

Distribución espacio-temporal de la abundancia y riqueza de insectos en una playa arenosa de Uruguay

Tesis de Maestría en Biología

Opción Zoología

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

(PEDECIBA)

Lic. Virginia Mourglia Pons

Director: Dra. Patricia González. Sección Entomología

Co-director: Dr. Omar Defeo. UNDECIMAR

Facultad de Ciencias, UdelaR

Montevideo, 2013

AGRADECIMIENTOS

Al culminar esta etapa uno se da cuenta de que fueron muchas las personas que de alguna manera estuvieron junto a mí, brindándome apoyo y energía para recorrer este camino, y quisiera expresarles mi más sincero y profundo agradecimiento.

A Omar Defeo y Patricia González-Vainer por su orientación, sus conocimientos compartidos, el constante apoyo recibido y por su calidez humana. Gracias Omar por la permanente motivación y estímulo que transmitís al compartir tu gran pasión. Patricia te agradezco por el gran tiempo dedicado a esta tesis, especialmente ayudándome en la ardua tarea de la identificación de especies, y por haberme acompañado en cada etapa.

A los miembros del tribunal, Dr. Diego Lercari, Dr. Enrique Morelli y Dr. Miguel Simó por sus aportes y correcciones que enriquecieron esta tesis.

Al Dr. Martín Bollazzi quien desinteresadamente colaboró en la identificación de las especies de Formicidae.

Al PEDECIBA y a los proyectos financiados por Pew Charitable Trusts y por Global Environmental Facility (GCP URU 030 GFF) por aportar fondos para realizar este trabajo.

A la CSIC por la financiación de la Beca de Apoyo a la finalización de estudios de posgrado de la UdelaR.

A todos los que colaboraron en las salidas de campo: Andrés de la Rosa, Diego Caballero, Diego Lercari, Eleonora Celentano, Julio Gómez, Gastón Martínez, Leonardo Ortega, Luis Orlando, Omar Defeo, Sebastián Horta, Sebastián Saucó, Rafael Barboza.

A TODOS los compañeros y profesores de Entomología y UNDECIMAR quienes me apoyaron en todo momento y me ayudaron a seguir adelante, especialmente a Carolina Jorge, Eleonora Celentano, Gastón Martínez, Lucía Miguel, Luis Orlando, Manuel Castro y Mónica Remedios.

A mi hermosa familia, que sin su apoyo y aceptación de mi elección profesional, nunca podría haber llegado hasta acá. A mis amigos del alma, por los momentos y charlas compartidas que siempre me llenaron de linda energía para seguir adelante. A Nicolás por el apoyo incondicional, por la confianza transmitida y por acompañarme con tanto amor en esta etapa.

RESUMEN

En ecología de playas arenosas existen muy pocos antecedentes relacionados con la entomofauna perteneciente al componente terrestre de la Zona Litoral Activa (ZLA), tanto en lo referente a su distribución transversal en el eje duna-mar como en la variación estacional de la abundancia y la riqueza. El objetivo de esta Tesis fue evaluar los patrones espaciales y temporales de la riqueza y abundancia de especies de la entomofauna en la playa arenosa disipativa Barra del Chuy, así como su relación con las características del ambiente. Las principales hipótesis de esta Tesis afirman que: 1) las variaciones ambientales a lo largo del año generan diferencias estacionales en la riqueza, abundancia y en la estructura y composición de la comunidad de insectos; y 2) los gradientes ambientales del eje duna-mar generan variaciones transversales en la riqueza específica y abundancia de insectos, e influyen de distinta manera sobre los diferentes grupos y especies. Se realizó un muestreo nocturno por estación del año, utilizándose trampas de caída separadas 8 m entre sí, desde la zona de swash hasta 40 m tierra adentro desde el comienzo de la duna activa, ubicadas en tres transectos perpendiculares a la línea de costa. Se realizaron análisis univariados y multivariados para evaluar las hipótesis propuestas. Se recolectaron 2283 ejemplares de insectos pertenecientes a 5 órdenes y 67 morfoespecies. Los órdenes mejor representados fueron Hymenoptera (74%) y Coleoptera (17%). La abundancia fue más alta en verano mientras que la riqueza presentó su máximo valor en primavera. El análisis de ordenación de los transectos en base a la composición de especies mostró grupos bien definidos (similitud = 70%; stress = 0.07): a) verano, b) otoño y c) primavera, mientras que los tres transectos de invierno se ubicaron en forma aislada. En todas las estaciones del año la abundancia presentó un máximo entre la base de la duna y los primeros 20 m hacia tierra, disminuyendo hacia ambos extremos. La riqueza de especies en verano se incrementó desde la zona de swash hacia las dunas, en otoño e invierno el máximo se presentó en el entorno a la base de la duna y en primavera se encontraron máximos tanto en la duna como en la playa. Hymenoptera presentó sus valores máximos de abundancia y riqueza en verano, mientras que Coleoptera lo hizo en primavera, encontrándose a Hymenoptera exclusivamente en la zona de dunas y Coleoptera principalmente en altos niveles de la playa. Las especies tipificantes no mostraron una marcada estacionalidad, ya que las distintas estaciones del año compartieron varias de las mismas. Las especies que tipificaron la duna fueron entre otras: *Pheidole subarmata* y *Dorymyrmex pyramica*; mientras que las que tipificaron la playa fueron: *Phaleria testácea* y *Labidura* sp.. Los análisis de abundancia en función de las variables físicas reflejaron el aumento de la abundancia desde la zona del swash hacia la duna. Los análisis multivariados detectaron a la compactación y la elevación como predictores significativos de este descriptor comunitario. Los resultados de este estudio ponen de manifiesto que duna y playa funcionan como dos componentes diferentes dentro de la ZLA, tanto en lo que respecta a características físicas como biológicas. Los altos valores de riqueza y abundancia le otorgan a la entomofauna mayor importancia ecológica que la dada hasta el momento en ecología de playas arenosas. Se sugiere profundizar en estudios de diversidad y taxonomía de la entomofauna, así como en la biología de las especies y su relevancia en ambientes costeros. Asimismo será importante realizar análisis comparativos en función de la morfodinámica de estos ecosistemas.

ABSTRACT

In ecology of sandy beaches, spatio-temporal patterns of species richness, abundance and distribution of the entomofauna belonging to the terrestrial component of the Littoral Active Zone (LAZ) have been scarcely documented. The aim of this Thesis was to evaluate spatial and temporal patterns of species richness and abundance of the entomofauna on the dissipative beach Barra del Chuy (Uruguay) and their relationship with environmental factors. The main hypotheses of this Thesis argue that: 1) environmental changes throughout the year generate seasonal differences in species richness, abundance and in the structure and composition of insect community, and 2) gradients in environmental factors from the dune to the shoreline generate across-shore variations in species richness and abundance of insects. These gradients have dissimilar influence according to group of species analyzed. Nocturnal and seasonal surveys were conducted using pitfall traps set along three transects perpendicular to the shoreline, spaced 8 m apart. Traps were set every 8 m from the swash zone to 40 m inland from the beginning of the active dune. Both univariate and multivariate analyses were used to evaluate the proposed hypothesis. A total of 2283 individuals belonging to 67 species of 5 orders were collected. The major taxonomic groups collected were Hymenoptera (74%) and Coleoptera (17%). Abundance of insects was highest in summer while species richness was greatest in spring. Ordination analysis of transects according species composition showed well defined groups (similarity= 70%; stress= 0.07): a) summer, b) autumn and c) spring, while transects of winter were isolated. Abundance was always highest between the base of the dune and the first 20 m in the inland direction. Species richness increased from the swash zone to the dune in summer and peaked around the base of the dune in autumn and winter, whereas a bimodal pattern was found in spring (dune and beach zones). Hymenoptera showed highest values of abundance and species richness in summer while Coleoptera estimates peaked in spring. Hymenoptera was found exclusively in the dune zone while Coleoptera prevailed at higher beach levels. Typifying species did not show a marked seasonality since different seasons shared most of them. Typifying species of the dune were mainly *Pheidole subarmata* and *Dorymyrmex pyramica* while typifying species of the beach were *Phaleria testacea* and *Labidura* sp.. Variations in abundance were related to environmental variables, reflecting the increase of abundance from the swash zone to the dune. Multivariate techniques detected sediment compaction and elevation as significant predictors of this community descriptor. Results of this study showed that both zones, dune and beach, operate as two separate components within the LAZ, in regard to their physical and biological features. The high values of species richness and abundance of insects reveal that this group has a more significant ecological role than that originally considered so far in sandy beach ecology. Further studies should focus on diversity and taxonomy of the insect fauna, as well as on the biology of the species and its relevance to coastal environments. It will also be important to conduct comparative analyses that take into account variations in beach morphodynamics.

LISTA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
LISTA DE CONTENIDO	v
LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	viii
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Playas arenosas	1
1.2 Dunas costeras	2
1.3 Biodiversidad de las playas arenosas.....	3
1.4 Entomofauna.....	5
1.5 Propósito del estudio.....	5
1.5.1 Hipótesis.....	6
1.5.2 Objetivo general	7
1.5.3 Objetivos específicos.....	7
2. MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1 Descripción del área de estudio.....	8
2.2 Muestreo	9
2.3 Análisis de laboratorio	10
2.4 Análisis de datos	12
3. RESULTADOS	
3.1 Variación estacional de las variables físicas	16
3.2 Biodiversidad	19
3.3 Variación estacional de los descriptores comunitarios y de la composición de especies	25
3.4 Zonación	30
4. DISCUSIÓN	
4.1 Biodiversidad	37
4.2 Análisis faunístico: grupos taxonómicos	39
4.3 Variación estacional.....	41
4.4 Zonación de la entomofauna y el efecto del ambiente.....	46
5. CONCLUSIONES y PERSPECTIVAS	50
6. BIBLIOGRAFÍA	51

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Variables físicas (media \pm error estándar) por estación del año en una playa arenosa de Barra del Chuy	17
Tabla 2 Resultados del ANCOVA, con la estación como factor fijo y la distancia a las dunas como covariable, y comparaciones múltiples (prueba LSD) para los diferentes descriptores físicos del sedimento de Barra del Chuy. V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera. *P<0.05, ns=P>0.05.	17
Tabla 3 Abundancias absolutas (n° de individuos) y relativas (%) de los taxa de insectos de Barra del Chuy	20
Tabla 4 Porcentajes de contribución de las especies al promedio de similitud (especies tipificantes >10%) identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy	23
Tabla 5 Descriptores comunitarios (media \pm error estándar) de la comunidad de insectos de la playa arenosa Barra del Chuy, estimados para cada estación del año.	26
Tabla 6 Resultados de los ANOVA y Pruebas de LSD realizados para las variables abundancia, riqueza, diversidad, equidad y dominancia entre estaciones. V= verano, O= otoño, I= invierno, P= primavera. *P<0.05, ns=P>0.05.....	26
Tabla 7 Resultados de los ANOVA y pruebas de LSD realizados para las variables abundancia y riqueza de Hymenoptera y Coleoptera entre estaciones del año. V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera. *P<0.05, ns=P>0.05.....	28
Tabla 8 Porcentajes de contribución de las especies a los promedios de similitud dentro de las estaciones (especies tipificantes >10%) y a los promedios de disimilitud entre estaciones (especies discriminantes >5%),	

identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy29

Tabla 9 Porcentajes de contribución de las especies a los promedios de similitud dentro de dos zonas: duna y playa (especies tipificantes >10%) y a los promedios de disimilitud entre estaciones (especies discriminantes >5%), identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy34

