en cuenta que, en las restingas, los hábitats abiertos tienen mucha menor cobertura de canopeo que los nuestros y que nuestros bordes se asemejan más a sus hábitats cerrados.

#### Efectos del tamaño de la planta, el hábitat y el año sobre los caracteres del ensamble del fitotelma

La mayor riqueza de morfoespecies encontradas en esta tesis en plantas más grandes coincide con muchos otros trabajos y este patrón puede ser explicado por la teoría de la SAR (Relación especie-área: Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Spencer et al., 1999; Drakare et al., 2006). Las plantas más grandes tuvieron más abundancia total, más abundancia de detritívoros, mayor riqueza, equitatividad y diversidad, lo que se condice con el patrón encontrado por otros autores en otras bromeliáceas (Stuntz et al., 2002; Araújo et al., 2007; Srivastava et al., 2008; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010; Dézerald et al., 2013, 2014; Amundrud y Srivastava, 2015; Petermann et al., 2015).

Además del efecto directo del tamaño de la planta sobre los parámetros del ensamble, puede haber un efecto indirecto ya que las plantas más grandes tienen mayor número de hojas y más contenido de detritos o materia orgánica (Armbruster et al., 2002; Araújo et al., 2007). Probablemente tanto los efectos directos como los indirectos puedan estar ocurriendo aquí, ya que también se registraron efectos positivos del tamaño sobre el contenido de detritos y el número de hojas. Estas variables están tan altamente asociadas que otros autores usaron de manera indistinta el contenido de detritos o el volumen de la planta para caracterizar el tamaño del hábitat (Srivastava et al., 2008).

La Hipótesis de los rangos tróficos explica que los predadores sean más sensibles al tamaño del hábitat ya que este grupo depende de que el hábitat haya sido previamente

ocupado por sus presas (Holt et al., 1999; Srivastava et al., 2008; Petermann et al., 2015) y además los grupos tróficos superiores tienen mayor tamaño y puede haber un efecto del muestreo afectando las estimaciones de esa sensibilidad. Esta sensibilidad diferencial de los distintos grupos al tamaño del hábitat puede estar asociada a la diferente respuesta de estos grupos a algún estrés ambiental como podría ser la sequía (Amundrud y Srivastava, 2015). Para la abundancia de predadores, en esta tesis se registró un efecto del volumen, pero no hay una tendencia clara. Al analizar estos resultados debe considerarse que en realidad los predadores que encontramos en este estudio son meso predadores y algunos autores (Amundrud y Srivastava, 2015; Romero et al., 2016) sugieren que en realidad la sensibilidad al tamaño del hábitat se da para los predadores superiores y no para los meso predadores. Incluso, Petermann et al., (2015) encontraron que el tamaño del hábitat afectaba de manera diferente a las redes tróficas cuando se trataba de predadores superiores (Odonata) o meso predadores (Tabanidae), al punto que en presencia del Tabanidae y ausencia del Odonata, no había efecto del tamaño del hábitat sobre el índice de biomasa predador-presa.

En este quebrachal no hubo diferencias en la abundancia de invertebrados en los fitotelmata de plantas ubicadas en diferentes hábitats. Por el contrario, en estudios realizados en bosques tropicales de las Guayanas Francesas se registraron mayores abundancias totales y de predadores en plantas de sombra que en plantas de hábitats abiertos (Leroy et al., 2009; Dézerald et al., 2013, 2014).

En esta tesis se evidencia que los ensambles de invertebrados que se encuentran en plantas de hábitats cerrados tienen mayor riqueza que los que se encuentran en plantas en hábitats abiertos, y esta diferencia se acentúa cuando las condiciones climáticas son húmedas. Este patrón es similar al observado en bromeliáceas de las restingas (López e Iglesias Ríos, 2001) y en bosques tropicales de las Guayanas Francesas (Leroy et al., 2009), y podría explicarse a partir de la asociación entre la riqueza y la productividad de estos ecosistemas (Srivastava y Lawton, 1998). En contraposición, en un estudio realizado en un quebrachal no se encontró un efecto del hábitat sobre las variables que describen el ensamble de invertebrados (Montero et al., 2010), y en otro estudio realizado en un bosque tropical de las Guayanas Francesas se registró menor riqueza en plantas de sombra debido a los menores contenidos de agua (Dézerald et al., 2013).

Sólo en años muy secos, las plantas en hábitats abiertos tuvieron más detritívoros que las plantas de hábitats cerrados. Similar patrón fue registrado por Montero et al., (2010) quienes no encontraron diferencias entre hábitats salvo para el invierno, que en esta región es la época seca. Esta diferencia podría atribuirse a que las plantas del hábitat cerrado, al

poseer menos agua por tener tanques más chicos, en los años secos tienen menos agua y eso tiene un efecto sobre la abundancia de detritívoros.

**Apéndice II.1.** Modelo mínimos seleccionados por la función step de R que utiliza el criterio de Akaike (Crawley, 2013) y utilizados para los ANCOVA.

Variable	Modelo mínimo AIC (Función: step de R) -> (log(Vmax * Hábitat * Año))
Altura	Altura ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Hábitat + log (MS.Total) : Año
Diam.prom	Diam.prom ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Hábitat
Hojas.tot	Hojas.tot ~ log (MS.Total) * Hábitat * Año
H+L.Lar.tot	H.L.Lar.tot ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Hábitat + Hábitat : Año
AreaCap	AreaCap ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Hábitat
Fracción.Vaina	Fracción.Vaina ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Año
Vmax	Vmax ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año + log (MS.Total) : Hábitat + Hábitat : Año
Vmax.Nº.hojas	Vmax.Nº.hojas~ log (MS.Total)* Hábitat * Año
Hojas.c/H2O	Hojas.c.H2O ~ log (MS.Total) + Hábitat + Año+ log (MS.Total) : Hábitat
pH	pH ~ log(Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Año + Hábitat : Año
MO.Gruesa	MO.Gruesa ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Hábitat + log (Vmax) : Año
MO.Media	MO.Media ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Año
MO.Fina	MO.Fina ~ log (Vmax) + Hábitat + Año
MO.Total	MO.Total ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Hábitat
Riqueza	Riqueza ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log(Vmax) : Año
Equitatividad	Equitatividad ~ log (Vmax) + Año
Div.Simpson	Div.Simpson ~ log (Vmax) + Hábitat + Año
Abundancia	Abundancia ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Hábitat + log (Vmax) : Año + Hábitat : Año
AbDET	AbDET ~ log (Vmax) + Hábitat + Año + log (Vmax) : Hábitat + log (Vmax) : Año + Hábitat : Año
AbPRE	AbPRE ~ log (Vmax)

**Apéndice II.2.** Detalle de la abundancia de las morfoespecies encontradas en los tanques de *A. distichantha* en distintos hábitats (Abierto, Borde, Cerrado) durante los cuatro muestreos (2010, 2012, 2013, 2016).

Morfoespecie	Abundancias totales (Año-Hábitat)											
	2010			2012			2013			2016		
	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado
Planorbidae sp. 5789	0	0	0	0	0	0	3	1	0	0	0	0
Hydrophilidae sp. 5547	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hydrophilidae sp. 5553	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hydrophilidae sp. 5564	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	4
Hydrophilidae sp. 5778	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0
Psephenidae sp. 5901	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Scirtidae sp. 0936	0	0	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0
Scirtidae sp. 5545	356	118	84	304	138	60	128	71	78	202	233	227
Diptera. sp. 5561	0	6	4	4	0	0	0	0	4	0	2	1
Ceratopogonidae sp. 5555	27	12	17	9	6	1	0	0	0	11	19	4
Ceratopogonidae sp. 5563	0	4	0	0	0	0	0	0	0	35	14	9
Diptera sp. 5578	0	0	1	0	0	0	0	0	0	29	30	11
Chironomidae sp. 5551	28	59	28	0	0	0	4	8	2	36	23	12
Chironomidae sp. 5557	32	13	0	0	0	0	0	0	0	0	3	22
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Culex</i> sp. 5549	76	70	20	22	0	0	12	50	22	23	14	28
Culicidae sp. 5560	7	34	4	0	0	0	0	0	0	12	11	26
<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	3	3	0	4	1	0	9	5	0	0	0	0
Empididae sp. 5558	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3
Diptera sp. 0897	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	14	8
Diptera sp. 5565	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phoridae cf. sp. 5556	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Morfoespecie	Abundancias totales (Año-Hábitat)											
	2010			2012			2013			2016		
	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado	Abierto	Borde	Cerrado
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	7	3	17	0	0	0	3	2	1	1	0	0
<i>Eristalis tenax</i>	0	0	6	0	0	0	0	0	12	2	1	2
Syrphidae sp. 5554	1	0	6	0	1	1	0	1	3	0	0	2
<i>Stibasoma theotaenia</i>	0	7	4	1	5	2	5	3	0	4	5	2
Tipulidae sp. 5552	4	0	2	6	4	0	9	19	10	13	42	22
Tipulidae sp. 5559	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Chironomoidea sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0
Gerridae sp. 5562 cf.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

# **CAPÍTULO III - Efectos del tamaño de la planta, del hábitat y de la latitud sobre los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *Aechmea distichantha***

## **Introducción**

La estructura de las comunidades de invertebrados que habitan el fitotelma varía en función de distintas escalas espaciales (Kitching, 2001). A una escala local, los patrones de ensamblajes se explican en parte por la heterogeneidad del hábitat y a una escala global o continental, los ensamblajes de invertebrados están condicionados por el tipo de planta y el clima de la región determinado en gran medida por la latitud (Kitching, 2000).

La heterogeneidad del hábitat a escala local está determinada por el tamaño del hábitat y por la dinámica de los detritos y de la cantidad y calidad (propiedades fisicoquímicas) del agua del tanque (Kitching, 2000). El tamaño del hábitat afecta la estructura de las comunidades de invertebrados (Srivastava et al., 2008; Céréghino et al., 2010; Marino et al., 2013; Dézerald et al., 2013, 2014; Jocque y Field, 2014; Amundrud y Srivastava, 2015; Petermann et al., 2015; Romero et al., 2016). Las diferencias en la dinámica de los detritos y de la cantidad y calidad (propiedades fisicoquímicas) del agua del tanque entre plantas que crecen en hábitats expuestos al sol y a la sombra tienen un efecto sobre la estructura de las comunidades de invertebrados (Oliveira et al., 1994; López e Iglesias Ríos, 2001; Céréghino et al., 2010; Leroy et al., 2012; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016; ver sin embargo Montero et al., 2010; Rangel et al., 2017).

La heterogeneidad del hábitat a escala global o continental asociada a la variación climática determinada por la latitud afecta la estructura de las comunidades de invertebrados al aumentar la riqueza de especies leñosas y herbáceas, invertebrados y vertebrados al aproximarse al ecuador (Pianka, 1966; Willig et al., 2003; Schemske y Mittelbach, 2017; ver sin embargo Kindlmann et al., 2007). Este aumento de la diversidad puede explicarse a partir de (a) la Teoría del Tiempo, que establece que las regiones más antiguas tienen comunidades más ricas y las regiones cálidas son más antiguas, (b) la teoría de la heterogeneidad espacial que sostiene que hacia el ecuador el hábitat es más complejo y esto se traduce en comunidades más complejas, (c) la hipótesis de la competencia basada en que la competencia se incrementa a través de los trópicos y esto genera nichos más pequeños que permiten la existencia de un mayor número de especies, (d) la hipótesis de la predación en la que los predadores aumentan hacia el ecuador producto de los aumentos de productividad y esto limita las poblaciones

de las presas y las hace más diversas, (e) la teoría de la estabilidad climática que se fundamenta en que los climas más estables permiten el desarrollo de especializaciones y adaptaciones y (f) la hipótesis de la productividad en la que se establece que mayor productividad se asocia a mayor diversidad (Pianka 1966; Schemske y Mittelbach, 2017). Actualmente algunas aproximaciones que intentan explicar los patrones de variación de la diversidad a lo largo de gradientes latitudinales y las causas que los originan tienen en un enfoque que contempla una multiplicidad de factores y el número de hipótesis formuladas se ha incrementado notablemente (Willing et al., 2003).

Algunos estudios sobre la diversidad en fitotelma muestran patrones similares (Kitching, 2001; Srivastava, 2005), mientras otros muestran el patrón opuesto debido al rol de algunos predadores superiores (Buckley et al., 2003; Romero et al., 2016). La mayor riqueza específica y complejidad de las redes tróficas cerca del ecuador estaría asociado a las condiciones climáticas. El clima puede tener efectos indirectos y directos sobre los organismos del fitotelma. Las mayores temperaturas y precipitaciones tienen un efecto positivo sobre la productividad y por consiguiente sobre la producción de detritos, que constituyen la principal fuente de energía de los fitotelmata. A su vez, el régimen de temperatura afecta la longitud de la estación de crecimiento en animales poiquilotermos (todos los de fitotelmata) (Dézerald et al., 2018). Todos estos filtros ambientales seleccionan a las especies que pueden habitar el fitotelma (Kitching, 2000).

La distribución de algunas especies de predadores del fitotelma (e.g. *M.r modesta*) está limitada por las condiciones climáticas dadas por las bajas temperaturas y las bajas precipitaciones (Amundrud et al., 2018). La mayoría de las ninfas de Odonata se encuentran en hábitats acuáticos de agua dulce como arroyos y estanques y algunas especies habitan en el fitotelma de plantas de bromelias (Kitching 2000). En todo el mundo, ninfas de 11 especies de Odonata fueron encontradas habitando estos microcosmos (Srivastava et al., 2005) y su presencia y/o abundancia pueden ser afectadas por las características del hábitat determinado por el tamaño del tanque (se encuentran/son más abundantes en plantas grandes) (Srivastava et al., 2005.) y por las distintas condiciones derivadas de la cobertura vegetal (las plantas de sol tienen más individuos que las de sombra) (Srivastava et al., 2005). La presencia de Odonata ha sido registrada en el fitotelma de plantas de *A. distichantha* ubicadas al norte del Chaco Húmedo (Iriart et al., 2003; Muzón et al., 2009), pero no en el fitotelma de plantas ubicadas al sur de este (Montero et al., 2010).

En Argentina, el Chaco Húmedo se ubica al este de las provincias de Formosa, Chaco y Santa Fe, y una pequeña porción al noroeste de Corrientes (Cabrera, 1971). Esta región se caracteriza por la dominancia de bosques xerofíticos y sabanas (Morello y Adámoli, 1974), entre los que se destacan los quebrachales de *S. balansae* (Lewis,

1991). El clima es templado-cálido y húmedo, con lluvias estivales de 800 a más de 1.000 mm anuales y presenta una estación seca invernal de duración variable (Burgos, 1970). A lo largo del gradiente latitudinal del Chaco Húmedo varían las temperaturas máximas y mínimas, siendo más frecuentes las heladas hacia el sur (Lewis y Pire, 1981). Dentro del quebrachal existe heterogeneidad debida al microrrelieve (Barberis et al., 2002) y asociada con una marcada heterogeneidad en la estructura y en la composición de la vegetación (Barberis et al., 1998, 2002). En el sotobosque del quebrachal habitan densas colonas de bromeliáceas entre las que se encuentra *A. distichantha* (Barberis et al., 2002, 2005, 2014) una bromeliácea que forma un tanque entre la base de sus hojas en el que se acumula agua de lluvia, detritos y habitan comunidades de invertebrados (Montero et al., 2010). Se han realizado numerosos estudios sobre la estructura y composición de invertebrados que habitan el fitotelma de *A. distichantha* en diversos quebrachales del Chaco Húmedo (Torales et al., 1972; Iriart et al., 2003; Rubio y Meza Torres, 2005; Montero et al., 2010). Sin embargo, son escasos los estudios que analicen los efectos del hábitat (i.e. sotobosque vs. áreas abiertas), y hasta el momento no hay estudios que evalúen los cambios en la estructura y composición de invertebrados del fitotelma a lo largo de un gradiente latitudinal.

### **Objetivo específico**

- Evaluar los efectos del tamaño de la planta, del hábitat y de la latitud sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de los ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma de *A. distichantha*.

### **Hipótesis y predicciones**

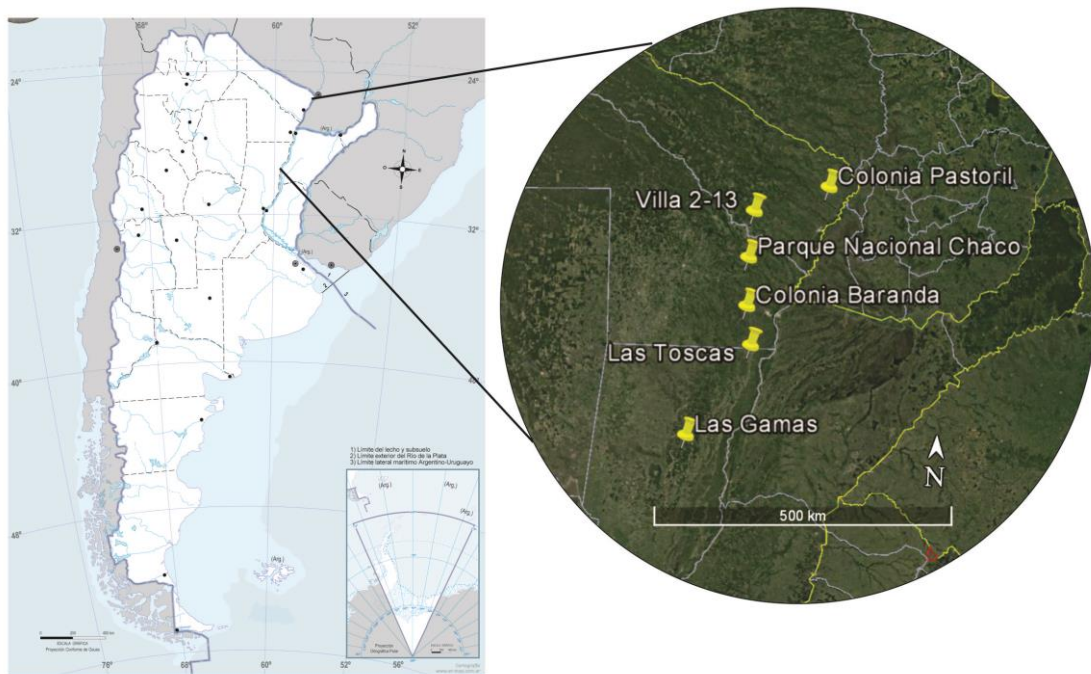
- H<sub>III-1</sub>. Las diferencias en las condiciones ambientales entre sitios ubicados a lo largo de un gradiente latitudinal influyen sobre la productividad primaria de los bosques y por consiguiente en la disponibilidad de recursos.
  - P<sub>III-1-1</sub>. Las plantas de los sitios ubicados a menores latitudes tienen mayor cantidad de hojarasca en sus tanques que las de sitios ubicados más al sur.
- H<sub>III-2</sub>. Las características del tanque y la disponibilidad de recursos afectan la abundancia y diversidad de los ensambles de invertebrados a lo largo del gradiente latitudinal.
  - P<sub>III-2-1</sub>. Las plantas que se encuentran en los hábitats cerrados tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad que las que se encuentran en hábitats abiertos.

- P<sub>III-2-2</sub>. Las plantas más grandes tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad de invertebrados en sus fitotelmata que las más pequeñas.
- P<sub>III-2-3</sub>. En los sitios ubicados a menores latitudes las plantas tienen mayores abundancias, riqueza y diversidad de invertebrados en sus fitotelmata que en los sitios ubicados más al sur.
- H<sub>III-3</sub>. Las especies que componen el ensamble de invertebrados del fitotelma difieren en sus ciclos de vidas, grupo trófico al que pertenecen, características fisiológicas y adaptaciones a la sequía.
  - P<sub>III-3-1</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre los distintos hábitats.
  - P<sub>III-3-2</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre plantas de distintos tamaños.
  - P<sub>III-3-3</sub>. La composición específica de los invertebrados del fitotelma es diferente entre sitios ubicados a distintas latitudes.

## Materiales y métodos

### Muestreo

A lo largo de un gradiente latitudinal varían las condiciones climáticas (e.g. radiación, temperatura) (Bonan, 2002). Sin embargo, debido a que muchos otros gradientes también pueden afectar la diversidad de especies (Huston, 1994; Givnish, 1999), los estudios que analicen las variaciones en diversidad del fitotelma a lo largo de un gradiente latitudinal deberían realizarse en las mismas comunidades vegetales. Por esto, se seleccionaron seis sitios con bosques de *S. balansae* siguiendo una línea que recorriera de sur a norte el sector este del Chaco Húmedo (Fig. 3.1). Este gradiente latitudinal abarca desde el extremo norte de Argentina hasta el límite austral de distribución de *A. distichantha*. A lo largo de este gradiente de 500 km aproximadamente, los sitios seleccionados están separados entre sí por al menos 80 km. Los quebrachales ubicados más al norte presentan mayor riqueza de especies leñosas (Lewis et al., 1994) y generalmente están cercanos a bosques mixtos densos o bosques chaqueños (Lewis, 1991; Morello y Adámoli, 1974). Por ello, para la selección de los quebrachales se puso especial atención en la composición de especies leñosas y en el estado de conservación del bosque y del sotobosque. En la Tabla 3.1 se detalla su ubicación geográfica, su estado de conservación, así como la estación biológica más cercana a los mismos.



**Figura 3.1.** Ubicación de los seis sitios (quebrachales de *S. balansae*) en los que se realizó el muestreo del fitotelma de plantas de *A. distichantha*, a lo largo de un gradiente latitudinal en el este del Chaco Húmedo.

**Tabla 3.1.** Detalle de los sitios (quebrachales de *S. balansae*) donde se realizaron los muestreos del fitotelma de plantas de *A. distichantha*, a lo largo de un gradiente latitudinal en el este del Chaco Húmedo.

Sitio	Provincia	Departamento	Latitud	Longitud	Breve descripción del sitio	
Sitio.1	"Las Gamas"	Santa Fe	Vera	-29° 33' 8.99"	-60° 23' 45.30"	"Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa"
Sitio.2	"Las Toscas"	Santa Fe	General Obligado	-28° 9' 45.29"	-59° 19' 39.20"	Estancia privada
Sitio.3	"Colonia Baranda"	Chaco	San Fernando	-27° 34' 41.59"	-59° 24' 54.50"	Estancia privada
Sitio.4	"Parque Nacional Chaco"	Chaco	Sargento Cabral	-26° 50' 57.19"	-59° 36' 30.39"	Parque Nacional Chaco-ANPN
Sitio.5	"Villa 2-13"	Formosa	Pirané	-26° 8' 58.40"	-59° 20' 58.19"	Instituto de Silvicultura-UNF
Sitio.6	"Colonia Pastoril"	Formosa	Formosa	-25° 44' 39.3"	-58° 7' 29.39"	Estancia privada

-En el verano de 2016, en cada sitio se seleccionaron 20 plantas de *A. distichantha* (10 plantas de sotobosque y 10 de áreas abiertas) a lo largo de un gradiente de tamaño (garantizando que esté representado todo el gradiente de tamaño que se encuentra en el campo), desde plantas pequeñas hasta grandes, pero no reproductivas (Amadeo et al., 2017). Las plantas estaban a más de 5 m de distancia entre sí. En el campo, se tomó una fotografía hemisférica del canopy de cada planta con una Cámara Olympus E-420 provista de lente Olympus Zuiko ED8mm f3.5 Fisheye. Las fotografías se analizaron en gabinete con el software Gap Light Analyzer v 2.0 (Frazer et al., 1999) para calcular el porcentaje de cobertura de canopy sobre cada planta.

A cada planta se le midió su altura, diámetro mayor y transversal para caracterizar su tamaño y se le tomó una fotografía desde arriba, junto a un objeto de área conocida para calcular el área de captura mediante el programa ImageJ 1.50I (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, de dominio público) (Cavallero et al., 2009). Además, se midió el pH del agua del tanque con una sonda multiparamétrica (pHTest-Oakton Instruments) (Tabla 2.1 Capítuloll, Figura 3.2). Luego, las plantas fueron cuidadosamente descalzadas del suelo, el volumen de agua fue medido con probetas y filtrado en el campo. Finalmente, las plantas fueron transportadas en bolsas plásticas hacia la estación biológica más cercana para su procesamiento.



**Figura 3.2.** Fotografías que ilustran parte del trabajo de campo realizado durante el muestreo a lo largo del gradiente latitudinal: (a): parte del equipo de trabajo perteneciente a la Cátedra de Ecología de la FCA-UNR en la entrada al Parque Nacional Chaco, (b): las plantas fueron cuidadosamente seleccionadas y descalzadas (c): cuando fue posible, el volumen máximo se estimó en el campo (d): su contenido se filtró a través de los tamices y luego las plantas fueron acondicionadas para su transporte a la estación biológica.

En la estación biológica, las plantas se colocaron dentro de un balde y se les agregó un volumen conocido de agua (ml) hasta completar la capacidad del tanque de la planta. El contenido máximo de agua del tanque se estimó como el volumen de agua agregado menos el agua que drenó al balde. Cada planta se desmanteló hoja por hoja sobre un recipiente y se seleccionó y midió la longitud de la hoja más larga. La hojarasca capturada por la planta se removió con agua, y luego, el agua y la hojarasca fueron filtradas a través de tamices de 2000  $\mu\text{m}$ , 850  $\mu\text{m}$  y 150  $\mu\text{m}$  (twente Metaalgaas BV, Hengelo, The Netherlands). El residuo fue colocado en bandejas blancas y se buscó meticulosamente la macrofauna presente (i.e. animales que pueden ser divisados a ojo descubierto) utilizando pinzas y pipetas descartables (Fig. 3.3). Los individuos de la macrofauna fueron preservados en alcohol (70%) y la hojarasca de los tamices envuelta en papel para ser transportada al laboratorio.



**Figura 3.3.** Fotografías que ilustran parte de trabajo realizado en las estaciones biológicas durante el muestreo a lo largo del gradiente latitudinal: (a): se estimó el volumen máximo de agua del tanque de la planta, (b): la hojarasca capturada por la planta se removió con agua y fue filtrada, (c), (d) y (e): se separó meticulosamente la macrofauna presente.

En el laboratorio, la hojarasca, así como las láminas y vainas de las hojas más largas, fueron secadas a 70°C hasta peso constante y pesados con balanzas de precisión (Scaltec SBA52, máx = 2200 g; d = 0.01 g y Scaltec SBA32, máx = 120 g; d = 0.0001 g). Para analizar la partición de la biomasa entre vainas y láminas se utilizó la proporción de peso de la vaina respecto al peso total de la hoja más larga.

Para cada planta se identificaron y contaron todos los individuos de la macrofauna presente. La identificación se realizó a nivel de 'morfoespecie', tal como fuera realizado por otros autores (Stork, 1987; Cotgreave et al., 1993; Lawton et al., 1998; Morse et al., 1988; Richardson, 1999; Armbruster et al., 2002; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010). A cada morfoespecie se le asignó un número que corresponden a la colección de la Facultad de Ciencias Agrarias-UNR y se condice con la información que se encuentra en la base de datos del BGW (Bromeliad Working Group: <http://www.zoology.ubc.ca/~srivast/bwg/>). Aquellas morfoespecies que no tienen un número asignado aún no fueron ingresadas a la colección).

Las morfoespecies fueron asignadas a distintos grupos tróficos (e.g. detritívoros, herbívoros, predadores) (Stehr, 1991; Borrer et al., 1992; Morrone y Coscarón, 1998; Coscarón et al., 1999). Se sacaron fotos (TSDT-Tucsen Camera- S/N:K110209011, 10MP) de las morfoespecies en la lupa Wild Heerbrugg 50X.

## Análisis de datos

Para cada sitio y hábitat se calcularon los valores correspondientes a la riqueza, equitatividad (índice de Pielou) y diversidad (índice de Simpson) con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011; MacDonald et al., 2017).

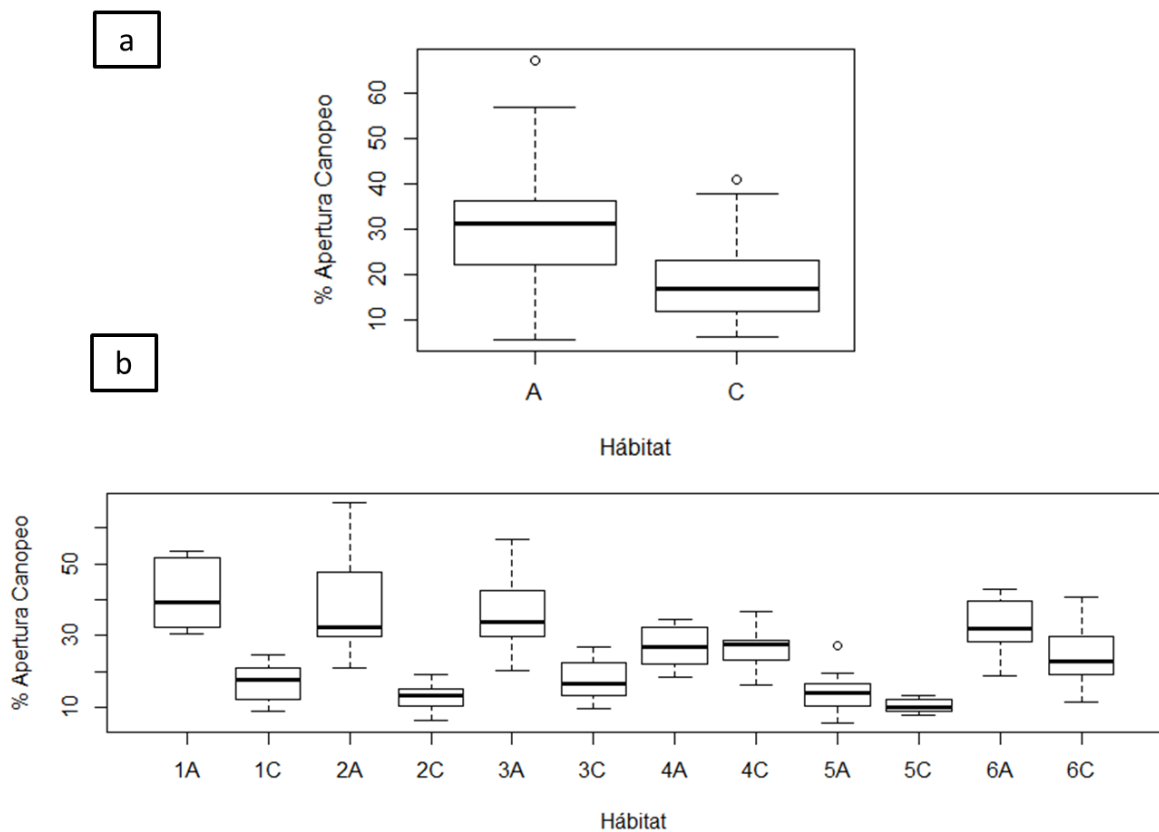
Para los caracteres que describen a las plantas, al tanque y a los ensambles de invertebrados se trabajó con modelos lineales generalizados. Los datos de los muestreos se analizaron como un experimento factorial de dos factores (sitio x hábitat) y se consideró al tamaño de la planta (peso seco de la planta o el volumen máximo del tanque) como una covariable. El ANCOVA (análisis de la covariancia) se realizó con la función glm del paquete stats en R (Crawley, 2013). Las covariables fueron transformadas mediante la función logaritmo, ya que son buenos predictores de ensambles de invertebrados y de procesos ecosistémicos (Armbruster et al., 2002; Petermann et al., 2015; Lecraw et al., 2017).

Para cada uno de los modelos analizados se controlaron los supuestos de normalidad y de homocedasticidad. Para todas las variables se utilizaron distribuciones gaussianas, excepto para la abundancia y la riqueza que se utilizaron distribuciones quasi-Poisson ya que se trata de variables discretas (Crawley, 2013). Se seleccionó el modelo mínimo a través de la función step en R que utiliza el criterio de Akaike (Crawley, 2013). Posteriormente, se realizaron comparaciones múltiples para evaluar si existían diferencias significativas entre los distintos niveles de los factores o sus combinaciones, a través del paquete multcomp en R (Crawley, 2013).

Para analizar el efecto del sitio y del hábitat sobre la composición de invertebrados se realizó un análisis de la varianza multivariado (PERMANOVA) con el paquete Vegan en R (Oksanen, 2011). Luego con el paquete RVAideMemoire en R se realizaron las comparaciones múltiples (<https://cran.r-project.org>). También se realizó un ordenamiento NMDS (Non-Metric-Multidimensional-Scaling) con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011) utilizando como medida de disimilitud la 'distancia a la cuerda' o 'distancia Euclídea reducida'. Finalmente se trabajó con el paquete Hmisc en R (Harrell y Harrell, 2018) para analizar las correlaciones entre los ejes del NMDS y las variables del hábitat, así como entre los ejes del NMDS y la matriz de invertebrados. Por último, se calculó el 'Valor Indicador' de las especies con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011).

