

Diversidad de artrópodos epigeos en un gradiente altitudinal y temporal en zonas áridas de Jujuy (República Argentina)

PATRICIA MARTÍNEZ^{1,2}; MARÍA I. ZAMAR^{2,✉} & GABRIELA B. ALEJO^{1,3}

¹ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). ² Instituto de Biología de la Altura, Universidad Nacional de Jujuy. Jujuy, Argentina. ³ Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy. Jujuy, Argentina.

RESUMEN. En el Distrito Prepuneño del Monte, provincia de Jujuy, Argentina, se extiende la Quebrada de Humahuaca, declarada Patrimonio Mundial bajo la categoría de paisaje cultural. En el marco de la implementación de esta figura, los inventarios de especies —en particular, de artrópodos— y su relación con las formaciones vegetales locales a lo largo del gradiente altitudinal de la Quebrada constituyen información básica para completar la descripción de la fauna de la región, encontrar taxones indicadores de conservación e interpretar posibles impactos del cambio climático. Los objetivos del estudio fueron conocer la composición taxonómica de los artrópodos epigeos y analizar su diversidad en un gradiente altitudinal y temporal comprendido en la Quebrada de Humahuaca. Se seleccionaron cuatro sitios: Tumbaya Grande (TG), Chucalezna (CH), Coraya (CO) y Tres Cruces (TC), en los que se recolectaron artrópodos mediante trampas de caída, activas durante 48 h, en otoño, invierno y primavera de 2016 y verano de 2017. Se analizó la abundancia y la riqueza de especies/morfoespecies de artrópodos, las diversidades alfa, beta y gamma, y grupos funcionales de los mismos. Se recolectaron en total 6426 artrópodos y se identificaron 103 especies/morfoespecies, distribuidas en las clases Collembola, Insecta, Arachnida y Malacostraca. Las abundancias decrecieron con la altitud, pero la riqueza disminuyó en las altitudes intermedias y fue elevada en los extremos del gradiente por la estructura y la composición de la vegetación. Los períodos cálidos y más húmedos —especialmente el verano— favorecieron el aumento de la riqueza y la abundancia de artrópodos, aunque existió una mayor dominancia en invierno con respecto al verano. Formicidae representó el 75% del total de los artrópodos recolectados. La proporción de especies compartidas entre los sitios fue 14.6% del total de especies registradas, mientras que las exclusivas fueron TG=25, CH=6, CO=5 y TC=13. El grupo funcional dominante fue el omnívoro.

[Palabras clave: inventarios, Insecta, Arachnida, Isopoda, Quebrada de Humahuaca, Distrito Prepuneño, diversidad alfa, diversidad beta, diversidad gamma, grupos funcionales]

ABSTRACT. Diversity of epigeal arthropods in an altitudinal and temporal gradient in arid zones of Jujuy (República Argentina). In the Prepuneño del Monte District of the province of Jujuy extends the Quebrada de Humahuaca, declared World Heritage under the category of cultural landscape. Within the framework of the implementation of this figure, the inventories of species, particularly of arthropods and their relationship with the local plant formations along the altitudinal gradient of the Quebrada de Humahuaca, constitute basic information to complete the description of the fauna of the region. find conservation indicator taxa and interpret possible impacts of climate change. Therefore, the objectives of the study were to know the taxonomic composition of epigeal arthropods and analyze their diversity in an altitudinal and temporal gradient included in the Quebrada de Humahuaca. Four sites were selected, Tumbaya Grande (TG), Chucalezna (CH), Coraya (CO) and Tres Cruces (TC), in which arthropods were collected using pitfall traps, active for 48 h, in autumn, winter and spring of 2016 and summer of 2017. The abundance and richness of arthropod species/morphospecies, alpha, beta and gamma diversity, and their functional groups were analyzed. A total of 6426 arthropods were collected and 103 species/morphospecies were identified distributed in the classes Collembola, Insecta, Arachnida and Malacostraca. Abundances decreased with altitude, but richness decreased at intermediate altitudes and was high at the extremes of the gradient, due to the structure and composition of the vegetation. The warm and more humid periods, especially summer, favored the increase in the richness and abundance of arthropods, although there was greater dominance in winter compared to summer. Formicidae represented 75% of the total arthropods collected. The proportion of species shared between the sites was 14.6% of the total species recorded, while the exclusive were TG=25, CH=6, CO=5 and TC=13. The dominant functional group was the omnivore.

[Keywords: inventories, Insecta, Arachnida, Isopoda, Quebrada de Humahuaca, Distrito Prepuneño, alpha diversity, beta diversity, gamma diversity, functional groups]

INTRODUCCIÓN

El funcionamiento y la estructura de los ecosistemas áridos descansan sobre la complementariedad entre las fases áridas y húmedas que ocurren oscilatoriamente. Mientras que la etapa árida es la fase característica, dominante y predecible del sistema, la etapa húmeda es un momento breve, ocasional e impredecible, como reseñan Cepeda-Pizarro et al. (2005). Estas condiciones hacen que se piense que estos ambientes estén desprovistos de diversidad biológica; sin embargo, numerosos estudios revirtieron este concepto, evidenciando que, en realidad, los ambientes áridos presentan una gran heterogeneidad de hábitats (Castro and Espinosa 2016), interacciones biológicas (Sagi and Hawlena 2021), gran biodiversidad y un grado elevado de endemismo (Roig-Juñent and Flores 2001; Domínguez et al. 2006; Ward 2009).

La heterogeneidad ambiental que genera la vegetación en estos ambientes secos es uno de los determinantes más importantes de la diversidad y la abundancia de las comunidades de artrópodos epigeos (Baudino et al. 2020). Otro factor es la heterogeneidad estacional, ya que las estructuras y la diversidad de las comunidades cambian con el tiempo. McCain y Grytnes (2010) indican que los gradientes abióticos y bióticos en las montañas tienen un enorme potencial para mejorar la comprensión de la distribución de los patrones de riqueza y la conservación de especies. En estos ambientes, Baudino et al. (2020) destacan que los artrópodos epigeos se emplean como bioindicadores del suelo. Además, juegan un papel importante en los procesos de los ecosistemas como descomponedores, herbívoros, granívoros y depredadores, controlando el ciclo de nutrientes y los flujos de energía en diferentes niveles de la cadena trófica. Para las zonas montañosas áridas y semiáridas andinas de la Argentina, las principales contribuciones al conocimiento de los patrones de diversidad de especies de artrópodos epigeos fueron realizadas por Roig-Juñent et al. (2001) para el Monte, Flores et al. (2004) en Mendoza, González-Reyes et al. (2012, 2017) en Salta, Peñaloza et al. (2012) y Baudino et al. (2020) en La Rioja. Al presente, para el Distrito Prepuneño del Monte (Arana et al. 2021) de la provincia de Jujuy no existen antecedentes que traten específicamente a los artrópodos epigeos, aunque son importantes los estudios referidos a la fauna de artrópodos asociados a la vegetación silvestre (Neder de

Román and Arce de Hamity 1994; Arce de Hamity et al. 2003; Zamar and Neder de Román 2006; Neder de Román et al. 2008; Linares et al. 2010; Zamar 2011; Neder de Román et al. 2012; Norrbom and Neder 2014; Gómez et al. 2015).

En el Distrito Prepuneño del Monte de la provincia de Jujuy (República Argentina) se extiende la Quebrada de Humahuaca, declarada Patrimonio Mundial por la Organización de Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura, bajo la categoría de paisaje cultural (Asamblea N° 27 del Comité de Patrimonio Mundial-UNESCO, 2003). En el marco de la implementación de esta figura, los inventarios de especies —en particular de artrópodos y su relación con las formaciones vegetales locales a lo largo del gradiente altitudinal de la Quebrada de Humahuaca— constituyen información básica para completar la descripción de la fauna de la región, encontrar taxones indicadores de conservación e interpretar posibles impactos del cambio climático. Por ello, los objetivos del estudio fueron conocer la composición taxonómica de los artrópodos epigeos y analizar su diversidad en un gradiente altitudinal y temporal comprendido en la Quebrada de Humahuaca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó siguiendo el gradiente altitudinal de la Quebrada de Humahuaca extendida en el Distrito Prepuneño de la provincia del Monte, de acuerdo con la definición biogeográfica de Arana et al. (2021). Los sitios seleccionados fueron Tumbaya Grande (TG) (2167 m s. n. m.; 23°49'50" S - 65°28'34" O); Chucalezna (CH) (2798 m s. n. m.; 23°19'54.5" S - 65°20'51.63" O); Coraya (CO) (3581 m s. n. m.; 23°08'53.82" S - 65°25'23.52" O) y Tres Cruces (TC) (3709 m s. n. m.; 22°55'10.05" S - 65°34'40.03" O).