Tabla 10 Resultados del análisis de regresión lineal múltiple efectuado entre la abundancia total de insectos y las variables abióticas consideradas en este estudio.....36

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Mapa de la costa atlántica uruguaya, indicando la ubicación de la playa analizada en este estudio	8
Figura 2 Diseño de muestreo de la entomofauna de la playa Barra del Chuy.....	10
Figura 3 Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de a) temperatura, b) compactación, c) tamaño de grano, d) materia orgánica, e) humectación y f) elevación en la playa arenosa Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año	18
Figura 4 Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de las variables físicas de la playa arenosa de Barra del Chuy, basado en el índice de similitud de Bray-Curtis (similitud = 85%) en: a) verano, b) otoño, c) invierno, d) primavera	19
Figura 5 Abundancia relativa de los cinco órdenes recolectados.....	22
Figura 6 Variación estacional de la estructura de la comunidad de insectos de Barra del Chuy.....	22
Figura 7 Curva de acumulación de especies según diferentes estimadores	24
Figura 8 Curvas de acumulación de especies según diferentes estimadores de: a) Hymenoptera y b) Coleoptera	24
Figura 9 Variación estacional (media \pm ES) de la: a) abundancia (ind/transecto) y b) riqueza (especies por transecto) de la entomofauna en la playa Barra del Chuy	27
Figura 10 Variación estacional (media \pm ES) de la abundancia y riqueza de A) Hymenoptera y B) Coleoptera en Barra del Chuy.....	27

Figura 11 Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la comunidad de insectos de Barra del Chuy por transecto basado en el índice de similitud de Bray-Curtis (similitud = 70%)	29
Figura 12 Variación espacial (media \pm ES) de la abundancia de insectos a lo largo del eje transversal duna-mar en la playa arenosa de Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año: (a) verano, (b) otoño, (c) invierno y (d) primavera.....	31
Figura 13 Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de la riqueza total de insectos en la playa arenosa de Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año: (a) verano, (b) otoño, (c) invierno y (d) primavera	32
Figura 14 Variación espacial (media \pm ES) a lo largo del eje transversal duna-mar de: a) la abundancia y b) la riqueza, de Hymenoptera y Coleoptera en la playa arenosa de Barra del Chuy	33
Figura 15 Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de las especies tipificantes de la playa arenosa de Barra del Chuy	34
Figura 16 Relación entre abundancia y: a) temperatura, b) compactación, c) tamaño de grano, d) materia orgánica, e) humectación y f) elevación.....	35

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Playas arenosas

Las playas arenosas son ecosistemas que dominan la línea costera de zonas templadas y tropicales (Short 1996), comprendiendo aproximadamente tres cuartos de las costas del mundo (Bascom 1980). La costa uruguaya está compuesta principalmente por playas arenosas limitadas por puntas rocosas (Lercari & Defeo 2003). Estos ecosistemas constituyen una interfase dinámica entre el mar y la tierra, siendo considerados entre los sistemas físicos más dinámicos de la Tierra. Localmente están influenciados por procesos como marea y viento y por parámetros físico-químicos como tamaño y tipo de sedimento, temperatura del aire y agua, corrientes, exposición al oleaje y salinidad (Short 1999). Muchos de estos factores físicos interactúan para generar estados morfodinámicos que se extienden en un gradiente desde playas reflectivas a disipativas. Las playas reflectivas presentan una estrecha zona de barrido que produce que las olas rompan directamente en la playa, mientras que las disipativas presentan una amplia zona de barrido donde gran parte de la energía de la ola incidente es disipada antes de alcanzar la playa (McArdle & McLachlan 1992). Como resultado de las variaciones dinámicas en la zona de barrido, las playas disipativas se caracterizan por arenas finas, pendientes suaves, baja penetrabilidad del sustrato y alto contenido de agua en el sedimento. En el otro extremo del continuo morfodinámico, las playas reflectivas presentan arena gruesa, pendiente pronunciada, alta penetrabilidad del sustrato y menor contenido de materia orgánica que en playas disipativas (Short 1996, 1999).

Desde un enfoque ecológico se diferencian dos grandes componentes en las playas arenosas (McGwynne & McLachlan 1992): (1) un área marina controlada por la acción del oleaje y habitada por biota marina; y (2) un área terrestre controlada por la

acción del viento, habitada por biota terrestre. Ambos sistemas, si bien distintos, interactúan en una única unidad geomorfológica, la "Zona Litoral Activa" (ZLA) (de Álava & Rodríguez 2007). Esta zona constituye una interfase entre el océano y el continente, en estado de equilibrio dinámico en el que los sedimentos se mantienen constantemente en movimiento (Tinley 1985, McGwynne & McLachlan 1992). A su vez, la playa se divide en distintas zonas: el área periódicamente cubierta y no cubierta por el nivel de agua cambiante es conocida como la zona intermareal y por encima está la zona supralitoral o "splash zone", la cual nunca está totalmente inundada pero recibe spray (agua de las olas esparcida por el viento) y splash (agua que salpica cuando rompe la ola) (Dahl 1952). El área hacia el mar desde el intermareal es el submareal que está permanentemente cubierta por agua (Dahl 1952).

1.2 Dunas costeras

Las dunas costeras son parte de un ecosistema único, el cual es una transición entre ambientes continentales/terrestres y marinos/acuosos (Martínez & Psuty 2004). Están distribuidas en todo el mundo asociadas a playas arenosas, encontrándose una gran variedad de formas y dimensiones relacionadas con la variación espacial y temporal del aporte de sedimentos y regímenes de vientos (Pye 1993; Hesp 2000). Pueden clasificarse en función de su estabilidad. Cuando carecen de vegetación, adquieren una gran movilidad, éstas son las dunas "móviles". Si están parcialmente cubiertas por vegetación, merma su movilidad, tratándose de dunas "semimóviles". Las dunas "estabilizadas" se hallan totalmente cubiertas de plantas y su arena permanece inmóvil. Los sistemas de dunas suelen estar conformados por un mosaico complejo de dunas móviles, semimóviles y estabilizadas (Martínez & Psuty 2004).

Además de los beneficios económicos que se obtienen de las dunas costeras a través de la agricultura, minería, el turismo y la extracción de arena para la construcción, ofrecen servicios ambientales: purificación del agua y defensa costera, brindando protección por ejemplo contra el impacto de tormentas (Martínez & Psuty 2004). Son ecosistemas frágiles y muchos han sido severamente degradados como resultado de una explotación excesiva de los recursos naturales, expansiones demográficas caóticas y crecimiento industrial (Martínez & Psuty 2004; Comor et al. 2008).

Plantas y animales altamente especializados son característicos de estos ecosistemas (Fallaci et al. 1997), los cuales están expuestos a largos períodos de sequedad y a grandes fluctuaciones de temperaturas en un amplio rango (Bigot et al. 1982). La fauna está mayormente conformada por artrópodos y vertebrados, siendo los insectos el grupo usualmente dominante (Bigot et al. 1982; Ponel 1986; McLachlan 1991).

1.3 Biodiversidad de las playas arenosas

Las playas arenosas proveen un ambiente con fuerte estrés físico y fueron consideradas como “desiertos biológicos”. Sin embargo, son importantes ecosistemas costeros y proveen hábitat a diversos grupos taxonómicos (McLachlan & Brown 2006). Las especies que se presentan tienen un alto grado de especialización y movilidad en el eje transversal de la playa (zonación) como respuesta a las continuas variaciones en las condiciones ambientales, particularmente hidrodinámicas (Defeo & McLachlan 2005). La aparente escasez biológica y los problemas metodológicos causados por su alto dinamismo, que dificulta la realización de experimentos de terreno, relegaron por muchos años desde el punto de vista científico a los ecosistemas arenosos con respecto

a los rocosos (McLachlan & Brown 2006). Recién a partir de las décadas de los 70 y 80, las playas arenosas han sido objeto de estudio, fundamentalmente con respecto a la estructura, composición, distribución y adaptaciones de la fauna. La morfodinámica de playas expuestas ha recibido especial atención, debido a la marcada influencia de los parámetros físicos sobre la biota (McLachlan 2001; Defeo & McLachlan 2005).

En las últimas décadas, la biodiversidad de la macrofauna bentónica de playas arenosas ha sido objeto de importantes avances en su caracterización, acumulándose un notable cuerpo de conocimiento y un gran número de hipótesis dirigidas a explicar los patrones observados (Defeo & McLachlan 2005). Los resultados de la mayoría de los estudios han reflejado que las comunidades de la macrofauna de las playas arenosas son controladas por condiciones físicas. Sin embargo, algunos estudios han considerado otras variables ambientales (nutrientes, disponibilidad de alimentos) en la estructuración de estas comunidades, sugiriendo que junto con los factores físicos son importantes conductores (McLachlan et al. 1993). Uno de los principales paradigmas sostiene que la riqueza de especies de la macrofauna que habita estos ecosistemas se incrementa desde playas reflectivas a disipativas (McLachlan et al. 1993; Defeo et al. 1992; McLachlan 2001; McLachlan & Dorvlo 2005). Los trabajos anteriormente mencionados, desarrollados a un nivel organizacional de comunidades, raramente consideran la afiliación taxonómica de los organismos o las características del ciclo de vida de las especies. Esto toma relevancia si se considera que estudios recientes han encontrado patrones contrastantes entre especies supralitorales e intermareales (Defeo & McLachlan 2005, 2011). Estos patrones no han sido particularmente elucidados en el caso de la entomofauna que habita la zona supralitoral (Defeo & McLachlan 2011). La distribución de los insectos se extiende hacia la tierra más que hacia el mar, por lo cual, a diferencia de otros grupos marinos, esta tendencia puede ser parte de un escenario más

amplio del cual no se está teniendo una visión completa al no incluir hasta ahora las dunas en los diseños de muestreo, o bien se han incluido pero aplicando métodos que no son los más apropiados para insectos.

1.4 Entomofauna

Los insectos constituyen un amplio grupo que incluye cerca de la mitad de las especies conocidas, y la información sobre ellos es posiblemente la que más rápidamente esté incrementándose (Boschi & Cousseau 2004). De esa enorme cantidad de especies, la gran mayoría es estrictamente terrestre y solo una fracción pequeña, aunque no despreciable, está adaptada para vivir en relación con cuerpos de agua. De esa fracción, solo una mínima parte está asociada con el agua salada o salobre de costas, o de ambientes continentales salinos (Boschi & Cousseau 2004).