## Resultados

En los sitios en los que se realizaron los muestreos, la apertura de canopy de las plantas ubicadas en hábitats abiertos fue superior a la de las plantas ubicadas en hábitats cerrados ( $F_{1,118} = 46.41$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 3.4a) y hubo diferencias significativas entre las distintas combinaciones de hábitat  $\times$  sitio (ANOVA-Sitio  $\times$  hábitat:  $F_{11,108} = 18,07$ ,  $P < 0,001$ ). En los sitios ubicados más al sur las diferencias de apertura de canopy fueron mayores entre hábitats que en los sitios ubicados más al norte (Fig. 3.4b).



**Figura 3.4.** Apertura de canopy (%) en los dos hábitats (A: abierto y C: cerrado) en los que fueron muestreadas las plantas de *A. distichantha*: (a) para todos los sitios juntos y (b) para cada sitio en particular. Los sitios (1 a 6) están ordenados de mayor a menor latitud. Las cajas representan el 2<sup>do</sup> y 3<sup>er</sup> cuartil, las barras al 1<sup>ero</sup> y 4<sup>to</sup> y la línea es la mediana.

### Efectos del tamaño, del hábitat y de la latitud sobre los caracteres de las plantas

Para la altura, el diámetro promedio, el área de captura y la fracción de la vaina se observó un efecto significativo de la biomasa de las hojas más largas (Tabla 3.3). Las plantas más grandes (i.e. hojas más largas de mayor peso) eran más altas, tuvieron mayor diámetro

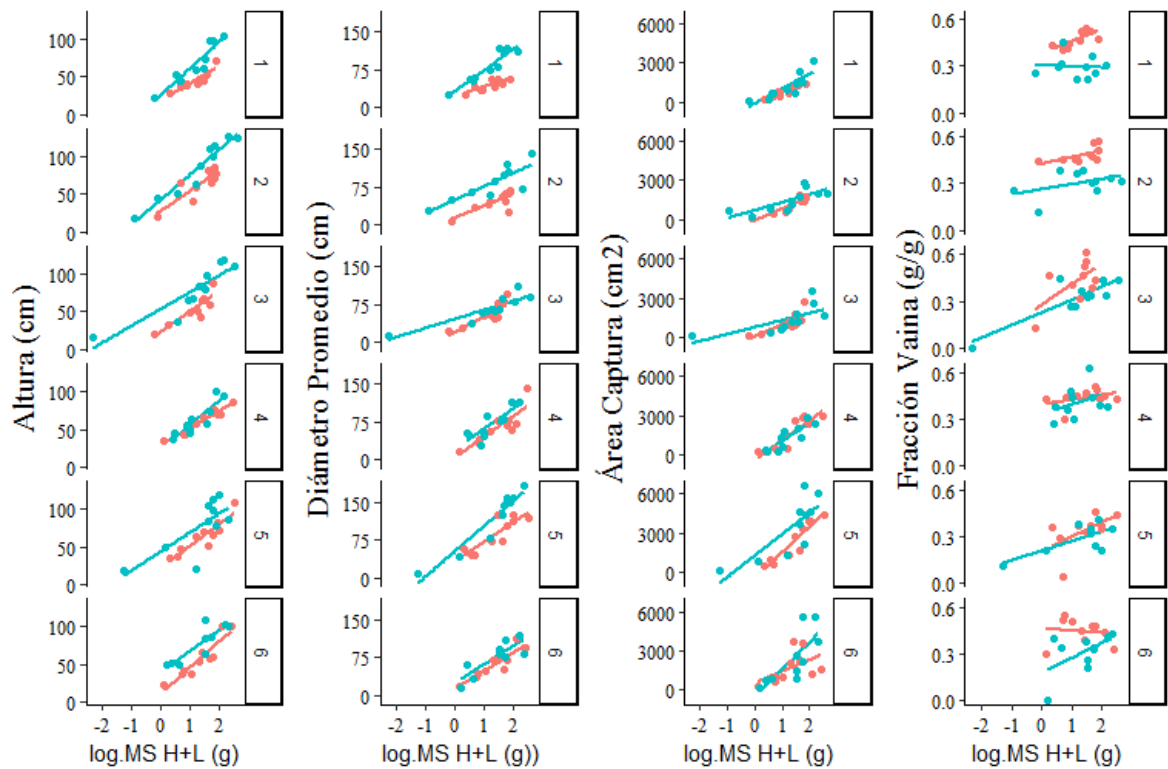
promedio, mayor área de captura y partitionaron más biomasa a las vainas (salvo para el hábitat abierto del sitio 6) (Fig. 3.5).

Las plantas de hábitats cerrados fueron más altas y tuvieron mayor área de captura que las plantas de hábitats abiertos (Tabla 3.3, Fig. 3.5). Para el diámetro promedio y la partición de biomasa a vainas se registraron interacciones hábitat  $\times$  sitio (Tabla 3.3). Para la mayoría de los sitios las plantas de hábitats cerrados tuvieron mayores diámetros promedios y asignaron una mayor proporción de biomasa a las vainas, pero en algunos sitios (4 y 5) no se registraron diferencias entre hábitats (Fig. 3.5).

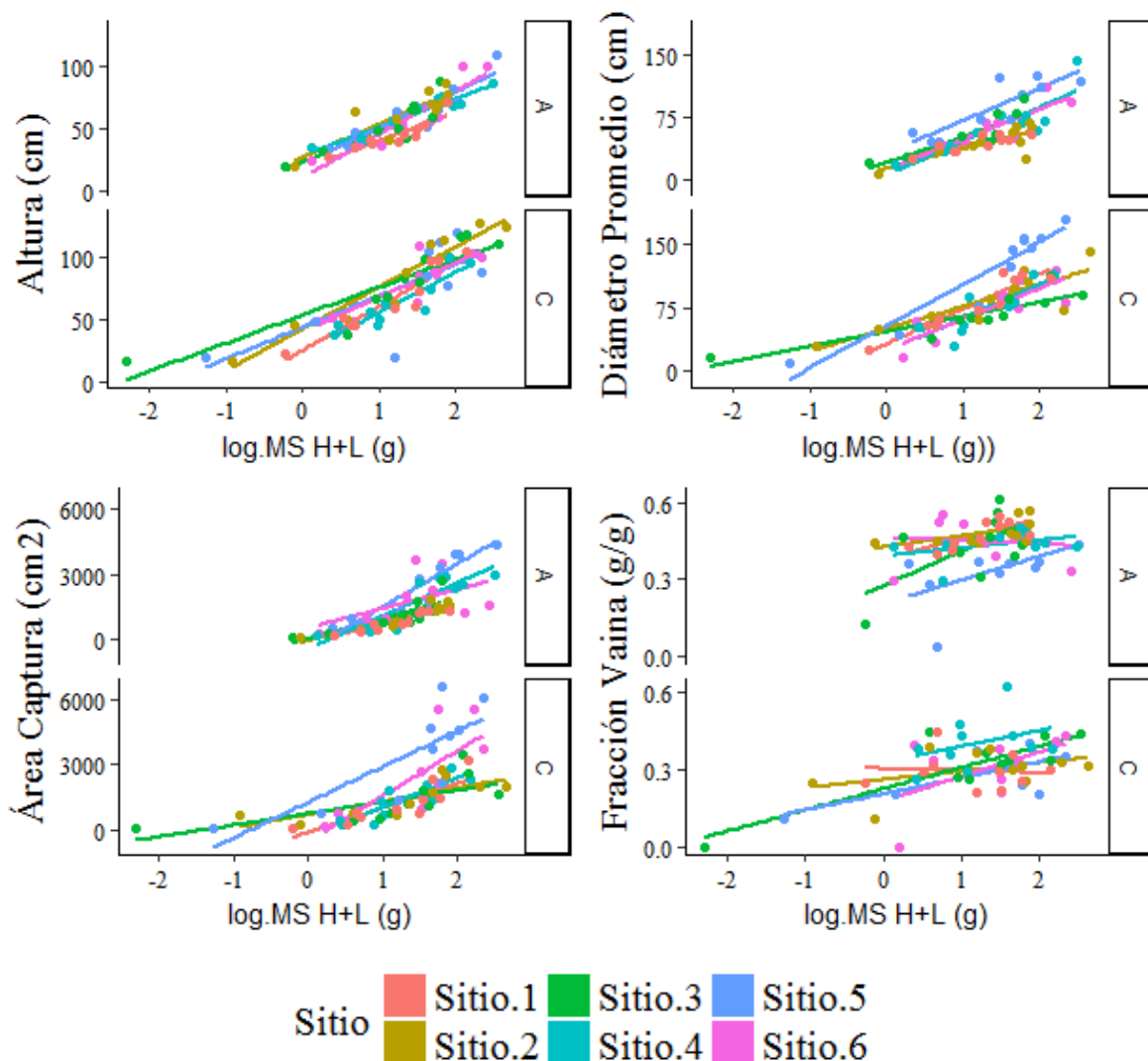
Se registraron diferencias en la altura, el diámetro promedio y el área de captura de las plantas entre sitios (Tabla 3.3), pero esto no estuvo asociado al gradiente latitudinal (Fig. 3.6).

**Tabla 3.2.** Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con la morfología (altura, diámetro promedio y área de captura) y la partición de la biomasa (fracción de la vaina) de *A. distichantha* en función de la biomasa de la hoja más larga, el hábitat, el sitio y sus interacciones. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominador (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice III.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	Biomasa (H+L)			Hábitat			Sitio			Biom (H+L) × Sitio			Sitio × Hábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
Altura	1,112	369,9	<b>&lt;0,001</b>	1,112	71,7	<b>&lt;0,001</b>	5,112	4,2	<b>0,002</b>						
Diámetro promedio	1,102	324,4	<b>&lt;0,001</b>	1,102	79,4	<b>&lt;0,001</b>	5,102	17,4	<b>&lt;0,001</b>	5,102	6,4	<b>&lt;0,001</b>	5,102	4,0	<b>0,002</b>
Área de captura	1,107	150,0	<b>&lt;0,001</b>	1,107	9,3	<b>0,003</b>	5,107	11,7	<b>&lt;0,001</b>	5,107	5,0	<b>&lt;0,001</b>			
Fracción vaina (H+L)	1,106	37,2	<b>&lt;0,001</b>	1,106	49,6	<b>&lt;0,001</b>	5,106	39,2	<b>0,003</b>				5,106	3,1	<b>0,012</b>



**Figura 3.5.** Variación de la altura, diámetro promedio, área de captura y fracción de biomasa de la hoja asignada a la vaina (hoja más larga) a lo largo de un gradiente de tamaño ( $\log MS\ H+L$ ) en plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto, Azul: Cerrado) en los seis sitios muestreados. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.



**Figura 3.6.** Variación de la altura, diámetro promedio, área de captura y fracción de biomasa de la hoja asignada a la vaina (hoja más larga) a lo largo de un gradiente de tamaño (log MS H+L) en plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (A: abierto, C: cerrado) en los seis sitios muestreados. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

Efectos del tamaño, del hábitat y de la latitud sobre los caracteres del fitotelma de *Aechmea distichantha*

Las plantas más grandes de hábitats abiertos presentaron tanques más grandes que las de hábitats cerrados (Tabla 3.4, Fig. 3.7). Para los caracteres que describen el tanque se registró un efecto del volumen máximo de agua que puede contener la planta (Tabla 3.4). A mayor volumen máximo, el pH del agua del tanque disminuyó, salvo para el hábitat cerrado del sitio 1 (Fig. 3.7). Para la materia orgánica en cambio, a mayor volumen máximo, las plantas tuvieron mayor contenido de materia orgánica total y de todas sus fracciones (Fig. 3.8).

Los hábitats cerrados presentaron menores valores de pH en los sitios 3, 4 y 6 y mayores en el sitio 1, mientras que los sitios 2 y 5 no mostraron diferencias entre hábitats. El sitio 5 siempre presentó menores valores que el resto (Tabla 3.4, Fig. 3.7). El hábitat cerrado en los sitios 1, 2, 5 y 6 tuvo mayor contenido de materia orgánica gruesa y total que el abierto. Las plantas del hábitat cerrado tuvieron mayor contenido de materia orgánica fina y media que las plantas de hábitats abiertos ( $P < 0.05$ ). Las plantas del sitio 5 presentan mayores contenidos de materia orgánica fina ( $P < 0.05$ ) que el resto de los sitios salvo el sitio 4 (Tabla 3.4, Fig. 3.8).

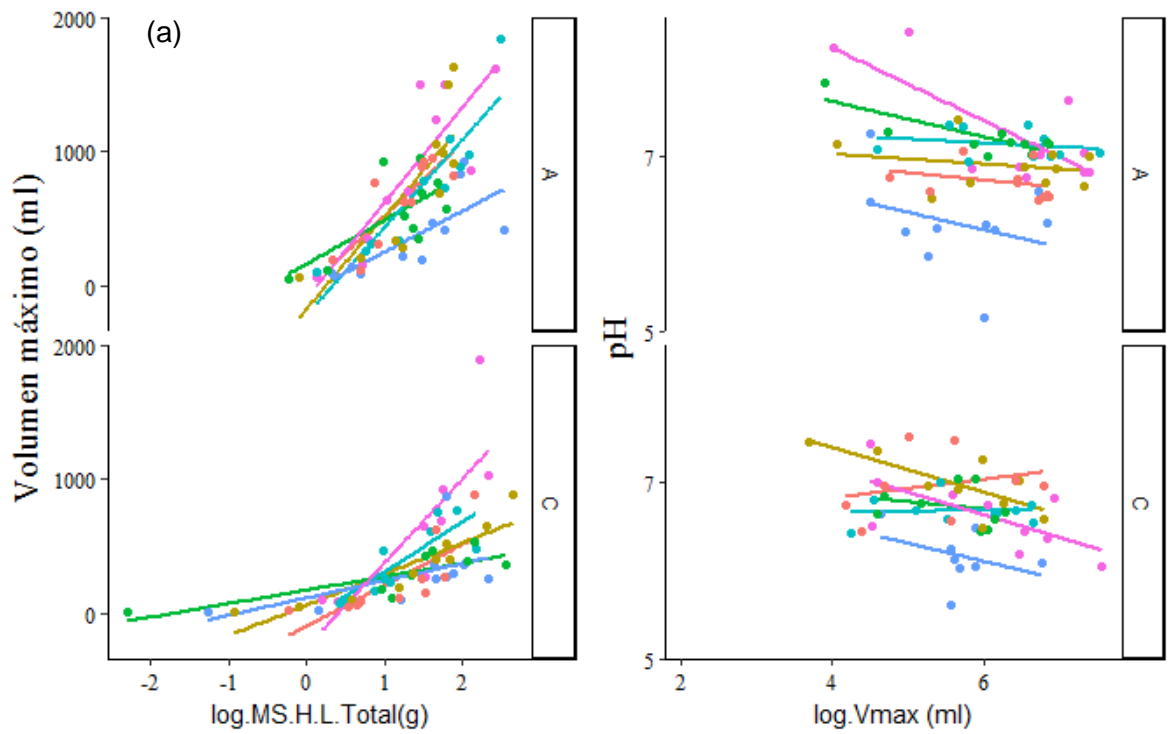
**Tabla 3.3.** Resultados de los ANCOVAs para variables relacionadas con las características del tanque de las plantas de *A. distichantha* en función de la (a) biomasa de la hoja más larga o (b) el volumen máximo del tanque, el hábitat, el sitio y sus interacciones. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominador (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice III.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas (P < 0,05).

(a)

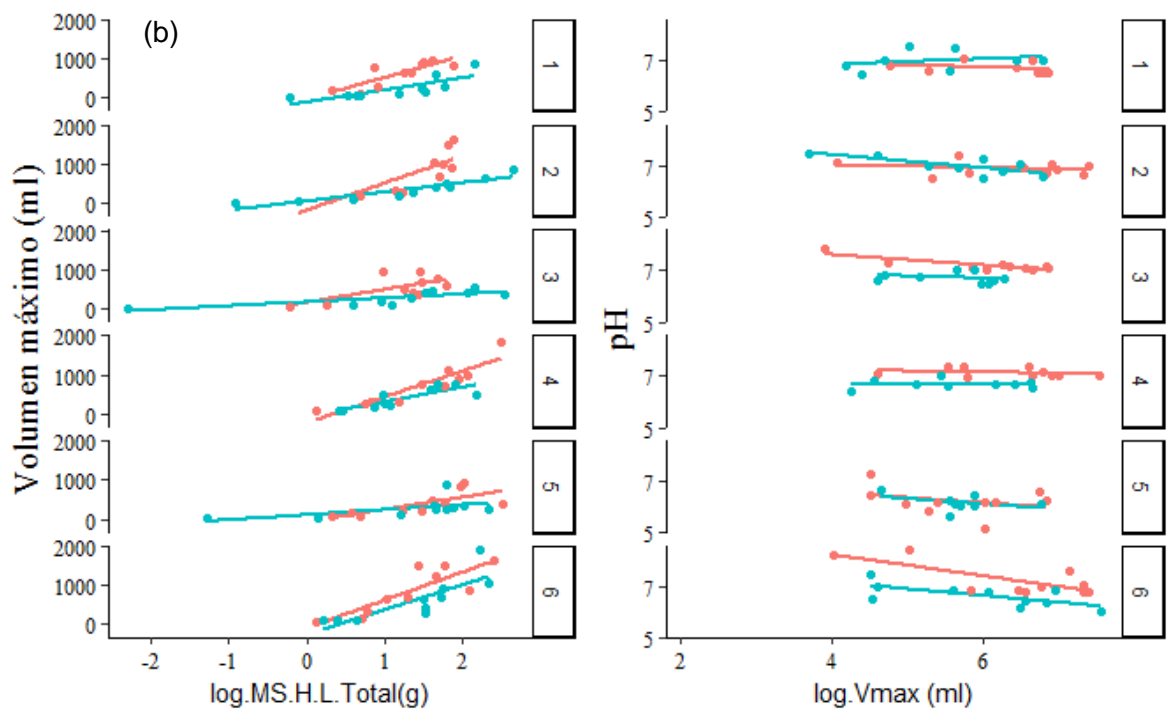
Variable	Biomasa (H+L)			Hábitat			Sitio			Biomasa x Hábitat			Biomasa x Sitio			Sitio*hábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
Vmax	1,106	149,7	<b>&lt;0,001</b>	1,106	37,5	<b>&lt;0,001</b>	5,106	6,7	<b>&lt;0,001</b>	1,106	27,3	<b>&lt;0,001</b>	5,106	6,5	<b>&lt;0,001</b>			

(b)

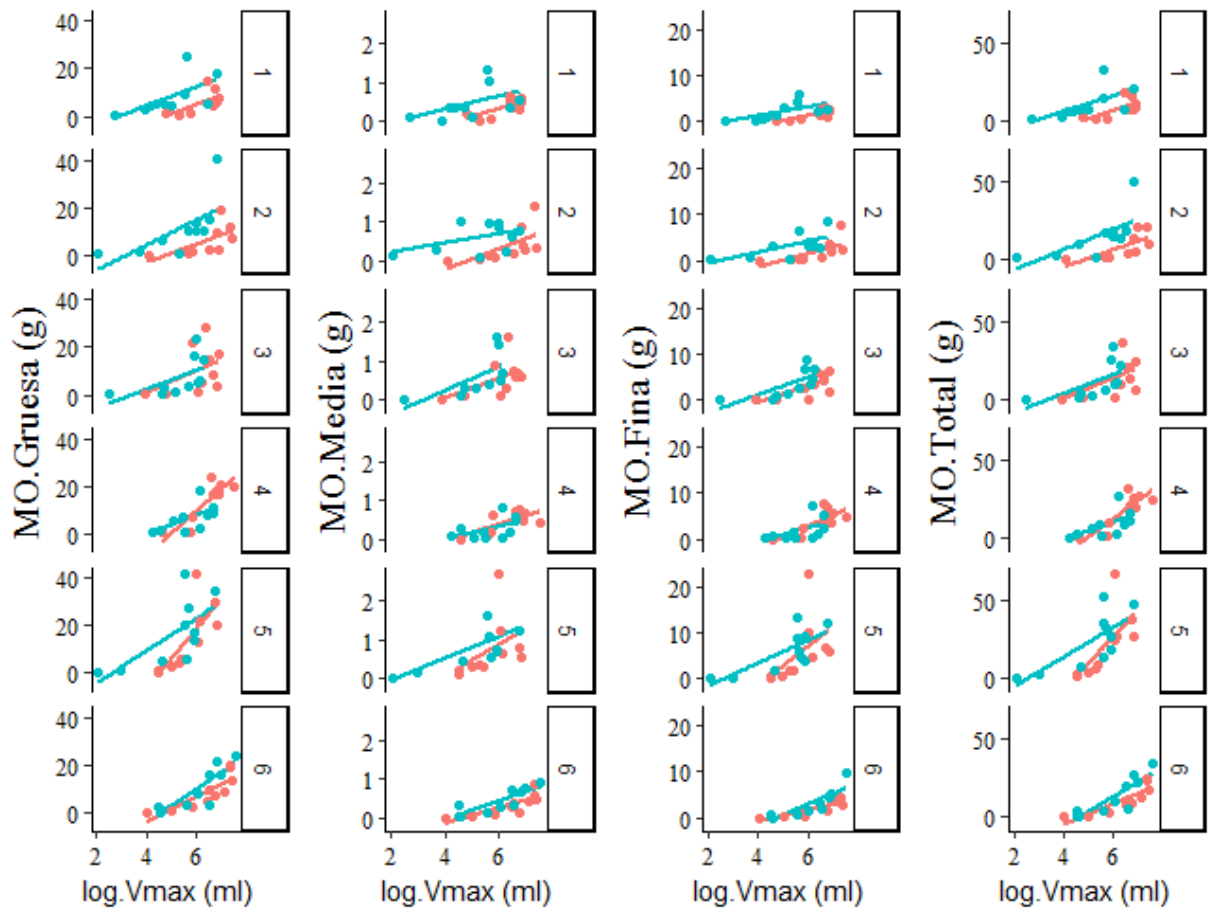
Variable	Volumen Máximo			Hábitat			Sitio			Volumen x Hábitat			Volumen x Sitio			Sitio*Hábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
pH	1,96	7,5	<b>0,007</b>	1,96	18,2	<b>&lt;0,001</b>	5,96	20,1	<b>&lt;0,001</b>				5,96	2,0	0,080	5,96	6,7	<b>&lt;0,001</b>
Mat. Orgánica Gruesa	1,107	57,0	<b>&lt;0,001</b>	1,107	9,0	<b>0,003</b>	5,107	6,2	<b>&lt;0,001</b>							5,107	2,6	<b>0,030</b>
Mat. Orgánica Media	1,111	25,8	<b>&lt;0,001</b>	1,111	7,8	<b>0,006</b>	5,111	6,4	<b>&lt;0,001</b>									
Mat. Orgánica Fina	1,107	38,3	<b>&lt;0,001</b>	1,107	9,1	<b>0,003</b>	5,107	8,7	<b>&lt;0,001</b>				5,107	2,2	0,0621			
Mat. Orgánica Total	1,107	58,1	<b>&lt;0,001</b>	1,107	10,3	<b>0,002</b>	5,107	7,7	<b>&lt;0,001</b>							5,107	2,4	<b>0,039</b>



Sitio Sitio.1 Sitio.2 Sitio.3 Sitio.4 Sitio.5 Sitio.6



**Figura 3.7.** Variación del volumen máximo en función de la biomasa de la hoja más larga y del pH del tanque de las plantas de *A. distichantha*. (a): para los distintos sitios dentro de cada hábitat (A: abierto, C: cerrado) y (b): creciendo en distintos hábitats (Rojo: abierto, Azul: cerrado) en seis sitios muestreados. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.



**Figura 3.8.** Variación en el contenido de materia orgánica total y todas sus fracciones en el fitotelma de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto, Azul: Cerrado) en seis sitios a lo largo de un gradiente de tamaño (log volumen máximo). A: materia orgánica fina, B: materia orgánica media, C: materia orgánica gruesa, D: materia orgánica total. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

#### Descripción general del ensamble de invertebrados

En las 120 plantas muestreadas en total para los seis sitios se registraron 9579 individuos de 30 morfoespecies pertenecientes a 13 familias (sin contar siete indeterminadas), cuatro órdenes (Pulmonata, Diptera, Coleoptera y uno indeterminado) y 3 clases (Gastropoda, Hirudinea e Insecta) (Tabla 3.5).

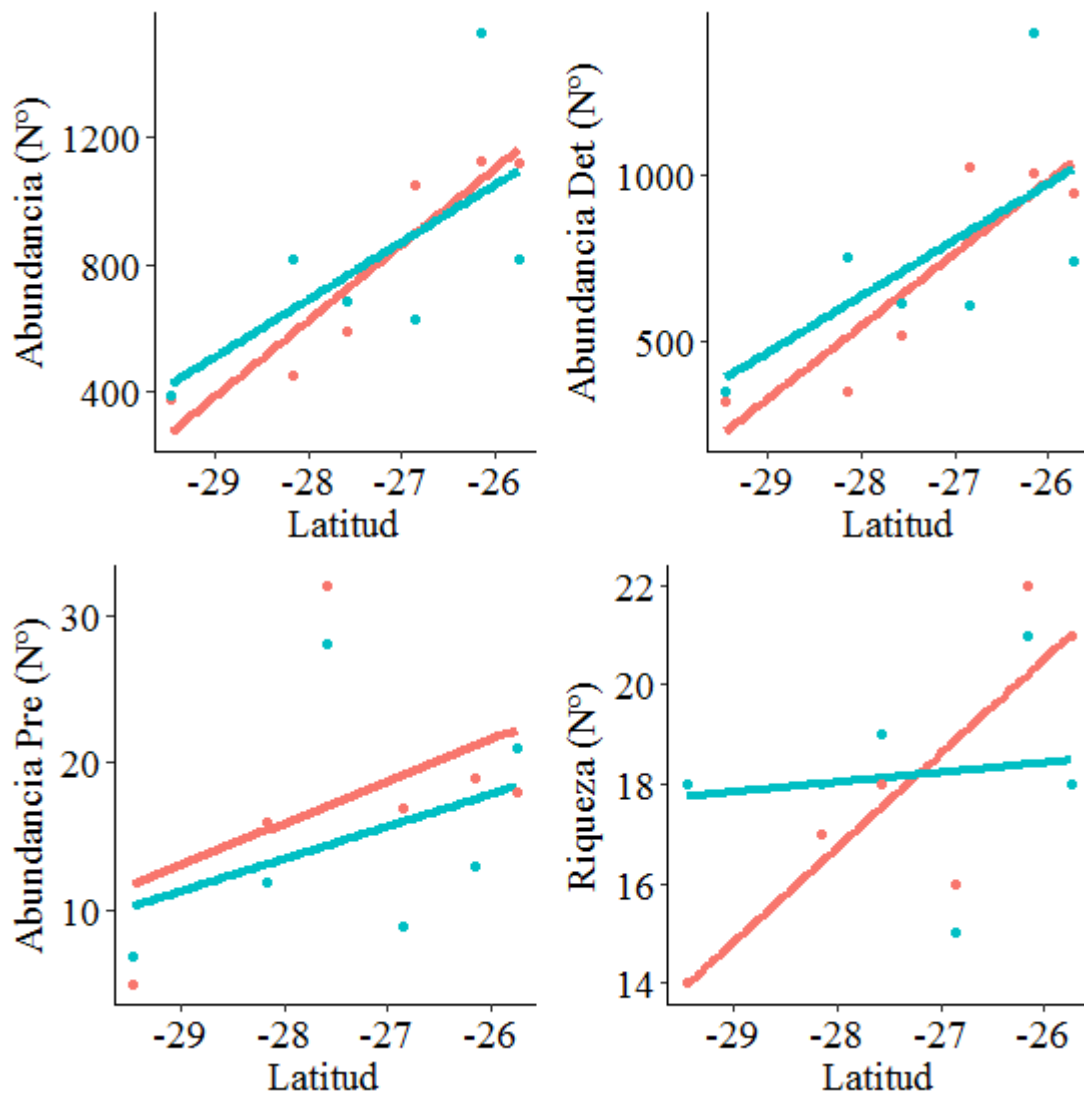
**Tabla 3.4.** Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de *A. distichantha* de los seis sitios muestreados a lo largo del gradiente latitudinal. Se detalla su posición sistemática y grupo trófico al que pertenece (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores). El número de cada morfoespecie corresponde a un número de colección como se detalla en la sección de materiales y métodos.

Clase	Orden	Familia	Morfoespecie	Grupo trófico	Abundancia
Gastropoda	Pulmonata	-	Pulmonata sp.	HER	2
Gastropoda	Pulmonata	Planorbidae	Planorbidae sp. 5789	HER	4
Hirudinea	-	-	Hirudinea sp. 5791	PRE	1
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5547	PRE	3
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae	Hydrophilidae sp. 5564	PRE	50
Insecta	Coleoptera	Elmidae	Elmidae sp cf	DET	12
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp.	DET	1
Insecta	Coleoptera	Scirtidae	Scirtidae sp. 5545	DET	4847
Insecta	Diptera	-Indeterminada	Diptera sp. 5561	-	19
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp.	-	27
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5555	-	318
Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp. 5563	-	216
Insecta	Diptera	Indeterminada	Diptera sp. 5578	DET	144
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5551	DET	421
Insecta	Diptera	-	Chironomoidea sp.	DET	35
Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5557	DET	666
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	PRE	4
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Culex</i> sp. 5549	DET	276
Insecta	Diptera	Culicidae	Culicidae sp. 5560	DET	199
Insecta	Diptera	Culicidae	<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	PRE	72
Insecta	Diptera	Empididae	Empididae sp. 5558	-	21
Insecta	Diptera	-	Diptera sp.	-	1
Insecta	Diptera	-	Diptera sp. 0897	-	86
Insecta	Diptera	-	Diptera sp. 5565	-	6
Insecta	Diptera	Psychodidae	<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	DET	539
Insecta	Diptera	Syrphidae	Syrphidae sp. 5554	DET	20
Insecta	Diptera	Syrphidae	<i>Eristalis tenax</i>	DET	155
Insecta	Diptera	Tabanidae	<i>Stibasoma theotaenia</i>	PRE	67
Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipulidae sp. 5552	DET	1362
Insecta	Coleoptera	Psephenidae	Psephenidae sp. 5901	DET	5

Coleoptera fue el orden más abundante (51,34% de los individuos) con cuatro familias (Elmidae, Hydrophilidae, Psephenidae y Scirtidae), siendo la última la más importante con el 50,6% de la abundancia total. En segundo lugar, se encuentra el orden Diptera (48,59% de los individuos) repartidos en 10 familias (sin contar cuatro indeterminadas). Dentro de este orden, la familia Tipulidae fue la que registró el mayor número de individuos (14% de la abundancia total), seguida por las familias Chironomidae (11%), Culicidae, Psychodidae y Ceratopogonidae (6% cada uno), Syrphidae (2%) y Tabanidae (menos del 1%). Para el orden Pulmonata y la clase Hirudinea se registró un bajo número de individuos: seis y uno respectivamente. Hay tres morfoespecies de las que sólo se registró un individuo ("singleton"): Hirudinea sp. 5791, Scirtidae sp. y Diptera sp. y una morfoespecie de la que se registraron sólo dos individuos ("doubleton"): Pulmonata sp.

El grupo trófico de los detritívoros fue el más abundante (91% de los individuos) y el de mayor riqueza (14 morfoespecies), seguidos por los predadores con el 2% de la abundancia y 6 morfoespecies y finalmente los herbívoros con menos del 1% de la abundancia y dos morfoespecies (el 6% restante corresponde a los individuos de las ocho morfoespecies a las que no se les pudo asignar un grupo trófico). Dentro de los detritívoros, una morfoespecie perteneciente a la familia Scirtidae (i.e. Scirtidae sp. 5545) representó el 61% de la abundancia total y el 56% dentro de los detritívoros. Dentro de los predadores, *Toxorhynchites* sp. 5422 (Culicidae) representó menos del 1% de la abundancia total, pero el 37% dentro de los predadores y *Stibasoma theotaenia* (Tabanidae) también menos del 1% de la abundancia total, pero el 34 % dentro de los predadores. Una tercera morfoespecie también fue importante dentro de los predadores: Hydrophilidae sp. 5564 con el 25% (Tabla 3.5).