La Quebrada de Humahuaca es un valle extenso y profundo desarrollado en dirección meridional (22°50' y 24°05') (Braun Wilke et al. 2000). Presenta montañas escarpadas, subparalelas, con una orientación nor-noreste, separadas por profundos valles. La altitud aumenta desde el este (Sierras Subandinas) hacia el oeste (Puna) y varía descendiendo en los valles hasta los 1300 m s. n. m. El clima es seco y templado-frío, con estaciones anuales bien definidas. La temperatura media anual se

ubica entre 10 y 14 °C, con oscilaciones diarias amplias. Las precipitaciones son escasas (menos de 180 mm/año), casi exclusivamente estivales (isohieta de verano: 120-160 mm, isohieta de invierno: 0-20 mm). Los vientos aumentan entre las 12:00 y 15:00 h hasta la velocidad de 5 nudos en dirección sur a norte. Los suelos son pedregosos, arenosos, sueltos, muy permeables e inmaduros.

La comunidad vegetal típica de los tres primeros sitios (TG, CH y CO) es una estepa arbustiva de dos estratos (Oyarzabal et al. 2018). El estrato superior está dominado por *Trichocereus atacamensis* Phil W. T. Marshall, acompañado por árboles bajos y arbustos como *Strombocarpa ferox* (Griseb.) C.E. Hughes y G.P. Lewis, *Neltuma nigra* (Griseb.) C.E. Hughes y G.P. Lewis, *Acacia cavendishii* (Mol.) Mol., *Acacia visco* Lorenz Gris, *Cercidium andicola* Griseb, *Senna crassiramea* (Benth.) H. Irwin and Barneby, *Nicotiana glauca* Graham, *Aphyllocladus spartioides* Wedd., *Hoffmannseggia* sp., *Gochnatia glutinosa* D. Don, *Lycium tenuispinosum* Miers, *Suaeda divaricata* Moquía, *Atriplex* sp., *Baccharis salicifolia* (Ruiz and Pavón) Persoon, *Chiquiraga erinacea* D. Don, *Senecio viridis* Philippi, *Senecio clivicola* Wedd., *Proustia cuneifolia* D. Don, *Acantholippia seriphioides* (A. Gray) Moldenke, *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl, entre otros. El estrato inferior es de cactáceas rastreras y globosas como *Airampo ayrampo* (Azara), *Tunilla tilcarensis* (Backeb.) D.R. Hunt and J. Iliff, *Parodia maassii* (Heese) A. Berger, *Parodia stuemeri* (Werderm.) Backeb., *Gymnocalycium saglionis* (Cels) Britton and Rose, *Cleistocactus hyalacanthus* (K. Schum.) Gosselin y numerosas poáceas. También se destacan las bromeliáceas — muchas de ellas en cojín — que ocupan las laderas rocosas con pendiente pronunciada; entre las más comunes se encuentran *Deuterocohnia brevifolia* (Griseb.) M.A. Spencer and L. B. Sm., *Deuterocohnia lorentziana* (Mez) M. A. Spencer and L.B. Sm., y otras como *Tillandsia virescens* Ruiz and Pav., que cubre a los cardones (Cabrera 1976).

En Tres Cruces, el clima en general es frío y seco, con una amplitud térmica diaria que puede alcanzar los 30 °C. La comunidad vegetal típica es estepa y matorral arbustivo de 20 a 100 cm de altura, muy xerofítico. La asociación más característica y abundante es la de *Fabiana densa* Remy, *Adesmia horridiuscula* Brurk y *Baccharis boliviensis*. Otras especies comunes son *Junellia seriphioides* (Gillies et Hook.) Moldenke, *Baccharis incarum* (Phil.), *Senecio viridis* Philippi, *Acantholippia hastulata*

Griseb., *Tetraglochin cristatum* (Britton) Tothm., *Nardophyllum armatum* (Wedd.) Reiche, *Ephedra breana* Phil. y *Adesmia spinosissima* Meyen. Entre las poáceas se hallan *Pennisetum chilense* (Desvaux) Jackson ex Fries, *Stipa caespitosa* (Griseb) Speg, *Stipa leptostachya* Griseb. y *Aristida* spp. Las especies herbáceas más comunes son *Hoffmannseggia gracilis* (Ruiz et Pavon) Hook. et Arn., *Portulaca rotundifolia* R. E. Fr., *Astragalus micranthellus* Wedd., *Eragrostis nigricans* (Kunth) Steud, entre otras. Las cactáceas más representativas son *Opuntia sulphurea* Gillies ex Salm-Dycked, *Trichocereus tarijensis* (Backeb.), *Mahiueniopsis rossianna* (Heinr. y Backbrg), *Oreocereus celsianus* (Lem. ex Salm. Dick) Riccob., *Parodia maassii* (Heese) A. Berger, *Lobivia* spp. y *Tephrocactus* spp. Otra comunidad típica es la de matorrales de tola, característicos de las orillas arenosas de los ríos y de las depresiones con napa freática poco profunda, siendo las especies dominantes *Parastrephia lepidophylla* (Wedd.) Cabr. y *Parastrephia phyllicaeformis* (Meyen) Cabr. A ellas suelen asociarse *Baccharis grisebachii* Hieron. y *Cortaderia speciosa* (Nees and Meyen) Stapt. (Cabrera 1976; Oyarzabal et al. 2018) (Figura 1).

Recolección e identificación de artrópodos

Se realizaron cuatro muestreos: en otoño, invierno y primavera de 2016, y verano de 2017, mediante trampas de caída construidas con recipientes plásticos de 500 mL y 8 cm de diámetro. En su interior se colocó agua con glicerina (proporción 70:30) y unas gotas de detergente. En el área de cada sitio se ubicaron 9 trampas sobre una transecta. Se distribuyeron de la siguiente forma: cada 200 m se colocaron tres trampas separadas entre sí por 5 m, para incluir la mayor heterogeneidad y contraste entre los distintos tipos de hábitats. Cada trampa estuvo activa durante 48 h y fue considerada una unidad experimental independientemente de su ubicación en la transecta. En total se colocaron 36 trampas por sitio de muestreo y por estación (N total de trampas: 144). Las muestras fueron revisadas bajo microscopio estereoscópico e identificadas hasta la menor categoría taxonómica posible, mediante claves específicas (Hölldobler and Wilson 1990; Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization 1991; Fernández 2003; Fernández and Sharkey 2006; Bernava Laborde and Palacios-Vargas 2008; Rengifo-Correa and González 2011; Roig-Juñent et al. 2014a,b; Rubio 2015; Cuzzo and Claver 2017). Cuando no se pudo determinar la identidad taxonómica, se utilizó el criterio



Figura 1. Paisajes de los sitios de muestreo en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, República Argentina). a) Tumbaya Grande. b) Chucalezna. c) Coraya. d) Tres Cruces.

Figure 1. Landscapes of the sampling sites in the Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina). a) Tumbaya Grande. b) Chucalezna. c) Coraya. d) Tres Cruces.

de morfoespecie según Samways et al. (2010) para calcular los valores de riqueza. Todo el material se encuentra preservado en alcohol etílico 70% y depositado en la colección entomológica del Instituto de Biología de la Altura, UNJu.

Análisis de la diversidad alfa, beta y gamma

Diversidad alfa. Se prepararon tablas de frecuencia de especies para cada sitio y estación (Material Suplementario 1); a partir de ellas se generaron matrices en el programa EstimateS Versión 9.0.0 (Colwell 2013) para analizar la completitud del muestreo. El esfuerzo y la efectividad de muestreo se evaluaron por medio de los estimadores no paramétricos de riqueza Chao1 y Jack 1. El primero estima el número de especies esperadas considerando la relación entre el número de especies representadas por un individuo (singletons); el segundo estima el número de especies esperadas considerando el número de especies que solamente ocurren en una muestra. También se calculó el índice de equidad (Shannon-Wiener), que considera la abundancia de cada especie y cuán uniformemente se encuentra distribuida y el índice de dominancia que tiene en cuenta la representatividad de las especies con mayor valor de importancia sin evaluar la contribución del resto de las especies (Moreno 2001; Villarreal et al. 2004). Para evaluar y

comparar la estructura de las comunidades de artrópodos se realizaron curvas de rango-abundancia por sitio y estaciones del año. Estas curvas son gráficos que permiten comparar entre muestras, aspectos biológicamente importantes de la diversidad de especies y brindan información sobre el nivel de dominancia y la presencia de especies raras en la comunidad (Whittaker 1972).