Entre los artrópodos, los insectos representan la mayor parte de la biodiversidad (Erwin 1988; Hammond 1992; Wilson 1992), y son claves en el funcionamiento de los ecosistemas al estar representados en todos los niveles tróficos (Burger et al. 2003). La composición y la estructura de las comunidades de insectos pueden revelar disturbios que estén afectando estos ecosistemas, ya que ellos responden rápidamente a los cambios ambientales y proveen información sobre el funcionamiento del sistema (Kremen et al. 1993; Colombini et al. 2003).

1.5 Propósito del estudio

Los estudios en ecología de playas arenosas de Uruguay se han centrado casi exclusivamente en el ecosistema marino controlado por la acción del oleaje y habitado por biota marina de la ZLA (Defeo et al. 2006), existiendo muy pocos estudios relacionados con el componente terrestre de la ZLA en general y en insectos en

particular (Costa et al. 2006; Giménez & Yannicelli 2000), tanto en lo que hace a su distribución transversal en el eje duna-mar como en lo atinente a variaciones estacionales en la abundancia y riqueza de especies. En efecto, en Uruguay los trabajos realizados en insectos se han enfocado en ecosistemas terrestres (Morelli et al. 2002; Lorier et al. 2010; González-Vainer et al. 2012). En consecuencia, el desarrollo de estudios de la entomofauna en playas arenosas de Uruguay resultaría relevante en un contexto teórico (Defeo & McLachlan 2011), así como en lo referido a la generación de líneas de base espacio-temporales dirigidas a evaluar impactos naturales y antropogénicos en este sistema sensible de la ZLA (Lercari et al. 2002).

1.5.1 Hipótesis

1. Las variaciones ambientales a lo largo del año generan diferencias estacionales en la riqueza, abundancia y en la estructura y composición de la comunidad de insectos en el cinturón arenoso comprendido entre La Coronilla y Barra del Chuy, debido al efecto de los factores climáticos sobre los ciclos fenológicos de los mismos. Se predice que la riqueza y abundancia de especies de insectos aumentará en las estaciones más cálidas y que la estructura y composición de especies será diferente entre las estaciones.
2. Los gradientes ambientales del eje transversal duna-mar (e.g., temperatura, humectación del sustrato y compactación del sedimento) generan variaciones transversales en la riqueza específica y abundancia de insectos en playas arenosas, debido a la mayor afinidad que muestra la entomofauna hacia los ambientes terrestres. Se predice que la riqueza y abundancia de especies de insectos se incrementan desde la línea de la costa hacia la zona de dunas.

3. Los gradientes ambientales en el eje transversal duna-mar, tanto físicos como biológicos, influyen de distinta manera sobre los grupos y especies de insectos, debido a la particularidad de sus adaptaciones y formas de vida. Se predice que distintos grupos de especies presentarán distribuciones discordantes a lo largo del eje transversal duna-mar.

1.5.2 Objetivo general

El propósito de esta Tesis consiste en analizar los patrones espaciales y temporales de la riqueza y abundancia de especies de la entomofauna de una playa arenosa de Uruguay, así como su relación con las características del ambiente.

1.5.3 Objetivos específicos

1. Analizar la diversidad de la entomofauna presente en una playa arenosa disipativa y describir la comunidad en cuanto a su composición taxonómica.
2. Analizar la variación temporal y espacial de la abundancia y riqueza de insectos, estableciendo su relación con variables físicas.
3. Realizar un análisis deconstructivo en órdenes para establecer si existen patrones de distribución discordantes dentro de los diferentes grupos de insectos.
4. Determinar la variación estacional de la composición especies, identificando las especies tipificantes en las diferentes estaciones del año y en las distintas zonas de la playa.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción del área de estudio

Uruguay está ubicado entre los paralelos 30° y 35° de latitud sur y los meridianos 53° y 58° de longitud oeste. Las playas arenosas del país dominan los 670 km de costa entre Punta Gorda (Departamento de Colonia) y Barra del Chuy (Departamento de Rocha). La línea de costa sobre el Océano Atlántico se extiende 220 km (Chebataroff 1973). Este estudio se realizó en el cinturón arenoso comprendido entre Barra del Chuy y La Coronilla (Departamento de Rocha), el cual constituye una playa arenosa disipativa de la costa Atlántica (Fig. 1).

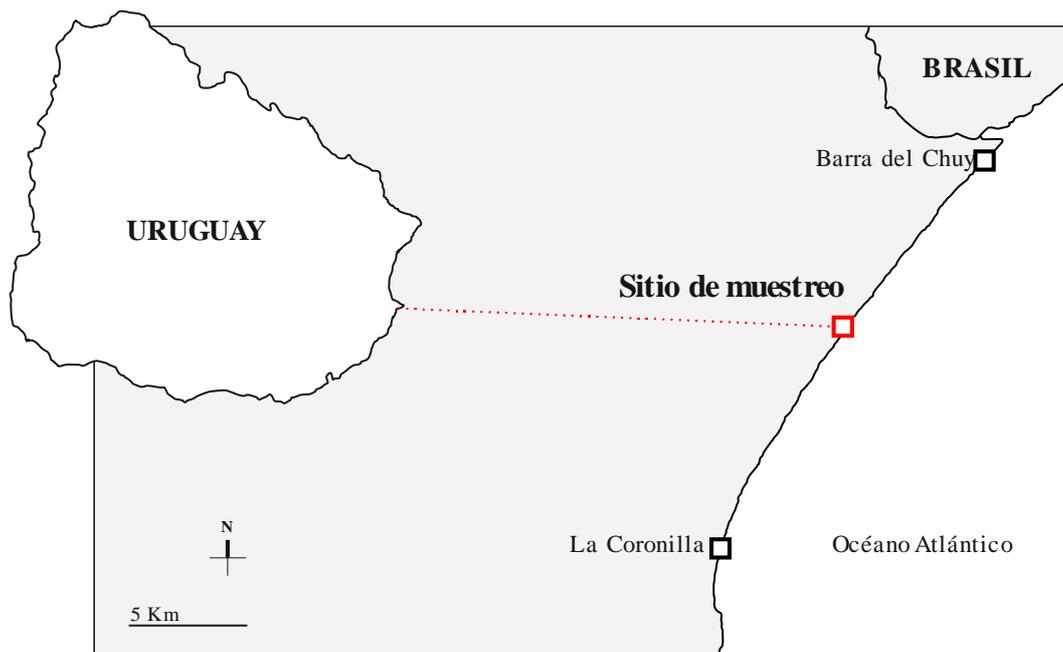


Fig. 1 Mapa de la costa atlántica uruguaya, indicando la ubicación de la playa analizada en este estudio.

Se seleccionó la zona central de esta playa (33°45'S, 53°27'W), la cual dista 10 km del balneario Barra del Chuy y 12 km de La Coronilla por ser poco concurrida, no estar asociada a urbanizaciones y porque existe una robusta línea de base. Asimismo, esta

playa se señala como la más rica en términos de riqueza de especies, abundancia y biomasa de toda la costa atlántica de Uruguay (Lercari & Defeo 2006). Por simplicidad, de ahora en más se usa Barra del Chuy para mencionar al sitio muestreado.

2.2 Muestreo

Para la determinación de la riqueza y abundancia de especies se realizó un relevamiento por estación, totalizando cuatro muestreos en el año 2012. Se trazaron tres transectos perpendiculares a la línea de costa, separados 8 m entre sí, ubicando las unidades de muestreo (UM) cada 8 m, desde la zona de swash hasta 40 m tierra adentro desde el comienzo de la duna activa (Fig. 2). Como método de recolección se utilizaron trampas de caída, recipientes de plástico de 12 cm de diámetro y 12 cm de profundidad que fueron enterrados en la arena con la boca al ras del suelo (Cheli & Corley 2010). Se les colocó 150 ml de propilenglicol al 50% como líquido fijador (Thomas 2008). El muestreo fue nocturno durante 12 horas y se realizó en los días próximos a luna nueva, ya que algunos antecedentes constatan que la actividad de los insectos nocturnos es mayor en esos días (Nag & Nath 1991, Jeyakumar et al. 2007).

En cada muestreo se tomaron datos de las siguientes variables ambientales: tamaño de grano, contenido de materia orgánica y de agua en el sedimento, compactación y temperatura del sedimento, y pendiente de la playa. Para estimar dichas variables, en cada UM se extrajeron muestras de sedimento mediante un cilindro de 5 cm de diámetro, desde la superficie hasta 10 cm de profundidad (aproximadamente 100 g), las cuales se almacenaron en papel aluminio y se conservaron en frío para determinar, en el laboratorio, el tamaño medio de grano, y contenido de agua y materia orgánica en el sedimento. En el mismo nivel de marea en que se extrajeron las UM se

realizaron mediciones *in situ* de la compactación ($\text{kg}\cdot\text{cm}^{-2}$) usando un penetrómetro de mano, así como la temperatura del sedimento. La pendiente se midió por el coeficiente:

$$P = \frac{a}{l} \times 100$$

donde a es la diferencia de alturas entre la estación más alta y la más baja y l es la distancia entre ambas estaciones (Defeo et al. 1992).

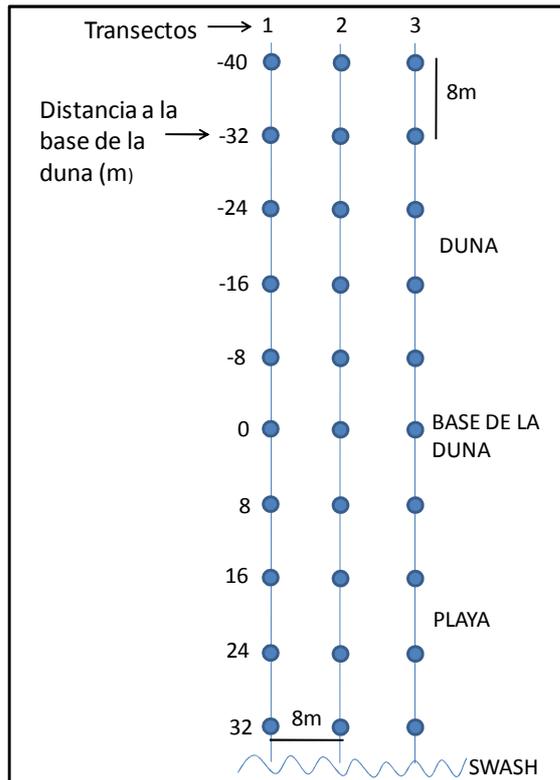


Fig. 2. Diseño de muestreo de la entomofauna de la playa Barra del Chuy.

2.3 Análisis de laboratorio

Para el análisis granulométrico, las muestras de sedimento fueron tamizadas por mallas desde 2.0 a 0.006 mm de abertura (Folk 1980) y cada fracción retenida fue pesada con una precisión de 0.001g. Los porcentajes de sedimento retenidos en cada tamiz se utilizaron para estimar el tamaño medio del grano en base a la escala granulométrica de Wentworth (1922) como: $\phi = -\log_2 d$, siendo d el diámetro de la

partícula en mm. Para calcular el tamaño medio de grano se utilizó el programa GRADISTAT v. 6.0 (Blott & Pye 2001). El contenido de agua del sedimento se determinó por diferencia de pesos entre la muestra húmeda y secada a 80°C durante 24 h. A su vez, el contenido de materia orgánica se determinó por diferencia de pesos entre la muestra seca e incinerada a 500°C durante 5 h (Lercari & Defeo 2006).