En los hábitats abiertos, en la medida en que disminuyó la latitud se incrementó la abundancia total, la abundancia de detritívoros y la riqueza de especies, pero no la abundancia de predadores (Tabla 3.6, Fig. 3.9). Por el contrario, en los hábitats cerrados no se observó asociación entre estas variables y la latitud (Tabla 3.6, Fig. 3.9).



**Figura 3.9.** Variación en la abundancia total, en la abundancia de detritívoros y predadores y en la riqueza de morfoespecies registrada en cada sitio a lo largo del gradiente latitudinal para ambos hábitats (Rojo: abierto, Azul: cerrado). Cada punto representa el valor para el conjunto de 10 plantas de *A. distichantha* registrada en cada hábitat en cada sitio. Notar que la latitud presenta valores negativos, por lo que los valores más cercanos al ecuador están ubicados a la derecha del eje x.

**Tabla 3.5:** Análisis de regresión entre la latitud y las abundancias y la riqueza de morfoespecies para ambos hábitats y para hábitats abiertos y cerrados.

	General				Abierto				Cerrado			
	R <sup>2</sup>	F	gl	P	R <sup>2</sup>	F	gl	P	R <sup>2</sup>	F	gl	P
Abundancia	0,57	15,59	1,10	<b>0,003</b>	0,85	28,81	1,4	<b>0,006</b>	0,27	2,80	1,4	0,170
Abund. DET	0,54	13,63	1,10	<b>0,004</b>	0,75	16,17	1,4	<b>0,020</b>	0,26	2,79	1,4	0,170
Abund. PRE	0,08	1,98	1,10	0,190	0,00	1,01	1,4	0,370	-0,07	0,66	1,4	0,460
Riqueza	0,25	4,65	1,10	0,056	0,67	11,17	1,4	<b>0,030</b>	-0,23	0,08	1,4	0,790

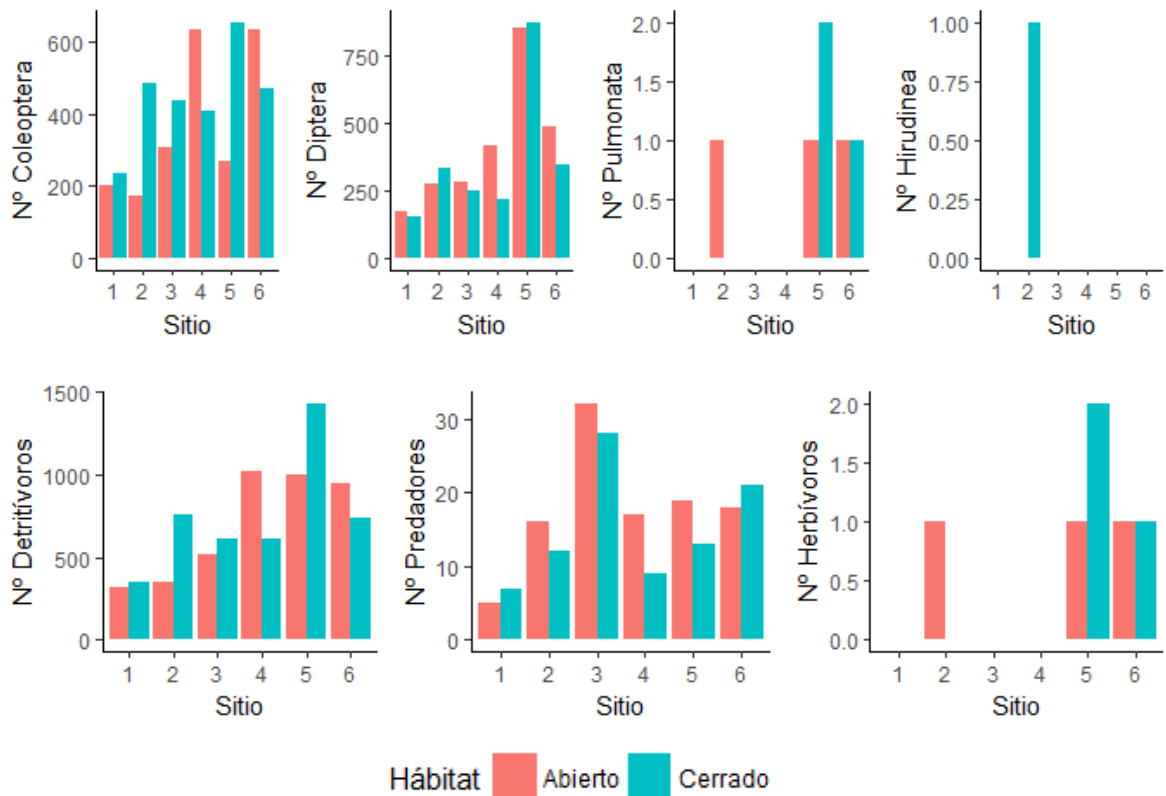
Efectos del sitio y del hábitat sobre la composición de los ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma de *Aechmea distichantha*

Los Coleoptera mostraron una tendencia a aumentar hacia el norte. Hacia el sur, los hábitats cerrados tuvieron más individuos que los abiertos y hacia el norte, en los sitios 4 y 6 ese patrón se invierte. Particularmente el sitio 5 se comportó como los sitios del sur (mayores abundancias para hábitats cerrados) y entre todos los sitios, fue el que mostró la mayor diferencia entre hábitats. Respecto de la abundancia total, los Coleoptera se ubicaron preferentemente en hábitats cerrados en los que se encontraron 2693 individuos contra 2225 en hábitats abiertos.

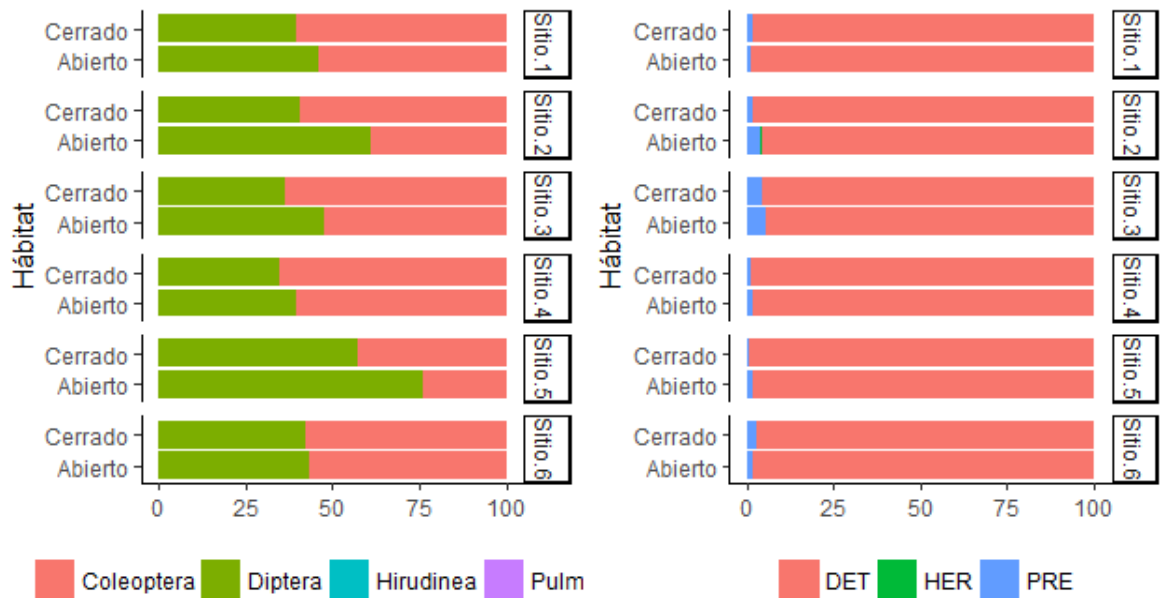
Los Diptera también mostraron una tendencia a aumentar hacia el norte y también el sitio 5 presentó mayores valores que el resto de los sitios (Fig. 3.10). Si bien no se ubicaron preferentemente en ninguno de los dos hábitats a lo largo del gradiente, se registró un total de 2480 individuos en hábitats abiertos y 2174 individuos en hábitats cerrados.

Los detritívoros se encontraron mayormente en hábitats cerrados, salvo para los sitios 4 y 6 (Fig. 3.10). En los hábitats cerrados se registraron 4512 individuos y en los hábitats abiertos 4170 individuos. La mayoría de los predadores estuvieron en hábitats abiertos, excepto en los extremos del gradiente latitudinal (1 y 6). El número de herbívoros fue bajo y en unos pocos sitios (Fig. 3.10).

Siempre la mayor importancia relativa se repartió entre los órdenes Diptera y Coleoptera (Fig. 3.11). En el sitio 5 y en menor medida en el sitio 2 se observó un aumento en la importancia relativa de los Diptera y fue siempre proporcionalmente mayor en hábitats abiertos. Esto estuvo asociado a un aumento de los Diptera y a una gran disminución de los Coleoptera en hábitats abiertos. Dentro de los grupos tróficos, la mayor importancia relativa la tuvieron los detritívoros y en un segundo lugar y con porcentajes mucho menores estuvieron los predadores (Fig. 3.11).



**Figura 3.10.** Abundancia de los distintos órdenes y de los grupos tróficos que habitan en el fitotelma de *Aechmea distichantha* en los distintos sitios y hábitats. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.



**Figura 3.11.** Abundancia relativa (%) de los distintos órdenes (Coleoptera, Diptera, Hirudinea y Pulmonata) y grupos tróficos (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores) que habitan en el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos sitios y hábitats. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

Entre los predadores, la morfoespecie más importante (*Toxorhynchites* sp. 5422) se distribuyó equitativamente entre los hábitats, el segundo (*Stibasoma thaotaenia*) fue más abundante en los hábitats abiertos y por el contrario el Hydrophilidae sp. 5564 fue más abundante en los hábitats cerrados (Tabla 3.7). No se encontró un patrón claro en la distribución de los predadores a lo largo del gradiente. Las dos morfoespecies de detritívoros más importantes: Scirtidae sp. 5545 y Tipulidae sp. 5552, se encontraron preferentemente en hábitats cerrados y las otras cinco morfoespecies en hábitats abiertos. Dos de las morfoespecies importantes de detritívoros: Tipulidae sp. 5552 y *Pericoma* cf. sp. 5544 tuvieron muy elevadas abundancias en el sitio 5 y para este mismo sitio, en función de que los Scirtidae sp. 5545 venían incrementando su abundancia de sur a norte a lo largo del gradiente, se registró una menor abundancia de la esperada si hubiese seguido esa tendencia. Para el resto de las morfoespecies de detritívoros no se observó un patrón claro a lo largo del gradiente latitudinal (Tabla 3.7).

**Tabla 3.6.** Importancia relativa (%) de los predadores y detritívoros más importantes que se encontraron habitando el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos sitios y hábitats a lo largo del gradiente latitudinal. Se detalla el grupo trófico y el número de individuos de las morfoespecies que se encuentran ordenadas en función de su abundancia. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

Morfoespecie	GT	N	Sitio						Hábitat	
			1	2	3	4	5	6	Abierto	Cerrado
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	PRE	72	1	24	13	17	13	33	51	49
<i>Stibasoma thaotaenia</i>	PRE	67	9	15	24	10	19	22	67	33
Hydrophilidae sp. 5564	PRE	50	8	0	70	4	18	0	40	60
Scirtidae sp. 5545	DET	4847	9	14	14	21	19	23	45	55
Tipulidae sp. 5552	DET	1362	3	14	13	5	56	9	40	60
Chironomidae sp. 5557	DET	666	3	7	5	36	30	18	56	44
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	DET	539	0	5	21	2	60	12	54	46
Chironomidae sp. 5551	DET	421	11	16	10	28	18	16	64	36
<i>Culex</i> sp. 5549	DET	276	18	2	1	18	27	33	59	41
Culicidae sp. 5560	DET	199	19	5	15	22	17	22	68	32

El análisis del Valor Indicador de las especies mostró que para el conjunto de todos los años Syrphidae sp. 5554 se encontró preferentemente en hábitats cerrados y *Stibasoma theotaenia* (Tabanidae) en hábitats abiertos (particularmente en el sitio 3) (Tabla 3.8). El Culicidae sp. 5560 se encontró en hábitats abiertos preferentemente para el sitio 2 y finalmente el *Toxorhynchites* sp. 5422 preferentemente en hábitats abiertos para el sitio 5. A

su vez, también hubo morfoespecies que estuvieron mayormente presentes en determinados sitios. Para el conjunto de todos los hábitats, el Hydrophilidae sp. 5564 se encontró mejor representado en el sitio 3, el Ceratopogonidae sp. en el sitio 5 (particularmente en el hábitat cerrado), el Diptera sp. 5561 en el sitio 6 dentro de los hábitats abiertos y finalmente el Syrphidae sp. 5554 en el sitio 3 dentro de los hábitats cerrados (Tabla 3.8).

**Tabla 3.7.** Valor Indicador de las especies obtenido a partir del valor de abundancias relativas y frecuencias relativas para las morfoespecies en las que se registró alguna preferencia por alguno de los hábitats (a) y/o sitios (b) analizados. Para cada morfoespecie se detalla, el grupo trófico al que pertenece (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores), el número de individuos (N), el valor indicador (VI) y la probabilidad asociada (P). Valores de P en negrita ( $P < 0,05$ ) indican asociación significativa de una morfoespecie con algún hábitat o sitio. Para estas asociaciones se detalla el hábitat o sitio con el cual está relacionado. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

(a) Comparación entre Hábitats											
Morfoespecie	Código		Todos los sitios			Sitio 1			Sitio 2		
			N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P
<i>Culicidae</i> sp.5560	Dip.112	DET	199	-	-	38	-	-	10	54	<b>0,043 (Abierto)</b>
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	Dip.435	PRE	72	18,8	0,615	1	10	1	17	35,3	0,529
<i>Syrphidae</i> sp. 5554	Dip.249	DET	20	14,2	<b>0,023 (Cerrado)</b>	2	10	1	5	40	0,084
<i>Stibasoma theotaenia</i>	Dip.250	PRE	67	35,8	<b>0,007 (Abierto)</b>	6	20	0,72	10	36	0,669

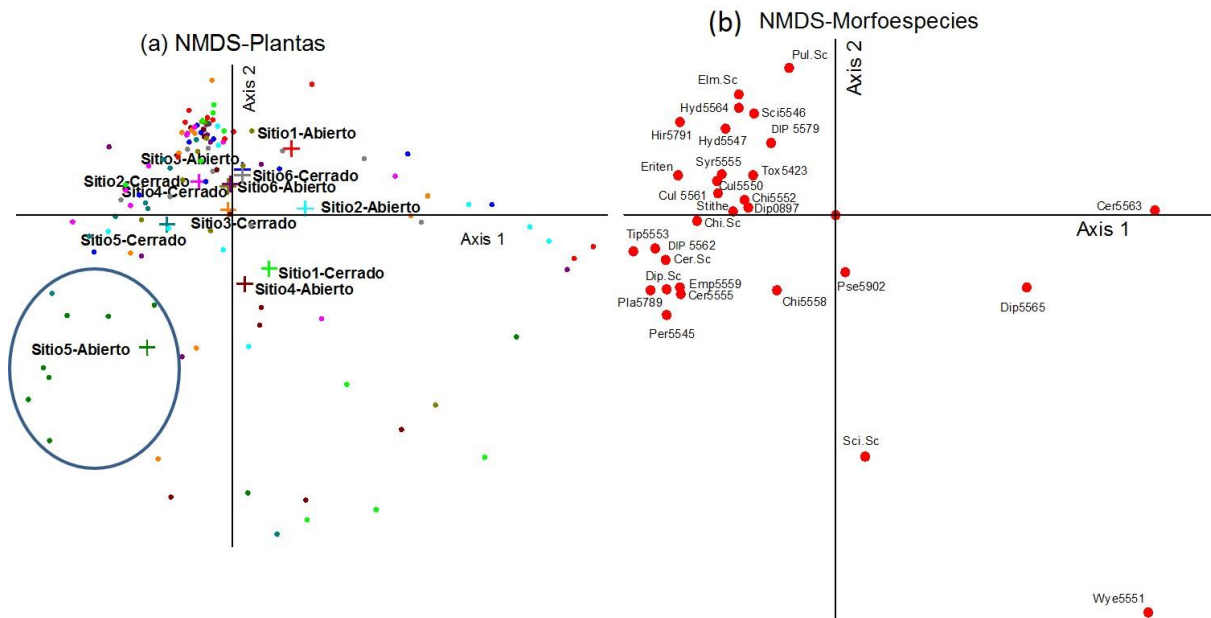
  

(a) Comparación entre Hábitats (cont.)													
Morfoespecie		Sitio 3			Sitio 4			Sitio 5			Sitio 6		
		N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P
<i>Culicidae</i> sp.5560	DET	30	-	-	44	-	-	33	-	-	44	-	-
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	PRE	9	20	0,67	12	29,2	0,749	9	50	<b>0,029 (Abierto)</b>	24	-	-
<i>Syrphidae</i> sp. 5554	DET	10	36	0,095	0	-	-	2	5	1	1	10	1
<i>Stibasoma theotaenia</i>	PRE	16	65,6	<b>0,011 (Abierto)</b>	7	35,7	0,353	13	32,3	0,881	15	36	0,498

(b) Comparación entre Sitios											
Morfoespecie		Todos los hábitats			Hábitat abierto			Hábitat cerrado			
		N	VI	P	N	VI	P	N	VI	P	
<i>Hydrophilidae</i> sp. 5564	PRE	50	24,5	<b>0,005 (Sitio 3)</b>	20	21	0,119	30	28	0,071	
<i>Diptera</i> sp. 5561	-	19	11,6	0,084	8	25	<b>0,030 (Sitio 6)</b>	11	24,5	0,056	
<i>Ceratopogonidae</i> sp.	-	27	20,7	<b>0,004 (Sitio 5)</b>	17	18,8	0,09	10	45	<b>0,001 (Sitio 5)</b>	
<i>Syrphidae</i> sp. 5554	DET	20	12,5	0,053	3	3,3	1	17	21,2	<b>0,046 (Sitio 3)</b>	

Los resultados del análisis de la variancia con permutaciones (PERMANOVA) utilizando los valores de las abundancias totales mostraron únicamente un efecto del sitio sobre la composición de invertebrados del fitotelma de *A. distichantha* (Sitio:  $F_{5,108} = 3,29$ ,  $P = 0,0018$ ; Hábitat:  $F_{1,108} = 1,07$ ,  $P = 0,317$ ; Sitio  $\times$  Hábitat:  $F_{5,108} = 1,41$ ,  $P = 0,191$ ). El análisis de las comparaciones múltiples entre grupos mostró que el sitio 1 presentó una composición específica diferente de los sitios 5 y 6 ( $P < 0,05$ ). El diagrama de dispersión de los dos primeros ejes del NMDS explicó un 86,8% de la variancia de la matriz original (i.e. el primer eje 52,6% y el segundo eje 33,9%) (Fig. 3.12). Los resultados de este ordenamiento muestran que un conjunto de plantas del hábitat abierto del sitio 5 ubicadas en los extremos negativos de los ejes 1 y 2 se separaron del resto de las plantas (Fig. 3.12).



**Figura 3.12.** Diagrama de dispersión del ordenamiento (NMDS) para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* en los seis sitios muestreados. (a) Se muestran las plantas (círculos) y los centroides para cada combinación de sitio  $\times$  hábitat y (b) se muestran todas las morfoespecies con un código resumido que permiten la visualización y se corresponden a las morfoespecies según se detalla en la Tabla 3.9.

Las morfoespecies más importantes de detritívoros (i.e. Scirtidae sp. 5545, Tipulidae sp. 5552, Chironomidae sp. 5557, *Pericoma* cf. sp. 5544, Chironomidae sp. 5551, *Culex* sp. 5549 y Culicidae sp. 5560), así como otras especies abundantes a las que no se les pudo asignar grupo trófico (i.e. Ceratopogonidae sp. 5555 y Ceratopogonidae sp. 5563) estuvieron asociados negativamente al eje 1 (Tabla 3.9, Fig. 3.12). Algunas de estas morfoespecies se asociaron negativamente al eje 2 (i.e. Chironomidae sp. 5557 y *Pericoma* cf. sp. 5544),

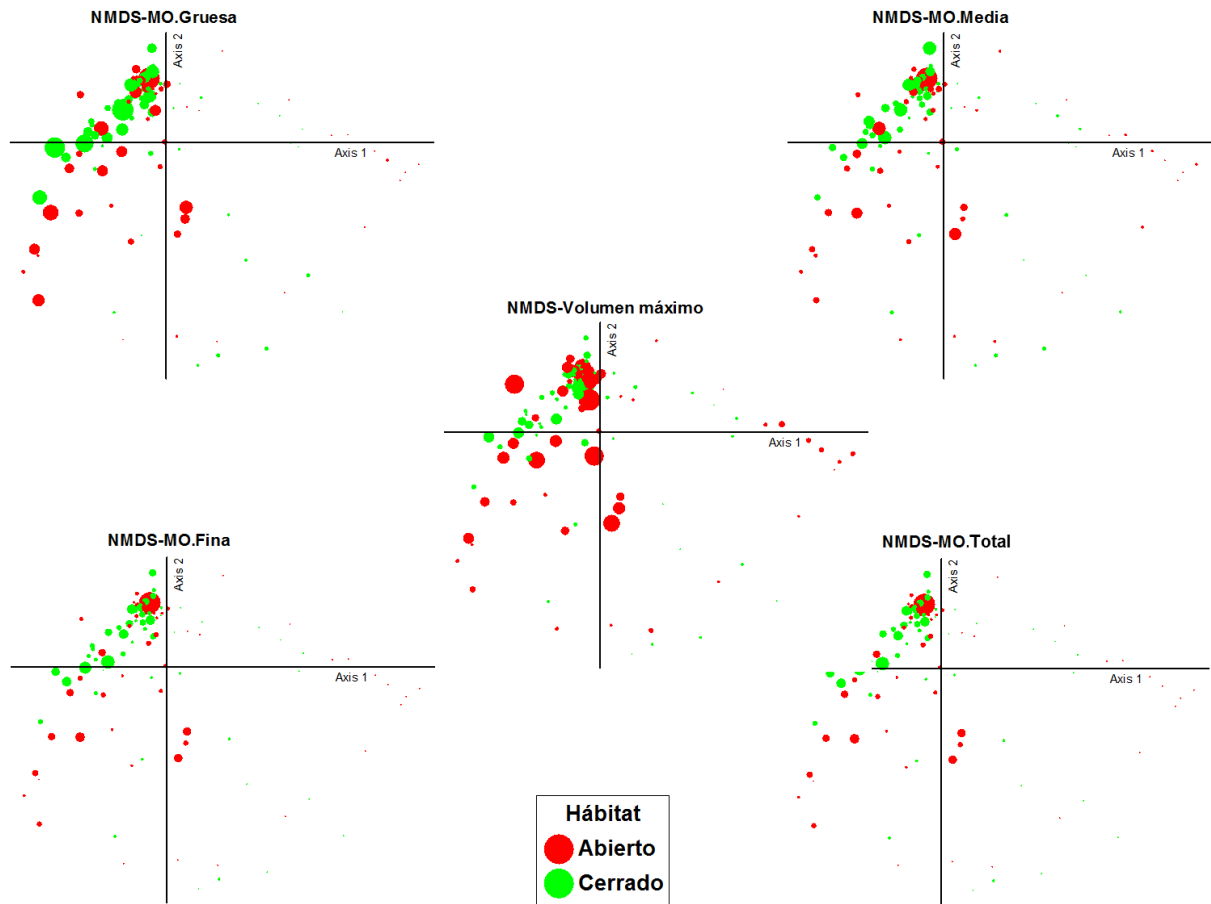
mientras otras morfoespecies se asociaron positivamente al mismo (i.e. Scirtidae sp. 5545). La ubicación de las plantas del hábitat abierto del sitio 5 hacia los extremos negativos de ambos ejes estuvo asociada al aumento de la abundancia de algunos detritívoros (i.e. Tipulidae sp. 5552, Chironomidae sp. 5557, *Pericoma* cf. sp. 5544), así como de otras morfoespecies a las que no se les pudo asignar el grupo trófico (i.e. Ceratopogonidae sp. 5555) y a la disminución del número de Scirtidae sp. 5545. Los predadores más importantes (i.e. *Toxorhynchites* sp. 5422; *Stibasoma theotaenia* e Hydrophilidae sp. 5564) también se asociaron negativamente al eje 1 (Apéndice III.2, Tabla 3.9, Fig. 3.12).

**Tabla 3.8.** Correlaciones de Spearman entre los dos primeros ejes de NMDS y la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de *A. distichantha* en los distintos sitios y hábitats. A cada morfoespecie se le asignó un código resumido. En negrita se resaltan las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ).

Morfoespecie	Código-Resumen	Eje1	Eje2
Pulmonata sp.	Pla5789	0,01	0,11
Planorbidae sp. 5789	Hyd5547	-0,16	-0,11
Hirudinea sp. 5791	Hyd5553	-0,10	0,01
Hydrophilidae sp. 5547	Hyd5564	-0,09	0,05
Hydrophilidae sp. 5564	Hyd5778	<b>-0,24</b>	0,09
Elmidae sp cf	Pse5901	-0,07	0,11
Scirtidae sp.	Sci0936	0,07	-0,11
Scirtidae sp. 5545	Sci5545	<b>-0,47</b>	<b>0,54</b>
Diptera sp. 5561	Dip5561	<b>-0,22</b>	-0,03
Ceratopogonidae sp.	Cer5555	<b>-0,35</b>	-0,09
Ceratopogonidae sp. 5555	Cer5563	<b>-0,51</b>	<b>-0,23</b>
Ceratopogonidae sp. 5563	Cha5578	<b>0,54</b>	-0,10
Diptera sp. 5578	Chi5551	-0,08	0,12
Chironomidae sp. 5551	Chi5557	<b>-0,46</b>	0,07
Chironomoidea sp.	Tox5422	<b>-0,19</b>	0,05
Chironomidae sp. 5557	Cul5549	<b>-0,27</b>	<b>-0,20</b>
<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	Cul5560	0,12	-0,13
<i>Culex</i> sp. 5549	Wye5550	<b>-0,37</b>	0,01
Culicidae sp. 5560	Emp5558	<b>-0,27</b>	0,05
<i>Toxorhynchites</i> sp. 5422	Dip0897	<b>-0,22</b>	0,06
Empididae sp. 5558	Dip5565	<b>-0,18</b>	-0,07

Morfoespecie	Código-Resumen	Eje1	Eje2
Diptera sp.	Pho5556	-0,10	-0,08
Diptera sp. 0897	Per5544	<b>-0,33</b>	0,05
Diptera sp. 5565	Eriten	0,15	-0,10
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	Syr5554	<b>-0,48</b>	<b>-0,32</b>
Syrphidae sp. 5554	Stithe	<b>-0,21</b>	0,02
<i>Eristalis tenax</i>	Tip5552	<b>-0,40</b>	-0,06
<i>Stibasoma theotaenia</i>	Tip5559	<b>-0,38</b>	-0,08
Tipulidae sp. 5552	Chi.sc	<b>-0,83</b>	-0,05
Psephenidae sp. 5901	Ger5562	0,03	0,04

El tamaño de la planta influyó en la composición específica. El volumen máximo se asoció negativamente con el eje 1 y positivamente con el eje 2 (Tabla 3.10, Fig. 3.13). Las plantas con tanques más grandes fueron las plantas de hábitats abiertos. Las plantas más grandes tuvieron mayores contenidos de materia orgánica en todas sus fracciones. El eje 1 del ordenamiento estuvo negativamente correlacionado con el volumen máximo, la materia orgánica, la abundancia total, la abundancia de detritívoros, la riqueza y en menor medida con la abundancia de predadores y la diversidad (Tabla 3.10, Fig. 3.13). Finalmente, las plantas más grandes que tuvieron mayores contenidos de materia orgánica tuvieron también mayor abundancia total, mayor abundancia de detritívoros, mayor abundancia de predadores y mayor riqueza (Tabla 3.10).



**Figura 3.13.** Diagrama de dispersión del ordenamiento (NMDS) para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* en los seis sitios en los que se realizaron los muestreos. Se detallan el volumen máximo y las distintas fracciones de materia orgánica de cada planta. Cada punto es una planta y el color corresponde al hábitat. El tamaño del punto representa el contenido de esa fracción de la materia orgánica y el volumen para cada planta en particular.

**Tabla 3.9.** Correlaciones de Spearman (a) entre las variables del tanque y las que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *A. distichantha* con los dos primeros ejes del ordenamiento (NMDS) y (b) entre las variables del tanque y las variables que describen a los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *A. distichantha*. En negrita se resaltan las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ).

(a)

Variable	Eje1	Eje2
Vmax	<b>-0.40</b>	<b>0.25</b>
MO.Gruesa	<b>-0.65</b>	0.12
MO.Media	<b>-0.60</b>	0.16
MO.Fina	<b>-0.65</b>	<b>0.18</b>
MO.Total	<b>-0.66</b>	0.13
Abundancia	<b>-0.60</b>	<b>0.21</b>
AbDET	<b>-0.62</b>	<b>0.24</b>
AbPRE	<b>-0.44</b>	0.06
Riqueza	<b>-0.63</b>	-0.02
Equitatividad	-0.02	<b>-0.53</b>
Div.Simpson	<b>-0.39</b>	<b>-0.51</b>

(b)

	Abundancia	AbDET	AbPRE	Riqueza	Equitatividad	Div.Simpson
Vmax	<b>0.66</b>	<b>0.65</b>	<b>0.53</b>	<b>0.62</b>	-0.18	0.16
MO.Gruesa	<b>0.73</b>	<b>0.73</b>	<b>0.58</b>	<b>0.62</b>	-0.16	<b>0.22</b>
MO.Media	<b>0.56</b>	<b>0.58</b>	<b>0.42</b>	<b>0.43</b>	<b>-0.19</b>	0.11
MO.Fina	<b>0.75</b>	<b>0.76</b>	<b>0.54</b>	<b>0.58</b>	<b>-0.22</b>	0.14
MO.Total	<b>0.74</b>	<b>0.75</b>	<b>0.57</b>	<b>0.61</b>	-0.17	<b>0.20</b>

Efectos del tamaño, del hábitat y de la latitud sobre los caracteres de los ensamblajes de invertebrados del fitotelma

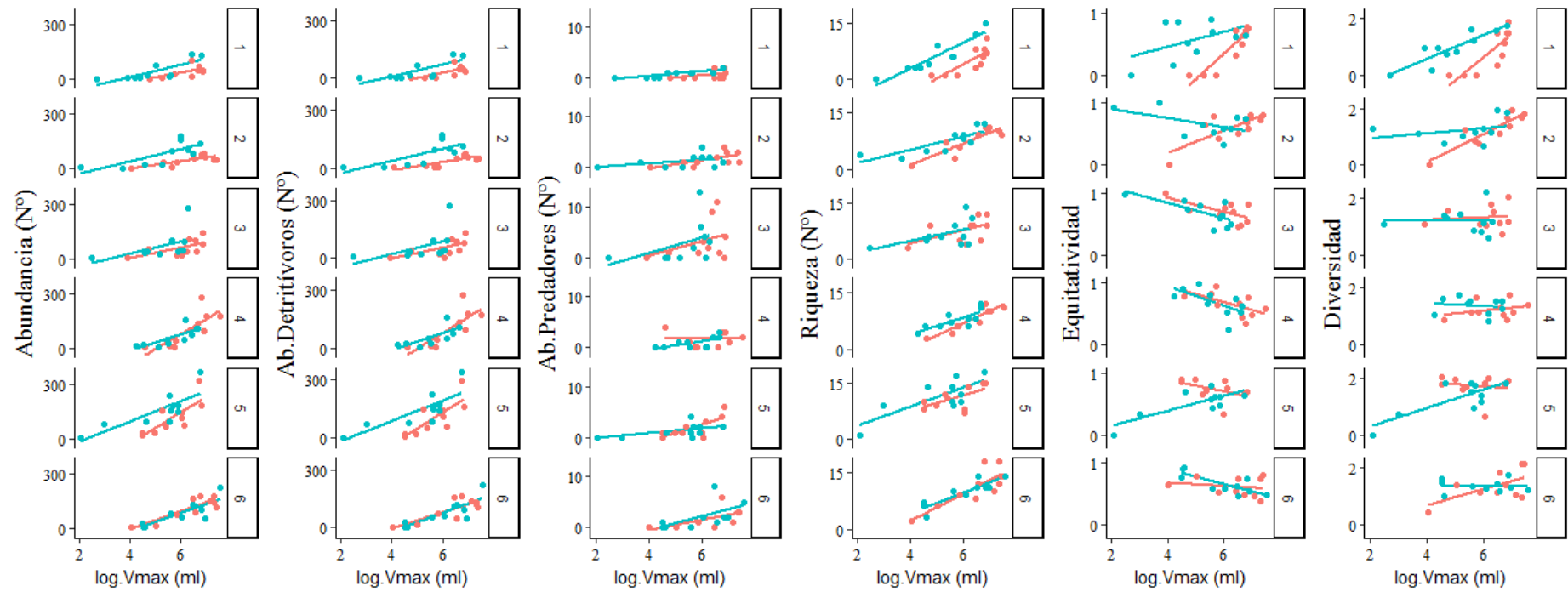
Para los caracteres que describen las características de los ensamblajes de invertebrados (riqueza, abundancia total y abundancia de los distintos grupos) se identificó un efecto significativo del tamaño de la planta, salvo para la equitatividad y la diversidad (Tabla 3.11, Fig. 3.14). A mayores volúmenes máximos, los ensamblajes fueron más ricos y tuvieron mayor abundancia. La diversidad presentó este patrón en ambos hábitats sólo para el sitio 1 y para el resto de los sitios no pudo identificarse ningún patrón general. Para la equitatividad no se

observó ningún patrón claro tampoco (Fig. 3.14). Justamente para estas dos variables, el análisis de la covarianza mostró una interacción significativa entre el volumen del tanque de la planta, el sitio y el hábitat (Tabla 3.11).