Diversidad beta. El estadístico utilizado fue el coeficiente de similitud de Jaccard, que relaciona el número de especies compartidas con el número del total de especies exclusivas. El intervalo de valores para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno 2001; Villarreal et al. 2004). El análisis de similitud para los sitios y las estaciones se representó mediante dendrogramas, en los que las muestras se agruparon en base a la similitud de sus composiciones; para ellos se usó el paquete estadístico PAST (Hammer et al. 2001) usando la medida de distancia de Jaccard (I_j) con el algoritmo UPGMA.

Diversidad gamma. Se aplicó la ecuación de Schluter y Ricklefs (1993), que establece la relación entre los componentes alfa, beta y la dimensión espacial:

$$\gamma = \alpha \text{ promedio} * \beta * \text{dimensión de la muestra}$$

Ecuación 1

donde α promedio es el número promedio de especies en una comunidad y β es la inversa de la dimensión específica (1/número promedio de comunidades ocupadas por una especie). El cálculo de β es la sumatoria del número de especies presente en cada hábitat (n_i) dividido entre el número total de especies presente en el paisaje (n) y elevado a la -1 (Sosa-Escalante 2000). Por lo tanto:

$$\beta = [(n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_i) / n]^{-1}$$

Ecuación 2

Dimensión de la muestra es igual al número total de comunidades.

Grupos funcionales

La asignación de las familias de artrópodos a cada grupo funcional se realizó a partir de la revisión bibliográfica sobre la biología y tendencias alimenticias del estado de desarrollo en que se recolectaron los ejemplares. Los grupos funcionales considerados fueron los designados por Martínez Ramos (2008). 1) Consumidores primarios: polinívoros [1a], nectívoros [1b], granívoros [1c], frugívoros [1d], folívoros [1e], xilófagos [1f], succionadores de savia o de contenido celular [1g]. 2) Consumidores secundarios: depredadores [2a], parasitoides [2b], omnívoros [2c], fungívoros [2d]. 3) Detritívoros. Los taxones que no se incluyeron en ningún grupo funcional debido a la inexistencia de información sobre la biología fueron incluidos en el grupo de indeterminados.

RESULTADOS

Se recolectaron 6426 artrópodos; los valores de abundancia y de riqueza por sitio de muestreo y estación del año se muestran en la Tabla 1 y en el Material Suplementario 1. Las clases representadas fueron Collembola, Insecta, Arachnida y Malacostraca, y se reconocieron 103 especies/morfoespecies, 17 órdenes y 69 familias. Insecta fue la más diversa y abundante con 55 familias y 85 especies/morfoespecies, seguida por Arachnida, con 12 familias y 16 especies/morfoespecies; por su parte, Collembola presentó dos familias y Malacostraca solo una (Armadillidiidae). Los órdenes más diversos, a nivel de familia y de especie/morfoespecie, fueron Hymenoptera (18-32), Diptera (16-18), Hemiptera (8-16), Coleoptera (7-10) y Araneae (6-6). Entre los insectos, las familias con mayor número de especies/morfoespecies fueron Formicidae (9), Psyllidae (6), Cicadellidae (4), Tenebrionidae y Braconidae (3). En general, el resto de las familias presentó una sola especie/morfoespecie.

La curva de acumulación de especies de artrópodos de la Quebrada de Humahuaca no reflejó una asíntota definida (Figura 2). Por otra parte, los estimadores Chao1 y Jack1 indicaron una completitud del inventario del 72% y 75% para toda el área estudiada, respectivamente, y mostraron valores de riqueza estimada por encima de la riqueza observada. Los inventarios más completos correspondieron a CO, CH y TC, mientras

Tabla 1. Riqueza observada, estimada y completitud del muestreo de artrópodos epigeos recolectados en cuatro localidades de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, República Argentina) durante el otoño, el invierno y la primavera de 2016, y el verano de 2017.

Table 1. Observed, estimated and sampling completeness richness of epigeal arthropods collected in the Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina), in autumn, winter and spring of 2016, and summer of 2017.

| Descriptor | Sitios de muestreo | | | | Totales |
|-------------------------|--------------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| | Tumbaya Grande | Chuculezna | Coraya | Tres Cruces | |
| Abundancia | 2251 | 1236 | 1991 | 948 | 6426 |
| Riqueza Observada (Sob) | 62 | 44 | 46 | 53 | 103 |
| Chao1 | 109.38 (56%) | 50.50 (91%) | 62.39 (77%) | 65.79 (85%) | 143.49 (72%) |
| Jack1 | 100.12 (60%) | 61.11 (75%) | 64.00 (75%) | 74.67 (75%) | 137.76 (75%) |
| Singletons | 23 | 8 | 11 | 12 | 27 |
| Doubletons | 5 | 8 | 4 | 9 | 9 |
| Dominancia | 0.19 | 0.16 | 0.24 | 0.15 | |
| Shannon_W | 2.21 | 2.44 | 2.16 | 2.58 | |
| Estaciones | Otoño | Invierno | Primavera | Verano | |
| Riqueza | 41 | 32 | 67 | 76 | |
| Abundancia | 1103 | 725 | 2659 | 1939 | |
| Dominancia | 0.14 | 0.32 | 0.14 | 0.12 | |
| Shannon_W | 2.36 | 1.94 | 2.41 | 2.86 | |

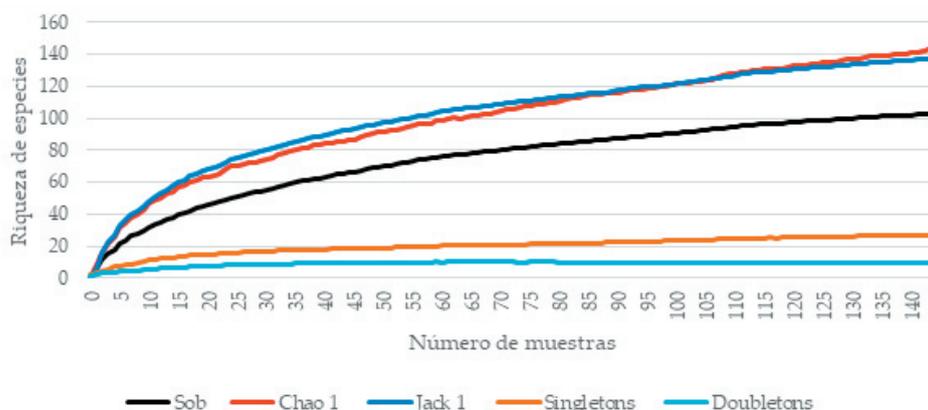


Figura 2. Curva de acumulación de especies/morfoespecies de artrópodos (Sob) y estimadores no paramétricos (Jack 1 y Chao 1) de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, República Argentina) durante el otoño, el invierno y la primavera de 2016, y el verano de 2017.

Figure 2. Accumulation curve of arthropod species/morphospecies (Sob) and non-parametric estimators (Jack 1 and Chao 1) of the Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina) during autumn, winter and spring of 2016 and summer of 2017.

que el menos completo se determinó en TG (Tabla 1).

Tumbaya Grande fue el sitio con mayor abundancia y riqueza, en tanto que TC obtuvo el mayor valor de diversidad y en CO se registró la mayor dominancia. El valor más alto de los singletons se encontró en TG (23 especies/morfoespecies), y el de los doubletons, en TC (9 especies/morfoespecies). Los sitios de mayor riqueza correspondieron a los extremos del gradiente, TG (62) y TC (53), mientras que los intermedios –CO y CH– alcanzaron los valores menores (46 y 44, respectivamente). Por otro lado, el verano contrastó con las otras estaciones donde se alcanzó el mayor valor de riqueza (76), seguido por el de primavera (67), el de otoño (41) y el de invierno (32) (Tabla 1).