Los insectos recolectados fueron acondicionados para su conservación, contados e identificados en el laboratorio. Dependiendo del grupo taxonómico, los ejemplares se conservaron en alcohol 70%, acondicionados en tubos de vidrio o conservados en seco acondicionados en capas. Para la identificación se consultaron distintas claves, catálogos y descripciones dependiendo del grupo taxonómico (Kusnezov 1956; Brindle 1971; Vaurie 1978; Triplehorn & Watrous 1979; Zolessi et al. 1989; Morrone 1998; Márquez Luna 2001; Wilson 2003; Caron & Ribeiro-Costa 2007; Bentancour et al. 2009; Morrone 2013), se consultó a especialistas y se revisó la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias. En los casos en que no se pudo identificar a nivel de especies se emplearon unidades taxonómicas reconocibles (morfoespecies), que han demostrado ser útiles para la estimación de la diversidad (Oliver & Beattie 1993). Se distinguieron estas morfoespecies en base a diferencias morfológicas, considerando que no fueran atribuibles a dimorfismo sexual o variación discontinua intraespecífica. Se utilizó la denominación “Familia sp” con un número correlativo dentro de cada familia para aquellos casos que no se pudo lograr la identificación a nivel de género. Representantes de cada morfoespecie fueron depositados en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias.

2.4 Análisis de datos

Biodiversidad. Se calculó la abundancia y riqueza (número total de especies) general para la playa. Para calcular los diversos estadísticos comunitarios se utilizó el procedimiento Diverse del programa PRIMER (Clarke & Gorley 2001). Los índices calculados para el sitio de muestreo fueron (Magurran 1988):

- a) Índice de Margalef: $d = S - 1/\ln(n)$, donde S representa el número total de especies en la comunidad y n el número total de individuos observados en ella
- b) Diversidad de Shannon-Wiener: $H' = -\sum(pi \times \ln pi)$, donde pi representa la proporción de organismos observados de la especie i en la comunidad
- c) Equidad de Pielou: $J' = H'/\ln(S)$, donde S = número de especies
- d) Dominancia de Simpson: $D = \sum pi^2$, donde pi representa la proporción de organismos observados de la especie i en la comunidad.

Las especies dominantes del ecosistema fueron identificadas usando el procedimiento SIMPER (Clarke & Gorley 2001), estimando la contribución promedio de cada especie a la similitud entre muestras (especies tipificantes). Para evaluar el esfuerzo de muestreo y estimar la riqueza esperada de la comunidad se construyó una curva de acumulación de especies, empleando el programa EstimateS versión 7.0.0 (Colwell 2004). Asimismo se utilizaron varios estimadores, con el propósito de analizar su tendencia y comparar los valores estimados con los observados. El uso de distintos estimadores no-paramétricos permite determinar la calidad del muestreo realizado y el número de especies que falta por recolectar, basándose en la cuantificación de las especies raras encontradas (Toti et al. 2000). Una especie es considerada rara cuando está presente solo en una o dos muestras, o bien cuando está representada por uno o dos individuos en el conjunto de muestras. Fueron usados los estimadores Chao2 (Chao 1987), Jackknife de primer orden, Jackknife de segundo orden y Bootstrap para estimar el número de

especies esperadas considerando la relación entre la cantidad de especies únicas (que aparecen en una muestra) y las duplicadas (que aparecen en dos muestras) (Colwell 2004). Además de estos estimadores se construyeron las curvas de acumulación de especies para evaluar la calidad del muestreo, definiendo los “singletons” (especies representadas por un individuo) y los “doubletons” (las especies representadas por dos individuos en las muestras).

Variación estacional de las variables físicas. Se evaluó la variabilidad de los parámetros físicos entre estaciones mediante Análisis de Covarianza (ANCOVA) de una vía, usando la estación como factor fijo y la distancia a la duna como covariable. Cuando se detectaron diferencias significativas, se utilizó la prueba a posteriori de comparaciones múltiples de Fisher de mínimas diferencias significativas (Fisher’s LSD, por sus siglas en inglés). Se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) basados en las variables físicas registradas, para determinar patrones de ordenamiento ambiental de las unidades de muestreo en cada estación del año. El NMDS es un método multivariado que estima rangos de similitud/disimilitud (no métrico) entre muestras o entre especies (Kenkel & Orloci 1986). El análisis resulta en un diagrama de puntos de dos dimensiones, en el que cada punto representa una muestra o especie y la distancia entre puntos sigue el mismo orden que el rango de similitud entre pares de muestras o especies (Kenkel & Orloci 1986). En este caso se usó el coeficiente de similitud de Bray Curtis entre UMs. Fue usado el análisis de similitud (ANOSIM) de 1 vía para determinar la significancia estadística de la similitud de la estructura de las zonas de la playa.

Variación estacional de los descriptores comunitarios y de la composición de especies. Se calculó la riqueza (número total de especies) y la abundancia (valores promedio por transecto) por estación. Se calcularon los estadísticos comunitarios

(Índice de Margalef, Diversidad de Shannon-Wiener, Equidad de Pielou y Dominancia de Simpson) por estación del año a través del procedimiento Diverse del programa PRIMER. Las diferencias entre estaciones del año de la abundancia, riqueza y demás descriptores comunitarios se evaluaron mediante ANOVAs de una vía. En todos los casos, cuando se detectaron diferencias significativas, se aplicó la prueba de Fisher's LSD (Least Significant Differences) a efectos de realizar comparaciones múltiples entre los diferentes tratamientos. Las categorías faunísticas consideradas para la deconstrucción de los patrones de variación estacional de la abundancia y riqueza se definieron en función de la abundancia. Por tanto, se analizaron estos patrones para los órdenes Hymenoptera y Coleoptera por separado, por ser los órdenes con mayor número de individuos. Para analizar la variación estacional de la composición de especies de la comunidad se realizaron varios procedimientos utilizando el programa PRIMER. Se elaboró una matriz de abundancia de especie x transecto de cada estación, seleccionando previamente aquellas especies que representaban más del 1 % del total del muestreo, y se transformaron los datos mediante la raíz cuarta, para disminuir el peso de las especies más abundantes. Se usó el coeficiente de Bray Curtis para conformar una matriz de similitud entre transectos y se realizó un análisis de NMDS para determinar patrones de ordenamiento estacionales de los transectos. Fue usado el análisis de similitud (ANOSIM) de 1 vía para determinar la significancia estadística de diferencias en la estructura de la comunidad de insectos entre las estaciones del año. Las especies dominantes de cada estación del año, fueron identificadas usando el procedimiento SIMPER, estimando la contribución promedio de cada especie a la similitud entre muestras (especies tipificantes), y a la disimilitud (especies discriminantes).

Zonación. Para analizar la variación de la abundancia a lo largo del eje transversal duna-mar, se tomaron los valores promedios por trampa. En el caso de la riqueza se usó el número total de especies. Para el análisis deconstructivo, se analizó la variación espacial de la abundancia y riqueza a lo largo del eje transversal de los órdenes Hymenoptera y Coleoptera. Las especies dominantes de cada zona de la playa fueron identificadas usando el procedimiento SIMPER, estimando la contribución promedio de cada especie a la similitud entre muestras (especies tipificantes), y a la disimilitud (especies discriminantes). Para modelar la variación de la abundancia de especies de insectos en función de las variables abióticas estudiadas se aplicaron modelos lineales y no lineales. Los mejores modelos fueron seleccionados en función del coeficiente de determinación (R^2) y la significancia estadística de dichos modelos. Mediante una regresión lineal múltiple, posterior a la transformación de los datos, se detectaron las variables físicas predictoras significativas de la abundancia.

3. RESULTADOS

3.1 Variación estacional de las variables físicas

La caracterización física estacional de Barra del Chuy se resume en la Tabla 1. Los resultados del ANCOVA, con la estación como factor fijo y la distancia a las dunas como covariable, y las comparaciones múltiples (prueba LSD) para los diferentes descriptores físicos del sedimento de Barra del Chuy se muestran en la Tabla 2. La temperatura del sedimento fue significativamente mayor en verano y los valores intermedios y similares entre sí del otoño y primavera fueron significativamente mayores que en invierno. La compactación del sedimento fue significativamente menor en verano que en las otras estaciones. El sedimento clasificó como fino para todas las estaciones del año y el tamaño de grano no presentó diferencias significativas entre estaciones. La materia orgánica mostró diferencias significativas entre estaciones, excepto entre verano e invierno, presentando mayor porcentaje en otoño, un valor intermedio en verano e invierno y el menor porcentaje en primavera. El porcentaje de humectación más bajo se encontró en verano y aumentó gradualmente en las siguientes estaciones, siendo significativas las diferencias entre el valor de verano y los valores de invierno y primavera. La elevación de la playa fue significativamente menor en invierno que en las otras estaciones del año.

La temperatura del sedimento no presentó grandes variaciones a lo largo del eje duna-mar, registrándose el máximo en la duna en la mayoría de las estaciones (Fig. 3a). La compactación presentó valores similares en las cuatro estaciones, aumentando desde la duna hacia el mar. En verano e invierno esta variable presentó el mismo patrón, pero decayó levemente en las UMs ubicadas a 32 m de la base de la duna hacia el mar (Fig. 3b). El tamaño de grano fue máximo en la duna en verano, otoño y primavera; si bien en

Tabla 1. Variables físicas (media \pm error estándar) por estación del año en la playa Barra del Chuy.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Temperatura del sedimento (C°)	29.53 \pm 0.27	21.78 \pm 0.25	15.26 \pm 0.14	21.69 \pm 0.28
Compactación (kg·cm ⁻²)	3.30 \pm 0.26	4.19 \pm 0.15	3.96 \pm 0.12	3.91 \pm 0.14
Grano medio (μ m)	196.32 \pm 7.08	186.37 \pm 7.78	198.47 \pm 5.24	190.63 \pm 4.60
Materia orgánica (%)	0.16 \pm 0.02	0.24 \pm 0.02	0.16 \pm 0.02	0.10 \pm 0.02
Humectación (%)	2.55 \pm 0.98	3.89 \pm 1.15	4.28 \pm 0.99	5.83 \pm 1.63
Elevación (m)	2.33 \pm 0.54	2.58 \pm 0.64	1.51 \pm 0.42	2.26 \pm 0.49

Tabla 2. Resultados del ANCOVA, con la estación como factor fijo y la distancia a las dunas como covariable, y comparaciones múltiples (prueba LSD) para los diferentes descriptores físicos del sedimento de Barra del Chuy. V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera. *P< 0.05, ns= P> 0.05.