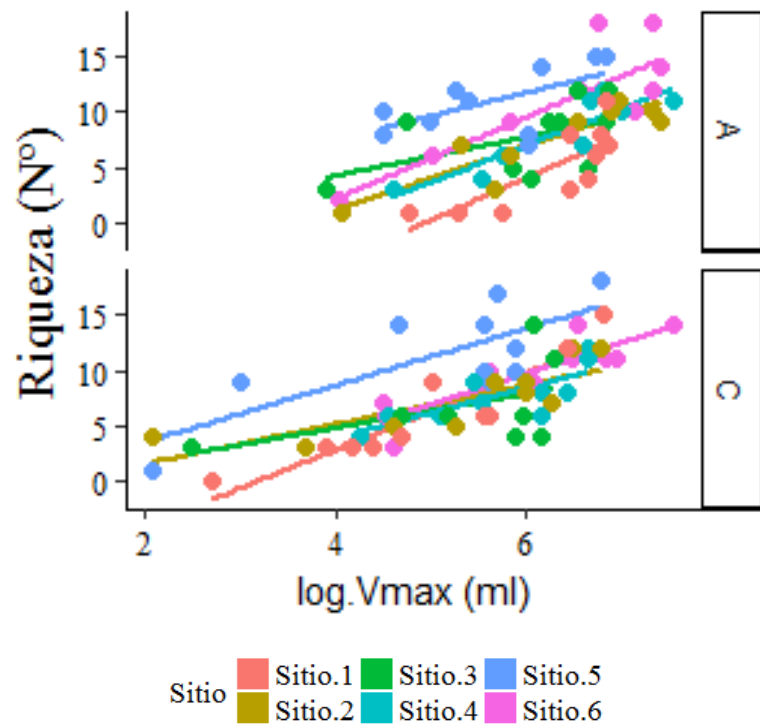
Para la riqueza, la abundancia total y la abundancia de detritívoros la interacción entre el sitio y el hábitat fue significativa (Tabla 3.11). El hábitat abierto del sitio 6 fue más rico que el del sitio 1 y el sitio 5 (para ambos hábitats) fue el más rico de todos ( $P < 0.05$ , Fig. 3.15). Si observamos las diferencias entre hábitats para los distintos sitios, se observó una leve tendencia a separarse los hábitats hacia el sur y a parecerse más hacia el norte (Fig. 3.15). Para la abundancia total y la abundancia de detritívoros, el hábitat cerrado del sitio 5 presentó mayores valores ( $P < 0.05$ ) que los dos sitios 1 y 2 (salvo el hábitat cerrado del sitio 2). Para la abundancia de los predadores no hubo un efecto del hábitat, pero sí del sitio (Tabla 3.11, Fig. 3.15). Los sitios 1 y 4 fueron diferentes y tuvieron menores abundancias de predadores que el sitio 3 ( $P < 0.05$ ).

**Tabla 3.10.** Resultados de los ANCOVAs para variables que describen a las comunidades de invertebrados de *A. distichantha* en función del volumen máximo, el hábitat, el sitio y sus interacciones. Para cada variable se detallan los grados de libertad del numerador y denominador (gl), los valores de F y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice III.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	Volumen Máximo			Hábitat			Sitio			Volumen x Hábitat			Volumen x Sitio			Sitio x Hábitat			VolumenxSitioxHábitat		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
Abundancia	1,102	86,3	<b>&lt;0,001</b>	1,102	13,5	<b>&lt;0,001</b>	5,102	12,2	<b>&lt;0,001</b>				5,102	3,9	<b>0,003</b>	5,102	2,6	<b>0,028</b>			
Abundancia Det	1,102	79,5	<b>&lt;0,001</b>	1,102	15,4	<b>&lt;0,001</b>	5,102	11,2	<b>&lt;0,001</b>				5,102	3,8	<b>0,004</b>	5,102	2,5	<b>0,037</b>			
Abundancia Pre	1,113	21,5	<b>&lt;0,001</b>				5,113	3,5	<b>0,005</b>												
Riqueza	1,102	126,0	<b>&lt;0,001</b>	1,102	12,5	<b>&lt;0,001</b>	5,102	16,7	<b>&lt;0,001</b>				5,102	1,2	0,304373	5,102	2,9	<b>0,019</b>			
Equitatividad	1,96	0,0	0,913	1,96	0,0	0,928	5,96	2,8	<b>0,022</b>	1,96	0,4	0,519	5,96	8,3	<b>&lt;0,001</b>	5,96	5,4	<b>&lt;0,001</b>	5,96	5,4	<b>&lt;0,001</b>
Diversidad Simpson	1,96	13,3	<b>&lt;0,001</b>	1,96	1,5	0,229	5,96	4,4	<b>&lt;0,001</b>	1,96	0,7	0,402	5,96	4,9	<b>&lt;0,001</b>	5,96	4,1	<b>0,002</b>	5,96	3,8	<b>0,003</b>



**Figura 3.14.** Variación de los caracteres de los ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma a lo largo de un gradiente de tamaño (log Volumen máximo) de plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto y Azul: Cerrado) en los seis sitios muestreados. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.



**Figura 3.15.** Variación de la riqueza en ensambles de invertebrados que habitan en el fitotelma de plantas de *A. distichantha* creciendo en distintos hábitats (Rojo: Abierto y Azul: Cerrado) a lo largo de un gradiente de tamaño (log Volumen máximo) en los seis sitios muestreados. La numeración de los sitios (1 a 6) corresponde al gradiente latitudinal ordenados de sur a norte.

## Discusión

### Efectos del tamaño, del hábitat y de la latitud sobre los caracteres de las plantas

A lo largo del gradiente latitudinal muestreado se encontró que el tamaño de la planta de *A. distichantha* y el hábitat en el que crecen afectan su morfología, arquitectura y partición de biomasa, tal como ha sido reportado previamente para esta especie (Cavallero et al., 2009), así como para otras bromeliáceas (Lee et al., 1989; Cogliatti-Carvalho et al., 1998; Scarano et al., 2002; Freitas et al., 2003; Lenzi et al., 2006; Guimarães-Souza et al., 2006). Efectivamente, haber utilizado la materia seca de la hoja más larga como estimadora del tamaño de la planta fue adecuado ya que las plantas más grandes (mayor peso de la hoja más larga) fueron más altas, tuvieron mayor diámetro, mayor área de captura y particionaron más biomasa a sus vainas. Las plantas de hábitats cerrados fueron más altas y tuvieron mayor área de captura. Similares resultados fueron reportados para un estudio realizado exclusivamente con plantas grandes en el mismo quebrachal (Montero et al., 2010). En los sitios 1, 2, 3 y 6 las plantas del hábitat abierto tuvieron mayores diámetros y particionaron más biomasa a las vainas que las plantas del hábitat cerrado. Por el contrario, en los sitios 4 y 5 el diámetro y la partición de biomasa fueron menos afectados por el hábitat. Esto podría atribuirse a que estos sitios tuvieron menores diferencias en la apertura de canopy, posiblemente debido a su mejor estado de conservación. Si bien las plantas de los distintos sitios fueron diferentes en su morfología, arquitectura y partición de biomasa, esto no estuvo asociado al gradiente latitudinal tal vez sea un efecto del muestreo.

### Efectos del tamaño, del hábitat y de la latitud sobre los caracteres del fitotelma de *Aechmea distichantha*

Los hábitats con mayor cobertura leñosa aportan mayor cantidad de detritos (Denslow et al., 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008), por lo que las plantas de hábitats cerrados reciben mayores aportes y además capturan una mayor cantidad de hojarasca por tener mayor área de captura (Cavallero et al., 2009; este trabajo). En el Chaco Húmedo las plantas de *A. distichantha* de mayor volumen máximo tuvieron mayor contenido de materia orgánica tal como fuera reportado por otros autores que analizaron el fitotelma de bromeliáceas (Armbruster et al., 2002; Srivastava et al., 2008; Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016; Romero et al., 2016). A su vez, las plantas de hábitats cerrados tuvieron mayor contenido de materia orgánica fina y media que las plantas de hábitats abiertos en todos los sitios y mayor contenido de materia orgánica gruesa y total en los sitios 1, 2, 5 y 6. Estas diferencias en el contenido de materia orgánica gruesa y total entre hábitats, sin embargo, no fueron tan marcadas como en otros estudios (Guimarães-Souza et al., 2006;

Montero et al., 2010; Dézerald et al., 2014). El contenido de materia orgánica total y de todas sus fracciones aumentó hacia el norte a lo largo del gradiente latitudinal y las diferencias entre hábitats fueron desapareciendo. Esto podría estar asociado con la variación en la composición florística del quebrachal en las distintas latitudes, ya que hacia el norte aumenta la riqueza de especies leñosas y los bosques son más densos (Lewis et al., 1994). Por otro lado, algunos de los sitios ubicados más al norte (i.e. sitios 4 y 5) presentaron mayores contenidos de materia orgánica fina, lo cual podría estar asociado a su mejor estado de conservación.

Las plantas más grandes de *A. distichantha* tuvieron menores valores de pH que las más pequeñas. Estos valores fueron más alcalinos que los registrados por otros autores para los fitotelmata de esta bromeliácea (Torales et al., 1972), así como de otras especies de bromeliáceas (Bouard et al., 2011; Marino et al., 2013; Dézerald et al., 2015), pero similares a otros detectados en Brasil (Lopez et al., 2009). Las variaciones en los valores del pH entre los sitios no estuvieron asociadas al gradiente latitudinal.

#### Descripción general del ensamble de invertebrados

En los seis sitios se registraron 9579 individuos en 120 plantas (79,8 individuos/planta). Estos valores de densidad superan a los reportados por otros autores para *A. distichantha*. Por ejemplo, Torales et al., (1972) encontraron 1274 larvas de Culicidae en 18 plantas (70,8 individuos/planta; noroeste de Corrientes), Montero et al., (2010) reportaron 3053 individuos en 48 plantas (63,6 individuos/planta; norte de Santa Fe), mientras que Amadeo et al., (2017) registraron 3481 individuos en 72 plantas (48,3 individuos/planta; sudoeste de Brasil). Estos elevados valores de densidad de individuos/planta, a pesar de que se incluyeron plantas de todo el gradiente de tamaño, probablemente hayan estado asociados al aumento de la abundancia de individuos en los sitios ubicados más al norte (aunque habría que tener en cuenta que puede haber un efecto relacionado con la fecha de muestreo ya que en los tres trabajos mencionados los muestreos fueron realizados a lo largo de todo el año).

Los mayores valores de riqueza del presente trabajo (30 morfoespecies de 15 familias, cuatro órdenes y tres clases) respecto a otros estudios realizados en *A. distichantha* en el mismo quebrachal (13 morfoespecies de 16 familias, cuatro órdenes y dos clases; Montero et al., 2010) y en Brasil (16 morfoespecies de 11 familias, dos órdenes y una clase; Amadeo et al., 2017) podrían atribuirse al mayor número de plantas procesadas y/o al incremento en la riqueza debido a la latitud. Cabe destacar que Amadeo et al., (2017) incluyeron a individuos del orden Lepidoptera, que no fueron tenidos en cuenta en este trabajo debido a que no se los considera habitantes frecuentes de los fitotelmata.

Al igual que en otros estudios sobre fitotelmata en bromeliáceas, Coleoptera fue el orden con mayor abundancia de individuos y Diptera fue el orden con mayor riqueza de morfoespecies (Mestre et al., 2001 en *Vriesea inflata*; Ospina-Bautista et al., 2004 en *Tillandsia turneri*; Montero et al., 2010 y Amadeo et al., 2017 en *A. distichantha*). Sin embargo, la abundancia de Coleoptera no fue mucho mayor que la abundancia de Diptera en algunos sitios. Este resultado sería similar al reportado para un estudio en *A. distichantha* realizado en la provincia de Corrientes en el que el orden Diptera fue el más abundante (Iriart et al., 2003). Similar patrón fue reportado para Brasil en *Vriesea* sp. (Araújo et al., 2007) y en las Guayanas Francesas en cuatro especies de bromelia tanque (Jabiol et al., 2009).

Al igual que en trabajos anteriores se encontró que Scirtidae fue la familia más importante del orden Coleoptera y que dentro del orden Diptera, la familia Tipulidae fue la que registró el mayor número de individuos (Montero et al., 2010), seguida por las familias Chironomidae, Culicidae, Psychodidae, Ceratopogonidae y Syrphidae. Estos resultados coinciden en que el grupo de los detritívoros fue el más abundante y tuvo el mayor número de morfoespecies (Mestre et al., 2001; Stuntz et al., 2002; Montero et al., 2010).

#### Efectos del hábitat y del sitio sobre la composición de los ensamblados que habitan en el fitotelma de *Aechmea distichantha*

En el presente estudio se encontró un efecto de la latitud sobre la composición específica de las comunidades del fitotelma de *A. distichantha*. Tanto los Coleoptera como los Diptera mostraron una tendencia a ser más abundantes hacia el norte. En el sitio 5 se observó una mayor abundancia de Diptera detritívoros (Tipulidae sp. 5552 y *Pericoma* cf. sp. 5544) en ambos hábitats y una menor abundancia de los Coleoptera detritívoros (Scirtidae sp. 5545) en hábitats abiertos, en función de que se observaron mayores abundancias en la medida en que aumentaba la latitud. La mayor abundancia de detritívoros hacia el norte podría asociarse a mayores contenidos de todas las fracciones de materia orgánica en esta misma dirección. Para los Tipulidae, la mayor abundancia hacia el norte estaría asociado por un lado a mayores contenidos de materia orgánica gruesa, ya que la morfoespecie Tipulidae sp. 5552 se alimenta preferencialmente de las hojas grandes de *S. balansae* y otras especies arbóreas (Observación Personal), y por otro a que la mayor abundancia fue registrada en el sitio 5, uno de los que presentaba mejor estado de conservación. Los Tipulidae son los detritívoros de mayor tamaño, y en general los animales de mayor tamaño necesitan condiciones del hábitat más estables o más favorables (Romero et al., 2016). Otros autores encontraron un efecto negativo sobre las poblaciones de Tipulidae en la medida en que los ambientes se encontraron más antropizados (Yanoviak et al., 2006).

Los predadores superiores como las ninfas de Odonata, son más abundantes y tienen más biomasa en regiones con condiciones climáticas más favorable o más estables (Romero et al., 2016). En el presente estudio no se registró la presencia de morfoespecies del orden Odonata en el fitotelmata de *A. distichantha*. Esto era previsible para los sitios ubicados más al sur, ya que algunas especies de Odonata son sensibles a las heladas y a las bajas temperaturas y precipitaciones (Amundrud et al., 2018), y a que no habían sido reportadas en estudios previos realizadas a esas latitudes (Montero et al., 2010). Sin embargo, se esperaba encontrar ninfas de estas morfoespecies en los sitios ubicados más al norte ya que habían sido reportadas para quebrachales ubicados al norte del Chaco Húmedo (Iriart et al., 2003; Muzón et al., 2009). Algunos trabajos documentan el reemplazo de predadores superiores del orden Odonata por mesopredadores del género *Toxorhynchites* en ambientes más antropizados (Yanoviak et al., 2006).

En esta tesis se encontró que el orden Coleoptera se ubicó preferentemente en hábitats cerrados y los Diptera en hábitats abiertos; los detritívoros prefirieron hábitats cerrados y los predadores abiertos. Similares diferencias entre hábitats han sido reportadas en otros estudios (López e Iglesias Ríos, 2001; Farjalla et al., 2016). Entre los predadores se observaron diferentes patrones de distribución entre hábitats. La morfoespecie más importante (Culicidae: *Toxorhynchites* sp. 5422) se distribuyó equitativamente entre los hábitats, el Tabanidae (*Stibasoma thaotaenia*) fue más abundante en hábitats abiertos, y Coleoptera (Hydrophilidae sp. 5564) fue más abundante en hábitats cerrados. Esto se contrapone a lo reportado para las restingas, donde los Tabanidae fueron más abundantes en fitotelmata de hábitats cerrados (Farjalla et al., 2016).

#### Efectos del tamaño del tanque sobre los caracteres de los ensamblajes de invertebrados del fitotelma

En concordancia con la 'teoría de la relación especies-área', las plantas de mayor tamaño tuvieron mayor abundancia total, mayor abundancia de detritívoros y predadores y mayor riqueza de morfoespecies que las plantas más pequeñas. Similar patrón ha sido reportado para los fitotelmata de otras bromeliáceas (Stuntz et al., 2002; Araújo et al., 2007; Srivastava et al., 2008; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010; Dézerald et al., 2013, 2014; Amundrud y Srivastava, 2015; Petermann et al., 2015). Sin embargo, no se registró un efecto del volumen sobre la diversidad o la equitatividad.

El tamaño del hábitat es un factor determinante de su heterogeneidad y junto con la dinámica de detritos y del agua afectan la estructura de comunidades de invertebrados que habitan en el fitotelma de plantas que crecen en hábitats más abiertos o más cerrados (Oliveira

et al., 1994; López e Iglesias Ríos, 2001; Céréghino et al., 2010; Leroy et al., 2012; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016; ver sin embargo Montero et al., 2010; Rangel et al., 2017).

La 'hipótesis de los rangos tróficos' explica que los predadores son más sensibles al tamaño del hábitat ya que este grupo depende de la ocupación previa del hábitat por sus presas y además los grupos tróficos superiores tienen mayor tamaño y puede haber un efecto del muestreo afectando las estimaciones (Holt et al., 1999; Srivastava et al., 2008; Petermann et al., 2015). A su vez, la sensibilidad diferencial de los predadores al tamaño del hábitat podría estar asociada a la diferente respuesta de estos grupos a algún estrés ambiental como podría ser la sequía (Amundrud y Srivastava, 2015). En esta tesis, se registró un efecto del volumen sobre la abundancia de predadores, pero no hay una tendencia clara. Esto puede atribuirse a que en realidad los predadores que encontramos en este estudio son meso predadores y algunos autores sugieren que la sensibilidad al tamaño del hábitat se da para los predadores superiores y no para los meso predadores (Amundrud y Srivastava, 2015; Romero et al., 2016). Incluso, Petermann et al., (2015) encontraron que el tamaño del hábitat afectaba de manera diferente a las redes tróficas cuando se trataba de predadores superiores (Odonata) o meso predadores (Tabanidae), al punto que en presencia del Tabanidae y ausencia del Odonata, no había efecto del tamaño del hábitat sobre el índice de biomasa predador-presa.

#### Efectos del hábitat y de la latitud sobre los caracteres de los ensamblajes de invertebrados del fitotelma

Ha sido ampliamente demostrado que la riqueza de especies es mayor en latitudes cercanas al ecuador que a mayores latitudes (Pianka 1966; Schemske y Mittelbach, 2017). Un patrón similar ha sido reportado en numerosos estudios de fitotelma (Kitching, 2000; Srivastava, 2005) y coincide con los resultados de esta tesis. Sin embargo, otros autores encontraron patrones opuestos debido al efecto de predadores superiores (Buckley et al., 2003; Romero et al., 2016).

Para la abundancia, las diferencias entre hábitats no muestran un patrón único a lo largo de todo el gradiente. El hábitat cerrado del sitio 5 presentó mayores valores de abundancia total y de detritívoros que el resto. Por el contrario, estudios realizados en bosques tropicales de las Guayanas Francesas registraron mayores abundancias totales y de predadores en plantas de sombra que en plantas de hábitats abiertos (Leroy et al., 2009; Dézerald et al., 2013, 2014).

El sitio 5 fue el más rico de todos y el hábitat abierto del sitio 6 fue más rico que el del sitio 1. Los ensamblajes de invertebrados en plantas de *A. distichantha* ubicadas en hábitats cerrados tuvieron mayor riqueza de morfoespecies que los de plantas de hábitats abiertos.

Esto se contrapone con un estudio realizado en un quebrachal en el que no se encontró un efecto del hábitat sobre la riqueza (Montero et al., 2010) y con un estudio realizado en un bosque tropical de las Guayanas Francesas en el que se registró menor riqueza en plantas de sombra debido a los menores contenidos de agua (Dézerald et al., 2013). Sin embargo, este patrón es similar al observado en bromeliáceas de las restingas (López e Iglesias Ríos, 2001) y en bosques tropicales de las Guayanas Francesas (Leroy et al., 2009) y podría explicarse a partir de la asociación entre la riqueza y la productividad de estos ecosistemas (Srivastava y Lawton, 1998).

Debe tenerse en cuenta que el patrón de riqueza entre hábitats es afectado por la latitud, ya que se registraron diferencias en la riqueza de morfoespecies del fitotelma entre hábitats en los sitios ubicados más al sur, pero no en los ubicados más al norte. Esto podría atribuirse a que en los sitios ubicados más al norte no se registraron diferencias entre hábitats en la apertura de canopy, posiblemente debido a la mayor cobertura leñosa y a la mayor riqueza de especies arbóreas de los bosques septentrionales (Lewis et al., 1994).

**Apéndice III.1.** Modelos mínimos seleccionados por la función step de R que utiliza el criterio de Akaike (Crawley, 2013) y utilizados para los ANCOVA.

Variable	Modelo mínimo AIC (Función: step de R) -> (log(Vmax * Hábitat * Sitio)) o (log(MS.H.L.Total * Hábitat * Sitio))
Altura	Altura ~ log(MS.H.L.Total) + Hábitat + Sitio
Diámetro	Diam.prom ~ log(MS.H.L.Total) + Hábitat + Sitio + log(MS.H.L.Total):Sitio + Hábitat:Sitio
Fracción.Vaina	Fracción.Vaina.H.L. ~ log(MS.H.L.Total) + Hábitat + Sitio + Hábitat:Sitio
Área Captura	AreaCap ~ log(MS.H.L.Total) + Hábitat + Sitio + log(MS.H.L.Total):Sitio
Volumen máximo	Vmax ~ log(MS.H.L.Total) + Hábitat + Sitio + log(MS.H.L.Total): Hábitat + log(MS.H.L.Total):Sitio
pH	pH ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + log(Vmax):Sitio + Hábitat:Sitio
Materia Orgánica Gruesa	MO.Gruesa ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + Hábitat:Sitio
Materia Orgánica Media	MO.Media ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio
Materia Orgánica Fina	MO.Fina ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + log(Vmax):Sitio
Materia Orgánica Total	MO.Total ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + Hábitat:Sitio
Abundancia	Abundancia ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + log(Vmax):Sitio + Hábitat:Sitio
Abundancia Detritívoros	AbDET ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + log(Vmax):Sitio + Hábitat:Sitio
Abundancia Predadores	AbPRE ~ log(Vmax) + Sitio
Riqueza	Riqueza ~ log(Vmax) + Hábitat + Sitio + log(Vmax):Sitio + Hábitat:Sitio
Equitatividad	Equitatividad ~ log(Vmax) * Hábitat * Sitio
Diversidad	Div.Simpson ~ log(Vmax) * Hábitat * Sitio

**Apéndice III.2.** Detalle de la abundancia de las morfoespecies encontradas en los tanques de *A. distichantha* en distintos hábitats (Abierto y Cerrado) para cada sitio analizado.

Morfoespecie	Abundancias totales Sitio-Hábitat											
	Sitio 6		Sitio 5		Sitio 4		Sitio 3		Sitio 2		Sitio 1	
	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado
Pulmonata sp.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Planorbidae sp. 5789	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0
Hirudinea sp. 5791	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Hydrophilidae sp. 5547	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
Hydrophilidae sp. 5564	0	0	4	5	2	0	14	21	0	0	0	4
Elmidae sp cf	0	0	0	0	0	1	0	11	0	0	0	0
Scirtidae sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Scirtidae sp. 5545	632	470	267	650	632	408	296	403	173	487	202	227
Diptera sp. 5561	5	0	2	9	0	0	0	1	1	0	0	1
Ceratopogonidae sp.	8	0	5	9	0	0	4	0	0	1	0	0
Ceratopogonidae sp. 5555	113	15	67	47	4	0	6	4	7	40	11	4
Ceratopogonidae sp. 5563	11	31	11	1	0	2	26	22	62	6	35	9
Dipterasp. 5578	47	7	7	0	7	13	6	1	13	3	29	11
Chironomidae sp. 5551	44	25	32	45	85	33	38	4	36	31	36	12
Chironomoidea sp.	0	10	10	1	0	5	3	5	0	0	1	0
Chironomidae sp. 5557	45	76	88	114	177	64	18	13	44	5	0	22
<i>Wyeomyia</i> sp. 5550	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Culex</i> sp. 5549	68	24	39	36	29	20	3	0	1	5	23	28
Culicidae sp. 5560	37	7	21	12	26	18	30	0	9	1	12	26
Toxorhynchites sp. 5422	9	15	9	0	5	7	3	6	10	7	1	0
Empididae sp. 5558	2	1	2	11	0	0	0	0	0	2	0	3
Diptera sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Morfoespecie	Abundancias totales Sitio-Hábitat											
	Sitio 6		Sitio 5		Sitio 4		Sitio 3		Sitio 2		Sitio 1	
	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado	Abierto	Cerrado
Diptera sp. 0897	11	8	11	8	3	5	4	12	9	1	6	8
Diptera sp. 5565	0	0	1	1	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	33	31	202	119	6	5	34	80	15	13	1	0
Syrphidae sp. 5554	1	0	1	1	0	0	1	9	0	5	0	2
<i>Eristalis tenax</i>	4	2	16	10	35	1	3	4	10	66	2	2
<i>Stibasoma theotaenia</i>	9	6	6	7	5	2	15	1	6	4	4	2
Tipulidae sp. 5552	37	90	323	442	28	43	86	86	51	141	13	22
Psephenidae sp. 5901	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2

# **CAPÍTULO IV - Efecto de distintos escenarios de precipitación sobre los ensamblajes de invertebrados del fitotelma de *Aechmea distichantha***

## **Introducción**

Las variaciones en los regímenes de precipitaciones, al afectar los niveles de agua del tanque de las bromeliáceas, podrían afectar la estructura de la comunidad de invertebrados y el funcionamiento del ecosistema.

Muchos estudios relacionados con el cambio climático se focalizan en el efecto de las variaciones de temperaturas sobre los ecosistemas, pero el cambio climático también prevé cambios en los regímenes de precipitaciones (Pires et al., 2016), incluso para algunos ecosistemas como los tanques de las bromeliáceas se espera que los cambios en las precipitaciones tengan mayores impactos que los cambios en la temperatura (Pires et al., 2016) ya que la variación en los regímenes de precipitación pueden provocar la escasez como también el exceso de agua (y esta última puede provocar un efecto de dilución o de rebalse) (Trzcinski et al., 2016; Marino et al., 2017; Pires et al., 2017). Esta modificación en los regímenes de precipitaciones tiene un efecto sobre la hidrología de los ecosistemas acuáticos con consecuencias para los procesos ecosistémicos (como por ejemplo al afectar el flujo de nitrógeno de los detritos hacia la planta) y la estructura de las comunidades acuáticas que allí se encuentran al afectar su riqueza, abundancia y biomasa (como por ejemplo ocurre cuando la sequía prolongada puede permitir la supervivencia únicamente de las especies que tienen adaptaciones o mecanismos de resistencia) (Dézerald et al., 2015; Marino et al., 2017) dado que las especies de invertebrados que habitan en el fitotelma difieren en sus caracteres biológicos como por ejemplo aquellos relacionados con la forma de adquisición de su alimento, sus aparatos bucales y por lo tanto su hábito alimentario, el máximo tamaño corporal o su modo de reproducción (Céréghino et al., 2011).

Numerosos estudios han mostrado que el cambio climático tiene un efecto sobre la diversidad, sin embargo, la mayoría de los mismos se han realizado a nivel de especie o de grupo trófico, siendo escasos los estudios que analizan todos los niveles tróficos de una comunidad, dada la complejidad de su muestreo (Walther et al., 2010, Antikeira et al., 2018). Los fitotelmata de las bromeliáceas constituyen ecosistemas en miniatura que pueden ser manipulados y censados, por lo cual son muy adecuados para este tipo de estudio (Srivastava et al. 2006).

Si bien en los ecosistemas acuáticos temporarios, las comunidades de invertebrados se encuentran adaptadas a la variación temporal en los niveles de agua (Neckles et al., 1990, Brock et al., 2003), la composición específica de las comunidades puede verse afectada por modificaciones en las fluctuaciones de los niveles de agua y el acortamiento de los hidroperíodos, a través de procesos de extinciones locales o de modificaciones en las tasas de dispersión (Ledger et al., 2013; Pires et al., 2016). Esto se debe a que los ciclos repetidos de desecamiento e inundación representan una fuente de disturbio en las comunidades acuáticas (Vanschoenwinkel et al., 2009, 2013) y restringen el conjunto de especies capaces de tolerar estas condiciones ambientales (Williams, 1996). Varios estudios han demostrado que los disturbios hidrológicos pueden resultar en la dominancia de especies tolerantes al estrés, así como una disminución en la riqueza de especies, en la diversidad trófica (Neckles et al., 1990; Chase, 2007; Ledger et al., 2011, 2013; Evtimova y Donohue 2014, 2016) y un aumento (Chase, 2007; Vanschoenwinkel et al., 2013) o una disminución (Therriault y Kolasa, 2001; Evtimova y Donohue, 2014, 2016) en la similitud entre comunidades.

La dinámica hidrológica de los ecosistemas acuáticos puede afectar la dinámica de la comunidad y de la red trófica al imponer restricciones ambientales a la persistencia de las especies, así como al afectar el control por parte de los predadores (Marino et al., 2017). Esto último podría atribuirse a que bajo condiciones hidrológicas estables la densidad de presas estaría más limitada por factores bióticos que abióticos (Menge y Olson, 1990). Además, los predadores superiores pueden ser más sensibles que sus presas a las fluctuaciones en el nivel de agua y por lo tanto estarían restringidos a los hábitats menos disturbados (Chase y Knight, 2003; Ledger et al., 2011, 2013; Dézerald et al., 2015). Finalmente, a mayores longitudes del período en que el tanque permanece con elevado contenido de agua, los predadores dispondrán de más tiempo para afectar la dinámica de la comunidad (Jocqué et al., 2007; Brendonck et al., 2015).

Para las bromeliáceas tanque, el régimen pluviométrico, caracterizado por la cantidad de lluvia caída y por la frecuencia de esas precipitaciones, tendría un efecto directo sobre las características ambientales del fitotelma, al determinar variaciones en los volúmenes de agua, así como en su temperatura. Estas características incidirían directamente sobre la abundancia de los ensambles de invertebrados que se encuentran formando parte de ese ecosistema. En este estudio, se tuvo en cuenta el efecto del gradiente de precipitaciones sobre las características ambientales del fitotelma de *A. distichantha* y en consecuencia sobre la abundancia, riqueza y diversidad funcional de los ensambles de invertebrados.

### Objetivo específico

- Evaluar experimentalmente el efecto de variaciones en el régimen de precipitaciones (cantidad de agua y frecuencia de riego) sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de la comunidad de invertebrados que habitan en el fitotelma de plantas de *A. distichantha*.