En ambos gradientes (altitud y estacionalidad) existió una marcada presencia de Hymenoptera, seguido, en general, por Diptera y Collembola (Figura 3a-d). En otoño e invierno (Figura 3e, f) se registraron 10 órdenes, mientras que en los períodos más cálidos, el número ascendió a 15 en la primavera (Figura 3g) y 13 en el verano (Figura 3h). La respuesta de la abundancia relativa y la riqueza de los órdenes de artrópodos dominantes a los cambios estacionales fue similar a la registrada en el gradiente altitudinal (Figura 3e-h).

Las curvas de rango abundancia (Figura 4) reflejaron que, en general, la dominancia estuvo marcada por Formicidae, que representó un 75% del total de los artrópodos recolectados. *Camponotus* sp. 1 estuvo presente

en todos los sitios, siendo dominante en el de menor y mayor altitud, mientras que en los sitios de altitudes intermedias dominó *Amoimymex striatus* (Roger). En Tumbaya Grande, la dominancia fue compartida con *Forelius* sp. y *Pheidole* sp. (Figura 4a y Material Suplementario 1).

En cuanto a la estacionalidad, los formícidos *Camponotus* sp. y *A. striatus* fueron notablemente dominantes en invierno y verano, respectivamente. Por otra parte, en las curvas de otoño se observó codominancia dada por *Camponotus* sp. 1, *A. striatus* y Cecidomyiidae sp. 1, y en las de primavera por *A. striatus*, *Forelius* sp. y *Camponotus* sp. 1, cuando se registró la mayor cantidad de singletons (19), seguida por el otoño y el verano, con 15 cada uno, y 9 en invierno (Figura 4b y Material Suplementario 1).

La proporción de especies compartidas entre los sitios fue baja (solo 14.6% del total de especies registradas), mientras que las exclusivas para cada uno de ellos fueron TG=25, CH=6, CO=5 y TC=13 (Material Suplementario 1). El análisis de similitud para sitios de muestreo mostró una marcada diferencia entre TG y los otros sitios, a un valor de $I_j=0.36$ (Figura 5a). Tres Cruces se distanció de los sitios intermedios CH-CO ($I_j=0.40$), que alcanzaron la mayor similitud ($I_j=0.44$). Con respecto a la estacionalidad, se registró una marcada separación entre las estaciones primavera-verano y otoño-invierno, casi a un mismo nivel de similitud (Figura 5b).

La estructura trófica de las comunidades de artrópodos epigeos de la Quebrada de

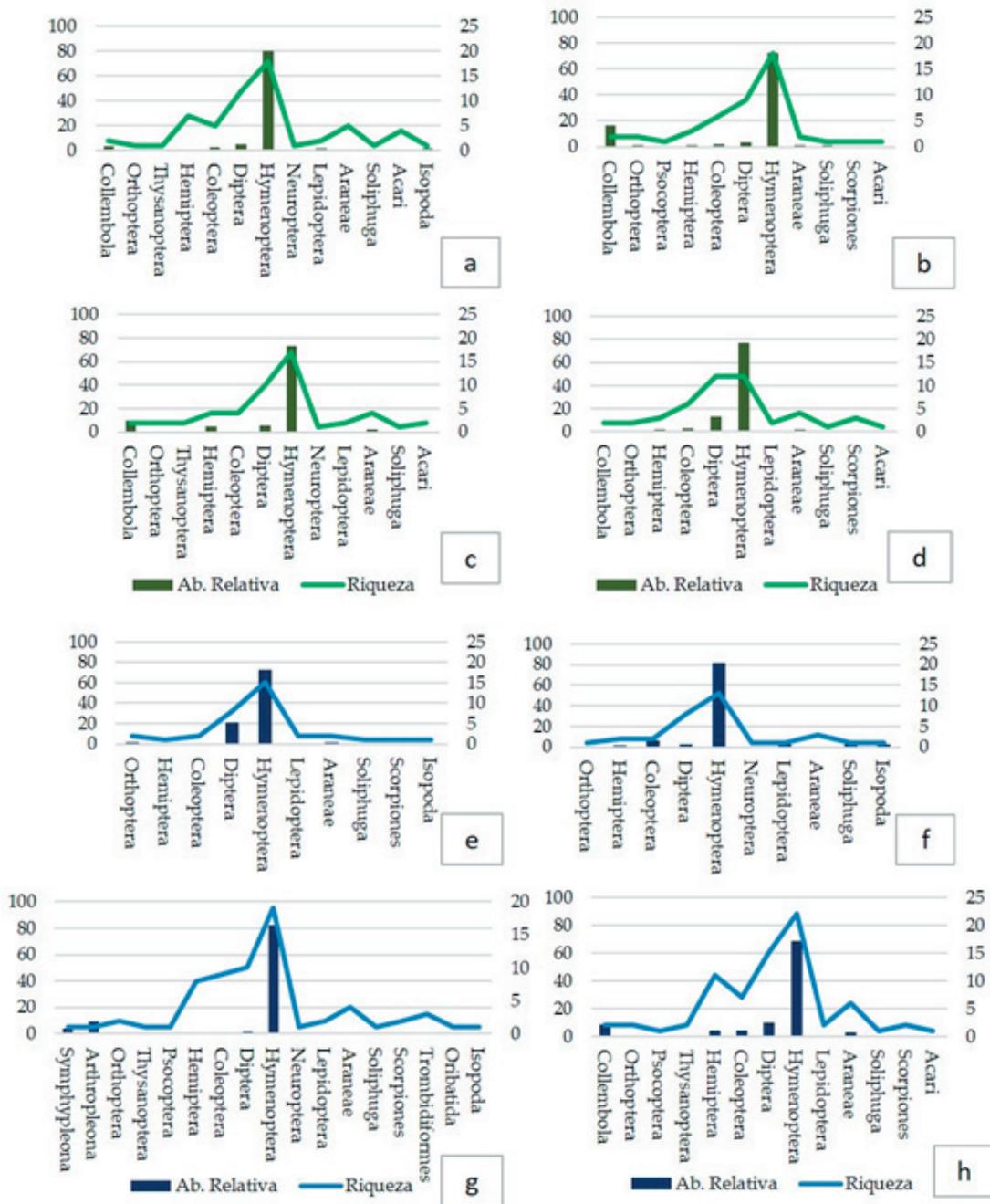


Figura 3. Abundancia relativa y riqueza de órdenes de artrópodos epigeos en los gradientes altitudinal (a, b, c y d) y temporal (e, f, g y h) de la Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy (República Argentina), durante el otoño, el invierno y la primavera de 2016, y el verano de 2017. a) Tumbaya Grande. b) Chucalezna. c) Coraya. d) Tres Cruces. e) Otoño. f) Invierno. g) Primavera. h) Verano.

Figure 3. Relative abundance and richness of orders of epigeal arthropods in the altitudinal (a, b, c and d) and temporal (e, f, g and h) gradients of the Quebrada de Humahuaca, Jujuy province (Argentina), during autumn, winter and spring of 2016, and summer of 2017. a) Tumbaya Grande. b) Chucalezna. c) Coraya. d) Tres Cruces. e) Autumn. f) Winter. g) Spring. h) Summer.

Humahuaca estuvo conformada por 11 grupos funcionales, pero los incluidos en consumidores secundarios —en particular, el grupo omnívoro— fueron los que presentaron

mayor diversidad y abundancia a lo largo de los gradientes altitudinal y estacional (Material Suplementario 2). Entre los consumidores primarios no se registraron formas xilófagas.