	F	V-O	V-I	V-P	O-I	O-P	I-P
Temperatura del sedimento (C°)	708.43*	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	ns	< 0.01
Compactación (kg·cm ⁻²)	7.45*	< 0.01	< 0.01	< 0.01	ns	ns	ns
Grano medio (μ m)	0.94	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Materia orgánica (%)	10.62*	< 0.01	ns	< 0.05	< 0.01	< 0.01	< 0.05
Humectación (%)	5.27*	ns	< 0.01	< 0.01	ns	ns	ns
Elevación (m)	0.92*	ns	< 0.05	ns	< 0.01	ns	< 0.05

invierno los valores también fueron altos en la duna, el máximo se presentó a 32 m de la base de la duna hacia el mar (Fig. 3c). El contenido de materia orgánica y la humectación del sedimento aumentaron desde la duna hacia el mar, aunque disminuyeron en invierno a 32 m de la base de la duna hacia el mar (Fig. 3d, e). La elevación decreció desde la duna hacia el mar, aunque en las distintas estaciones el máximo varió entre 24 y 8 m desde la base de la duna hacia tierra adentro (Fig. 3f).

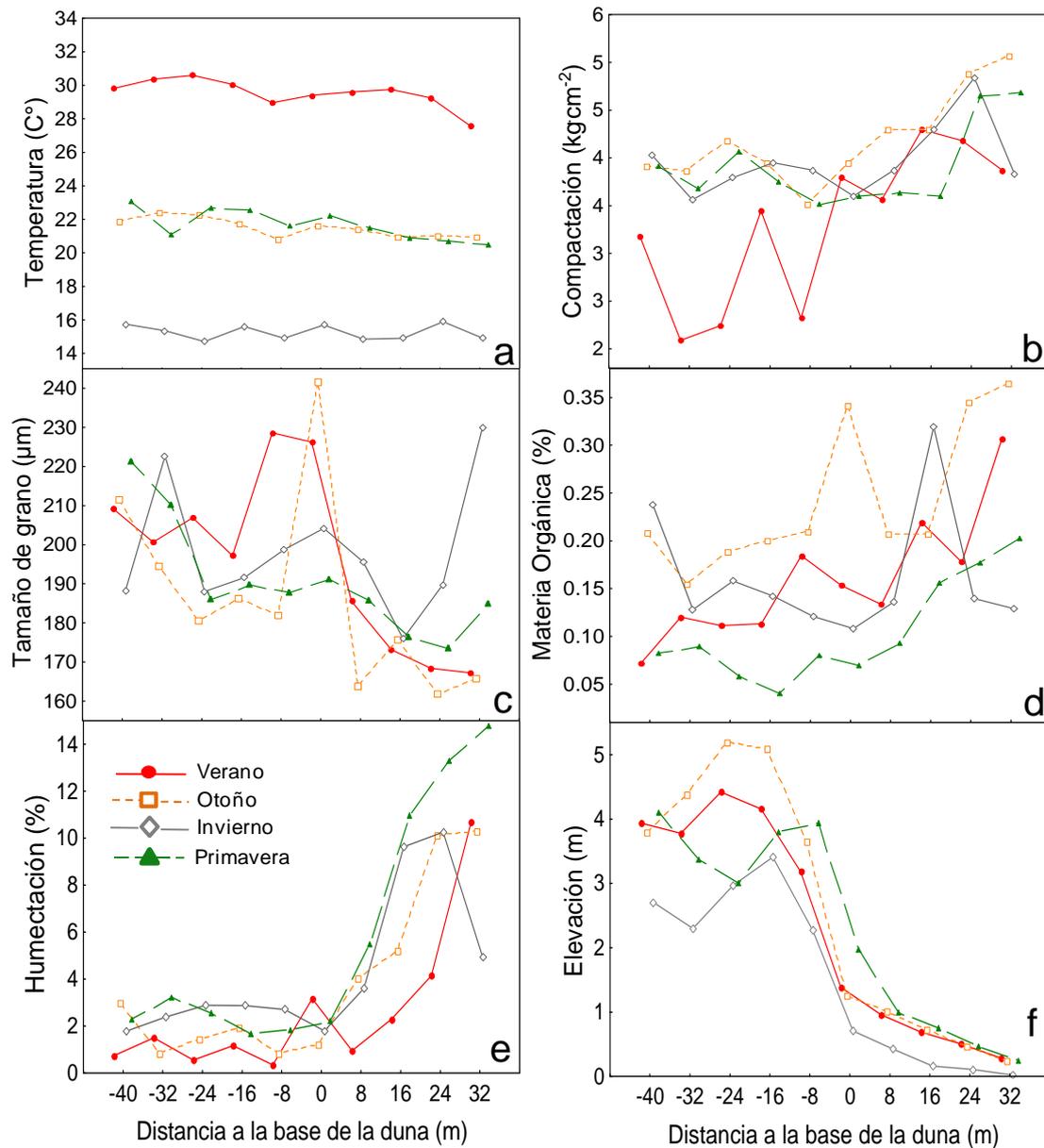


Fig. 3. Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de: a) temperatura, b) compactación, c) tamaño de grano, d) materia orgánica, e) humectación y f) elevación en la playa arenosa Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año. El valor cero en el eje X indica la base de la duna, mientras que los valores negativos indican dirección hacia tierra y los positivos, dirección hacia el mar.

De acuerdo con el NMDS de las variables físicas, las UMs se reunieron en dos grupos en todas las estaciones del año (valores de stress ≤ 0.01), definiendo así dos zonas diferentes: duna y playa (Fig. 4). La UM ubicada en la base de la duna (0 m) formó parte del grupo playa en la todas las estaciones menos en primavera, mostrando

claramente que es una zona de transición entre ambas zonas. Las pruebas ANOSIM de una vía para cada estación del año mostraron diferencias significativas en las variables físicas entre las zonas ($R_{\text{global}} = 0.89 - 0.97$; $P \leq 0.05$).

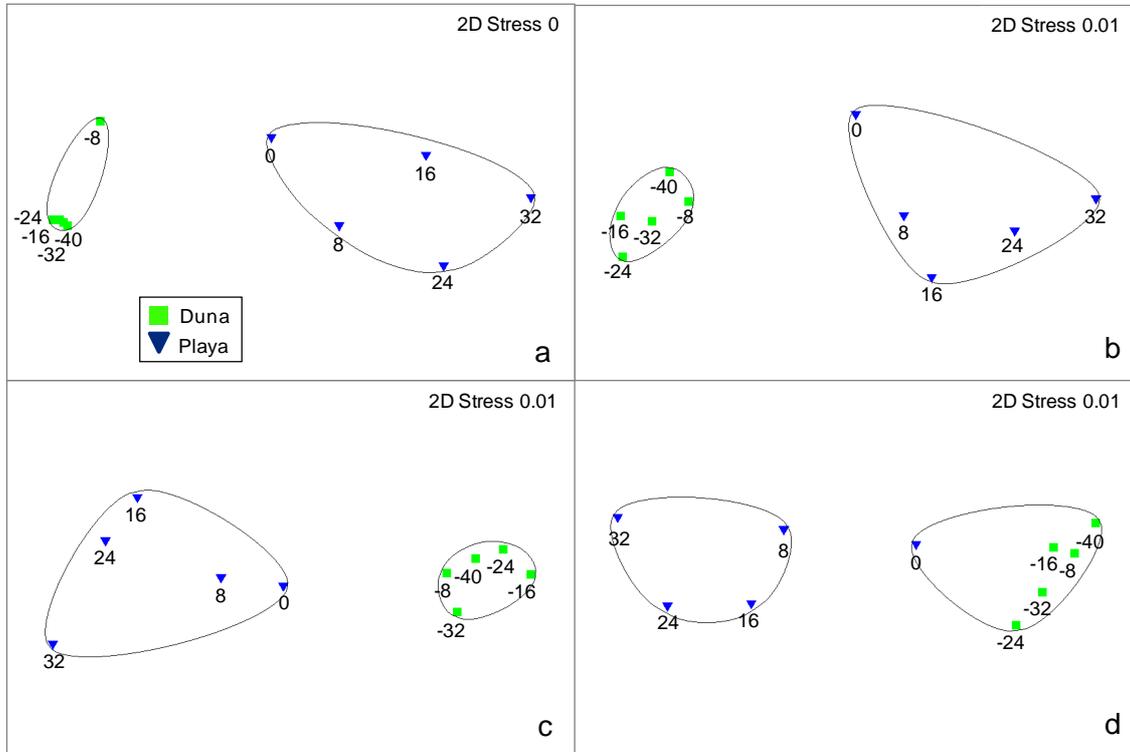


Fig. 4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de las variables físicas de cada unidad de muestreo en la playa arenosa de Barra del Chuy, basado en el índice de similitud de Bray-Curtis (círculos denotan similitud= 85%) en: a) verano, b) otoño, c) invierno, d) primavera. Los números indican la distancia (m) a la base de la duna.

3.2 Biodiversidad

Se recolectaron 2283 ejemplares de insectos pertenecientes a 5 órdenes, 26 familias y 67 morfoespecies (Tabla 3). Barra del Chuy presentó los siguientes índices descriptores de la comunidad de insectos: riqueza de Margalef (d)= 8.53; equidad de Pielou (J')= 0.42; diversidad de Shannon-Wiener (H')= 1.75 y dominancia de Simpson (D)= 0.70.

Tabla 3. Abundancias absolutas (n° de individuos) y relativas (%) de los taxa de insectos de Barra del Chuy.