### Hipótesis y predicciones

- H<sub>IV-1</sub>. Las diferencias en la cantidad y la frecuencia de agua agregada a las plantas de *A. distichantha* influyen sobre las características del tanque y la disponibilidad de recursos.
  - P<sub>IV-1-1</sub>. El nivel del agua del tanque de las bromeliáceas será mayor en aquellas plantas que reciban mayor cantidad de agua de riego (i.e. mayor  $\mu$ ).
  - P<sub>IV-1-2</sub>. El nivel del agua del tanque de las bromeliáceas variará más en aquellas plantas que reciban menor frecuencia de riego (i.e. mayor  $k$ ).
- H<sub>IV-2</sub>. Las diferencias en la cantidad y la frecuencia de agua agregada a las plantas de *A. distichantha* influyen sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica del ensamble de invertebrados que habitan en el tanque.
  - P<sub>IV-2-1</sub>. Aquellas plantas que reciban mayor cantidad de agua de riego (i.e. mayor  $\mu$ ) tendrán mayor abundancia, riqueza y diversidad de invertebrados en el fitotelma.
  - P<sub>IV-2-2</sub>. Aquellas plantas que reciban menor frecuencia de riego (i.e. mayor  $k$ ) tendrán menor abundancia, riqueza y diversidad de invertebrados en el fitotelma.

## Materiales y métodos

### Tratamientos de cantidad y frecuencia de riego

Para crear un gradiente de 10 niveles de cantidad de agua a agregar ( $\mu$ ) y 3 niveles de frecuencia de riego ( $k$ ) se utilizó información sobre la cantidad y frecuencia de precipitaciones caídas en los meses de octubre y noviembre en los últimos 25 años en el sitio de estudio (Tabla 4.1). Cada planta a regar representó un tratamiento de precipitación diferente. Los tratamientos de precipitación se caracterizaron en función de la cantidad total de agua caída durante el período ( $\mu$ ) y de la distribución de los eventos de lluvia ( $k$ , el parámetro de dispersión). Todos los tratamientos se expresan en relación con la media  $\mu$  y  $k$ , por lo que " $\mu_{0,1} \cdot k_{0,5}$ " significa que la precipitación media de este tratamiento es 1/10 de la precipitación normal y que la precipitación presenta una dispersión entre los días de la mitad de lo normal. En la Tabla 4.1 se describen los 30 tratamientos de precipitación en términos de  $\mu$  y  $k$ , donde  $\mu$  y  $k$  se han de calcular a partir de registros de precipitación pasados.

**Tabla 4.1.** Tratamientos-Escenarios de precipitaciones aplicados a cada planta durante el experimento. Cada tratamiento es una combinación de la cantidad total de agua aplicada durante el período ( $\mu$ ) y de la distribución de la precipitación de agua a lo largo del experimento ( $k$ ). Mayores valores de  $\mu$  implican mayor cantidad de agua y mayores valores de  $k$  implican mayor número de eventos con menor cantidad de agua. El escenario  $\mu = 1$ ,  $k = 1$  representa las condiciones históricas del sitio de estudio.

	$\mu^{*0,1}$	$\mu^{*0,2}$	$\mu^{*0,4}$	$\mu^{*0,6}$	$\mu^{*0,8}$	$\mu$	$\mu^{*1,5}$	$\mu^{*2}$	$\mu^{*2,5}$	$\mu^{*3}$
$k^{*0,5}$	$\mu_{0,1} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{0,2} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{0,4} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{0,6} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{0,8} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{1} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{1,5} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{2} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{2,5} \cdot k_{0,5}$	$\mu_{3} \cdot k_{0,5}$
$k$	$\mu_{0,1} \cdot k_1$	$\mu_{0,2} \cdot k_1$	$\mu_{0,4} \cdot k_1$	$\mu_{0,6} \cdot k_1$	$\mu_{0,8} \cdot k_1$	$\mu \cdot k_1$	$\mu_{1,5} \cdot k_1$	$\mu_2 \cdot k_1$	$\mu_{2,5} \cdot k_1$	$\mu_3 \cdot k_1$
$k^{*2}$	$\mu_{0,1} \cdot k_2$	$\mu_{0,2} \cdot k_2$	$\mu_{0,4} \cdot k_2$	$\mu_{0,6} \cdot k_2$	$\mu_{0,8} \cdot k_2$	$\mu \cdot k_2$	$\mu_{1,5} \cdot k_2$	$\mu_2 \cdot k_2$	$\mu_{2,5} \cdot k_2$	$\mu_3 \cdot k_2$

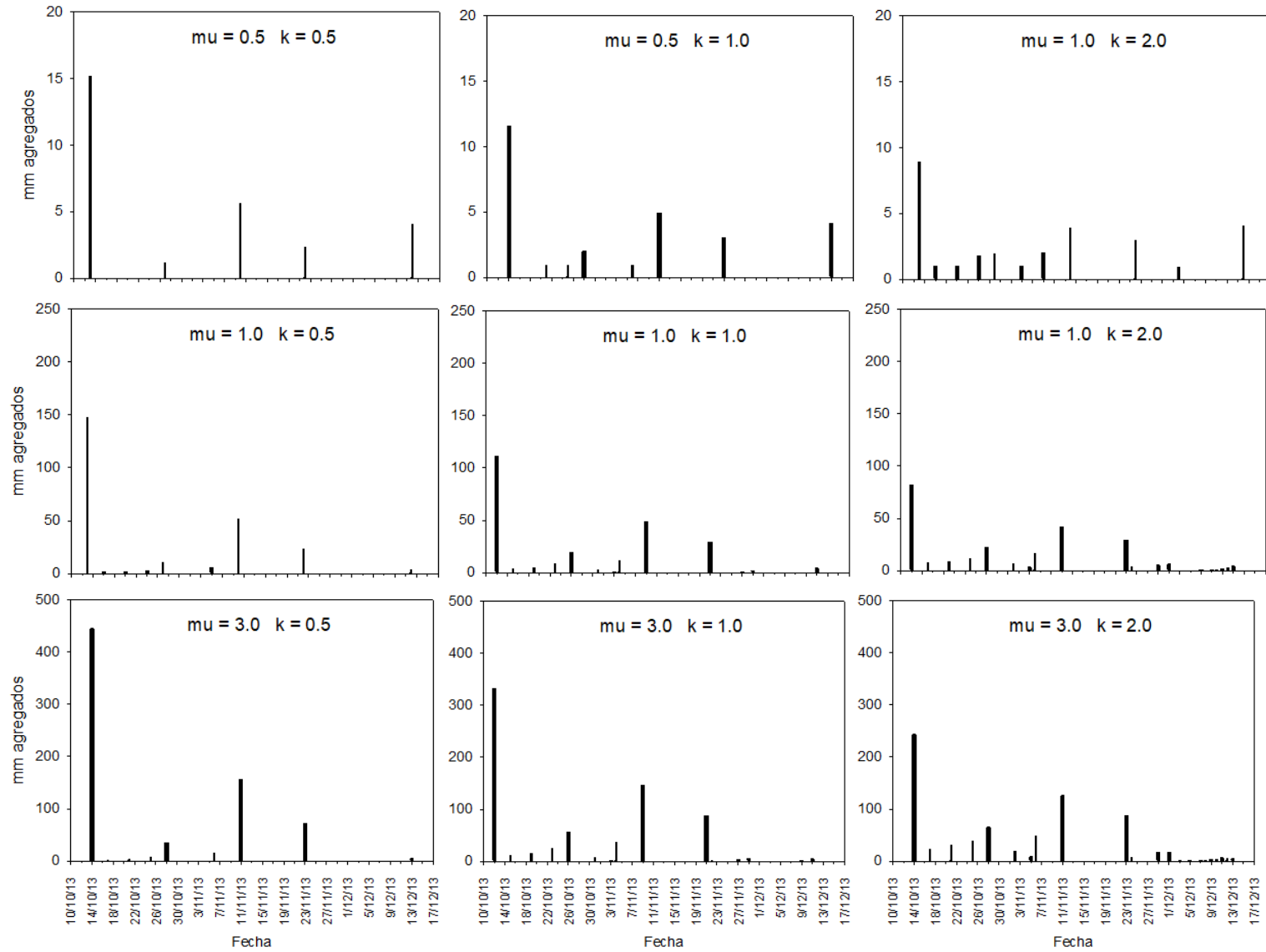
La cantidad de mm a aplicar a las plantas y su distribución a lo largo del período del experimento se calcularon a partir de un script de R realizado por Andrew MacDonald y Diane Srivastava (University of British Columbia, Canadá) para la realización de un experimento de manipulación de las precipitaciones en bromeliáceas tanque. Este script utilizó los valores ambientales de  $\mu$  y  $k$  para calcular primero las 30 combinaciones experimentales de  $\mu$  y  $k$ . Para cada una de estas combinaciones se calculó la frecuencia exacta de días con cada nivel de precipitación y se convirtió una distribución de probabilidad con una cola positiva infinitamente larga en una distribución de frecuencia discreta. Luego, se aleatorizó el orden temporal de la lluvia en el tratamiento ambiental hasta que se asemejó a la estructura de autocorrelación temporal de los registros de precipitación reales. El script reordenó los eventos de lluvia en cada uno de los 29 tratamientos no ambientales para que los eventos de

precipitación de similar magnitud ocurrieran en el mismo orden (e.g. la lluvia más grande para un tratamiento ocurriera el mismo día en todos los tratamientos). Así, el orden temporal de la lluvia en todos los tratamientos fue lo más natural posible, dadas las limitaciones de los parámetros  $\mu$  y  $k$  seleccionados.

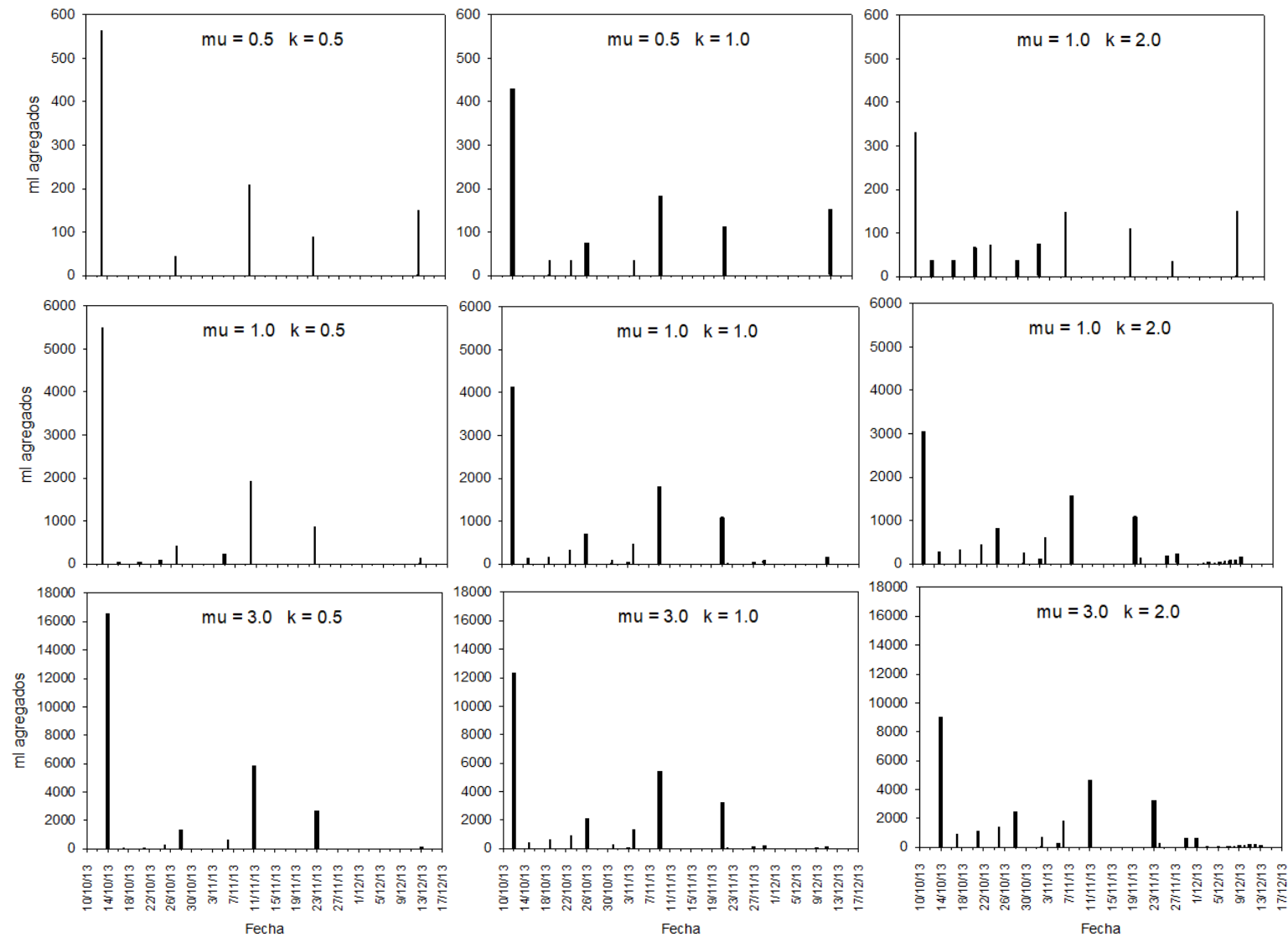
Los 30 tratamientos fueron divididos en 3 bloques de 10. El programa seleccionó aleatoriamente diez tratamientos para comenzar el día 1, otros diez el día 2 y otros diez el día 3. Este permitió un tiempo suficiente para muestrear invertebrados al final del experimento (10 bromelias por día).

El script agregó días al principio y al final del período de lluvia de 60 días. Todas las bromelias comenzaron con la cantidad (mediana) de lluvia correspondiente al tratamiento ambiental. Al día siguiente se tomaron las muestras correspondientes al comienzo del experimento antes de que las bromelias comiencen a experimentar diferentes escenarios de lluvia. Al final de las manipulaciones de la lluvia añadimos un día de lluvia igual a la mediana de ese tratamiento, ya que el último día de lluvia podía tener una influencia sustancial en la composición química del agua, por lo que queríamos asegurarnos de que el experimento terminara con cada bromelia recibiendo una cantidad de lluvia representativa. Al final, un día extra para tomar las muestras correspondientes a la culminación del experimento (química del agua), y luego dos días más para el muestreo de invertebrados.

Las plantas fueron asignadas al azar a cada una de las 30 combinaciones antes mencionadas (Tabla 4.1). El total de agua a agregar a una planta estaba determinado por la cantidad de agua (mm) correspondiente al tratamiento asignado (Fig. 4.1), la cual fue afectada por un factor de corrección que contempla el efecto de intercepción del canopeo y el área de captura de la planta (Fig. 4.2). El efecto de intercepción del canopeo evita sobreestimar el volumen recolectado por la planta. Esto es necesario ya que la precipitación se mide en un área abierta, pero a menudo las bromelias están bajo los árboles y el dosel intercepta parte de la lluvia. Además, no toda la lluvia que llega a la hoja de la planta corre por la hoja hacia el tanque, sino que a veces se desvía por la fuerza de impacto o porque la pendiente de la hoja dirige el agua hacia afuera del tanque. Para esto se utilizaron valores de la bibliografía para bosques similares. El riego se realizó con agua de lluvia que fuera colectada y almacenada en bidones plásticos a la oscuridad en la estación biológica.



**Figura 4.1.** Milímetros de agua que recibieron las plantas durante los 60 días del experimento. Se muestran distintas combinaciones de cantidad de agua y frecuencia de riego. Código de los tratamientos: ver Tabla 4.1.



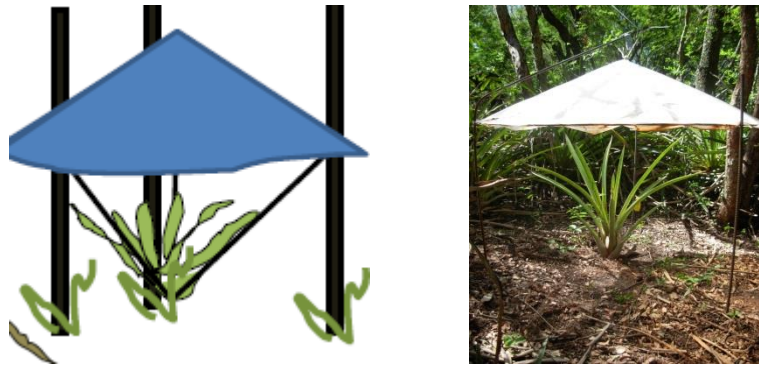
**Figura 4.2.** Mililitros de agua agregados a las plantas durante los 60 días del experimento. Se muestran distintas combinaciones de cantidad de agua y frecuencia de riego. Código de los tratamientos: ver Tabla 4.1.

### Selección y acondicionamiento de las plantas al inicio del experimento

En primavera de 2013 se seleccionaron 30 plantas de tamaño similar de *A. distichantha* en un quebrachal de *S. balansae* ubicado en del Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa (Las Gamas, depto. Vera, prov. Santa Fe). Las plantas seleccionadas estaban ubicadas en los bordes de áreas abiertas (ver Capítulo 2). El volumen máximo del tanque ha sido considerado como una de las variables más relevante desde el punto de vista biológico del tamaño de la bromeliácea, ya que tiene una muy alta correlación con la abundancia y riqueza de los invertebrados (Srivastava, 2006). Por ello, la selección de las plantas a campo se hizo estimando el volumen máximo a partir de la medición de unas pocas variables (número de hojas, hoja más larga o diámetro de la planta) (Cavallero et al., 2009). A las 30 plantas seleccionadas se le tomó una fotografía desde arriba, junto a un objeto de área conocida para estimar el área de captura mediante el programa ImageJ 1.50I, Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA, de dominio público) (Cavallero et al., 2009). La misma fue utilizada para calcular el factor de corrección previamente mencionado. Luego, todas las plantas fueron cuidadosamente descalzadas del suelo y el material del tanque fue filtrado en el campo. Finalmente, las plantas fueron transportadas a la estación biológica donde fueron procesadas.

Cada planta fue lavada en reiteradas oportunidades con una manguera para extraer la mayor cantidad posible de materia orgánica y de invertebrados del tanque. Si bien no es posible remover todos los invertebrados del tanque sin diseccionar la planta hoja por hoja (Jocque et al., 2010) consideramos que la cantidad de individuos que permanecieron en el tanque fue reducida y similar entre las plantas. La materia orgánica de todas las plantas fue reunida y dividida en distintas clases de tamaño (fina, media y gruesa). Los invertebrados colectados en todas plantas fueron separados en morfoespecies y contados.

Al comienzo del experimento se igualaron las cantidades iniciales de detritos y de invertebrados para todas las plantas (2 Scirtidae sp. 5545, 1 Chironomidae sp. 5551 y 1 Pericoma cf. sp. 5544). Encima de cada planta se colocó un refugio cónico de estructura firme con un plástico transparente que impedía el ingreso de agua de lluvia (Fig. 4.3). En el tanque de cada planta se agregó un dispositivo (ibutton DS1921 Maxim Integrated) para medir la temperatura. Los mismos estaban cubiertos con parafilm y se programaron para que registraran la temperatura cada 1 hora a lo largo de todo el experimento.



**Figura 4.3.** Esquema y foto de los refugios cónicos ubicados sobre las plantas de *A. distichantha* que se utilizaron durante los 60 días que duró el experimento de riego para evitar que el agua de lluvia ingresara a la planta y así poder controlar la cantidad de agua y la frecuencia con la que se regó.

Mediciones realizadas durante el experimento y al final del mismo

El experimento duró 60 días en los meses de octubre y noviembre. A lo largo del experimento se regaron las plantas con las cantidades previamente establecidas y se midió la profundidad de agua en el tanque de cada planta y en la axila de dos hojas con una varilla graduada todos los días (Fig. 4.4).



**Figura 4.4.** Detalle de las actividades realizadas a campo durante el experimento de riego. (a): vista de la disposición de las plantas en el sotobosque del quebrachal, (b) y (c): aplicación del agua establecida para cada planta de acuerdo con el protocolo de riego, (d): medición del nivel de agua del tanque.

Al finalizar el ensayo se midió la cantidad de agua en el tanque. Se procesaron las plantas y se retiraron los invertebrados que allí encontramos por el método de disección. Se desarmó cuidadosamente cada bromelia separando hoja por hoja, lavando y juntando todos los detritos de las hojas en una palangana con agua. Se filtró el agua a través de tamices de 2000  $\mu\text{m}$ , 850  $\mu\text{m}$  y 150  $\mu\text{m}$  (twente Metaalgaas BV, Hengelo, The Netherlands). El residuo fue colocado en bandejas plásticas de color blanco y se separó meticulosamente la macrofauna presente (i.e. animales que pueden ser divisados a ojo descubierto) utilizando pinzas y pipetas descartables. Los individuos de la macrofauna fueron preservados en alcohol (70%) y la hojarasca de los tamices envuelta en papel para ser transportada al laboratorio (Fig. 4.5).

Para cada planta se identificaron y contaron todos los individuos de la macrofauna presente. La identificación se realizó a nivel de 'morfoespecie' tal como fuera realizado por otros autores (Stork, 1987; Cotgreave et al., 1993; Lawton et al., 1998; Morse et al., 1988; Richardson, 1999; Armbruster et al., 2002; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010). A cada morfoespecie se le asignó un número que corresponden a la colección de la Facultad de Ciencias Agrarias-UNR y se condice con la información que se encuentra en la base de datos del BGW (Bromeliad Working Group: <http://www.zoology.ubc.ca/~srivast/bwg/>). Aquellas morfoespecies que no tienen un número asignado aún no fueron ingresadas a la colección). Las morfoespecies fueron asignadas a distintos grupos tróficos (e.g. detritívoros, herbívoros, predadores) (Stehr, 1991; Borror et al., 1992; Morrone y Coscarón, 1998; Coscarón et al., 1999).



**Figura 4.5.** Detalle de las actividades realizadas al final el experimento de riego. (a): i-button en el fitotelma de la planta, (b): extracción de las plantas, (c) y (d): separación de los invertebrados presentes en el tanque, (e): parte del equipo de la cátedra de Ecología al final del experimento en el campo.

#### Análisis de datos

Se trabajó con Modelos Lineales Generalizados (GLM) para evaluar el efecto de la variación del régimen pluviométrico sobre la abundancia, riqueza, equitatividad y diversidad de las comunidades de invertebrados del fitotelma. Para cada uno de los modelos analizados se controlaron los supuestos de normalidad y de homocedasticidad. Para todas las variables se utilizaron distribuciones gaussianas, excepto para las abundancias y riqueza que se utilizó distribución binomial negativa. Para esta última distribución, primero se calculó theta con `glm.nb` del paquete MASS de R y luego el resultado fue utilizado para los análisis de los modelos. Se obtuvieron los modelos mínimos con la función `stepAIC`. Sobre los modelos mínimos se trabajó con `glm` en el paquete stats en R (Crawley, 2013). Todos los modelos incluyeron al logaritmo de la máxima capacidad de almacenamiento de agua de la planta o el volumen máximo (Armbruster et al., 2002; Petermann et al., 2015; Lecraw et al., 2017). Los modelos incluyeron además dos factores, cantidad de agua ( $\mu$ ) y distribución de la precipitación ( $k$ ), representados cada uno por un término lineal y uno cuadrático. Esto se basa en que probablemente los valores óptimos para las variables se encuentren en los valores

correspondientes a las condiciones actuales del sitio. A su vez, se utilizó el tamaño de las plantas (volumen máximo de agua del tanque) como offset en los análisis estadísticos (Crawley, 2013), dado que el mismo tiene efectos sobre las tasas de secado, la profundidad del agua y las interacciones de las especies (Cavallero et al., 2011).

Para analizar los efectos de la cantidad de agua ( $\mu$ ) y distribución de la precipitación ( $k$ ) sobre la composición de invertebrados, se realizó un análisis de la varianza multivariado (PERMANOVA) con el paquete Vegan en R (Oksanen, 2011). Para evaluar la relación entre la composición específica y el gradiente de disponibilidad de agua, primero se usó un método de ordenamiento de las especies (e.g. NMDS: Non metric-Multidimensional Scaling) mediante el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011) utilizando como medida de disimilitud la 'distancia a la cuerda' o 'distancia euclídea reducida'. Luego se trabajó con el paquete Hmisc en R (Harrell y Harrell, 2018) para analizar las correlaciones entre los ejes del NMDS y morfoespecies. Por último, se calculó el 'Valor Indicador' de las especies con el programa PC-Ord (McCune y Mefford, 2011). Este análisis utiliza la abundancia relativa de cada morfoespecie entre los niveles de un factor y la frecuencia relativa para cada nivel de cada factor para calcular un 'Valor Indicador' (abundancia relativa  $\times$  frecuencia relativa) al que se le realiza un análisis de Monte Carlo para evaluar su significancia estadística.

## Resultados

### Descripción general de los ensambles de invertebrados

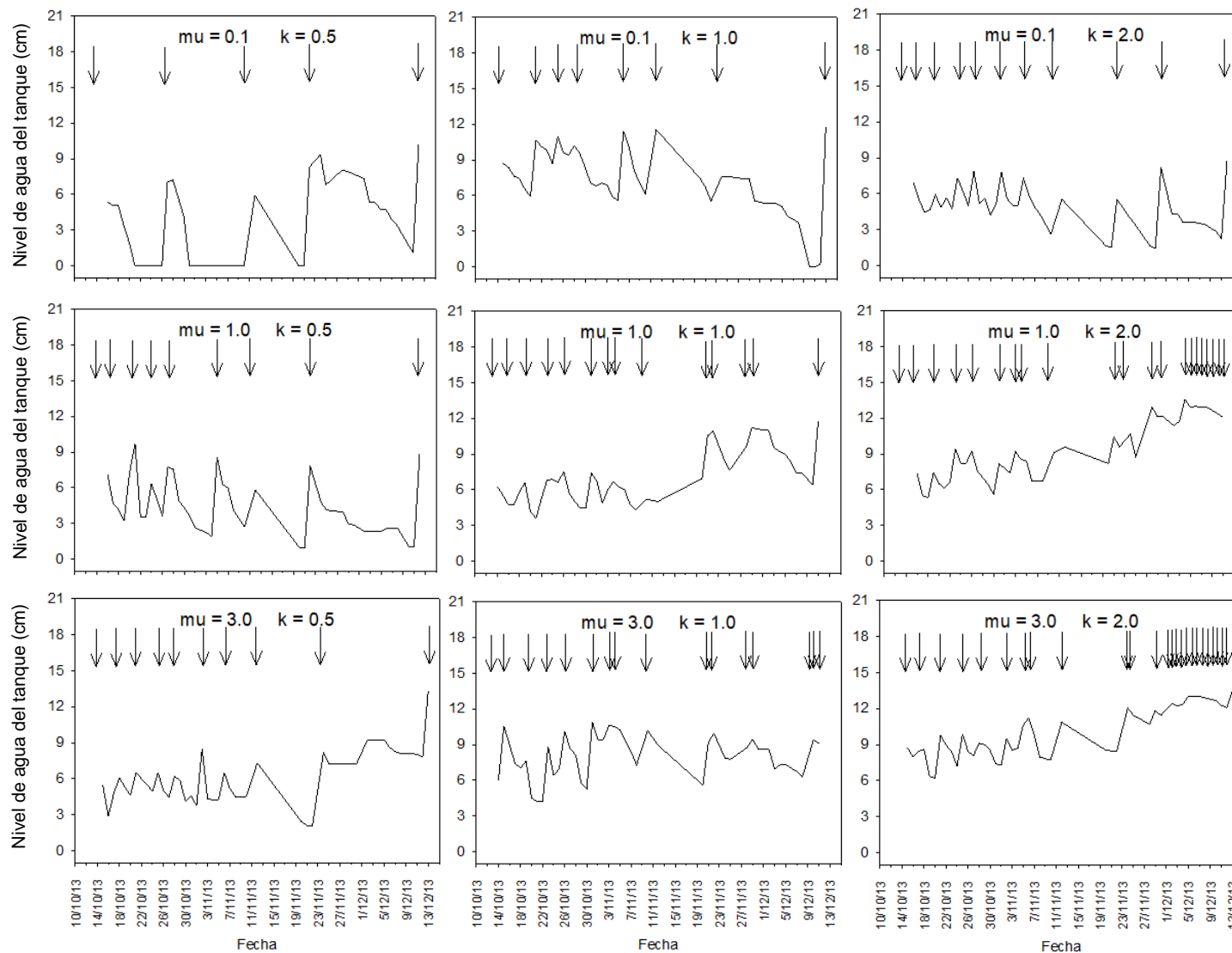
En las 30 plantas utilizadas durante el experimento se registró un total de 1195 individuos pertenecientes a 13 morfoespecies de las clases Insecta (órdenes Coleoptera, Diptera y Trichoptera) y Hirudinea. Estas morfoespecies habían sido citadas en el capítulo 2 de la presente tesis salvo por la última morfoespecie de la lista (Tabla 4.2), perteneciente al orden Trichoptera. El orden Diptera fue el más importante seguido del orden Coleoptera. Cuatro de las morfoespecies son predadoras y ocho son detritívoras.

**Tabla 4.2.** Listado de morfoespecies encontradas en los tanques de *A. distichantha* al finalizar el experimento de riego. Se detalla su posición sistemática y grupo trófico al que pertenece (DET: detritívoros, HER: herbívoros, PRE: predadores) y la abundancia. El número de cada morfoespecie corresponde a un número de colección como se detalla en la sección de materiales y métodos.

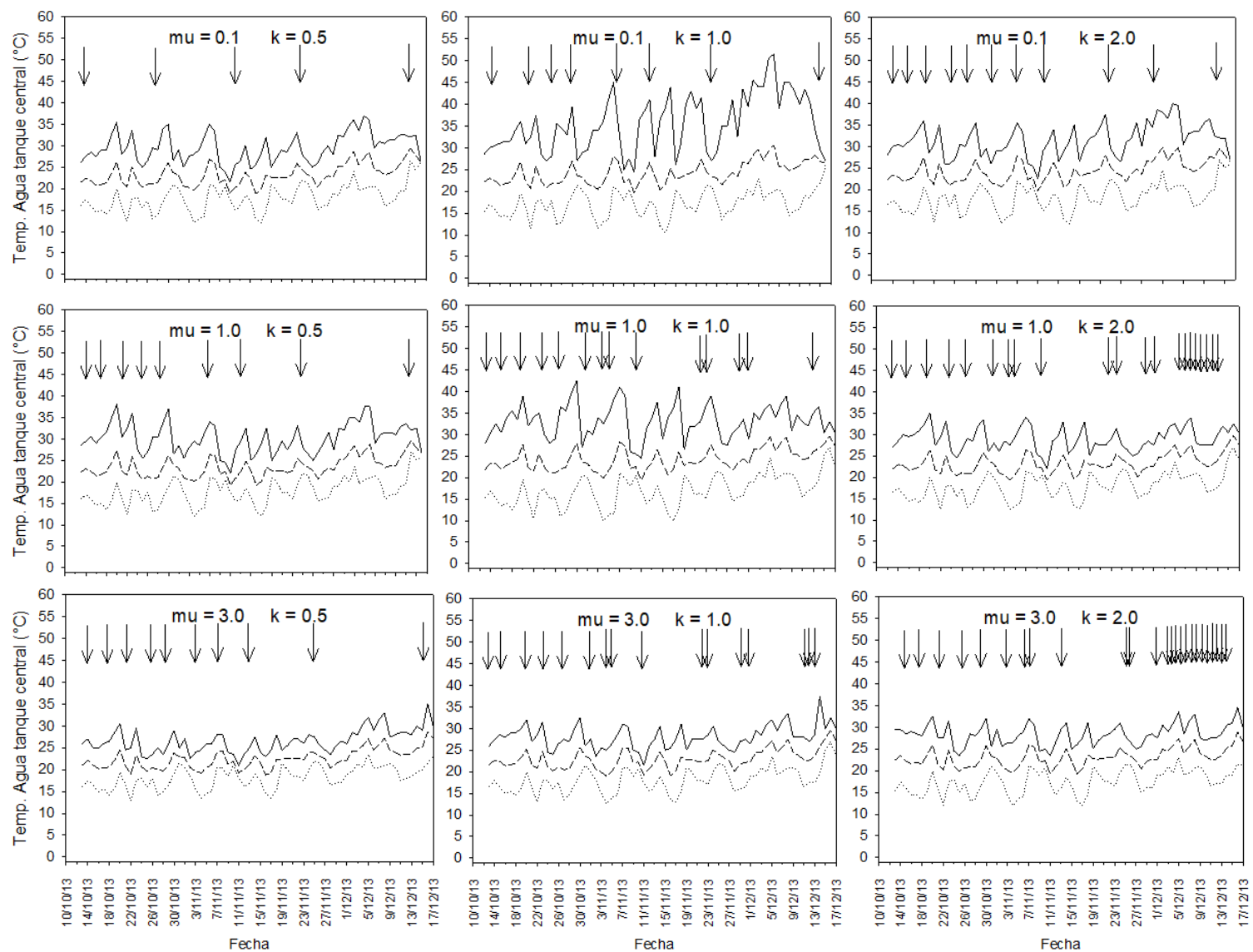
Clase	Orden	Morfoespecie	Familia	Gremio	Abundancia
Hirudinea	Indeterminado	Hirudinea.7	Indeterminada	PRE	1
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae sp. 5553	Hydrophilidae	PRE	1
Insecta	Coleoptera	Hydrophilidae sp. 5564	Hydrophilidae	PRE	7
Insecta	Coleoptera	Scirtidae sp. 5545	Scirtidae	DET	433
Insecta	Diptera	Chironomidae sp. 5551	Chironomidae	DET	547
Insecta	Diptera	<i>Culex</i> sp. 5549	Culicidae	DET	84
Insecta	Diptera	<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	Psychodidae	DET	77
Insecta	Diptera	<i>Eristalis tenax</i>	Syrphidae	DET	7
Insecta	Diptera	Syrphidae sp. 5554	Syrphidae	DET	6
Insecta	7Diptera	<i>Stibasoma theotaenia</i>	Tabanidae	PRE	13
Insecta	Diptera	Tipulidae sp. 5552	Tipulidae	DET	29
Insecta	Diptera	Tipulidae sp. 5559	Tipulidae	DET	19
Insecta	Trichoptera	Trichoptera.2	Indeterminada	-	1

### Efectos de $\mu$ y $k$ sobre las características del tanque de agua

Los diferentes tratamientos de riego aplicados a lo largo del experimento afectaron significativamente el nivel de agua del tanque (Fig. 4.6) y las temperaturas diarias máximas, mínimas y promedio del agua del tanque (Fig. 4.7). En general, las plantas que recibieron mayores cantidades de agua (i.e.  $> \mu$ ) tuvieron mayor nivel de agua del tanque y menores temperaturas del agua (Fig. 4.6 y 4.7). A su vez, las plantas que recibieron mayor frecuencia de riego (i.e.  $> k$ ) tuvieron menores temperaturas del agua (Fig. 4.6 y 4.7).