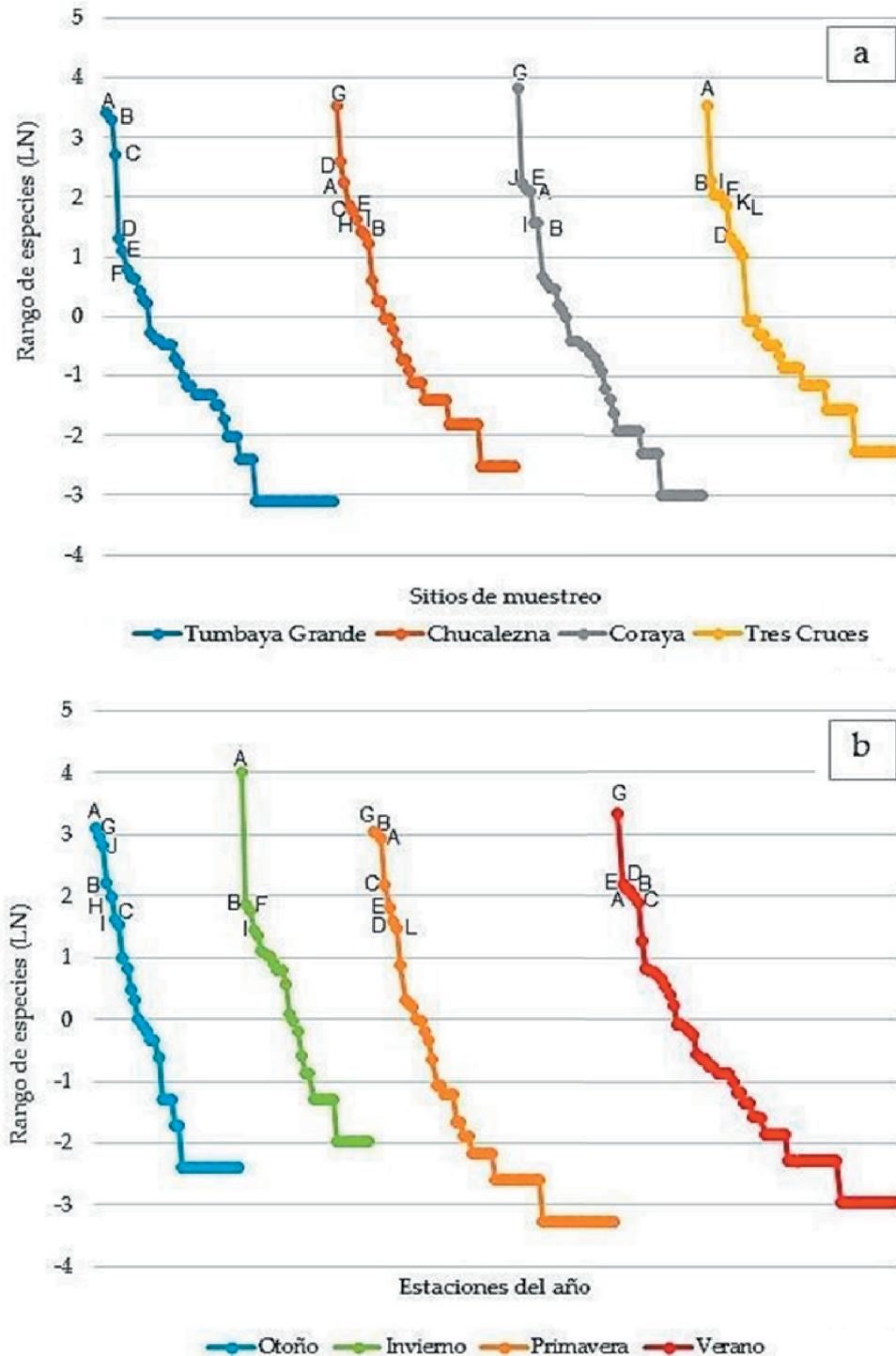


Figura 4. Curvas de rango abundancia de artrópodos epigeos recolectados en (a) los sitios de muestreo y (b) las estaciones del año en la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, República Argentina). Para simplificar la lectura del gráfico solo se indicaron las especies que figuran entre las seis más abundantes. A: *Camponotus* sp. 1. B: *Forelius* sp. 1. C: *Pheidole* sp. 1. D: Entomobryidae sp. 1. E: *Dorymyrmex pyramicus* (Roger). F: Tenebrionidae sp. 1. G: *A. striatus*. H: *D. joergenseni* Bruch. I: *Solenopsis* sp. 1. J: Cecidomyiidae sp. 1. K: *Brachymyrmex* sp. 1. L: Sminthuridae sp. 1.

Figure 4. Abundance range curves of epigeal arthropods collected at the a) sampling sites and b) seasons of the year of the Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina). To simplify the reading of the graph, only the species that appear among the six most abundant were indicated. A: *Camponotus* sp. 1. B: *Forelius* sp. 1. C: *Pheidole* sp. 1. D: Entomobryidae sp. 1. E: *Dorymyrmex pyramicus* (Roger). F: Tenebrionidae sp. 1. G: *A. striatus*. H: *D. joergenseni* Bruch. I: *Solenopsis* sp. 1. J: Cecidomyiidae sp. 1. K: *Brachymyrmex* sp. 1. L: Sminthuridae sp. 1.

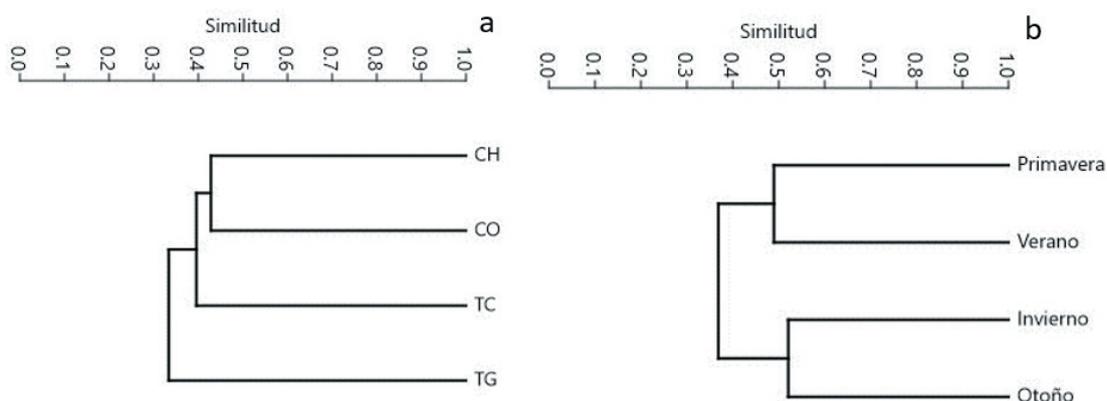


Figura 5. Análisis de agrupamiento basado en el coeficiente de similitud de Jaccard entre (a) sitios de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy, República Argentina) y (b) las estaciones del año. Referencias en el texto.

Figura 5. Cluster analysis based on Jaccard similarity coefficient between (a) sites of the Quebrada de Humahuaca (Jujuy, Argentina) and (b) the seasons of the year. References in the text.

Las morfoespecies incluidas entre los indeterminados correspondieron a cuatro familias de Diptera y tres de Hymenoptera.

La diversidad gamma obtenida mediante la ecuación de Schluter y Ricklefs fue de 91.08. Los componentes alfa y beta alcanzaron valores de 49.5 y 0.46 para los cuatro sitios del estudio, respectivamente.

DISCUSIÓN

El inventario de artrópodos epigeos obtenido para la Quebrada de Humahuaca, constituido por 103 especies/morfoespecies, en 16 órdenes y 61 familias, permitió ampliar el conocimiento de esta fauna en el Distrito Prepuneño de la provincia del Monte, investigado solo por González-Reyes et al. (2012, 2017) y Cava et al. (2013) (en la provincia de Salta). Los resultados obtenidos en el presente estudio solo se pueden comparar con los de González-Reyes et al. (2012) porque usaron únicamente trampas de caída, aunque analizaron la diversidad de artrópodos enfocada en los órdenes Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Araneae entre 2417 y 2554 m s. n. m. durante la primavera y el verano, mientras que en este estudio, el rango altitudinal fue 1532 m y en las cuatro estaciones del año.

La mayoría de los inventarios faunísticos son forzosamente incompletos debido a la imposibilidad de registrar el total de especies cuando trabajamos con grupos hiperdiversos, pero pobremente conocidos como los artrópodos (Jiménez-Valverde and Hortal 2003). La completitud general obtenida por los estimadores no paramétricos Chao 1

y Jack 1 para la Quebrada de Humahuaca fue del 80%, pero debido a que hasta el presente no existen referencias sobre inventarios de artrópodos en zonas semiáridas de Jujuy, no es posible comparar y evaluar la eficiencia de los estimadores.