Orden	Familia	Especie	Abundancia absoluta (n° de ind)	Abundancia relativa (%)
Hymenoptera				
	Formicidae	<i>Pheidole subarmata</i> Mayr 1884	1110	48.6
		<i>Pheidole</i> sp.	18	0.8
		<i>Dorymyrmex pyramica</i> Roger 1863	459	20.1
		<i>Attini</i> sp.	54	2.4
		<i>Solenopsis richteri</i> Buren 1972	28	1.2
		<i>Forelius</i> sp.	10	0.4
		<i>Myrmicinae</i> sp.	1	0.0
		<i>Camponotus punctulatus</i> Mayr 1868	1	0.0
		<i>Pachycondyla striata</i> Smith 1858	1	0.0
Coleoptera				
	Tenebrionidae	<i>Phaleria testácea</i> Say 1824	310	13.6
	Carabidae	<i>Megacephala cruciata</i> Brulle in 1837	21	0.9
		<i>Megacephala fulgida</i> Klug 1834	9	0.4
		<i>Cylindera nivea</i> Kirby 1818	1	0.0
		Carabidae 1	1	0.0
	Curculionidae	<i>Sphenophorus cincticollis</i> Gyllenhal 1838	5	0.2
		<i>Sphenophorus levis</i> Vaurie 1978	1	0.0
		<i>Sphenophorus brunnipennis</i> Gennar 1824	1	0.0
		<i>Sphenophorus foveatus</i> Vaurie 1978	1	0.0
		Listroderini 1	3	0.1
		Listroderini 2	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.3	2	0.1
		<i>Listroderes</i> sp.1	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.1	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.2	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.4	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.5	1	0.0
		<i>Listronotus</i> sp.6	1	0.0
		<i>Listronotus argentinensis</i> Hustache 1926	1	0.0
		<i>Tyloderma</i> sp.	1	0.0
	Elateridae	Elateridae 2	9	0.4
		Elateridae 1	5	0.2
		Elateridae 3	1	0.0
		Elateridae 4	1	0.0
	Staphylinidae	<i>Bledius bonariensis</i> Scheerpeltz 1933	5	0.2
		Aleocharinae 1	2	0.1
		Aleocharinae 2	1	0
	Scarabaeidae	<i>Aphodiinae</i> 1	1	0.0
		<i>Aphodiinae</i> 2	1	0.0
	Histeridae	<i>Bembidium</i> sp.	3	0.1

Tabla 3. (continuación)

		<i>Euspilotus bidentatus</i> Arriagada 1998	1	0.0
		<i>Peronoscelis</i> sp.	1	0.0
		<i>Harpalini</i> sp.	1	0.0
	Chrysomelidae	Chrysomelidae 1	1	0.0
	Hidrophilidae	Hidrophilidae 1	1	0.0
Hemiptera				
	Derbidae	Derbidae 1	85	3.7
	Cicadidae	Cicadidae 1	3	0.1
	Pentatomidae	Pentatomidae 1	1	0.0
	Alydidae	Alydidae 1	1	0.0
	Cydnidae	<i>Cyrtomenus</i> sp.	1	0.0
Dermaptera				
	Labiduridae	<i>Labidura</i> sp.	78	3.4
Diptera				
	Milichidae	Milichidae 1	8	0.4
		Milichidae 2	1	0.0
	Dolichopodidae	Dolichopodidae 1	2	0.1
		Dolichopodidae 2	5	0.2
	Muscidae	Muscidae 1	1	0.0
		Muscidae 2	1	0.0
		Muscidae 3	1	0.0
		Muscidae 4	1	0.0
	Empididae	Empididae 1	3	0.1
	Sciaridae	Sciaridae 1	1	0.0
	Heleomyzidae	Heleomyzidae 1	1	0.0
	Heleomyzidae	Heleomyzidae 2	2	0.1
	Ephidridae	Ephidridae 1	2	0.1
		Ephidridae 2	2	0.1
	Phoridae	Phoridae 1	1	0.0
	Tipulidae	Tipulidae 1	1	0.0
	Cecidomyiidae	Cecidomyiidae 1	1	0.0
Total			2283	100

Los órdenes más abundantes fueron Hymenoptera (74%) y Coleoptera (17%), seguidos de Hemiptera (4%), Dermaptera (3%) y Diptera (1%) (Fig. 5).

Hymenoptera y Coleoptera fueron los órdenes que predominaron en todas las estaciones (Fig. 6), razón por lo que más adelante se realiza una deconstrucción trabajando solo con éstos.

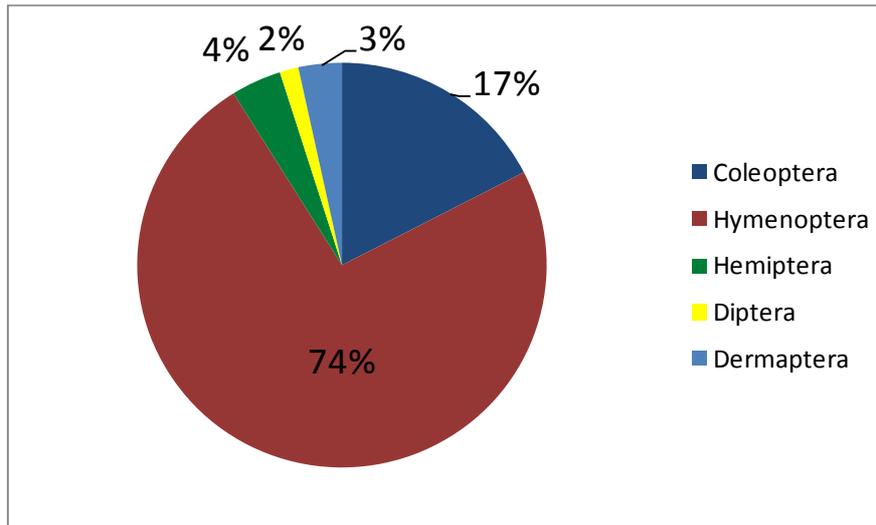


Fig. 5. Abundancia relativa de los cinco órdenes recolectados en Barra del Chuy.

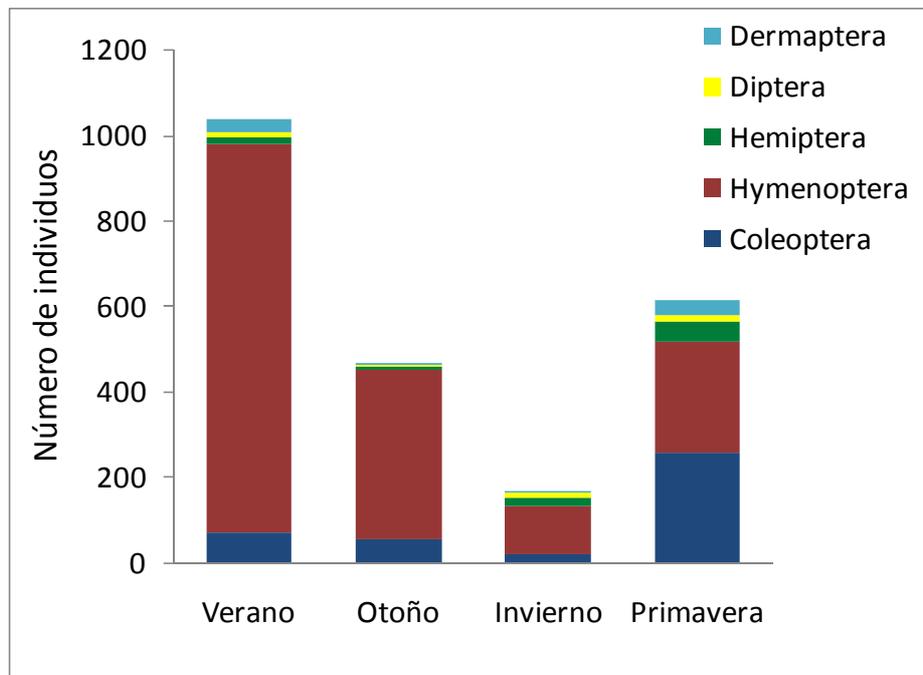


Fig 6. Variación estacional de los órdenes de insectos de Barra del Chuy.

Del total de individuos recolectados, el 46% correspondió a cinco especies: *Pheidole subarmata*, *Dorymyrmex pyramica*, *Phaleria testacea*, *Labidura* sp. y *Derbidae* 1, siendo cuatro de ellas las tipificantes de la comunidad de insectos de esta playa (Tabla 4).

Tabla 4. Porcentajes de contribución de las especies al promedio de similitud (especies tipificantes >10%) identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy.

Orden	Especies tipificantes	Contribución (%)
Hymenoptera	<i>Pheidole subarmata</i>	37.38
	<i>Dorymyrmex pyramica</i>	13.39
Coleoptera	<i>Phaleria testacea</i>	14.55
Hemiptera	Derbidae 1	11.22
Similitud promedio		48.79

El análisis de los estimadores de riqueza realizado en base a la abundancia de las morfoespecies por muestra (Fig. 7), reveló que el estimador más bajo fue el Bootstrap, estimando un total de 84 morfoespecies para el total de muestras empleadas. Los otros estimadores presentaron variaciones entre sí: Jackknife 1 mostró un valor intermedio, mientras que Jackknife 2 y Chao 2 estimaron valores mayores y semejantes. La curva acumulativa de especies (Sobs) no alcanzó una asíntota, indicando que el número de morfoespecies de la playa aumentará con el número de muestras. Este mismo comportamiento lo presentaron la mayoría de los estimadores utilizados. Chao 2 alcanzó la mayor estabilidad, estimando un total de 158 morfoespecies. La riqueza observada (67 morfoespecies) representó entre el 43% y el 80% de la estimada (Fig. 7). Del total de especies colectadas, 40 morfoespecies tuvieron un solo individuo (“singletons”) y seis tuvieron dos individuos (“doubletons”).

La curva acumulativa de especies (Sobs) del orden Hymenoptera (Fig. 8a) presentó un crecimiento continuo hasta alcanzar una cierta estabilización, formando una meseta. La curva del estimador Bootstrap se aproximó a la curva de Sobs, pero sin llegar a unirse a ella. El resto de los estimadores presentaron un comportamiento similar, pero estimando un mayor número de especies que las observadas. La curva de los doubletons

mostró un descenso gradual y continuo, hasta llegar a cero, mientras que la curva de los singletons presentó un crecimiento gradual hasta alcanzar un máximo de tres especies.

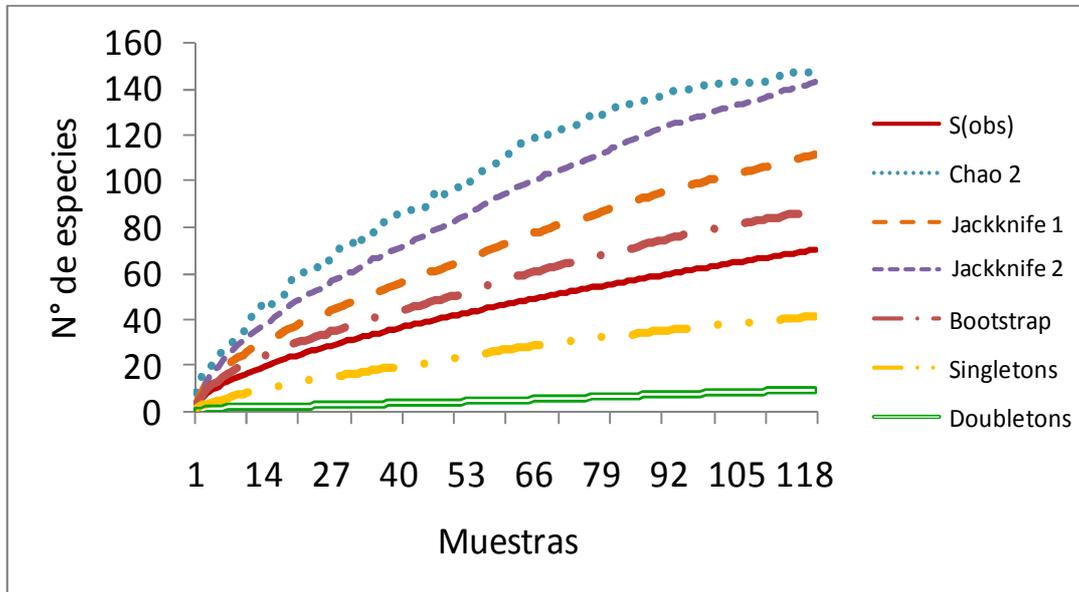


Fig. 7. Curva de acumulación de especies según diferentes estimadores. S(obs) es el número de especies observadas.