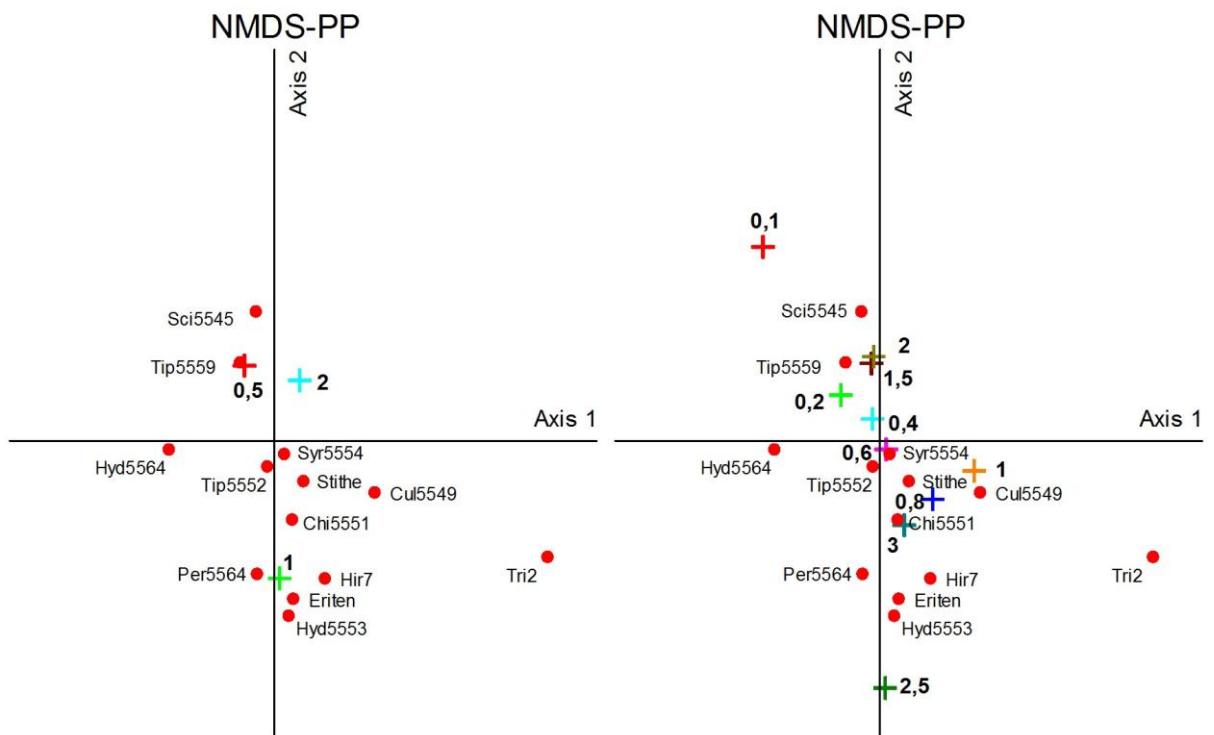
**Figura 4.6.** Variación del nivel de agua del tanque central de las plantas a lo largo del experimento para distintas combinaciones de cantidad de agua ( $\mu$ ) y frecuencia de riego ( $k$ ). Las flechas indican los momentos de riego. Código de los tratamientos: ver Tabla 4.1.



**Figura 4.7.** Variación de la temperatura del agua del tanque central de las plantas a lo largo del experimento para distintas combinaciones de cantidad de agua ( $\mu$ ) y frecuencia de riego ( $k$ ). Las flechas indican los momentos de riego. Código de los tratamientos: ver Tabla 4.1.

### Efectos de $\mu$ y $k$ sobre la composición de los ensamblajes de invertebrados

El análisis multivariado de la variancia con permutaciones mostró un efecto de la cantidad media de precipitaciones ( $\mu$ ), pero no de su distribución ( $k$ ) sobre la composición específica de la comunidad, ni efecto de la interacción entre los dos parámetros ( $\mu$ :  $F_{1,27} = 31,6$ ,  $P = 0,0368$ ;  $k$ :  $F_{1,27} = 20,01$ ,  $P = 0,1278$ ;  $\mu \times k$ :  $F_{1,27} = 0,58$ ,  $P = 0,59$ ). El diagrama de dispersión del NMDS explicó un 98,7% de la variancia de la matriz original con sus dos primeros ejes (i.e. 14,6% el primer eje y 84,1%) (Fig. 4.8). Los dos ejes del ordenamiento acomodan a las especies en función de la cantidad de precipitación media (Tabla 4.3). Tanto los tratamientos que tuvieron una precipitación distribuida en pocos eventos con mayor cantidad de agua por evento ( $k = 0,5$ ) como aquellos que tuvieron una precipitación con muchos eventos de baja precipitación ( $k = 2$ ) presentaron diferencias en la composición específica con los tratamientos que distribuyeron su precipitación conforme lo que ocurre normalmente todos los años ( $k = 1$ ) (Fig. 4.8). Hacia la derecha y hacia abajo en el gráfico de ordenamiento se acomodan los tratamientos de mayor cantidad de agua aplicada salvo los tratamientos con  $\mu = 2$  y  $\mu = 1,5$  (Fig. 4.8). Algunas morfoespecies tuvieron coeficiente de correlación de Spearman con los ejes del ordenamiento estadísticamente significativos. El Scirtidae sp. 5545 estuvo asociado a tratamientos con bajos valores de  $\mu$  (Tabla 4.3). En el gráfico se observa también que esta especie se encuentra cerca de los centroides correspondientes a los tratamientos con  $k = 0,5$  y  $k = 2$ . El Chironomidae sp. 5551 (morfoespecie con mayor número de individuos registrado en el experimento) se asoció a los tratamientos con mayores cantidades medias de precipitación y está asociada a los tratamientos con  $k = 1$ . *Culex* sp. 5549 mostró preferencia por hábitats con mayores cantidades medias de precipitación. Las morfoespecies *Pericoma* cf. sp. 5544 y *Eristalis tenax* del orden Diptera también se asociaron a las plantas que recibieron mayores cantidades de agua (Tabla 4.3). Para ninguna de las morfoespecies encontradas el análisis del valor indicador de las especies detectó que hubiera preferencia por algún nivel de  $\mu$  o de  $k$  (todos los  $P > 0,05$ ).



**Figura 4.8.** Diagrama de dispersión del ordenamiento (NMDS) para la composición específica de invertebrados en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* al finalizar el experimento de riego. (a) Se muestran las morfoespecies (círculos) y los centroides para cada nivel de k, (b) Se muestran las morfoespecies (círculos) y los centroides para cada nivel de mu. Los códigos resumidos se corresponden a las morfoespecies según se detalla en la Tabla 4.3.

**Tabla 4.3.** Correlaciones de Spearman (a) entre  $\mu$  y  $k$  y los dos primeros ejes de NMDS y (b) entre la abundancia de las morfoespecies encontradas en el fitotelma de *A. distichantha* al finalizar el experimento de riego y los ejes del ordenamiento. A cada morfoespecie se le asignó un código resumido. En negrita se resaltan las correlaciones que resultaron estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ).

(a)			
		EJE.1	EJE.2
	$\mu$	<b>0,39</b>	<b>-0,37</b>
	$k$	0,23	0,00

(b)			
Morfoespecie	Código-Resumen	EJE.1	EJE.2
Hirudinea.7	Hir7	0,20	-0,10
Hydrophilidae sp. 5553	Hyd5553	0,12	-0,18
Hydrophilidae sp. 5564	Hyd5564	-0,12	0,00
Scirtidae sp. 5545	Sci5545	<b>-0,42</b>	<b>0,76</b>
Chironomidae sp. 5551	Chi5551	<b>0,51</b>	<b>-0,55</b>
<i>Culex</i> sp. 5549	Cul5549	<b>0,53</b>	-0,09
<i>Pericoma</i> cf. sp. 5544	Per5564	0,10	<b>-0,41</b>
<i>Eristalis tenax</i>	Eriten	0,18	<b>-0,38</b>
Syrphidae sp. 5554	Syr5554	0,18	0,00
<i>Stibasoma theotaenia</i>	Stithe	0,16	-0,24
Tipulidae sp. 5552	Tip5552	-0,11	-0,04
Tipulidae sp. 5559	Tip5559	-0,23	0,20
Trichoptera.2	Tri2	0,31	-0,05

#### Efectos de $\mu$ y $k$ sobre las características de los ensambles de invertebrados

Tanto para la abundancia total como para la de detritívoros la interacción de los términos cuadráticos del modelo ( $k^2 \times \mu^2$ ) fue significativa (Tabla 4.4). Para el conjunto de escenarios de precipitación con los eventos de riego concentrados en el tiempo ( $k = 0,5$ ), la abundancia se incrementó con cantidades medias de precipitación que representaron la media histórica para el sitio ( $\mu = 1$ ) (Fig. 4.9). En cambio, cuando la distribución de los eventos de riego representó a la histórica para el sitio ( $k = 1$ ), tanto mayores cantidades de agua como menores cantidades provocaron un aumento de la abundancia. Lo mismo ocurrió cuando la precipitación se distribuyó más uniformemente a lo largo del período ( $k = 2$ ).

Los efectos de la cantidad media de precipitación ( $\mu$ ) y de su distribución ( $k$ ) fueron lineales para la abundancia de los predadores y existió interacción entre los factores (Tabla 4.4, Fig. 4.9). La abundancia de predadores aumentó con la media de la precipitación cuando los eventos de lluvia estuvieron más concentrados ( $k = 0,5$ ) y disminuyó con mayores cantidades de agua aplicada cuando la distribución de los eventos representó a la media del lugar ( $k = 1$ ) o a una distribución más uniforme y menos concentrada en el período ( $k = 2$ ).

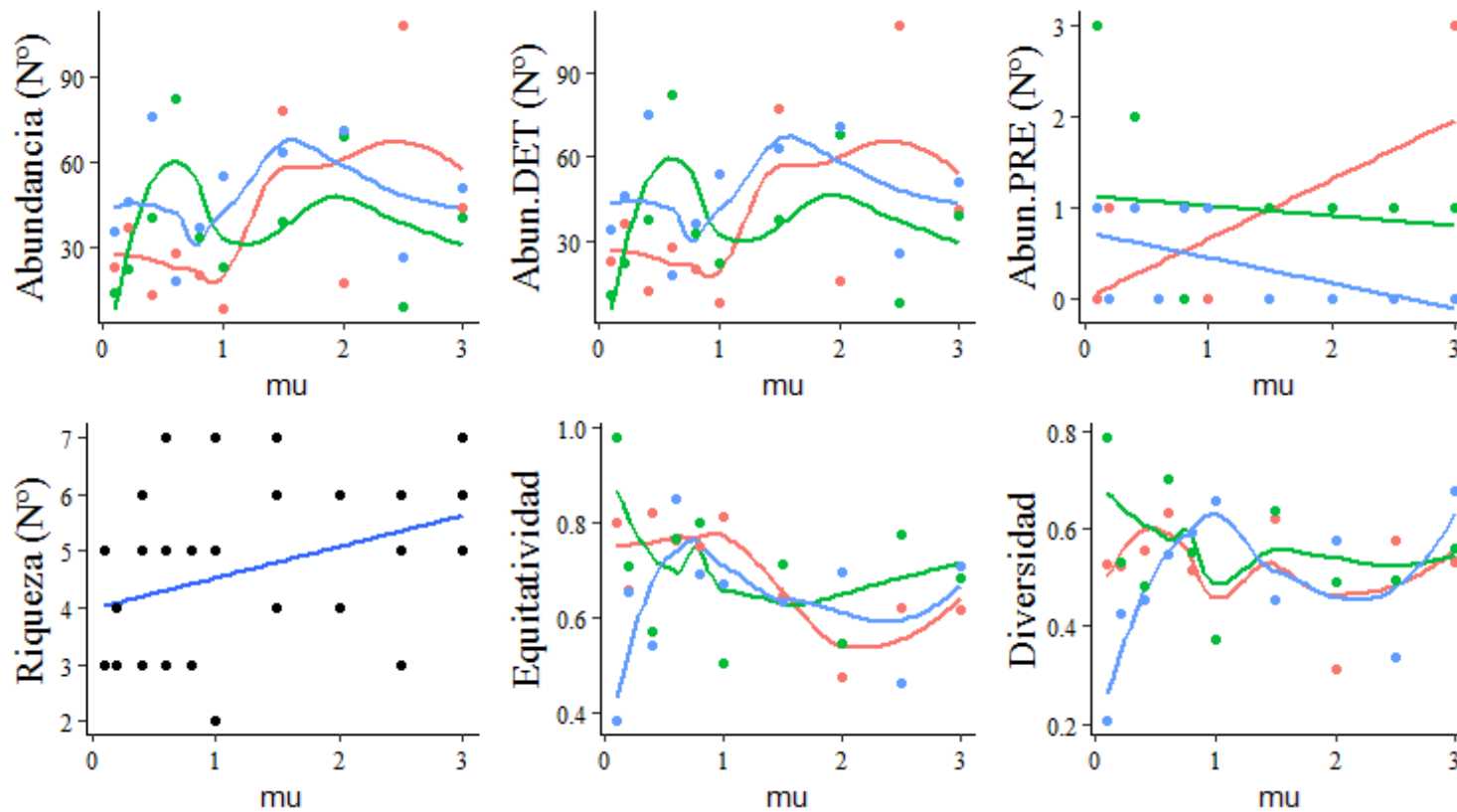
La riqueza fue exclusivamente afectada por la cantidad de precipitación ( $\mu$ ) y su respuesta fue lineal (Tabla 4.4, Fig. 4.9). La riqueza de especies encontrada en el fitotelma aumentó con la cantidad de agua independientemente de su distribución. Para la diversidad y la equitatividad existió una interacción entre el efecto lineal de la distribución de la precipitación ( $k$ ) y el efecto cuadrático de la cantidad de agua aplicada ( $\mu$ ). Para los escenarios que representaron condiciones de sequía (bajos valores de  $\mu$ ), cualquier alteración en la distribución de la precipitación provocó una disminución de ambas variables. Menores valores se observaron en los escenarios en los que la precipitación se encontró distribuida más uniformemente durante el período ( $k = 2$ ) (Tabla 4.4, Fig. 4.9).

**Tabla 4.4.** Resultados de los ANOVAs para variables que describen a los ensamblados de invertebrados en plantas de *A. distichantha* en función de la cantidad media aplicada ( $\mu$ ) y la distribución de la precipitación a lo largo del tiempo ( $k$ ). Se utilizó el logaritmo del volumen máximo de la planta como “offset”. Para cada variable se detallan los grados de libertad del estadístico correspondiente (gl), los valores de Z y T según corresponda y su probabilidad asociada (P) de los modelos mínimos seleccionados (Ver Apéndice IV.1). Valores de P en negrita indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

Variable	k			k <sup>2</sup>			$\mu$			$\mu^2$			k: $\mu$			k: $\mu^2$			k <sup>2</sup> : $\mu$			k <sup>2</sup> : $\mu^2$		
	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P	gl	Z	P
Abundancia	21	3,49	<b>0,001</b>	21	-1,43	0,152	21	0,16	0,874	21	-2,13	<b>0,033</b>	21	-2,60	<b>0,009</b>	21	-2,93	<b>0,003</b>	21	1,68	0,094	21	2,76	<b>0,006</b>
Abund.DET	21	3,45	<b>0,001</b>	21	-1,47	0,143	21	0,10	0,919	21	-2,36	<b>0,018</b>	21	-2,48	<b>0,013</b>	21	-2,83	<b>0,005</b>	21	1,67	0,095	21	2,91	<b>0,004</b>
Abund.PRE	23	0,08	0,934	23	-1,71	0,087	23	0,52	0,602	23	1,12	0,264	23	-2,12	<b>0,034</b>	23	-1,65	0,098						
Riqueza							28	2,25	<b>0,025</b>															

	k			k <sup>2</sup>			$\mu$			$\mu^2$			k: $\mu$			k: $\mu^2$			k <sup>2</sup> : $\mu$			k <sup>2</sup> : $\mu^2$		
	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P	gl	T	P
Div.Simpson	25	1,73	0,097				25	1,33	0,196	25	0,20	0,843				25	-2,71	<b>0,012</b>						
Equitatividad	26	1,10	0,282							26	-0,59	0,561				26	-2,12	<b>0,044</b>						



**Figura 4.9.** Variación de los caracteres de los ensambles de invertebrados presentes en el fitotelma de las plantas de *A. distichantha* al finalizar el experimento de riego en función de la cantidad de agua aplicada total ( $\mu$ ) para cada una de las distribuciones de la frecuencia de riego (rojo:  $k = 0,5$ , verde:  $k = 1$ , azul:  $k = 2$ ). Para la riqueza, el ANOVA mostró solo efectos lineales de  $\mu$  (Tabla 4.2).

## Discusión

### Efectos de $\mu$ y $k$ sobre la composición de los ensamblajes de invertebrados

En la presente tesis se observó que la composición específica de la comunidad fue afectada por la cantidad media de precipitaciones ( $\mu$ ), pero no por su distribución ( $k$ ) y en parte esto puede explicarse a partir del efecto sobre las distintas especies o grupos de especies: el Scirtidae sp. 5545 se asoció con tratamientos con bajos valores de  $\mu$ , mientras que el Chironomidae sp. 5551 (morfoespecie con mayor número de individuos que se registró en el experimento), *Culex* sp. 5549, *Pericoma* cf. sp. 5544 y *Eristalis tenax* se asociaron a los tratamientos con mayores cantidades de precipitación. Estos resultados coinciden con los encontrados por otros autores quienes encontraron efecto de la sequía sobre la composición de los ensamblajes (Dézerald et al., 2015, Chase et al., 2017). Por ejemplo, Dézerald et al., (2015), quienes trabajaron con diversidad funcional, encontraron que determinados caracteres de las especies les confieren a las comunidades resistencia a la sequía o las hacen resilientes a la misma (e.g. pequeño tamaño corporal, cortos tiempos generacionales, reproducción asexual, formas de resistencia). Así, las especies son seleccionadas por los filtros ambientales.

Otros autores encontraron diferencias en la composición específica para diferentes escenarios de precipitación, debido a mayores abundancias de Ceratopogonidae en escenarios con mayores cantidades de precipitación y una distribución uniforme o más estable (Pires et al., 2016); resultados que coinciden con los reportados en este capítulo. Trzcinki et al., (2016) encontraron un efecto de la cantidad y distribución de la precipitación particularmente sobre grupos como los Culicidae que filtran el contenido de la columna de agua ya que su importancia disminuye en condiciones de sequía. Chase y Knight (2003) encontraron que las comunidades de mosquitos se ven afectadas por los efectos de la sequía en ecosistemas acuáticos temporarios. Podría ocurrir que esto explique los resultados encontrados para *Culex* sp. 5549 en este capítulo para los tratamientos en los que efectivamente se evidenció la sequía a campo.

### Efectos de $\mu$ y $k$ sobre las características de los ensamblajes de invertebrados

Nuestros resultados mostraron que para el conjunto de escenarios de precipitación con los eventos de riego concentrados en el tiempo ( $k = 0,5$ ), la abundancia total y la de detritívoros se incrementaron con cantidades totales de precipitación que superaron a la media histórica para el sitio. En cambio, cuando la distribución de los eventos de riego representó a la distribución histórica para el sitio ( $k = 1$ ), tanto mayores cantidades, como menores cantidades de agua provocaron un aumento en la abundancia total y la de detritívoros. Lo mismo ocurrió

cuando la precipitación se distribuyó más uniformemente a lo largo del período ( $k = 2$ ). Cuando las cantidades de precipitación fueron bajas y además los eventos estuvieron concentrados, la abundancia total y la abundancia de detritívoros fueron bajas. Esto probablemente pueda explicarse a partir de una alteración en la dinámica hídrica, por lo que los ensambles habrían sufrido una condición de estrés por sequía.

La abundancia de predadores aumentó con la cantidad total de precipitación cuando los eventos de lluvia estuvieron más concentrados ( $k = 0,5$ ) y disminuyó con mayores cantidades de agua aplicada cuando la distribución de los eventos representó a la media del lugar ( $k = 1$ ) o a una distribución más uniforme y menos concentrada en el período ( $k = 2$ ).

La riqueza fue exclusivamente afectada por la cantidad de precipitación ( $\mu$ ) y su respuesta fue lineal. El número de especies encontradas en el fitotelma aumentó con la cantidad de agua independientemente de su distribución. Estos resultados concuerdan con otros estudios que reportaron un efecto negativo de la sequía sobre la riqueza de especies en ecosistemas acuáticos (Ledger et al., 2013, Chase et al., 2017). Por el contrario, otros estudios no encontraron efectos de la variación en los regímenes de precipitación sobre la abundancia, ni la riqueza (Pires et al., 2016; Marino et al., 2017; Antiqueira et al., 2018). Es importante resaltar que en el estudio de Marino et al., (2017), los distintos escenarios de precipitación difirieron en términos de la frecuencia del riego y no de la cantidad de agua total aplicada, lo cual coincide con los resultados reportados en la presente tesis. Sin embargo, sí encontraron un efecto de la estabilidad hidrológica, que varió en función de la distribución de la precipitación sobre la riqueza y abundancia.

Para la equitatividad y la diversidad existió una interacción entre el efecto lineal de la distribución de la precipitación ( $k$ ) y el efecto cuadrático de la cantidad de agua aplicada ( $\mu$ ). Para los escenarios que representaron condiciones de menor disponibilidad hídrica (bajos valores de  $\mu$ ), cualquier alteración en la distribución de la precipitación provocó una disminución de ambas variables. Se observaron menores valores en los escenarios en los que la precipitación se encontró distribuida más uniformemente durante el período ( $k = 2$ ). Estos resultados indicaron que la combinación de poca cantidad de agua (bajos valores de  $\mu$ ) distribuida en muchos eventos de poca cantidad (bajos valores de  $k$ ) se tradujo en menores valores de diversidad y equitatividad.

**Apéndice IV.1.** Modelos mínimos seleccionados por la función step de R que utiliza el criterio de Akaike (Crawley, 2013) y utilizados para los ANOVA.

Variable	Theta	Modelo mínimo AIC (Función: step de R)-(offset((log(Vmax)) + (log (k) + log (k <sup>2</sup> )) * (log (mu) + log (mu <sup>2</sup> )))
Abundancia	8,22	Abundancia ~ offset(log(Vmax)) + (log(k.scalar) + I(log(k.scalar)^2)) * (log(mu.scalar) + I(log(mu.scalar)^2))
Abund. DET	7,69	Abundancia.DET ~ offset(log(Vmax)) + (log(k.scalar) + I(log(k.scalar)^2)) * (log(mu.scalar) + I(log(mu.scalar)^2))
Abund. PRE	12575,73	Abundancia.PRE ~ log(k.scalar) + I(log(k.scalar)^2) + log(mu.scalar) + I(log(mu.scalar)^2) + log(k.scalar):log(mu.scalar) + log(mu.scalar) + I(log(mu.scalar)^2) + log(k.scalar):log(mu.scalar) + log(k.scalar):I(log( mu.scalar)^2) + offset(log(Vmax))
Riqueza	208076,94	Riqueza.Abundancia. ~ log(mu.scalar) + offset(log(Vmax))
Equitatividad		Equitatividad.Abundancia. ~ log(k.scalar) + I(log(mu.scalar)^2) + log(k.scalar):I(log(mu.scalar)^2) + offset(log(Vmax))
Div.Simpson		Div.Simpson.Abundancia. ~ log(k.scalar) + log(mu.scalar) + I(log(mu.scalar)^2) + log(k.scalar):I(log(mu.scalar)^2) + offset(log(Vmax))

## Discusión Final

Se muestra en esta tesis el trabajo realizado durante cinco años con el objetivo de llegar a profundizar en el conocimiento de las relaciones que existen entre algunos factores bióticos y abióticos sobre las comunidades de invertebrados que habitan en el tanque de agua que se forma entre las bases foliares de las plantas de *A. distichantha*. Esta bromeliácea epífita facultativa se distribuye en el norte de Argentina, sudeste de Brasil, este de Bolivia, gran parte de Paraguay (Smith y Downs, 1979). Está presente en varios tipos de biomas y es característica del sotobosque de los quebrachales de *S. balansae* del Chaco Húmedo (Morello y Adámoli, 1974; Lewis y Pire, 1981).

El foco principal de este trabajo estuvo puesto sobre la estructura de las comunidades de invertebrados asociados a esta planta. La Ecología de Comunidades es una rama de la Ecología que intenta explicar cómo se ensamblan las comunidades a partir del conjunto de especies de una región (Weiher y Keddy, 2001). Para evaluar los efectos de las variaciones de las condiciones del hábitat sobre la estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos que habitan en el tanque de esta bromeliácea se realizaron tres estudios, dos relevamientos (Capítulos II y III) y un experimento (Capítulo IV). A continuación, se comentan y discuten los resultados más relevantes de esta tesis para cada uno de los capítulos.

### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat, del año y de la latitud sobre los caracteres de las plantas

La plasticidad fenotípica real y aparente reportada para esta planta y otras bromeliáceas se corroboró en esta tesis (Lee et al., 1989; Cogliatti-Carvalho et al., 1998; Scarano et al., 2002; Freitas et al., 2003; Lenzi et al., 2006; Guimarães-Souza et al., 2006; Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010; Dézerald et al., 2014). El tamaño de la planta y el hábitat afectaron la morfología, la arquitectura y la partición de biomasa de las plantas en los distintos años y a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulos II y III). Se reportó además que los sitios mejor conservados y ubicados más al norte tuvieron plantas más similares entre hábitats, posiblemente debido a la menor diferencia entre los hábitats cerrados y abiertos (Capítulo III). Estos resultados avalan la hipótesis  $H_{II-1}$  del capítulo II.

### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat, del año y de la latitud sobre los caracteres del tanque

De acuerdo con lo reportado por otros autores (Armbruster et al., 2002; Guimarães-Souza et al., 2006; Srivastava et al., 2008; Montero et al., 2010; Barberis et al., 2014; Dézerald et al.,

2014; Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016; Romero et al., 2016), encontramos que plantas más grandes y los hábitats cerrados tienen mayor contenido de hojarasca (Capítulos II y III). Los hábitats con mayor cobertura leñosa aportan mayor cantidad de detritos (Denslow et al., 1998; Carnevale y Lewis, 2001; Royo y Carson, 2006; Barbier et al., 2008), por lo que las plantas de hábitats cerrados reciben mayores aportes y, además, como ha sido demostrado, al tener una mayor área de captura, los interceptan en mayor cantidad (Cavallero et al., 2009; Capítulos II y III). Como generalidad también encontramos que a mayores volúmenes disminuyó el pH (Capítulos II y III). En general, para los distintos años y a lo largo del gradiente latitudinal se encontraron valores de pH levemente más alcalinos que Torales et al., (1972) en Dézerald et al., (2015) y Bouard et al., (2011) y Marino et al., 2013, pero similares a Lopez et al., (2009). El contenido de materia orgánica aumentó hacia el norte a lo largo del gradiente latitudinal y las diferencias entre hábitats fueron desapareciendo (Capítulo III). Posiblemente esto se deba a que hacia el norte aumenta la riqueza de especies leñosas y los bosques son más densos (Lewis et al., 1994). Por otro lado, los sitios mejor conservados presentaron mayores contenidos de materia orgánica fina.

En consecuencia, estos resultados, avalan las hipótesis H<sub>II-2</sub>, H<sub>II-3</sub> y del capítulo II, y la H<sub>III-1</sub> del capítulo III.

#### Descripción general de los ensambles de invertebrados en distintos años, a lo largo de un gradiente latitudinal y en distintos escenarios de precipitación

El número total de individuos registrados por planta a lo largo de cuatro años en la Cuña Boscosa del norte de la provincia de Santa Fe es bajo (Capítulo II) en comparación con publicaciones anteriores sobre el fitotelma de *A. distichantha* (Torales et al., 1972; Montero et al., 2010; Amadeo et al., 2017). Posiblemente esto se deba a la inclusión de plantas de pequeño tamaño. Sin embargo, usando un gradiente de tamaño similar en el estudio de fitotelmata a lo largo de un gradiente latitudinal en el este del Chaco Húmedo se registró un mayor número total de individuos por planta, debido al aumento de la abundancia de individuos en los sitios ubicados más al norte (Capítulo III).

En esta tesis se registró la presencia de 38 morfoespecies en los relevamientos realizados en cuatro años (Capítulo II), en seis sitios a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulo III) y en un experimento de sequía (Capítulo IV). El análisis del gradiente aportó un total de 7 morfoespecies nuevas y en el experimento de riego se sumó una especie más. Estas 38 morfoespecies pertenecen a 19 familias agrupadas en seis órdenes y tres clases. Estos mayores valores de riqueza total del presente trabajo respecto a otros estudios

realizados en fitotelmata de *A. distichantha* (Montero et al., 2010, Amadeo et al., 2017) podrían atribuirse al mayor número de plantas procesadas.

En los cuatro años y a lo largo del gradiente, el orden Coleoptera (familia Scirtidae principalmente) fue el más abundante y el orden Diptera el que presentó mayor riqueza de morfoespecies, tal como fue reportado por otros autores (Mestre et al., 2001; Ospina-Bautista et al., 2004; Montero et al., 2010). A lo largo del gradiente se observó una disminución de la importancia relativa del orden Coleoptera y un aumento de la abundancia de los Diptera. Esto coincide con otros autores que encontraron que Diptera fue el orden más abundante registrado en Brasil (Araújo et al., 2007) y en las Guayanas Francesas (Jabiol et al., 2009). En el estudio realizado en cuatro veranos en el norte de la provincia de Santa Fe se encontró que la familia Culicidae fue la más importante dentro del orden Diptera (Capítulo II). Sin embargo, en el análisis del gradiente latitudinal la familia Tipulidae fue la más abundante dentro del orden Diptera (Capítulo III), lo cual coincide con lo reportado por Montero et al., (2010) en diferentes estaciones del año.

Al igual que Montero et al., (2010) fueron pocos los casos de “singletons” y “doubletons” tanto a lo largo de los años (Capítulo II), como a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulo III). Estos resultados no concuerdan con otros estudios en los que el número fue significativamente mayor (Armbruster et al., 2002; Stunz et al., 2002). En esta tesis el foco fue puesto exclusivamente en los invertebrados acuáticos que habitan en el fitotelma, mientras que otros trabajos incluyeron a diversos grupos de invertebrados que sólo tienen contacto esporádico con los habitantes del fitotelma (Amadeo et al., 2017) o especies de invertebrados terrestres (Armbruster et al., 2002). Finalmente, los detritívoros fueron el grupo trófico más abundante y con mayor número de morfoespecies, seguidos por los predadores, tanto para el estudio realizado en el norte de Santa Fe durante cuatro veranos (Capítulo II), como para el gradiente latitudinal (Capítulo III). Similares resultados fueron reportados por otros autores (Mestre et al., 2001; Stunz et al., 2002; Montero et al., 2010).