Las abundancias de artrópodos decrecieron con la altitud, mientras que la riqueza no siguió la misma tendencia. El patrón general de riqueza de especies que describen McCain y Grytnes (2010) y González-Reyes et al. (2012, 2017) es una disminución de la misma a medida que aumenta la altitud. En el presente estudio, la riqueza disminuyó en las altitudes intermedias y fue elevada en los extremos del gradiente. Al analizar la diversidad beta, cabe resaltar que cada sitio posee una comunidad de artrópodos particular dado que solo 15% de las especies registradas son comunes para todo el gradiente estudiado, representadas principalmente por algunas especies de formícidos, arañas y ácaros. Es decir que cada sitio contribuye de manera significativa a la diversidad de artrópodos de la Quebrada de Humahuaca, por lo que, como indican Cava et al. (2013), se debe considerar este recambio de especies en los planes de conservación. La estructura y la diversidad de la vegetación de cada nivel altitudinal y de hábitats disponibles son particularmente contrastantes entre TG y los otros sitios. Además, en TG se encontró el mayor número de especies exclusivas debido a que el área donde se realizaron los muestreos incluía otros microhábitats generados por la presencia de una mayor cobertura de especies arbóreas de bajo porte (*A. visco*, *A. caven*, *S. ferox*, *N. nigra* y *S. areira*) y hojarasca, evidenciándose en el

registro de un elevado número de singletons (22) representantes de Thysanoptera, Hemiptera, Diptera, Hymenoptera, Araneae e Isopoda. La similitud del ensamble entre los sitios intermedios (CH y CO) refleja la unidad de vegetación típica de la Quebrada de Humahuaca, que, a su vez, contrasta con TC, donde la vegetación tiene elementos de la Puna. En este sentido, Montero-Muñoz et al. (2013) indican que los cambios de la vegetación son predictores de la diversidad; la disponibilidad de plantas hospederas y de recursos alimenticios también influyen en el recambio de especies. La diversidad gamma de artrópodos epigeos obtenida para la Quebrada de Humahuaca (91.08) fue mayor al promedio de alfa (49.5). De acuerdo con Sosa-Escalante (2000), si se obtienen estos valores, la relación entre los valores es característica de paisajes heterogéneos. En parte, esta condición resulta del recambio en la composición de especies entre sitios (diversidad beta).

Las características ambientales de la Quebrada de Humahuaca marcaron el contraste entre las estaciones cálidas y más húmedas y las frías y secas, en la estructura de los ensambles y en la abundancia de los artrópodos. Las primeras favorecieron el aumento de la riqueza, con un mayor número de especies exclusivas y elevada abundancia de artrópodos. Estos datos son, en general, similares a los obtenidos por González-Reyes et al. (2012), quienes destacaron que la precipitación anual era un factor climático clave en comunidades de artrópodos epigeos en el Monte de Sierras y Bolsones de Salta. Además, el patrón temporal de la composición de artrópodos mostró solo 17% de especies compartidas entre las cuatro estaciones del año, que al igual que en el análisis a nivel altitudinal, estuvo integrado especialmente por formicidos. De acuerdo con Montero-Muñoz et al. (2013), las especies compartidas presentan una mayor capacidad de tolerancia a las variaciones ambientales, manteniendo una diversidad base en el sitio de estudio que conforma la fauna más probable de ser encontrada en muestreos realizados en cualquiera época del año. Por el contrario, las especies exclusivas de cada periodo estacional muestran una estrecha tolerancia a las variaciones climáticas en que pueden ocurrir. Este comportamiento se observó en el mayor registro de especies exclusivas en primavera-verano (17 especies), en comparación con las pocas especies de otoño-invierno (6). Estas diferencias podrían ser causadas por la activación del ciclo de vida y el aumento de la

actividad de la mayoría de los artrópodos. Por otro lado, la arquitectura vegetal, también con variación estacional, tiene una influencia en la comunidad de insectos epigeos al modificarse las condiciones de la vegetación y los recursos alimenticios y de refugio disponibles para los artrópodos.

Las curvas de rango abundancia expusieron que los órdenes de artrópodos mejor representados, tanto a nivel de familia como de especies/morfoespecies fueron los megadiversos, Hymenoptera, Diptera, Hemiptera, Coleoptera y Araneae, coincidiendo con los resultados generales obtenidos por González-Reyes et al. (2012), excepto Hemiptera. El resto de la diversidad correspondió a Collembola, Orthoptera, Psocoptera, Thysanoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Solifugae, Trombidiformes, Oribatida e Isopoda.

Entre los Hymenoptera existió una marcada representatividad de algunas especies de Formicidae, que fue variando a lo largo del gradiente altitudinal y estacional de forma similar a lo registrado por González-Reyes et al. (2012). Estos insectos son componentes importantes en zonas áridas por la diversidad y las interacciones biológicas que mantienen, como la remoción y el consumo de semillas (Andersen 1991; Hölldobler and Wilson 1990). En TG y durante la primavera hubo codominancia entre *Camponotus* sp. y *Forelius* sp. Entre los Dolichoderinae, *Forelius* es dominante y especialista en regiones cálidas e incluye especies consideradas omnívoras. La especie micófaga *A. striatus* fue dominante en los sitios de altitudes intermedias (CH y CO) y en las estaciones cálidas, cuando se renueva la vegetación. Jofre et al. (2018) y Dagatti et al. (2019) estudiaron el comportamiento de forrajeo de esta especie, concluyendo que el periodo de mayor actividad tendría lugar en las estaciones cálidas. En TC y en las estaciones frías se destacó *Camponotus* sp. Algunas especies de este género son consideradas especialistas en condiciones frías (Kusnezov 1963); forrajean grandes áreas tanto en el suelo como en la vegetación (Silvestre et al. 2003).

Los patrones de diversidad de Diptera están muy relacionados con el tipo de hábitat y con la disponibilidad de alimento (Woodcock et al. 2003). En general, se encontraron coincidencias con las familias de Diptera registradas por González-Reyes et al. (2012), pero hubo diferencias en cuanto a la dominancia. Estos autores identificaron 22 familias para el

Monte, siendo Tephritidae la más abundante; y Ceratopogonidae, la más diversa (14 especies). Por otra parte, en la Quebrada de Humahuaca se registraron 16 familias, siendo Cecidomyiidae la dominante en todos los sitios, excepto en TC y en verano, seguida por Anthomyiidae, Phoridae, Sciaridae y Muscidae. Cecidomyiidae incluye especies fitófagas, formadoras de agallas, fungívoras y depredadoras (Maia 2014). Los estados inmaduros de las otras cuatro familias suelen estar asociados al suelo o a material orgánico en descomposición. En contraste con los resultados de González-Reyes et al. (2012), no se recolectaron Tephritidae. Probablemente, esto se debió a que son dípteros a menudo asociados a frutas, aunque más de la mitad de las especies del Nuevo Mundo se desarrollan en flores, semillas, tallos o raíces de especies vegetales de Asteraceae (Savaris et al. 2016).

De las 8 familias de Hemiptera registradas, solo Psyllidae, Margarodidae, Cicadellidae, Aphididae y Pseudococcidae fueron abundantes y no superaron los 50 individuos en todo el muestreo. En parte, estos resultados se deben a la metodología de muestreo empleada, no apropiada para insectos fitófagos, por lo que su presencia podría considerarse como accidental. Al analizar su distribución altitudinal, se observa que solo la primera familia se pudo recolectar en todo el gradiente y en las cuatro estaciones. Las otras estuvieron presentes en determinadas altitudes y épocas del año debido probablemente a las variaciones en la fenología de las plantas hospederas o de las poblaciones de presas para las depredadoras como Anthocoridae y Reduviidae.

Entre los Coleoptera, solo Tenebrionidae sobresalió por su abundancia, diversidad y amplia distribución altitudinal y estacional. Alfaro et al. (2016) reseñan que estos coleópteros constituyen uno de los grupos de artrópodos característicos de los ecosistemas áridos y semiáridos ya que poseen adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas para la vida en estos ambientes. Además, cumplen un papel clave en los procesos de fragmentación del recurso vegetal, en los ciclos de los nutrientes y en las tramas tróficas, principalmente como componentes de la dieta de otros organismos consumidores. En orden de importancia por su abundancia, aunque escasa, y con un sesgo de recolecciones en primavera y verano, siguen Staphylinidae, Ptinidae, Nitidulidae y Bruchidae. La primera constituye uno de los pocos grupos de

invertebrados capaces de vivir en hábitats extremos como desiertos, alta montaña y altas latitudes (Thayer et al. 2007). Con respecto a Ptinidae, el conocimiento de esta familia en la Argentina es relativamente pobre (Philips 2008). Los adultos de Nitidulidae y Bruchidae estarían asociados a la disponibilidad de frutos y flores, más abundantes en estas temporadas.