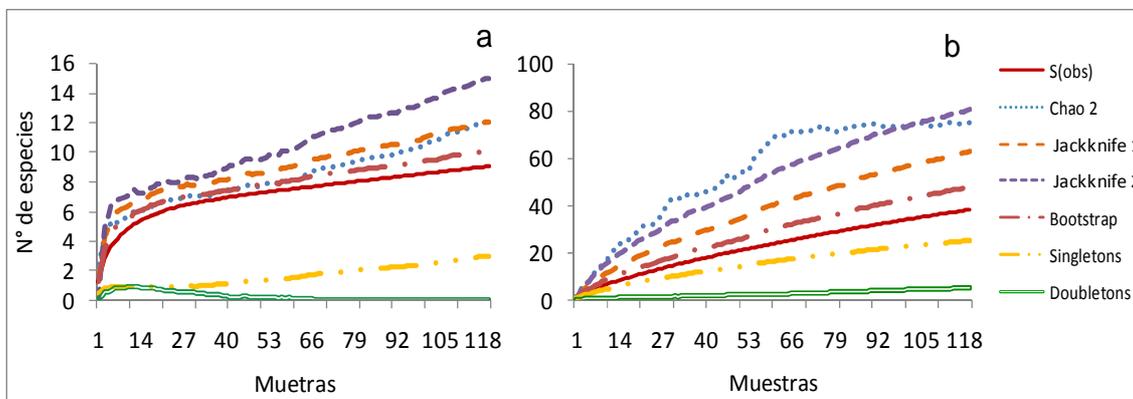


Fig. 8. Curvas de acumulación de especies según diferentes estimadores de: a) Hymenoptera y b) Coleoptera. S(obs) es el número de especies observadas.

La riqueza observada de este orden (9 morfoespecies) representó entre el 60% y el 90% de la estimada (Fig. 8a). En cuanto al orden Coleoptera, la curva acumulativa de especies (Sobs) presentó un crecimiento continuo sin llegar a estabilizarse (Fig. 8b). Los estimadores presentaron un comportamiento similar, excepto Chao 2 que fue el único en

alcanzar una asíntota. Del total de especies recolectadas, 24 morfoespecies tuvieron un individuo (“singletons”) y dos tuvieron 2 individuos (“doubletons”). Las 35 morfoespecies recolectadas de este orden representaron entre el 43% y el 76% de las estimadas.

3.3 Variación estacional de los descriptores comunitarios y de la composición de especies

Los descriptores comunitarios de la comunidad de insectos de Barra del Chuy, estimados para cada estación del año, se describen en la Tabla 5. La abundancia por transecto fue más alta en verano, la cual difirió con aquellas estimadas para otoño e invierno; en primavera fue mayor que en otoño e invierno, encontrándose diferencias significativas con la de este último (LSD, $P < 0.05$) (Tabla 6, Fig. 9). La riqueza de especies (número de especies por transecto) fue más elevada en primavera, difiriendo significativamente de la de otoño; la riqueza de verano también fue significativamente mayor que la de otoño (LSD, $P < 0.05$) (Tabla 6, Fig. 9). La Riqueza (d), Equidad (J), Diversidad (H') y Dominancia (D) no mostraron diferencias significativas entre las estaciones del año (LSD, $P > 0.05$) (Tablas 5 y 6).

El análisis de los órdenes más abundantes por separado mostró diferentes patrones de variación estacional en la abundancia y riqueza (Fig. 10a, b). La abundancia de Hymenoptera fue significativamente más alta en verano que en las demás estaciones, mientras que Coleoptera fue significativamente más abundante en primavera que en el resto del año (Fig 10a, b. y Tabla 7). En cuanto a la riqueza, Hymenoptera presentó el mismo patrón que la abundancia, pero las diferencias fueron significativas solamente entre verano e invierno y entre este último y otoño. Coleoptera presentó un mayor número de especies en primavera, difiriendo significativamente con la riqueza de las

otras estaciones; la riqueza de verano también difirió significativamente de la más baja de otoño (Fig. 10).

Tabla 5. Descriptores comunitarios (media \pm error estándar) de la comunidad de insectos de la playa arenosa Barra del Chuy, estimados para cada estación del año.

	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Abundancia (ind/trampa)	35.00 \pm 10.39	15.57 \pm 4.31	5.63 \pm 1.31	22.03 \pm 3.56
Abundancia (ind/transecto)	350.00 \pm 54.69	156.00 \pm 38.20	50.60 \pm 75.61	222.33 \pm 54.20
Riqueza de especies (S)	28	16	29	33
Riqueza de especies (S/transecto)	17.00 \pm 2.52	10.00 \pm 1.15	12.67 \pm 2.03	18.67 \pm 1.86
Riqueza (d)	2.79 \pm 0.44	1.83 \pm 0.26	2.91 \pm 0.45	3.43 \pm 0.52
Equidad (J')	0.47 \pm 0.04	0.56 \pm 0.08	0.56 \pm 0.03	0.66 \pm 0.04
Diversidad (H')	1.32 \pm 0.10	1.29 \pm 0.19	1.42 \pm 0.18	1.93 \pm 0.17
Dominancia (D)	0.58 \pm 0.03	0.59 \pm 0.09	0.57 \pm 0.06	0.79 \pm 0.03

Tabla 6. Resultados de los ANOVA y Pruebas de LSD realizados para las variables abundancia, riqueza, diversidad, equidad y dominancia entre estaciones. V= verano, O= otoño, I= invierno, P= primavera. *P<0.05, ns=P>0.05.

	F	V-O	V-I	V-P	O-I	O-P	I-P
Abundancia (individuos/transecto)	8.47*	0.01	0.01	ns	ns	ns	0.02
Riqueza (especies/transecto)	4.13*	0.04	ns	ns	ns	0.01	ns
Riqueza (d)	3.06	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Equidad (J')	2.10	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Diversidad (H')	3.26	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Dominancia (D)	3.12	ns	ns	ns	ns	ns	ns

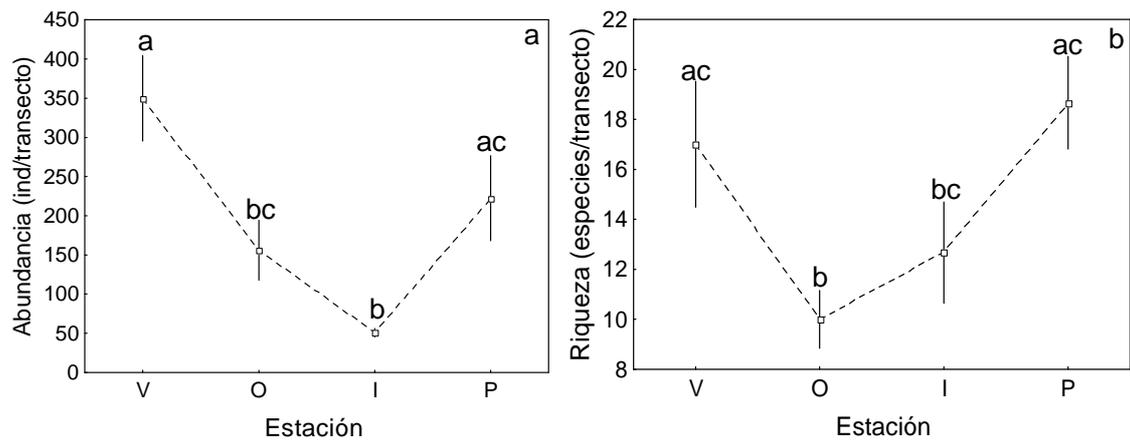


Fig. 9. Variación estacional (media \pm ES): a) abundancia (ind/transecto) y b) riqueza (especies por transecto) de la entomofauna en la playa Barra del Chuy. Las letras denotan diferencias significativas (LSD).

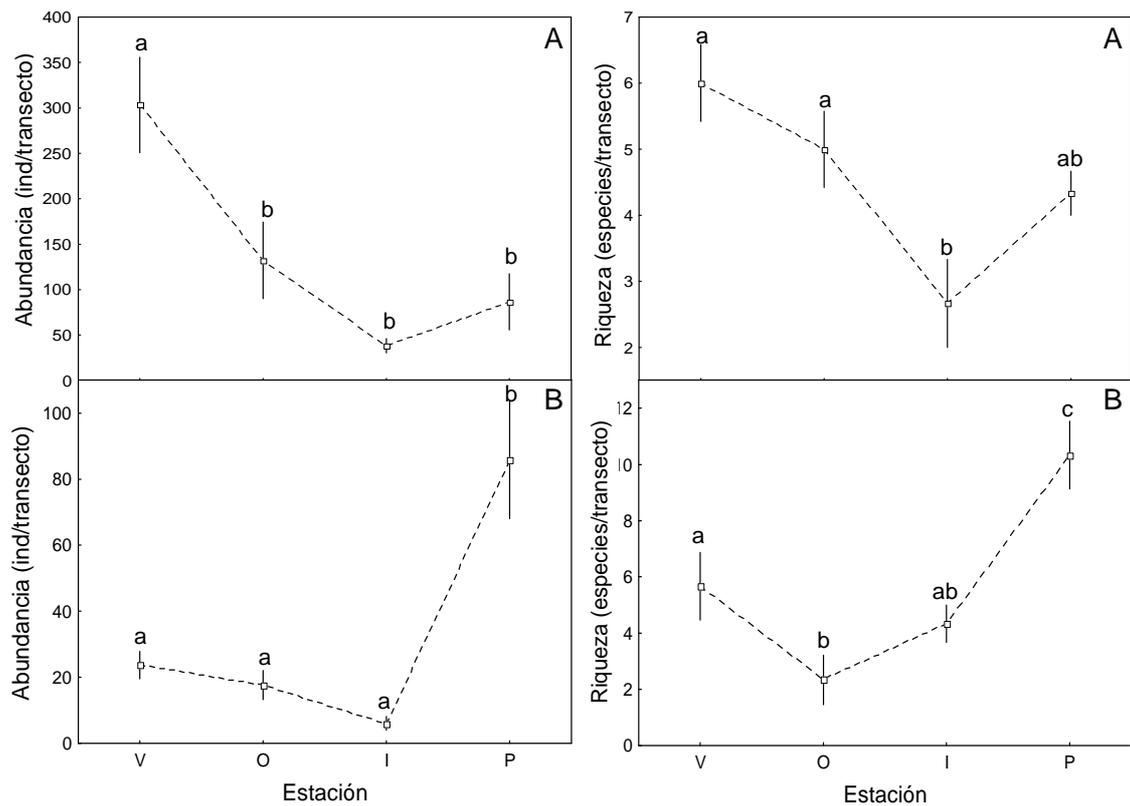


Fig. 10. Variación estacional (media \pm ES) de la abundancia y riqueza de A) Hymenoptera y B) Coleoptera en Barra del Chuy. Las letras denotan diferencias significativas (LSD).