Estos resultados avalan la hipótesis H<sub>II-4</sub> del capítulo II, y la hipótesis H<sub>III-1</sub> del capítulo III.

#### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat, del año y de la latitud sobre la composición de los ensamblajes de invertebrados

El tamaño del hábitat y las características impuestas por la cobertura del canopy de especies arbóreas del bosque influyeron en la composición específica de los ensamblajes de invertebrados del fitotelma. En estos quebrachales de *S. balansae*, el efecto del hábitat sobre la composición específica debe necesariamente analizarse teniendo en cuenta otros factores.

Este efecto varió entre los distintos años y a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulos II y III). Como otros autores, en esta tesis se encontraron diferencias de la composición entre hábitats (López e Iglesias Ríos, 2001; Farjalla et al., 2016). Las diferencias entre hábitats se evidenciaron en períodos secos (Capítulo II), tal como fuera reportado por en un estudio estacional por Montero et al., (2010). Estas diferencias en la composición entre hábitats en periodos secos podrían atribuirse a la diferente sensibilidad de los distintos grupos. Por ejemplo, en años secos los Culicidae detritívoros se asociaron a plantas más grandes de hábitats abiertos, ya que los mosquitos son un grupo sensible a la duración de la sequía, incluso a sequías parciales. Los Scirtidae son menos sensibles a las sequías (Amundrud y Srivastava, 2015), por lo cual frente a la menor cantidad de Diptera en todos los hábitats en el año seco (2012), el Scirtidae sp. 5545, que es la morfoespecie más abundante, incrementó su importancia relativa.

La variación en la composición del fitotelma entre hábitats dependió del sitio a lo largo del gradiente (Capítulo III). En el sitio 5 se observó una mayor abundancia de Diptera detritívoros (Tipulidae sp. 5552 y *Pericoma* cf. sp. 5544) en ambos hábitats y una disminución de los Coleoptera detritívoros (Scirtidae sp. 5545). Se detectó un efecto de la latitud sobre la composición específica de las comunidades del fitotelma de *A. distichantha*. Tanto los Coleoptera como los Diptera mostraron una tendencia a aumentar hacia el norte. El aumento de la abundancia de detritívoros hacia el norte podría asociarse al aumento del contenido de la materia orgánica, especialmente la fracción más gruesa de la misma. La morfoespecie Tipulidae sp. 5552 se alimenta preferencialmente de las hojas grandes de *S. balansae* y otras especies arbóreas (Observación personal). En consecuencia, su mayor abundancia fue registrada en el sitio 5, uno de los que poseía mejor estado de conservación, presentando condiciones más favorables para el desarrollo de animales de mayor tamaño, tal como reportaron Romero et al., 2016. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Yanoviak et al., (2006) quienes encontraron un efecto negativo sobre las poblaciones de Tipulidae en la medida en que los ambientes se encontraron más antropizados. Como otros autores (Montero et al., 2010), no se registró la presencia de predadores del orden Odonata. Algunas especies de este orden son sensibles a las heladas y a las bajas temperaturas y precipitaciones (Amundrud et al., 2018). Sin embargo, se esperaba encontrar ninfas de estas morfoespecies en los sitios ubicados más al norte, ya que habían sido reportadas para quebrachales ubicados al norte del Chaco Húmedo (Iriart et al., 2003; Muzón et al., 2009).

Estos resultados indican que la sequía, la variación asociada a un gradiente latitudinal y el estado de conservación de los bosques hicieron evidentes las diferencias en la composición específica entre los hábitats.

Estos resultados avalan las hipótesis H<sub>II-2</sub>, H<sub>II-3</sub> y H<sub>II-4</sub> del capítulo II, y la hipótesis H<sub>III-1</sub> del capítulo III.

#### Efectos del tamaño de la planta, del hábitat, del año y de la latitud sobre los caracteres del ensamble del fitotelma

Encontramos mayor abundancia total y de detritívoros y mayor riqueza de morfoespecies en plantas más grandes de *A. distichantha* en los distintos años y a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulos II y III). El patrón para la riqueza puede ser explicado por la teoría de la SAR (Relación especie-área: Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; Spencer et al., 1999; Drakare et al., 2006). El patrón para las abundancias se condice con lo reportado por otros autores en otras bromeliáceas (Stuntz et al., 2002; Araújo et al., 2007; Srivastava et al., 2008; Jabiol et al., 2009; Céréghino et al., 2010; Dézerald et al., 2013, 2014; Amundrud y Srivastava, 2015; Petermann et al., 2015). Además del efecto directo del tamaño de la planta sobre los ensambles, pudo haber un efecto indirecto, ya que las plantas más grandes tuvieron mayor número de hojas y más contenido de detritos o materia orgánica como fue observado en otros estudios (Oliveira et al., 1994; López e Iglesias Ríos, 2001; Armbruster et al., 2002; Araújo et al., 2007; Céréghino et al., 2010; Leroy et al., 2012; Dézerald et al., 2013; Farjalla et al., 2016; ver sin embargo Montero et al., 2010; Rangel et al., 2017). Si bien se registró un efecto del tamaño del hábitat sobre la abundancia de predadores no hubo una tendencia clara. A partir de la 'Hipótesis de los rangos tróficos' se hubiera esperado encontrar un efecto positivo del tamaño de la planta sobre la abundancia de predadores, como obtuvieron otros autores (Holt et al., 1999; Srivastava et al., 2008; Petermann et al., 2015). Los predadores encontrados en los cuatro años y a lo largo del gradiente latitudinal son meso predadores (Capítulos II y III) y algunos autores (Amundrud y Srivastava, 2015; Romero et al., 2016) sugieren que en realidad la sensibilidad al tamaño del hábitat se observa para los predadores superiores y no para los meso predadores.

La abundancia entre hábitats varió de la mano de las condiciones climáticas de los distintos años y del gradiente latitudinal (Capítulos II y III). Por el contrario, en estudios realizados en bosques tropicales de las Guayanas Francesas se registraron mayores abundancias totales y de predadores en plantas de sombra que en plantas de hábitats abiertos (Leroy et al., 2009; Dézerald et al., 2013, 2014). Sólo en años muy secos, las plantas de hábitats abiertos tuvieron más detritívoros que las plantas de hábitats cerrados (Capítulo II). Similar patrón fue registrado por Montero et al., (2010) quienes no encontraron diferencias entre hábitats salvo para el invierno, que en esta región es la época seca. Esta diferencia podría atribuirse a que las plantas del hábitat cerrado tienen tanques más pequeños. Las

diferencias en la abundancia entre hábitats deben analizarse a lo largo del gradiente latitudinal. Para la abundancia total y la abundancia de detritívoros, el hábitat cerrado del sitio 5 presentó mayores valores que el resto.

La riqueza aumentó en hábitats cerrados en los distintos años y a lo largo del gradiente latitudinal (Capítulos II y III). Este patrón es similar al observado en bromeliáceas de las restingas (López e Iglesias Ríos, 2001) y en bosques tropicales de las Guayanas Francesas (Leroy et al., 2009), y podría explicarse a partir de la asociación entre la riqueza y la productividad de estos ecosistemas (Srivastava y Lawton, 1998). En contraposición, en un estudio realizado en un quebrachal no se encontró un efecto del hábitat sobre las variables que describen el ensamble de invertebrados (Montero et al., 2010), y en otro estudio realizado en un bosque tropical de las Guayanas Francesas donde se registró menor riqueza en plantas de sombra debido a los menores contenidos de agua (Dézerald et al., 2013). Sin embargo, este patrón es similar al observado por otros autores (Leroy et al., 2009; López e Iglesias Ríos, 2001) y podría explicarse a partir de la asociación entre la riqueza y la productividad de estos ecosistemas (Srivastava y Lawton, 1998). Debe tenerse en cuenta que el patrón de riqueza entre hábitats es afectado por la latitud, ya que se registraron diferencias en la riqueza de morfoespecies del fitotelma entre hábitats en los sitios ubicados más al sur, pero no en los ubicados más al norte (Capítulo III). Esto podría atribuirse a que en los sitios ubicados más al norte no se registraron diferencias entre hábitats en la apertura de canopy, posiblemente debido a la mayor cobertura leñosa y a la mayor riqueza de especies arbóreas de los bosques septentrionales (Lewis et al., 1994). Sin embargo, ha sido ampliamente demostrado que la riqueza de especies es mayor en latitudes cercanas al ecuador que a mayores latitudes (Pianka 1966; Schemske y Mittelbach, 2017). Un patrón similar ha sido reportado en numerosos estudios de fitotelma (Kitching, 2000; Srivastava, 2005) y coincide con los resultados de esta tesis (Capítulo III).

Estos resultados avalan la hipótesis H<sub>II-5</sub> del capítulo II, y la hipótesis H<sub>III-5</sub> del capítulo III.

#### Efectos de la variación en los regímenes hidrológicos sobre la composición de los ensambles de invertebrados

En la presente tesis se observó que la composición específica de la comunidad fue afectada por la cantidad media de precipitaciones, pero no por su distribución (Capítulo IV). El Scirtidae sp. 5545 se asoció con tratamientos con bajos valores de cantidades totales, mientras que el Chironomidae sp. 5551 (morfoespecie con mayor número de individuos que se registró en el experimento), *Culex* sp. 5549, *Pericoma* cf. sp. 5544 y *Eristalis tenax* se asociaron a los

tratamientos con mayores cantidades de precipitación. Otros autores encontraron efecto de la sequía sobre la composición de los ensambles (Dézerald et al., 2015, Chase et al., 2017), mayores abundancias de Ceratopogonidae (misma superfamilia que los Chironomidae) con mayores cantidades de precipitación y una distribución uniforme o más estable (Pires et al., 2016). Trzcinki et al., (2016) encontraron un efecto de la cantidad y distribución de la precipitación particularmente sobre grupos como los Culicidae cuya importancia disminuye en condiciones de sequía. Chase y Knight (2003) encontraron que las comunidades de mosquitos se ven afectadas por los efectos de la sequía en ecosistemas acuáticos temporarios. Estos resultados coinciden con los encontrados para *Culex* sp. 5549, que mostró preferencia por hábitats con mayores cantidades medias de precipitación (Capítulo IV). Esta especie también fue sensible a las condiciones del hábitat cuando cambiaron los parámetros hídricos entre años (Capítulo II).

Estos resultados avalan la hipótesis H<sub>IV-2</sub> del capítulo IV.

#### Efectos de la variación de los regímenes hidrológicos sobre las características de los ensambles de invertebrados

La abundancia de individuos se incrementó cuando se concentraron los eventos de precipitación que superaron a la media histórica para el sitio (Capítulo IV). Cuando la distribución fue más uniforme, no hubo un efecto claro de la cantidad total aplicada. En un escenario de baja cantidad y distribución, los ensambles habrían sufrido una condición de estrés por sequía.

La estabilidad hidrológica determina el tiempo disponible para el ensamblaje y desarrollo de las comunidades (Marino et al., 2017). La abundancia de predadores aumentó con la cantidad total de precipitación cuando los eventos de lluvia estuvieron más concentrados y disminuyó cuando el agua fue más uniformemente aplicada (Capítulo IV). Por el contrario, Pires et al., (2016) y Marino et al., (2017) reportaron que la riqueza y la abundancia de mesopredadores no fueron afectadas por la variación de los regímenes de precipitación.

La riqueza fue exclusivamente afectada por la cantidad de precipitación y aumentó linealmente con mayores cantidades de agua (Capítulo IV). Estos resultados concuerdan con otros estudios (Ledger et al., 2013, Chase et al., 2017). Por el contrario, otros estudios no encontraron efectos de la variación en los regímenes de precipitación sobre la abundancia, ni sobre la riqueza (Marino et al., 2017; Antikeira et al., 2018). Es importante resaltar que, en el estudio de Marino et al., (2017), los distintos escenarios de precipitación difirieron en términos de la frecuencia del riego y no de la cantidad de agua total aplicada, lo cual coincide con los resultados reportados en el Capítulo IV. En escenarios de sequía, la equitatividad y la

diversidad, disminuyeron ante cualquier alteración en la distribución de la precipitación. Estos resultados indicaron que la combinación de poca cantidad de agua distribuida en muchos eventos de poca cantidad se tradujo en menores valores de diversidad y equitatividad. Antiqueira et al., (2018) tampoco encontraron efecto del cambio climático sobre la diversidad.

Estos resultados avalan la hipótesis H<sub>IV-2</sub> del capítulo IV.

### **Conclusiones generales y sugerencias para futuros estudios**

Esta tesis nos permitió por un lado realizar una aproximación descriptiva al conocimiento de los efectos del hábitat, de la estructura y del tamaño de las plantas en diferentes años y latitudes sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de los ensamblajes de invertebrados que habitan en el fitotelma de *A. distichantha*. Por otro lado, realizar una aproximación experimental al conocimiento del efecto de variaciones en el régimen de precipitaciones (cantidad de agua y frecuencia de riego) sobre la abundancia, riqueza, diversidad y composición específica de la comunidad de invertebrados que habitan en el fitotelma de plantas de *A. distichantha*. Con nuestros resultados intentamos realizar algún aporte al conocimiento de los efectos de factores bióticos y abióticos sobre la estructura de ensamblajes de invertebrados presentes en plantas de *A. distichantha*, que crecen en los bosques de *S. balansae* del Chaco Oriental.

Todos los avances en el conocimiento de estos ensamblajes conllevan en definitiva a la ampliación de nuestros horizontes a partir de la generación de nuevas preguntas e interrogantes. Nuevas líneas de investigación deberían estar orientadas a la profundización en la taxonomía de las especies del fitotelma. Además, es necesario complementar el enfoque taxonómico con uno funcional para profundizar el análisis de estos ensamblajes. Debería tenerse en cuenta que esta especie de planta está presente en otros tipos de bosques (como la Ecorregión de las Yungas o la selva Paranaense) y tal vez se encuentren allí algunos patrones diferentes a los encontrados en el quebrachal. Es necesario intentar profundizar en el conocimiento de la dinámica de las comunidades de invertebrados ya que hasta ahora no ha sido contemplada. Un nuevo enfoque derivado del análisis a través de modelos de ecuaciones estructurales que permita distinguir con más precisión los efectos directos e indirectos de cada uno de los factores del hábitat permitirá realizar cuantiosos aportes al conocimiento de estos ecosistemas, que tantas preguntas nos generan y que tan provechosos son para ser usados como unidades experimentales.

## Bibliografía

- Aizen MA, Vázquez DP, Smith-Ramírez C. (2002). Natural history and conservation of plant-animal mutualisms in the temperate forest of southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 79-97.
- Albicocco AP, Carbajo AE, Vezzani D. (2011). Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. *Journal of Vector Ecology* 36: 437-446.
- Alencar J, Gleiser RM, Morone F, Mello CF, Silva JdS, Serra-Freire NM, Guimarães AÉ. (2014). A comparative study of the effect of multiple immersions on Aedini (Diptera: Culicidae) mosquito eggs with emphasis on sylvan vectors of yellow fever virus. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 109: 114-117.
- Amadeo FE, Dias JD, Segovia BT, Simões NR, Lansac-Tôha FA. (2017). Effects of bromeliad flowering event on the community structuring of aquatic insect larvae associated with phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Limnologica Brasiliensia* 29.
- Amundrud SL, Srivastava DS. (2015). Drought sensitivity predicts habitat size sensitivity in an aquatic ecosystem. *Ecology* 96: 1957-1965.
- Amundrud SL, Srivastava DS. (2016). Trophic interactions determine the effects of drought on an aquatic ecosystem. *Ecology* 97: 1475-1483.
- Amundrud SL, Videla M., Srivastava DS (2018). Dispersal barriers and climate determine the geographic distribution of the helicopter damselfly *Mecistogaster modesta*. *Freshwater Biology* 63: 214-223.
- Antiqueira PAP, Petchey OL, Romero GQ. (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters* 21: 72-82.
- Araújo V, Melo SK, Araújo APA, Gomes MLM, Carneiro MAA. (2007). Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. *Brazilian Journal of Biology* 67: 611-617.
- Armbruster P, Hutchinson RA, Cotgreave P. (2002). Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96: 225-234.
- Arrhenius O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95-99.
- Augier LM, Dantur Juri MJ, Molina GA. (2003). Redescrición de la larva y la pupa de *Toxorhynchites (Lynchiella) guadeloupensis* (Diptera: Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 62: 99-106.
- Bar ME, Damborsky MP, Avalos G, Monteresino E, Oscherov EB. (2005). Fauna de Arthropoda de la Reserva Iberá, Corrientes, Argentina. *INSUGEO Miscelánea* 14: 293-310.

- Bar ME., Oscherov EB, Damborsky MP, Ávalos G, Núñez Bustos E. (2008). Primer inventario de la Fauna de Arthropoda de la Región Chaqueña Húmeda. *INSUGEO, Miscelánea* 17: 331-354.
- Barberis IM, Pire EF, Lewis JP. (1998). Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46: 515-524.
- Barberis IM, Batista WB, Pire EF, Lewis JP, León RJC. (2002). Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13: 607-614.
- Barberis IM, Lewis JP. (2005). Heterogeneity of terrestrial bromeliad colonies and regeneration of *Acacia praecox* (Fabaceae) in a humid-subtropical-Chaco forest, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 53: 377-385.
- Barberis IM, Lewis JP, Batista WB. (2005). Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. En: *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: un homenaje a Rolando J.C. León*. Oesterheld M, Aguiar MR, Ghersa CM, Paruelo JM (Ed.). Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires: 43-58.
- Barberis IM, Boccanelli S, Alzugaray C. (2011). Terrestrial bromeliads as seed accumulation microsites in a xerophytic forest of Southern Chaco, Argentina. *Bosque* 32: 57-63.
- Barberis IM, Moggi V, Oakley LJ, Alzugaray C, Vesprini JL, Prado DE. (2012). Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana* 37: 59-86.
- Barberis IM, Torres PS, Batista WB, Magra G, Galetti L, Lewis JP. (2014). Two bromeliad species with contrasting functional traits partition the understory space in a Southamerican xerophytic forest: correlative evidence of environmental control and limited dispersal. *Plant Ecology* 215: 143-153.
- Barberis IM, Cárcamo JM, Cárcamo JI, Albertengo J. (2017). Phenotypic plasticity in *Bromelia serra* Griseb.: morphological variations due to plant size and habitats with contrasting light availability. *Revista Brasileira de Biociências* 15: 143-150.
- Barbier N, Coueron P, Lefever R, Deblauwe V, Lejeune O. (2008). Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns. *Ecology* 89: 1521-1531.
- Basterra N, Neiff JJ, Casco S. (2008). *Manual de biodiversidad de Chaco, Corrientes y Formosa. Corrientes*. Universidad Nacional del Nordeste.

- Bazurro D, Díaz R, Sánchez M. (2005). *Tipificación de miel. Un uso sustentable de la palmera butiá* (*Butia capitata*). Rocha, Uruguay, Facultad de Agronomía, Universidad de la República & PROBIDES: 27.
- Beatty SW. (1984). Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419.
- Beier C, Beierkuhnlein C, Wohlgemuth T, Peñuelas J, Emmett B, Körner C, de Boeck H, Christensen JH, Leuzinger S, Janssens IA, Hansen K. (2012). Precipitation manipulation experiments – challenges and recommendations for the future. *Ecology Letters* 15: 899-911.
- Benzing DH. (2000). *Bromeliaceae. Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Carvalheiro LG, Sazima M. (2017). The potential indirect effects among plants via shared hummingbird pollinators are structured by phenotypic similarity. *Ecology* 98: 1849–1858.
- Bernardello LM, Galetto L, Juliani HR. (1991). Floral nectar, nectary structure and pollinators in some argentinean Bromeliaceae. *Annals of Botany* 67: 401-411.
- Campos RE, Gleiser RM. (2016). Mosquitos que crían en microambientes acuáticos naturales. En: *Investigaciones sobre mosquitos de Argentina*. Berón CM, Campos RE, Gleiser RM, Díaz-Nieto LM, Salomón OD, Schweigmann N (Ed.). Mar del Plata, Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Bianchi MB, Gibbs PE, Prado DE, Vesprini JL. (2000). Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in NE Argentina. *Flora* 195: 339-348.
- Biani NB, Vesprini JL, Prado DE. (2004). Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo xx. En: *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. Arturi MF, Frangi J, Goya JF (Ed.). La Plata, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Bitlloch E, Sormani HA. (2012). Formación de un sistema productivo: los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera (Siglos XIX-XX). *Revista de Indias* 72: 551-580.
- Blendinger PG, Villegas M. (2011). Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology* 212: 889-899.
- Blendinger PG, Giannini NP, Zampini IC, Ordoñez R, Torres S, Sayago JE, Ruggera RA, Isla MI. (2015). Nutrients in fruits as determinants of resource tracking by birds. *Ibis* 157: 480-495).
- Bonan G. (2002). *Ecological climatology. Concepts and applications*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Bornschein MR, Firkowski CR, Baldo D, Ribeiro LF, Belmonte-Lopes R, Corrêa L, Morato SA, Pie MR. (2015). Three new species of phytotelm-breeding *Melanophryniscus* from the Atlantic Rainforest of Southern Brazil (Anura: Bufonidae). *PLOS One* 10: e0142791
- Borror DJ, Triplehorn CA, Johnson NF. (1992) *An introduction to the study of insects*. Sunders College Publishing, Orlando.
- Brock M, Nielsen DL, Shiel RJ, Green JD, Langley JD. (2003). Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48: 1207-1218
- Brouard O, Le Jeune AH, Leroy C., Céréghino R., Roux O., Pelozuelo L, Dejean A, Corbara B, Carrias JF. (2011). Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? *PLOS One* 6(5): e20129.
- Brouard O, Céréghino R, Corbara B, Leroy C, Pelozuelo L, Dejean A, Carrias JF. (2012). Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology* 57: 815-823.
- Brown A, Zunino G. (1990). Dietary variability in *Cebus apella* in extreme habitats: evidence for adaptability. *Folia Primatologica* 54: 187-195.
- Brown AD, Chalukian SC, Malmierca LM. (1984). Hábitat y alimentación de *Cebus apella* en el N.O. argentino y la disponibilidad de frutos en el dosel arbóreo. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 13: 273-280.
- Brown AD, Chalukian SC, Malmierca LM, Collillas OJ. (1985). Habitat structure and feeding behavior of *Cebus apella* in "El Rey" National Park, Argentina. En: *Current perspective in primate social dynamics*. Taub DM, King FA (Ed.). Van Nostrand Reinhold Company. Páginas 137-151.
- Brown AD, Martínez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J. (2006). *La situación ambiental argentina 2005*. Buenos Aires, Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Bucher EH. (1980). Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7: 111-159.
- Bucher EH. (1982). Chaco and Caatinga - South American arid savannas, woodlands and thickets. En: *Ecology of tropical savannas*. Huntley BJ, Walker BH (Ed.). Berlin, Germany, Springer Verlag. Pág.: 48-79.
- Buckley HN, Miller TE, Ellison AM, Gotelli NJ. (2003). Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecology Letters* 6: 825-829.
- Bueno RdO. (2012). *Fatores que influenciam interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos*. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. Paraná, Universidade Federal do Paraná. 113 páginas.

- Burgos JJ. (1970). El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11 (Suplemento): 37-101.
- Burton JI, Mladenoff DJ, Clayton MK, Forrester JA. (2011). The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. *Journal of Ecology* 99: 764-776.
- Buzato S, Sazima M, Sazima I. (2000). Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824-841.
- Cabrera AL. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- Cabrera A, Willink A. (1980). *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología, Monografía N° 13. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- Cajade R, et al. (2013). Age, body size and growth pattern of *Argenteohyla siemersi pederseni* (Anura: Hylidae) in northeastern Argentina. *Journal of Natural History* 47: 237-251.
- Caldwell JP. (1993). Brazil nut fruit capsules as phytotelmata: interactions among anuran and insect larvae. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1193-1201.
- Campos RE. (2010). *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macro-invertebrate communities, including a review and bibliography. *Hydrobiologia* 652: 311-328.
- Campos RE. (2011). Expanding the distribution of two species of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Argentina and notes on their bionomics. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 70: 379-381.
- Campos RE. (2016a). Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. *Journal of Natural History* 50: 923-941.
- Campos RE. (2016b). Aquatic Diptera assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. *Journal of Natural History* 50: 905-921.
- Campos RE, Lounibos LP. (1999). *Eryngium* spp. (Umbelliferae) as phytotelmata and their *Culex* (*Culex*) inhabitants in temperate Argentina. *Journal of the American Mosquito Control Association* 15: 493-499.
- Campos RE, Fernández LA. (2011). Coleopterans associated with plants that form phytotelmata in subtropical and temperate Argentina, South America. *The Journal of Insect Science* 11: 1-18.
- Campos RE, Spinelli G, Mogi M. (2011). Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones Province, subtropical Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 70: 111-118.
- Canals GR. (2003). *Mariposas de Misiones*. Buenos Aires, LOLA, Literature of Latin America.

- Carnevale NJ, Lewis JP. (2001). Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 49: 203-212.
- Cavallero L, López D, Barberis IM. (2009). Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco forest: habitat and size-related effects. *Plant Biology* 11: 379-391.
- Cavallero L, Galetti L, López D, McCargo J, Barberis IM. (2011). Morphological variation of the leaves of *Aechmea distichantha* Lem. plants from contrasting habitats of a Chaco forest: a trade-off between leaf area and mechanical support. *Revista Brasileira de Biociências* 9: 455-464.
- Céréghino R, Leroy C, Dejean A, Corbara B. (2010). Ants mediate the structure of phytotelm communities in an ant-garden bromeliad. *Ecology* 91: 1549-1556.
- Céréghino R, Leroy C, Carrias JF, Pelozuelo L, Ségura C, Bosc C, Dejean A, Corbara B. (2011). Ant-plant mutualisms promote functional diversity in phytotelm communities. *Functional Ecology* 25: 954-963.
- Cerrudo A. (2010). Importancia de *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* como captadoras de semillas de especies leñosas en un quebrachal de la Cuña Boscosa de Santa Fe. Tesina de Grado, Facultad de Humanidades y Ciencias. Santa Fe, Universidad Nacional del Litoral. 67 páginas.
- Chambel MR, Climent J, Alía R, Valladares F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 14: 334-344.
- Chase JM. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 17430-17434.
- Chase JM, Knight TM. (2003). Drought-induced mosquito outbreaks in wetlands. *Ecology Letters* 6: 1017-1024.
- Chébez JC, Pereira J, Massoia E, Di Giacomo AG, Heinonen Fortabat S. (2005). Mamíferos de la Reserva El Bagual. En: *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo*. Di Giacomo AG, y Krapovickas SF (Ed.). Buenos Aires, Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata. Páginas 467-499.
- Chupil H. (2013). *Uso de grãos de pólen na identificação de plantas e para examinar a partição de nicho alimentar entre beija-flores no sul do Brasil*. Tesis de Maestría. Ciências Biológicas. Curitiba, Universidade Federal de Paraná. 84 páginas.

- Clark DB, Clark DA, Rich PM, Weiss S, Oberbauer SF. (1996). Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Cogliatti-Carvalho L, Almeida DR, Rocha CFD. (1998). Phenotypic response of *Neoregelia johannis* (Bromeliaceae) dependent on light intensity reaching the plant microhabitat. *Selbyana* 19: 240-244.
- Cogliatti-Carvalho L, Rocha-Pessoa TC, Nunes-Freitas AF, Rocha CFD. (2010). Volume de água armazenado no tanque de bromélias, em restingas da costa brasileira. *Acta Botanica Brasilica* 24: 84-95.
- Consoli RA, de Oliveira RL. (1994). *Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil*. Rio de Janeiro, Editora FIOCRUZ.
- Correa FF, Gleiser RM, Leite PJ, Fagundes E, Gil-Santana HR, Mello CF, Gredilha R, Alencar J. (2014). Mosquito communities in Nova Iguaçu Natural Park, Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of the American Mosquito Control Association* 30: 83-90.
- Coscarón S, Mancebo OA, Coscarón-Arias CL. (1999). Description of male, larva and pupa of *Stibasoma theotaenia* (Wiedemann) (Diptera-Tabanidae). *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz* 94: 619-623.
- Cotgreave P, Hill MJ, Middleton DAJ. (1993). The relationship between body size and population size in bromeliad tank faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 367-380.
- Coutinho LM. (1969). Novas observações sobre a ocorrência do "efeito de de saussure" e suas relações com a suculência, a temperatura folhear e os movimentos estomáticos. *Botânica* 24: 79-102.
- Crawley MJ. (2013). *The R book*. Chichester, John Wiley & Sons.
- Cruz-García S, Garrido-Jiménez I, Hornung-Leoni CT. (2010). Las bromelias como importantes fitotelmata. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 7: 8-10.
- D'Almeida LM. (2015). *Experiências na seção de coleções de plantas envasadas do Jardim Botânico de Porto Alegre*. Tesis de grado. Faculdade de Agronomia. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 33 páginas.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73-82.
- de la Peña MR. (2016). Aves argentinas: descripción, comportamiento, reproducción y distribución. Rheidae a Pelecanoididae. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie)* 19: 1-456.

- de la Peña MR, Pensiero JF. (2004). *Plantas Argentinas. Catálogo de nombres comunes*. Buenos Aires, Literature of Latin America (L.O.L.A.).
- Del Moral Sachetti JF, Lameda Camacaro FI (2011). Registros de ocurrencia del oso andino (*Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) en sus límites de distribución nororiental y austral. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13: 7-19.
- Denslow JS, Ellison AM, Sanford RE. (1998). Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.
- de Oliveira RF, da Rocha Vieira L, Vieira AG. (2017). Anuros de uma área de Caatinga no Município de Caetés, Região Agreste do Estado de Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Gestão Ambiental e Sustentabilidade* 4: 159-165.
- Derraik JGB. (2009). The mosquito fauna of phytotelmata in native forest habitats in the Auckland region of New Zealand. *Journal of Vector Ecology* 34: 157-159.
- DeWitt TJ, Sih A, Wilson DS. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 77-81.
- Dézerald O, Leroy C, Corbara B, Carrias JF, Pélozuelo L, Dejean A, Céréghino R. (2013). Food-web structure in relation to environmental gradients and predator-prey ratios in tank-bromeliad ecosystems. *PLOS One* 8(8): e71735.
- Dézerald O, Talaga S, Leroy C, Carrias JF, Corbara B, Dejean A, Céréghino R. (2014). Environmental determinants of macroinvertebrate diversity in small water bodies: insights from tank-bromeliads. *Hydrobiologia* 723: 77-86.
- Dézerald O, Céréghino R, Corbara B, Dejean A, Leroy C. (2015). Functional trait responses of aquatic macroinvertebrates to simulated drought in a Neotropical bromeliad ecosystem. *Freshwater Biology* 60: 1917-1929.
- Dézerald O, Leroy C, Corbara B, Dejean A, Talaga S, Céréghino R. (2017). Environmental drivers of invertebrate population dynamics in Neotropical tank bromeliads. *Freshwater Biology* 62: 229-242.
- Dézerald O, Leroy C, Corbara B, Dejean A, Talaga S, Céréghino R. (2018). Tank bromeliads sustain high secondary production in neotropical forests. *Aquatic Sciences* 80: 14.
- Diesel R. (1989). Parental care in an unusual environment: *Metopaulias depressus* (Decapoda: Grapsidae), a crab that lives in epiphytic bromeliads. *Animal Behaviour* 38: 561-575.
- Di Giacomo AG. (2005). Aves de la Reserva El Bagual. En: *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Inventario de la fauna de vertebrados y de la flora vascular de un área protegida del Chaco Húmedo*. Di Giacomo

- AG, Krapovickas SF. Buenos Aires, Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata. Páginas 201-465.
- Di Persia DH. (1980). The aquatic Oligochaeta of Argentina: current status of knowledge. En: *Aquatic Oligochaete Biology*, Springer. Páginas 79-113.
- Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H. (2006). The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. *Ecology Letters* 9: 215-227.
- Espino LM, Seveso MA, Sabatier MA. (1983). *Mapa de suelos de la provincia de Santa Fe*. Santa Fe, MAG Santa Fe e INTA.
- Evans GC. (1972). *The quantitative analysis of plant growth*. Oxford, England, Blackwell Scientific Publications.
- Evtimova VV, Donohue I. (2014). Quantifying ecological responses to amplified water level fluctuations in standing waters: an experimental approach. *Journal of Applied Ecology* 51: 1282-1291.
- Evtimova VV, Donohue I. (2016). Water-level fluctuations regulate the structure and functioning of natural lakes. *Freshwater Biology* 61: 251-264.
- Farajollahi A, Fonseca DM, Kramer LD, Kilpatrick AM. (2011). “Bird biting” mosquitoes and human disease: a review of the role of *Culex pipiens* complex mosquitoes in epidemiology. *Infection, genetics and evolution* 11: 1577-1585.
- Farjalla VF, Srivastava DS, Marino NAC, Azevedo FD, Dib V, Lopes PM, Rosado AS, Bozelli RL, Esteves FA. (2012). Ecological determinism increases with organism size. *Ecology* 93: 1752-1759.
- Farjalla VF, González AL, Céréghino R, Dézerald O, Marino NAC, Piccoli GCO, Richardson BA, Richardson MJ, Romero GQ, Srivastava DS. (2016). Terrestrial support of aquatic food webs depends on light inputs: a geographically-replicated test using tank bromeliads. *Ecology* 97: 2147-2156.
- Fine PVA, Mesones I, Coley PD. (2004). Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- Fincke OM. (2006). Use of forest and tree species, and dispersal by giant damselflies (Pseudostigmatidae): their prospects in fragmented forests. En: *Forest and dragonflies*. 4th WDA International Symposium of Odonatology. Pensoft, Sofia, Pontevedra, España.
- Fragoso C, Rojas-Fernández P. (1996). Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *Journal of Tropical Ecology* 12: 729-734.