Las arañas son un grupo clave en cualquier ecosistema y se las puede utilizar como indicadores de calidad ambiental ya que dependen del hábitat y de su complejidad (Cava et al. 2013). De las 6 familias identificadas, solo Zodariidae fue la más abundante, ampliamente distribuida en el gradiente y en las estaciones, seguida por Theridiidae, con mayor presencia en el verano. Ambas incluyen especies depredadoras de formícidos (Pompozzi et al. 2018). Por otro lado, Salticidae, Scytocidae, Lycosidae y Ctenidae aparecieron de forma esporádica, sobre todo en el verano, con escasos números. Los ácaros, representados por cinco morfoespecies de familias de hábitos edáficos con muy bajos niveles de abundancia, no fueron recolectados en CH y estuvieron ausentes en el invierno. Los Escorpiones se encontraron en todo el gradiente, excepto en TC, con mayor frecuencia en primavera-verano, coincidiendo con la mayor abundancia de presas; en invierno no fueron recolectados probablemente porque hibernan. En contraste, Solifugae se mantuvo presente en todos los sitios, con menor abundancia en otoño. Estos arácnidos pueden alimentarse de insectos, otros arácnidos y aun de pequeños vertebrados (Maury 1998). Sminthuridae y Entomobryidae estuvieron ampliamente distribuidas en el gradiente, en particular durante las estaciones cálidas y húmedas. Comparados con los ácaros, los colémbolos requieren niveles de humedad más elevados y son más restrictivos en su dieta (Wurst et al. 2012). La presencia de Lepidoptera, Orthoptera, Thysanoptera y Psocoptera estaría relacionada con la fenología de las plantas, y la de Neuroptera, con la diversidad y abundancia de sus presas. Entre los tisanópteros se destaca una especie de *Apterothrips* (Thripidae), probablemente nueva para la ciencia. Isopoda se registró solo en TG, donde había sectores del suelo con mayor humedad y hojarasca.

Entre los atributos biológicos de los artrópodos resalta la variedad de roles que cumplen en las redes tróficas (Cardoso et al. 2011; Giraldo Mendoza 2014). Los estudios de González-Reyes et al. (2012, 2017) y Cava et al.

(2013) no analizaron la diversidad funcional de los artrópodos, aunque enunciaron los hábitos alimentarios de algunos de ellos en el contexto de la variación estacional de las áreas investigadas. En el presente estudio se determinaron 11 grupos funcionales; el grupo omnívoro, representado principalmente por seis especies de Formicidae, fue en general el dominante en todos los sitios y estaciones. En primavera y verano también existió un incremento de la abundancia y la diversidad de los grupos detritívoro, fungívoro y depredador, coincidente con las condiciones ambientales favorables que permiten el crecimiento vegetativo y la floración, la actividad biológica del suelo y el aumento de la diversidad y abundancia de poblaciones de artrópodos fitófagos.

La información generada en este trabajo permitió ampliar el conocimiento de la diversidad de artrópodos epigeos de la

Quebrada de Humahuaca y aproximar una interpretación de la dinámica estacional y funcional de los mismos en el Distrito Prepuneño del Monte de la provincia de Jujuy. Ésta se puede utilizar como línea de base para profundizar la descripción de la fauna de la región y encontrar taxones indicadores de conservación entre los formícidos, coleópteros y arácnidos. Asimismo, la diversidad hallada y el número potencial de especies que podrían encontrarse en cada nivel altitudinal y las funciones que cumplen en él resaltan la importancia de incluir a los artrópodos como fuente de información en el marco de la legislación vigente sobre la gestión ambiental de la Quebrada de Humahuaca.

AGRADECIMIENTOS. A la Secretaría de Ciencia y Técnica y Estudios Regionales - UNJu, por subsidiar el proyecto Biodiversidad de Jujuy: Estudio de los componentes de su artropodofauna (F0030/A).

REFERENCIAS

- Alfaro, F. M., J. Pizarro Araya, and G. E. Flores. 2016. Composición y estructura del ensamble de tenebriónidos epigeos (Coleoptera: Tenebrionidae) de ecosistemas continentales e insulares del desierto costero transicional de Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87:1283-1291. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.001>.
- Andersen, A. N. 1991. Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 575-585. <https://doi.org/10.2307/2388395>.
- Arana, M. D., E. Natale, N. Ferretti, G. Romano, A. Oggero, G. Martínez, P. Posadas, and J. Morrone. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. *Opera Lilloana* 56:1-238.
- Arce de Hamity, M. G., L. E. Neder de Román, and M. I. Zamar. 2003. Aspectos bioecológicos de *Aethalion reticulatum* Linnaeus, 1767 (Hemiptera: Aethalionidae) especie perjudicial en árboles y arbustos de la Prepuna jujeña. Jujuy, Argentina. *IDESIA* 21:31-39.
- Asamblea N°27 del Comité de Patrimonio Mundial-UNESCO. 2003.
- Baudino, F., N. R. Cecchetto, L. M., Buffa, and A. M. Visintín. 2020. De artrópodos y plantas: Diversidad de la artropodofauna en un gradiente de vegetación en Los Llanos riojanos, Argentina. *Ecología Austral* 30:63-76. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.1.0.867>.
- Bernava Laborde, V., and J. G. Palacios-Vargas. 2008. Collembola. Pp. 151-166 *en* L. E. Claps, G. Debandi and S. Roig-Juñent (eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Editorial Sociedad Entomológica Argentina. Mendoza.
- Braun Wilke, R. H., E. E. Santos, L. P. Picchetti, M. T. Larrán, G. F. Guzmán, C. R. Colarich, and C. A. Casoli. 2000. Carta de aptitud ambiental de la provincia de Jujuy. Colección Ciencia y Arte, Serie Jujuy en el presente. UNJu-REUN.
- Cabrera, L. A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires, Argentina.
- Cardoso, P., T. L. Erwin, P. A. Borges, and T. R. New. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144:2647-2655. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.024>.
- Castro, A., and C. I. Espinosa. 2016. Dinámica estacional de invertebrados en un matorral seco tropical a lo largo de un gradiente altitudinal. *Ecosistemas* 25:35-45. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.05>.
- Cava, M. B., J. A. Corronca, and A. J. Echeverría. 2013. Diversidad alfa y beta de los artrópodos en diferentes ambientes del Parque Nacional Los Cardones, Salta (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 61:1785-1798. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i4.12851>.
- Cepeda-Pizarro, J., J. Pizarro-Araya, and H. Vásquez. 2005. Composición y abundancia de artrópodos epigeos del Parque Nacional Llanos de Challe: impactos del ENOS de 1997 y efectos del hábitat pedológico. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:635-650. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2005000400004>.
- Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (Division Entomology). 1991. *The Insects of Australia. A textbook for students and research workers*. Cornell University Press, Ithaca, New York vol. I:1-542; vol. II:543-1137.
- Colwell, R. K. 2013. *Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.
- Cuezzo, F., and S. Claver. 2017. Two new species of the ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68:97-106.

- Dagatti, C. V., A. L. Bernabé, L. Rossi, and V. C. Becerra. 2019. Actividad forrajera de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) (Formicidae: Attini) en un viñedo orgánico en Mendoza, Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 42: 191-195.
- Domínguez, C. M., S. Roig-Juñent, J. J. Tassin, F. Ocampo, and G. E. Flores. 2006. Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach on insect distributional pattern using endemicity analysis. *Journal of Biogeography* 33:1527-1537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01550.x>.
- Fernández, F. 2003. Introducción a las hormigas de la región Neotropical. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. <https://doi.org/10.5281/zenodo.11738>.
- Fernández, F., and M. J. Sharkey (eds.). 2006. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Colombia. URL: tinyurl.com/37by6zak.
- Flores, G. E., S. J. Lagos, and S. Roig-Juñent. 2004. Artrópodos epigeos que viven bajo la copa del algarrobo (*Prosopis flexuosa*) en la reserva Telteca (Mendoza, Argentina). *Multequina* 13:71-90.
- Giraldo Mendoza, A. E. 2014. Un recuento de argumentos para incluir a los artrópodos terrestres en las prácticas de evaluación ambiental. *Ecología Austral* 24:258-264. <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.2.0.29>.
- Gomez, G. C., L. E. Neder de Román, M. A. Linares, and M. I. Zamar. 2015. Morfología de los estados inmaduros y biología de *Cactoblastis doddii* (Lepidoptera: Pyralidae) en la prepuna de Jujuy (noroeste de Argentina). *Int J Trop Biol* 63:971-980. <https://doi.org/10.15517/RBT.V63I4.17197>.
- González-Reyes, A. X., J. A. Corronca, and N. C. Arroyo. 2012. Differences in alpha and beta diversities of epigeous arthropod assemblages in two ecoregions of Northwestern Argentina. *Zoological Studies* 51(8):1367-1379.
- González-Reyes, A. X., J. A. Corronca, and S. M. Rodríguez-Artigas. 2017. Changes of arthropod diversity across an altitudinal ecoregional zonation in Northwestern Argentina. *Peer J* 5:e4117. <https://doi.org/10.7717/peerj.4117>.
- Hammer, Ø., D. Harper, and P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4:1-9.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>.
- Jiménez-Valverde, A., and J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8:151-161.
- Jofre, L. E., A. L. Medina, A. G. Farji-Brener, and M. M. Moglia. 2018. The effect of nest size and species identity on plant selection in *Acromyrmex* Leaf-Cutting ants. *Sociobiology* 65:456-462. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i3.3263>.
- Kusnezov, N. 1963. Zoogeografía de las hormigas de Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana* 19:25-186.
- Linares, M. A., L. E. Neder, and Ch. Dietrich. 2010. Description of immature stages and life cycle of the treehopper *Guayaquila projecta* (Funkhouser) (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracidae). *Journal of Insect Science* 10:1-8. <https://doi.org/10.1673/031.010.19901>.
- Maia, V. C. 2014. Cecidomyiidae. Pp. 339-357 en S. Roig-Juñent, L. E. Claps and J. J. Morrone (dirs.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Vol. 4. Editorial INSUE UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales. Pp. 365-412 en J. Sar ukhán (coord.). *Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México.
- McCain, C. M., and J. A. Grytnes. 2010. Elevational gradients in species richness. *En Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley and Sons, Ltd. Chichester, UK. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>.
- Maury, E. A. 1998. Solífugas. Pp. 560-568 en J. J. Morrone and S. Coscarón (eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Ediciones SUR. La Plata.
- Montero-Muñoz, J. L., C. Pozo, and M. F. Cepeda-González. 2013. Recambio temporal de especies de lepidópteros nocturnos en función de la temperatura y la humedad en una zona de selva caducifolia en Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana* 29(3):614-628. <https://doi.org/10.21829/azm.2013.2931601>.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *MyT-Manuales y Tesis SEA*, Zaragoza, España.
- Neder de Román, L. E., and M. G. Arce de Hamity. 1994. Entomofauna de la Provincia Fitogeográfica Prepuneña I. Estudios preliminares sobre *Trichocereus pasacana* (cardón). Pp. 285-289 en XXV Años del Instituto Interdisciplinario de Tilcara. Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina.
- Neder de Román, L. E., M. I. Zamar, F. Ortiz, T. E. Montero, M. A. Linares, and V. C. Hamity. 2008. Insectos dañinos y benéficos asociados al molle (*Schinus molle* L.) en la Quebrada de Humahuaca, Jujuy, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 52:11-19.
- Neder de Román, L. E., M. I. Zamar, M. A. Linares, V. C. Hamity, E. F. Contreras, and F. Ortiz. 2012. El rol de los artrópodos en la conservación de las cactáceas de la Quebrada de Humahuaca. Pp. 613-621 en N. Peñaranda, S. B. Zazzarini and I. F. Bejarano (comps.). *La investigación en la Universidad: experiencias innovadoras en investigación aplicada*. Universidad Católica de Santiago del Estero, Argentina.
- Norrbom, A. L., and L. E. Neder. 2014. New neotropical species of *Trupanea* (Diptera: Tephritidae) with unusual wing patterns. *Zootaxa* 3821:443-456. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3835.4.11>.
- Philips, T. K. 2008. Ptinidae. Pp. 587-595 en L. E. Claps, G. Debandi and S. Roig-Juñent (dirs.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Vol. 2. Editorial Sociedad Entomológica Argentina, Mendoza.
- Oyarzabal, M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, I. Barberis, H. M. Maturo, R. Aragón, P. I. Campanello, D. Prado, M. Oesterheld, and R. J. C. León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:040-063. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>.

- Peñaloza, O. A., J. Corronca, and M. Balzarini. 2012. Descripción de artrópodos epigeos en dos ambientes del Parque Nacional Talampaya, La Rioja, Argentina. *UNLaR Ciencia* 1:17-23. URL: tinyurl.com/5t44ff2z.
- Pompozzi, G., L. Petráková, and S. Pekár. 2018. Evolution of ant-eating specialization in the basal lineage of Zodariidae (Araneae): the trophic ecology of South American *Leprolochus birabeni* Mello-Leitão, *Biological Journal of the Linnean Society* 124:21-31. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly034>.
- Rengifo-Correa, L. A., and R. González. 2011. Clave ilustrada para la identificación de las familias de Pentatomorpha (Hemiptera - Heteroptera) de distribución neotropical. *Boletín Científico, Museo de Historia Natural* 15:168-187.
- Roig-Juñent, S., and G. E. Flores. 2001. Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur austral. Pp. 257-266 *en* J. Llorente Bousquets and J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. *Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México*.
- Roig-Juñent, S., G. Flores, S. Claver, G. Debandi, and A. Marvaldi. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77-94. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0688>.
- Roig-Juñent, S., L. E. Claps, and J. J. Morrone. 2014a. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Vol. 3. Editorial INSUE - UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Roig-Juñent, S., L. E. Claps, and J. J. Morrone. 2014b. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Vol. 4. Editorial INSUE - UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Rubio, G. D. 2015. Diversidad de arañas (Araneae, Araneomorphae) en la selva de montaña: un caso de estudio en las yungas argentinas. *Graellsia* 71(2):e029. <https://doi.org/10.3989/graeellsia.2015.v71.134>.
- Samways, M. J., M. A. McGeoch, and T. R. New. 2010. *Insect conservation: a handbook of approaches and methods*. Oxford University Press. New York. United States. <https://doi.org/10.1093/oso/9780199298235.001.0001>.
- Sagi, N., and D. Hawlena. 2021. Arthropods as the engine of nutrient cycling in arid ecosystems. *Insects* 12:726. <https://doi.org/10.3390/insects12080726>.
- Savaris M., L. Marinoni, and A. L. Norrbom. 2016. Family Tephritidae. *Zootaxa* 4122(1):596-621. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4122.1.50>.
- Schluter, D., and R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity: an introduction to the problem. Pp. 1-12 *en* R. E. Ricklefs and D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Silvestre, R., C. R. F. Brand, and R. Rosa da Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. Pp. 7:113-148 *in* F. Fernández (ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. URL: tinyurl.com/mrxmnpmd.
- Sosa-Escalante, J. 2000. Valoración y seguimiento de la biodiversidad: Implicaciones en conservación y manejo. Pp. 49-67 *en* O. Sánchez, C. Donovarro and J. Sosa-Escalante (eds.). *Conservación y manejo de vida silvestre: vertebrados del trópico de México*. Unidos para la Conservación-Sierra Madre, Dirección General de Vida Silvestre, INE-SEMARNAP, CONABIO, USFWS, UADY. México.
- Thayer, M. K., A. F. Newton, A. Y. Solodovnikov, and D. J. Clarke. 2007. PEET - Austral Staphylinidae. *Systematics and Historical Biogeography*. URL: tinyurl.com/98tkxs.
- Ward, D. 2009. *The Biology of Deserts*. Oxford University Press, New York, USA.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxón* 21(2-3):213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>.
- Villarreal, H., S. Álvarez, F. Córdoba, G. Escobar, F. Fagua, H. Gast, M. Mendoza, M. Ospina, and A. M. Umaña. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander van Humboldt. Bogotá, Colombia. Pp. 236.
- Woodcock, B. A., A. D. Watt, and S. R. Leather. 2003. Influence of a deciduous woodlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 95:443-452. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(02\)00220-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(02)00220-7).
- Wurst, S., G. De Deeyn, and K. Orwin. 2012. Soil biodiversity and functions. Pp. 45-58 *en* D. H. Wall (ed.). *Soil ecology and ecosystem services*. Oxford University Press, UK. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199575923.003.0004>.
- Zamar, M. I. 2011. La diversidad de thrips del Cono Sur. El caso de las zonas áridas en Jujuy, Argentina. *Métodos en Ecología y Sistemática* 6:71-88.
- Zamar, M. I., and L. E. Neder de Román. 2006. Primera cita de *Scopaeothrips bicolor* (Thysanoptera Phlaeothripidae) para Sudamérica con las descripciones de una nueva forma áptera y de la larva II. *Revista Sociedad Entomológica Argentina* 65:101-106.