- Frank JH, Lounibos LP (2009). Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews* 1: 125-153.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA)*. Burnaby, British Columbia and Millbrook, New York, Simon Fraser University and The Institute of Ecosystem Studies.
- Freire RM, Barberis IM, Vesprini JL. (2018). Reproductive traits and floral visitors of *Aechmea distichantha* Lem. plants growing in different habitats of a South American xerophytic forest." *Rodriguésia* 69(2) (en prensa).
- Freitas CA, Scarano FR, Wendt T. (1998). Habitat choice in two facultative epiphytes of the genus *Nidularium* (Bromeliaceae). *Selbyana* 19: 236-239.
- Freitas CA, Scarano FR, Biesboer DD. (2003). Morphological variation in two facultative epiphytic bromeliads growing on the floor of a swamp forest. *Biotropica* 35: 546-550.
- Galíndez MC, Duré MI, Schaefer EF. (2010). Diversidad y abundancia de artrópodos asociados a la fitotelmata de *Aechmea distichantha*. En: *I Congreso Latinoamericano (IV Congreso argentino) de conservación de la Biodiversidad*. San Miguel de Tucumán, Facultad de Cs. Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.
- Givnish TJ. (1999). On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193-210.
- Gleason HA. (1922). On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- Gonçalves AZ, Mercier H, Mazzafera P, Romero GQ. (2011). Spider-fed bromeliads: seasonal and interspecific variation in plant performance. *Annals of Botany* 6: 1047-1055.
- Gratani L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany* 2014: 208747.
- Greeney HF. (2001). The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology* 17: 241-260.
- Grime JP, Pierce S. (2012). *The evolutionary strategies that shape ecosystems*, John Wiley & Sons.
- Grubb PJ., Jackson RV, Barberis IM, Bee JN, Coomes DA, Dominy NJ, De La Fuente MAS, Lucas PW, Metcalfe DJ, Svenning JC, Turner IM, Vargas O. (2008). Monocot leaves are eaten less than dicot leaves in tropical lowland rain forests: correlations with toughness and leaf presentation. *Annals of Botany* 101: 1379-1389.
- Guimarães-Souza BA, Mendes GB, Bento L, Marotta H, Santoro AL, Esteves FA, Pinho L, Farjalla VF, Enrich-Prast A. (2006). Limnological parameters in the water accumulated in tropical bromeliads. *Acta Limnologica Brasiliensia* 18: 47-53.
- Harrell FE, Harrell MFE (2018). *Package 'Hmisc'*. R Foundation for Statistical Computing.

- Haubrich C, Pires A, Esteves F, Farjalla V. (2009). Bottom-up regulation of bacterial growth in tropical phytotelm bromeliads. *Hydrobiologia* 632: 347-353.
- Hietz P, Wanek W. (2003). Size-dependent variation of carbon and nitrogen isotope abundances in epiphytic bromeliads. *Plant Biology* 5: 137-142.
- Holt RD, Lawton JH, Polis GA, Martínez ND. (1999). Trophic rank and the species–area relationship. *Ecology* 80: 1495-1504.
- Huston MA. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Iriart DE, Catalá P, Todaro JS, Panseri AF, Franceschini MC. (2003). Aspectos ecológicos de la fauna asociada a *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) con especial énfasis en su fitotelmata. Corrientes, Universidad Nacional del Nordeste. 4 páginas.
- Jabiol J, Corbara B, Dejean A, Céréghino R. (2009). Structure of aquatic insect communities in tank-bromeliads in a East-Amazonian rainforest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 257: 351-360.
- Jocque M, Field R. (2014). Aquatic invertebrate communities in tank bromeliads: how well do classic ecological patterns apply? *Hydrobiologia* 730: 153-166.
- Jocque M, Kolby JE. (2012). Acidity of tank bromeliad water in a cloud forest, Cusuco National Park, Honduras. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry* 4: 59-70.
- Jocque M, Riddoch BJ, Brendonck L. (2007). Successional phases and species replacements in freshwater rock pools: towards a biological definition of ephemeral systems. *Freshwater Biology* 52: 1734-1744.
- Jocque M, Kernahan A, Nobes A, Williams C, Field R. (2010). How effective are non-destructive sampling methods to assess aquatic invertebrate diversity in bromeliads? *Hydrobiologia* 649: 293-300.
- Juncá FA, Borges CLdS. (2002). Fauna associada a bromélias terrícolas da Serra da Jibóia, Bahia. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 2: 73-81.
- Junges M, Vezzani D, Carbajo AE. (2016). Infestation levels of *Culex* (*Phytotelmatomyia*) mosquitoes inhabiting water-filled *Eryngium pandanifolium* (Apiaceae) under different sunlight condition. *Journal of Natural History* 50: 2839-2847.
- Kindlmann P, Schödelbauerová I, Dixon AFG. (2007). Inverse latitudinal gradients in species diversity. En: *Scaling biodiversity*. Storch D, Marquet PA, Brown JH (Ed.). Cambridge, Cambridge University Press: 246-257.
- Kitching RL. (2000). *Food webs and container habitats. The natural history and ecology of phytotelmata*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Kitching RL. (2001). Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "top-down" explanations for community structure. *Annual Review of Entomology* 46: 729-760.
- Klink CA, Machado RB. (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.
- Lackey JB. (1940). The microscopic flora and fauna of tree holes. *Ohio Journal of Science* 40: 186-192.
- Lawton JH, Bignell DE, Bolton B, Bloemers GF, Eggleton P, Hammond PM, Hodda M, Holt RD, Larsen TB, Mawdsley NA, Stork NE, Srivastava DS, Watt AD. (1998). Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature* 391: 72-76.
- LeCraw RM, Romero GQ, Srivastava DS. (2017). Geographic shifts in the effects of habitat size on trophic structure and decomposition. *Ecography* 40: 1445-1454.
- Ledger ME, Edwards FK, Brown LE, Milner AM, Woodward G. (2011). Impact of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in stream mesocosms. *Global Change Biology* 17: 2288-2297.
- Ledger ME, Brown LE, Edwards FK, Milner AM, Woodward G. (2013). Drought alters the structure and functioning of complex food webs. *Nature Climate Change* 3: 223.
- Lee HSJ, Lüttge U, Medina E, Smith JAC, Cram WJ, Díaz M, Griffiths H, Popp M, Schäfer C, Stimmel KH, Thonke B. (1989). Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. III. *Bromelia humilis* Jacq., a terrestrial CAM bromeliad. *New Phytologist* 111: 253--271.
- Lenzi M, Matos JZ, Orth AI. (2006). Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 20: 487-500.
- Leponce M, Theunis L, Delabie JHC, Roisin Y. (2004). Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. *Ecography* 27: 253-267.
- Leroy C, Corbara B, Dejean A, Céréghino R. (2009). Ants mediate foliar structure and nitrogen acquisition in a tank-bromeliad. *New Phytologist* 183: 1124-1133.
- Leroy C, Corbara B, Pélozuelo L, Carrias JF, Dejean A, Céréghino R. (2012). Ant species identity mediates reproductive traits and allocation in an ant-garden bromeliad. *Annals of Botany* 109: 145-152.
- Leroy C, Carrias JF, Corbara B, Pélozuelo L, Dézerald O, Brouard O, Dejean A, Céréghino R. (2013). Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition. *Annals of Botany* 112: 919-926.
- Lewis JP. (1991). Three levels of floristical variation in the forests of Chaco. *Journal of Vegetation Science* 2: 125-130.

- Lewis JP. (2001). *La biosfera y sus ecosistemas. Una introducción a la ecología*. Rosario, Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Ambiente. ECOSUR.
- Lewis JP, Pire EF. (1981). *Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino*. Buenos Aires, Argentina, Instituto de Botánica Agrícola, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Lewis JP, Torres PS. (2015). *Análisis Multivariado. Introducción y su aplicación a la biología y ecología*. Curso Análisis Multivariado, Doctorado en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario.
- Lewis JP, Pire EF, Vesprini JL. (1994). The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VIII. *Candollea* 49: 159-168.
- Lewis JP, Pire EF, Barberis IM. (1997). Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 45: 1013-1020c.
- Lewis JP, Barberis IM, Pire EF, Carnevale NJ. (2004). Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco Húmedo santafesino: el quebrachal de la Cuña Boscosa. En: *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. Arturi MF, Frangi J, Goya JF (Ed.). La Plata, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.
- Linares MA, Laurito M, Visintín AM, Rossi GC, Stein M, Almirón WR. (2016). New mosquito records (Diptera: Culicidae) from northwestern Argentina. *Check List* 12: 1944.
- Liria J. (2007). Fauna fitotelmata en las bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia stellata* Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Revista Peruana de Biología* 14: 33-38.
- López LCS, Iglesias-Ríos R. (2001). Phytotelmata community distribution in tanks of shaded and sun-exposed terrestrial bromeliads from restinga vegetation. *Selbyana* 22: 219-224.
- López L., Da Nóbrega Alves R, Iglesias-Ríos R. (2009). Micro-environmental factors and the endemism of bromeliad aquatic fauna. *Hydrobiologia* 625: 151-156.
- Lounibos LP, Frank JH, Machado-Allison CE, Ocanto P, Navarro JC. (1987). Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *Journal of Tropical Ecology* 3: 221-242.
- Lounibos LP, O'Meara GF, Nishimura N, Escher RL. (2003). Interactions with native mosquito larvae regulate the production of *Aedes albopictus* from bromeliads in Florida. *Ecological Entomology* 28: 551-558.

- MacDonald ZG, Nielsen SE, Acorn JH. (2017). Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodiversity and Conservation* 26: 617-629.
- Maguire BJ. (1971). Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 439-464.
- Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. (2011). Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in public areas in Aguaray, Salta province, Argentina. *Journal of Vector Ecology* 36: 227-230.
- Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. (2015). Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in urban, suburban and forest habitats in a dengue affected area. *Bulletin of Entomological Research* 105: 679-684.
- Mantuano DG, Martinelli G. (2007). Estructura poblacional e crescimento da bromélia clonal *Neoregelia cruenta* na restinga de Jurubatiba. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 876-878.
- Marino G, Pensiero JF. (2003). Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana* 41: 17-28.
- Marino N, Guariento R, Dib V, Azevedo F, Farjalla V. (2011). Habitat size determine algae biomass in tank-bromeliads. *Hydrobiologia* 678: 191-199.
- Marino NAC, Srivastava DS, Farjalla VF. (2013). Aquatic macroinvertebrate community composition in tank-bromeliads is determined by bromeliad species and its constrained characteristics. *Insect Conservation and Diversity* 6: 372-380.
- Marino NAC, Srivastava DS, MacDonald AAM, Leal JS, Campos A, Farjalla VF. (2017). Rainfall and hydrological stability alter the impact of top predators on food web structure and function. *Global Change Biology* 23: 673-685.
- Martínez G, Salas L. (2014). Primer reporte de microinvertebrados en fitotelmata de *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) en un sector de Yungas de Catamarca. En: *El reto del desarrollo sostenible. Estrategias y acciones. Diálogos y propuestas*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Catamarca. Páginas 82-83.
- McConnaughay KDM, Coleman JS (1999). Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80: 2581-2593.
- McCune B, Mefford MJ. (2011). *Multivariate analysis of ecological data*. Glenden Beach, USA, MjM Software.
- Medel R, Aizen MA, Zamora R. (2009). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Santiago de Chile, Editorial Universitaria.

- Menge BA, Olson AM. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57.
- Mestre LAM, Aranha JMR, Esper MDP. (2001). Macroinvertebrate fauna associated to the bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Parana State, southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44: 89-94.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685-692.
- Mogi M, Sembel DT. (1996). Predator-prey system structure in patchy and ephemeral phytotelmata: aquatic communities in small aroid axils. *Researches on Population Ecology* 38: 95-103.
- Montero G, Feruglio C, Barberis IM. (2010). The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. *Insect Conservation and Diversity* 3: 92-102.
- Montgomery RA, Chazdon RL. (2001). Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82: 2707-2718.
- Morello J. (2012). Chaco Húmedo. En: Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Morello J, Matteucci SD, Rodríguez AF, Silva ME (Ed.). Buenos Aires, Orientación Gráfica Editora. Páginas 205-223.
- Morello J, Adámoli JM. (1974). *Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco*. Buenos Aires, Argentina, Instituto de Botánica Agrícola, Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Morrone JJ, Coscarón S. (1998). *Biodiversidad de artrópodos argentinos*. Ediciones Sur, La Plata, Argentina.
- Morse D, Stork NE, Lawton JH. (1988). Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology* 13: 25-37.
- Müller GA, Marcondes CB. (2007). Immature mosquitoes (Diptera: Culicidae) on the bromeliad *Nidularium innocentii* in ombrophilous dense forest of Santa Catarina Island, Florianópolis, Santa Catarina State, southern Brazil. *Biotemas* 20: 27-31.
- Mussetti M, Alconchel D. (1986). *Mapa de suelos del Centro Operativo Dr. Tito Livio Coppa, Las Gamas, Depto. Vera, Santa Fe*. Dirección General de Extensión e Investigaciones Agropecuarias, Santa Fe.

- Muzon J, Muñoz SW, Campos R. (2009). Description of the bromeliad-dwelling final instar larva of *Leptagrion andromache* Hagen in Selys (Zygoptera: Coenagrionidae). *Zootaxa* 2089: 65-68.
- Naeem S. (1988). Predator-prey interactions and community structure: chironomids, mosquitoes and copepods in *Heliconia imbricata* (Musaceae). *Oecologia* 77: 202-209.
- Naeem, S. (1990). Resource heterogeneity and community structure: A case study in *Heliconia imbricata* phytotelmata. *Oecologia* 84: 29-38.
- Neckles HA, Murkin HR, Cooper JA. (1990). Influences of seasonal flooding on macroinvertebrate abundance in wetland habitats. *Freshwater Biology* 23: 311-322.
- Ngai JT, Srivastava DS. (2006). Predators accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314: 963.
- Oksanen J. (2011). Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. *R package version* 1(7): 11-12.
- Oliveira M, Rocha CFD, Bagnall T. (1994). A comunidade animal associada à bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith. *Bromélia* 1: 22-29.
- O'Meara GF, Gettman AD, Evans LF, Curtis GA. (1993). The spread of *Aedes albopictus* in Florida. *American Entomologist* 39: 163-173.
- O'Meara GF, Evans LF, Gettman AD, Patteson AW. (1995). Exotic tank bromeliads harboring immature *Aedes albopictus* and *Aedes bahamensis* (Diptera: Culicidae) in Florida. *Journal of Vector Ecology* 20: 216-224.
- Omena PM, Romero GQ. (2008). Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 653-662.
- Omena PM, Romero GQ. (2010). Using visual cues of microhabitat traits to find home: the case study of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). *Behavioral Ecology* 21: 690-695.
- Ospina-Bautista F, Estévez Varón JV. (2016). Plant structure predicts leaf litter capture in the tropical montane bromeliad *Tillandsia turneri*. *Brazilian Journal of Biology* 76: 686-691.
- Ospina-Bautista F, Estévez-Varón JV, Betancur J, Realpe-Rebolledo E. (2004). Estructura y composición de la comunidad de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque Alto Andino Colombiano. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 153-166.
- Ospina-Bautista F, Estévez Varón JV, Realpe E, Gast F. (2008). Diversidad de invertebrados acuáticos asociados a Bromeliaceae en un bosque de montaña. *Revista Colombiana de Entomología* 34: 224-229.

- Ostertag R. (1998). Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology* 79: 1294-1304.
- Parodi LR. (1964). Las regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1): 1-14.
- Pereira DLV, Neiss UG, Ferreira RLM. (2007). Distribuição de *Paravelia recens* (Drake & Harris, 1935) (Hemiptera, Heteroptera, Veliidae) em *Guzmania brasiliensis* Ule, 1907 (Bromeliaceae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 37: 147-150.
- Petermann JS, Farjalla VF, Jocque M, Kratina P, MacDonald AAM, Marino NAC, de Omena PM, Piccoli GCO, Richardson BA, Richardson MJ, Romero GQ, Videla M, Srivastava DS. (2015). Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. *Ecology* 96: 428-439.
- Petit M, Céréghino R, Carrias JF, Corbara B, Dézerald O, Petitclerc F, Dejean A, Leroy C. (2014). Are ontogenetic shifts in foliar structure and resource acquisition spatially conditioned in tank-bromeliads? *Botanical Journal of the Linnean Society* 175: 299-312.
- Pianka ER. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100: 33-46.
- Pigliucci M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20: 481-486.
- Pire EF, Prado DE. (2001). Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la cuña boscosa santafesina. En: Situación ambiental argentina 2000. Bertonatti C, Corcuera J (Ed.). Buenos Aires, Fundación Vida Silvestre Argentina. Páginas 257-260.
- Pires APF, Marino NAC, Srivastava DS, Farjalla VF. (2016). Predicted rainfall changes disrupt trophic interactions in a tropical aquatic ecosystem. *Ecology* 97: 2750-2759.
- Pires APF, da Silva Leal J, Peeters ETHM. (2017). Rainfall changes affect the algae dominance in tank bromeliad ecosystems. *PLOS One* 12: e0175436.
- Prado DE. (1993). What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48: 145-172.
- Ragonese AE, Castiglioni JC. (1970). La vegetacion del parque Chaqueno. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11(Suplemento): 133-166.
- Ragonese AE, Covas G. (1940). La distribución geográfica de los quebrachales en la provincia de Santa Fe. *Revista Argentina de Agronomía* 7: 176-184.

- Rangel JV, Araújo RES, Casotti CG, Costa LC, Kiffer WP, Moretti MS. (2017). Assessing the role of canopy cover on the colonization of phytotelmata by aquatic invertebrates: an experiment with the tank-bromeliad *Aechmea lingulata*. *Journal of Limnology* 76: 230-239.
- Reid JW, Janetzky W. (1996). Colonization of Jamaican bromeliads by *Tropocyclops jamaicensis* n. sp. (Crustacea: Copepoda: Cyclopoida). *Invertebrate Biology* 115: 305-320.
- Reinert F, Leal-Costa MV, Junqueira NE, Tavares ES. (2013). Are sun-and shade-type anatomy required for the acclimation of *Neoregelia cruenta*? *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85: 561-574.
- Rey JR, Lounibos P. (2015). Ecología de *Aedes aegypti* y *Aedes albopictus* en América y transmisión enfermedades. *Biomédica* 35:177-85.
- Richardson BA. (1999). The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical forest. *Biotropica* 31: 321-336.
- Richardson MJ, Richardson BA, Srivastava DS. (2015). The stability of invertebrate communities in bromeliad phytotelmata in a rain forest subject to hurricanes. *Biotropica* 47: 201-207.
- Ríos SD, González JM. (2011). A synopsis of the Castniidae (Lepidoptera) of Paraguay. *Zootaxa* 3055: 43-61.
- Roisin Y, Leponce M. (2004). Characterizing termite assemblages in fragmented forests: A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology* 29: 637-646.
- Romero GQ. (2006). Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). *Biotropica* 38: 522-530.
- Romero GQ, Srivastava DS. (2010). Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79: 1122-1131.
- Romero GQ, Santos AJ, Wienskoski EH, Vasconcellos-Neto J. (2007). Association of two new *Coryphasia* species (Araneae, Salticidae) with tank-bromeliads in southeastern Brazil: habitats and patterns of host plant use. *Journal of Arachnology* 35: 181-192.
- Romero GQ, Piccoli GCO, de Omena PM, Gonçalves-Souza T. (2016). Food web structure shaped by habitat size and climate across a latitudinal gradient. *Ecology* 97: 2705–2715
- Ronderos M, Spinelli G. (1990). Further notes on *Culicoides* Latreille 1809 from Argentina (Insecta, Diptera, Ceratopogonidae). *Iheringia, Ser. Zool.* 70: 81-88.
- Rosa AEM, Monteiro R. (2012). Bromeliaceae na apa Santuário Ecológico da Pedra Branca, Caldas, Minas Gerais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 30: 5-21.

- Rossi GC. (2015). Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. *Check List* 11: 1712.
- Rossi GC, Lestani EA, D'Oria JM. (2006). Nuevos registros y distribución de mosquitos de la Argentina (Diptera: Culicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 65: 51-56.
- Roxburgh JR, Kelly D. (1995). Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 19: 213-217.
- Royo AA, Carson WP. (2006). On the formation of dense understorey layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 1345-1362.
- Royo AA, Carson WP. (2008). Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: habitat-mediated predation versus competition. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 1634-1645.
- Rubio GD, Meza Torres EI. (2003). Presencia de *Aglaoctenus lagotis* Holmberg (Araneae: Lycosidae) en dos especies de Bromeliáceas de la provincia de Corrientes (Argentina). Corrientes, Universidad Nacional del Nordeste. 4 páginas.
- Rubio GD, Meza Torres EI. (2005). Aspectos ecológicos de *Aglaoctenus lagotis* (Araneae: Lycosidae) con énfasis en la preferencia de hábitat. Corrientes, Argentina. *Revista Colombiana de Entomología* 31: 229-232.
- Salazar Martínez AE, Abrahamovich AH, Díaz NB. (2004). Types of Acari in the Collection at Museo de La Plata, Argentina. *Revista del Museo de La Plata* 45: 1-16.
- Sampaio MC, Araújo TF, Scarano FR, Stuefer JF. (2004). Directional growth of a clonal bromeliad species in response to spatial habitat heterogeneity. *Evolutionary Ecology* 18: 429-442.
- Sazima M, Sazima I. (1999). The perching bird *Coereba flaveola* as a co-pollinator of bromeliad flowers in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 77: 47-51.
- Sazima I, Buzato S, Sazima M. (1996). An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern Brazil. *Botanica Acta* 109: 149-160.
- Scarano FR, de Mattos EA, Franco AC, Herzog B, Ball E, Grams TEE, Mantovani A, Barreto S, Haag-Kerwer A, Lüttge U. (1999). Habitat segregation of C-3 and CAM *Nidularium* (Bromeliaceae) in response to different light regimes in the understory of a swamp forest in southeastern Brazil. *Flora* 194: 281-288.
- Scarano FR, Duarte HM, Rôças G, Barreto SMB, Amado EF, Reinert F, Wendt T, Mantovani A, Lima HRP, Barros CF. (2002). Acclimation or stress symptom? An integrated study

- of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 391-401.
- Schaefer EF, Duré MI, Galíndez C. (2009). Lista preliminar de la herpetofauna asociada a *Aechmea distichantha* en Corrientes, Argentina. En: *X Congreso Argentino de Herpetología*. San Salvador de Jujuy, Asociación Herpetológica Argentina.
- Scheiner S, Willig M. (2008). A general theory of ecology. *Theoretical Ecology* 1: 21-28.
- Schemske DW, Mittelbach GG. (2017). "Latitudinal gradients in species diversity": reflections on Pianka's 1966 article and a look forward. *The American Naturalist* 189: 599-603.
- Schlichting CD. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Schlichting CD. (2002). Phenotypic plasticity in plants. *Plant Species Biology* 17: 85-88.
- Schlichting CD, Pigliucci M. (1998). *Phenotypic evolution. A reaction norm perspective*. Sunderland, Sinauer Associates Inc.
- Schmeda-Hirschmann G. (1998). Etnobotánica Ayoreo. Contribución al estudio de la flora y vegetación del Chaco. XI. *Candollea* 53: 1-50.
- Schmidt G, Zotz G. (2001). Ecophysiological consequences of differences in plant size: in situ carbon gain and water relations of the epiphytic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta*. *Plant, Cell and Environment* 24: 101-111.
- Schowalter TD. (2006). *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic Press.
- Schulz AG. (1963). Plantas y frutos comestibles de la región chaqueña. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino* 4: 57-83.
- Scrok GJ, Varassin IG. (2011). Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 25: 571-576.
- Siri A, Campos RE, Donato M. (2014). A new species of *Larsia* Fittkau, 1962 (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae) from phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lemaire, 1853 (Bromeliaceae) in Argentina. *Aquatic Insects* 36: 125-134.
- Skillman JB, García M, Virgo A, Winter K. (2005). Growth irradiance effects on photosynthesis and growth in two co-occurring shade tolerant neotropical perennials of contrasting photosynthetic pathways. *American Journal of Botany* 92: 1811-1819.
- Scrok GJ, Varassin IG. (2011). Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* 25: 571-576.
- Smith LB, Downs RJ. (1979). Bromeliaceae, subfamily Bromelioideae. *Flora Neotropica Monograph* 14: 1493-2142.

- Sota T, Mogi M. (1996). Species richness and altitudinal variation in the aquatic metazoan community in bamboo phytotelmata from North Sulawesi. *Researches on Population Ecology* 38: 275-281.
- Spencer M, Blaustein L, Schwartz SS, Cohen JE. (1999). Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters* 2: 157-166.
- Srivastava DS. (2005). Do local processes scale to global patterns? The role of drought and the species pool in determining treehole insect diversity. *Oecologia* 145: 205-215.
- Srivastava DS. (2006). Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia* 149: 493-504.
- Srivastava DS, Lawton JH. (1998). Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist* 152: 510-529.
- Srivastava DS, Kolasa J, Bengtsson J, González A, Lawler SP, Miller TE, Munguia P, Romanuk T, Schneider DC, Trzcinski MK. (2004). Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 379-384.
- Srivastava DS, Melnychuk MC, Ngai JT. (2005). Landscape variation in the larval density of a bromeliad-dwelling zygopteran, *Mecistogaster modesta* (Odonata: Pseudostigmatidae). *International Journal of Odonatology* 8: 67-79.
- Srivastava DS, Trzcinski MK, Richardson BA, Gilbert B. (2008). Why are predators more sensitive to habitat size than their prey? Insights from bromeliad insect food webs. *The American Naturalist* 172: 761-771.
- Steciow MM, Lara E, Pillonel A, Pelizza SA, Lestani EA, Rossi GC, Belbahri L. (2013). Incipient loss of flagella in the genus *Geolegnia*: the emergence of a new clade within *Leptolegnia*? *IMA Fungus* 4: 169-175.
- Stehr FW. (1991). *Immature Insects*. Vol. 1 y 2. Kendall-Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- Stein M, Ludueña-Almeida F, Willener JA, Almirón WR. (2011). Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 106: 400-407.
- Stein M, Juri MJD, Oria GI, Ramirez PG. (2013). *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) epiphytes, potential new habitat for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) collected in the province of Tucumán, Northwestern Argentina. *Florida Entomologist* 96: 1202-1206.

- Stork N. (1987). Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12: 69-80.
- Stuntz S, Ziegler C, Simon U, Zotz G. (2002). Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- Summers K. (1992). Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal Behaviour* 43: 907-919.
- Taura HM, Laroca S. (2001). A associação de abelhas silvestres de um biótopo urbano de Curitiba (Brasil), com comparações espaço-temporais: abundância relativa, fenologia, diversidade e exploração de recursos (Hymenoptera, Apoidea). *Acta Biológica Paranaense* 30: 35-137.
- Therriault TW, Kolasa J. (2001). Desiccation frequency reduces species diversity and predictability of community structure in coastal rock pools. *Israel Journal of Zoology* 47: 477-489.
- Thomsen RP, Svenning JC, Balslev H. (2005). Overstorey control of understorey species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark. *Plant Ecology* 181: 113-126.
- Thuiller W, Albert C, Araújo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT, Zimmermann NE. (2008). Predicting global change impacts on plant species-distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 137-152.
- Torales GJ, Hack WH, Turn B. (1972). Criaderos de Culícidos en bromeliáceas del NW de Corrientes. *Acta Zoológica Lilloana* 29: 293-308.
- Trzcinski MK, Srivastava DS, Corbara B, Dézerald O, Leroy C, Carrias JF, Dejean A, Céréghino R. (2016). The effects of food web structure on ecosystem function exceeds those of precipitation. *Journal of Animal Ecology* 85: 1147-1160.
- Turcotte MM, Levine JM. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution* 31: 803-813.
- Ulloa Ulloa C, Acevedo-Rodríguez P, Beck S, Belgrano MJ, Bernal R, Berry PE, Brako L, Celis M, Davidse G, Forzza RC, Gradstein SG, Hokche O, León B, León-Yáñez S, Magill RE, Neill DA, Nee M, Raven PH, Stimmel H, Strong MT, Villaseñor JL, Zarucchi JL, Zuloaga FO, Jørgensen PM. (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617.

- Valladares F, Sánchez-Gómez D, Zavala MA. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103-1116.
- Valladares F, Gianoli E, Gómez JM. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763.
- van Kleunen M, Fischer M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49-60.
- Vanschoenwinkel B, Hulsmans A, De Roeck E, De Vries C, Seaman M, Brendonck L. (2009). Community structure in temporary freshwater pools: disentangling the effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology* 54: 1487-1500.
- Vanschoenwinkel B, Buschke F, Brendonck L. (2013). Disturbance regime alters the impact of dispersal on alpha and beta diversity in a natural metacommunity. *Ecology* 94: 2547-2557.
- Vazeille M, Moutailler S, Coudrier D, Rousseaux C, Khun H, Huerre M, Thiria J, Dehecq, Didier Fontenille J-S, Schuffenecker I, Despres P, Failloux AB. (2007). Two Chikungunya isolates from the outbreak of La Reunion (Indian Ocean) exhibit different patterns of infection in the mosquito, *Aedes albopictus*. *PloS one* 2: 1-11.
- Vega-Rúa A, Zouache K, Girod R, Failloux AB, Lourenço-de-Oliveira R (2014). High level of vector competence of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* from ten American countries as a crucial factor in the spread of Chikungunya virus. *Journal of Virology* 88: 6294-6306.
- Veggiani Aybar CA, Rossi GC. (2017). Mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the meridian zone of the subtropical mountainous rainforest of Argentina: update on the fauna and geographical distribution. *Check List* 13: 2102.
- Viana M, Williner G. (1978). Evaluación de la fauna entomológica y aracnológica de las provincias centrales y cuyanas (cuarta comunicación). *Acta Scientifica, Serie Entomología* 11: 1-77.
- Vinke T, Vinke S. (2016). *Chelonoidis carbonaria* (Spix, 1824) (Testudines: Testudinidae), once common and abundant becomes an endangered species in Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay* 20: 31-39.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20132397.

- Vossler FG, Fagúndez GA, Blettler DC. (2014). Variability of food stores of *Tetragonisca fiebrigi* (Schwarz) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) from the Argentine Chaco based on pollen analysis. *Sociobiology* 61: 449-460.
- Walther RG. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 365: 2019–2024
- Weiher E, Keddy PA. (1999). *Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats.* Cambridge, Cambridge University Press.
- Weiner J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 207-215.
- Williams DD. (2006). *The biology of temporary waters.* Oxford, Oxford University Press.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 273-309.
- Woodward G, Perkins DM, Brown LE. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2093-2106.
- Wright SD, McConnaughay KDM. (2002). Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 17: 119-131.
- Yanoviak SP. (2001). The macrofauna of water-filled tree holes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 33: 110-120.
- Yanoviak SP, Lounibos LP, Weaver SC. (2006). Land use affects macroinvertebrate community composition in phytotelmata in the Peruvian Amazon. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 1172-1181.
- Zotz G, Reichling P, Valladares F. (2002). A simulation study on the importance of size-related changes in leaf morphology and physiology for carbon gain in an epiphytic bromeliad. *Annals of Botany* 90: 437-443.
- Zotz G, Enslin A, Hartung W, Ziegler H. (2004). Physiological and anatomical changes during the early ontogeny of the heteroblastic bromeliad, *Vriesea sanguinolenta*, do not concur with the morphological change from atmospheric to tank form. *Plant, Cell and Environment* 27: 1341-1350.