Tabla 7. Resultados de los ANOVA y pruebas de LSD realizados para las variables abundancia y riqueza de Hymenoptera y Coleoptera entre estaciones del año. V=verano, O=otoño, I=invierno, P=primavera. *P<0.05, ns=P>0.05

	F	V-O	V-I	V-P	O-I	O-P	I-P
Hymenoptera							
Abundancia (individuos/transecto)	9.59*	0.012	0.001	0.003	ns	ns	ns
Riqueza (especies/transecto)	6.42*	ns	0.003	ns	0.017	ns	ns
Coleoptera							
Abundancia (individuos/transecto)	14.19*	ns	ns	0.002	ns	0.001	0.001
Riqueza (especies/transecto)	11.24*	0.049	ns	0.04	ns	0.002	0.01

El NMDS realizado para el conjunto de transectos mostró tres grupos definidos (nivel de similitud del índice Bray-Curtis = 70%; stress = 0.07): uno formado exclusivamente por los transectos de primavera, otro por los de otoño y otro por los de verano. Los tres transectos de invierno se ubicaron en forma aislada (Fig. 11). El ANOSIM de una vía mostró diferencias significativas globales en la composición de la comunidad entre estaciones del año (R global= 0.62; P= 0.001), aunque no mostró diferencias significativas en las comparaciones pareadas (P>0.05).

El procedimiento SIMPER identificó a especies del orden Hymenoptera como tipificantes: *Pheidole subarmata* fue tipificante de la comunidad de insectos de todas las estaciones del año, *Dorymyrmex pyramica* lo fue en verano, otoño y primavera y *Attini* sp. tipificó la comunidad en otoño. El coleóptero *Phaleria testacea* tipificó la comunidad en verano, otoño y primavera, mientras que la especie de Hemiptera, Derbidae 1, fue típica en invierno y primavera (Tabla 8). Asimismo, las especies *Pheidole subarmata* y *Dorymyrmex pyramica* fueron discriminantes entre las comunidades de todas las estaciones debido a sus diferentes patrones de abundancia. *Attini* sp. discriminó la comunidad de otoño de las del resto de las estaciones y

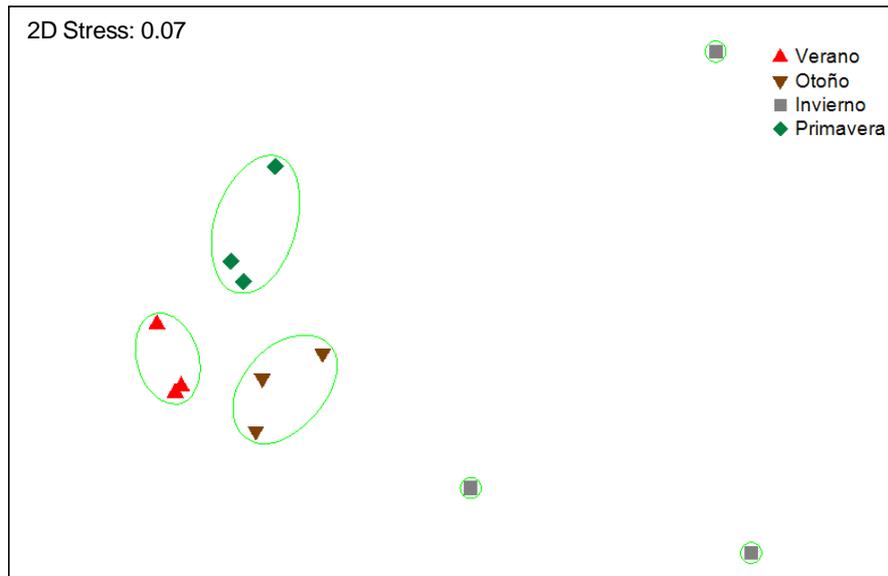


Fig. 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la comunidad de insectos de Barra del Chuy por transecto basado en el índice de similitud de Bray-Curtis (círculos denotan similitud = 70%).

Tabla 8. Porcentajes de contribución de las especies a los promedios de similitud dentro de las estaciones (especies tipificantes >10%) y a los promedios de disimilitud entre estaciones (especies discriminantes >5%), identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy.

Especies tipificantes	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
<i>Pheidole subarmata</i>	27.49	32.27	62.52	19.41
<i>Dorymyrmex pyramica</i>	27.85	22.20		12.87
<i>Attini</i> sp.		12.44		
<i>Phaleria testacea</i>	10.64	16.58		24.61
Derbidae 1			18.96	13.21
Similitud promedio	78.76	75.28	42.86	74.73

Especies discriminantes	V vs. O	V vs. I	V vs. P	O vs. I	O vs. P	I vs. P
<i>Pheidole subarmata</i>	24.26	16.58	20.43	15.54	15.56	7.40
<i>Dorymyrmex pyramica</i>	22.26	25.96	18.95	19.20	5.22	12.68
<i>Attini</i> sp..	6.06			9.96	7.69	
<i>Solenopsis richteri</i>	7.12					
<i>Megacephala cruciata</i>			7.10		10.32	7.29
<i>Phaleria testacea</i>		7.05	13.07	10.74	16.52	19.81
Derbidae 1			6.06		9.00	5.02
<i>Labidura</i> sp.	8.16	6.14			7.74	6.97
<i>Forelius</i> sp.	5.92					
Elateridae 2	5.43					
<i>Pheidole</i> sp.	5.10					
Disimilitud promedio	33.99	63.84	39.46	56.26	38.49	61.35

Solenopsis richteri, *Forelius* sp., Elateridae 2 y *Pheidole* sp. solo lo hicieron entre las de verano y otoño. El coleóptero *Megacephala cruciata* y el hemíptero Derbidae 1 discriminaron la comunidad de primavera con la del resto de las estaciones. *Phaleria testacea* fue discriminante entre todas las estaciones, excepto entre verano y otoño, mientras que el dermáptero *Labidura* sp. discriminó tanto la comunidad de verano como la de primavera con respecto a las estaciones más frías (otoño e invierno) (Tabla 8).

3.4 Zonación

En todas las estaciones del año la abundancia de la comunidad de insectos de Barra del Chuy presentó un máximo entre la base de la duna y los primeros 20 m hacia tierra, disminuyendo hacia ambos extremos (Fig. 12). En primavera se observó una distribución bimodal de la abundancia, un máximo a los 24 m desde la base de la duna hacia tierra adentro y otro a los 8 m desde la base de la duna hacia el mar. (Fig. 12d).

La variación de la riqueza de especies a lo largo del eje transversal de la playa no mostró un mismo patrón en todas las estaciones del año (Fig. 13). En verano se incrementó desde la zona de swash hacia la zona de dunas (Fig. 13a). En otoño e invierno el máximo se presentó en zonas centrales, disminuyendo hacia ambos extremos del gradiente duna-mar. En otoño el máximo se encontró a 8 m tierra adentro de la base de la duna y el mínimo a 24 m de la base de la duna hacia el mar (Fig. 13b); en invierno el máximo fue en la base de la duna y el mínimo en ambos extremos del gradiente duna-mar y a 16 m de la base de la duna (Fig. 13c). En primavera la riqueza se distribuyó de forma más homogénea a lo largo del eje duna-mar, encontrándose máximos tanto en la duna como en la playa (Fig. 13d).

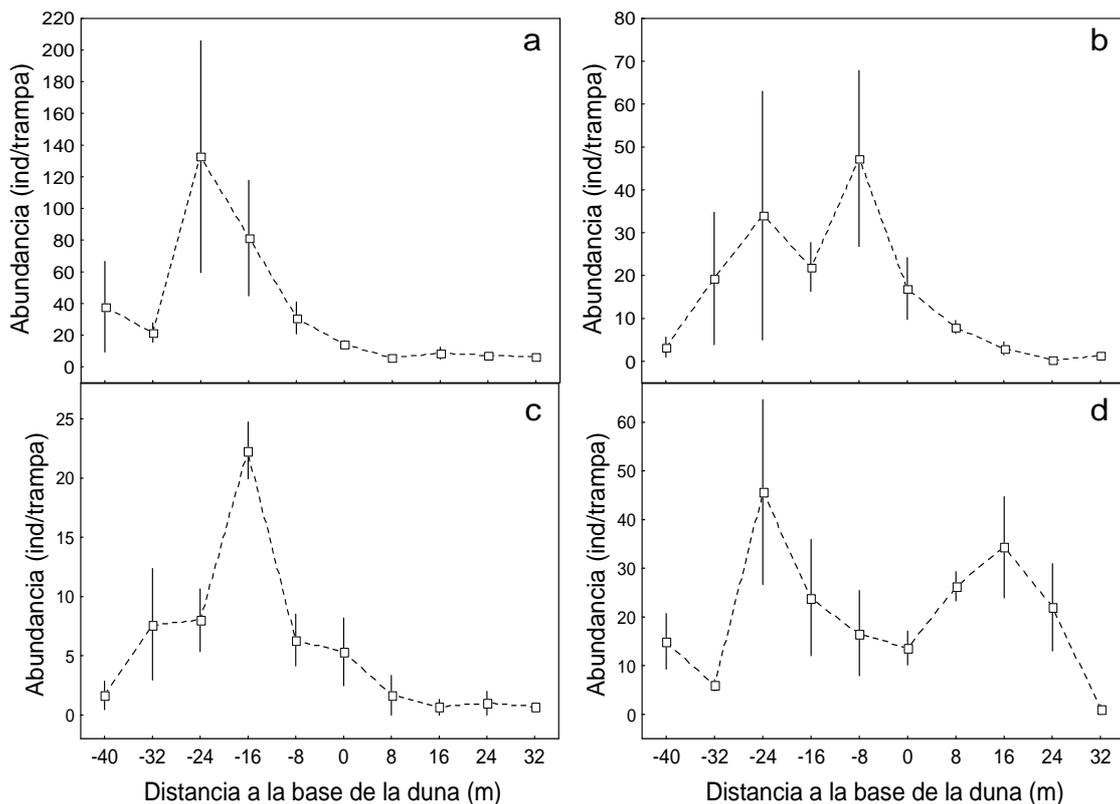


Fig. 12. Variación espacial (media \pm ES) de la abundancia de insectos a lo largo del eje transversal duna-mar en la playa arenosa de Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año: (a) verano, (b) otoño, (c) invierno y (d) primavera. En el eje X los valores negativos indican dirección hacia tierra y los positivos, dirección hacia el mar.

Al realizar la desconstrucción por órdenes y analizar la variación de la abundancia de Hymenoptera y Coleoptera a lo largo del eje transversal de la playa, se observó que cada uno de estos órdenes ocuparon zonas distintas de la playa. Los himenópteros se encontraron exclusivamente en la zona de dunas, mientras que los coleópteros ocuparon principalmente la zona supralitoral pero en dirección al mar (opuesta a los himenópteros) (Fig. 14a). El número de especies a lo largo de este gradiente varió de la misma manera que la abundancia: Hymenoptera presentó un mayor número de especies en la zona de dunas y Coleoptera lo hizo en la zona entre la base de la duna y el mar (Fig. 14b).

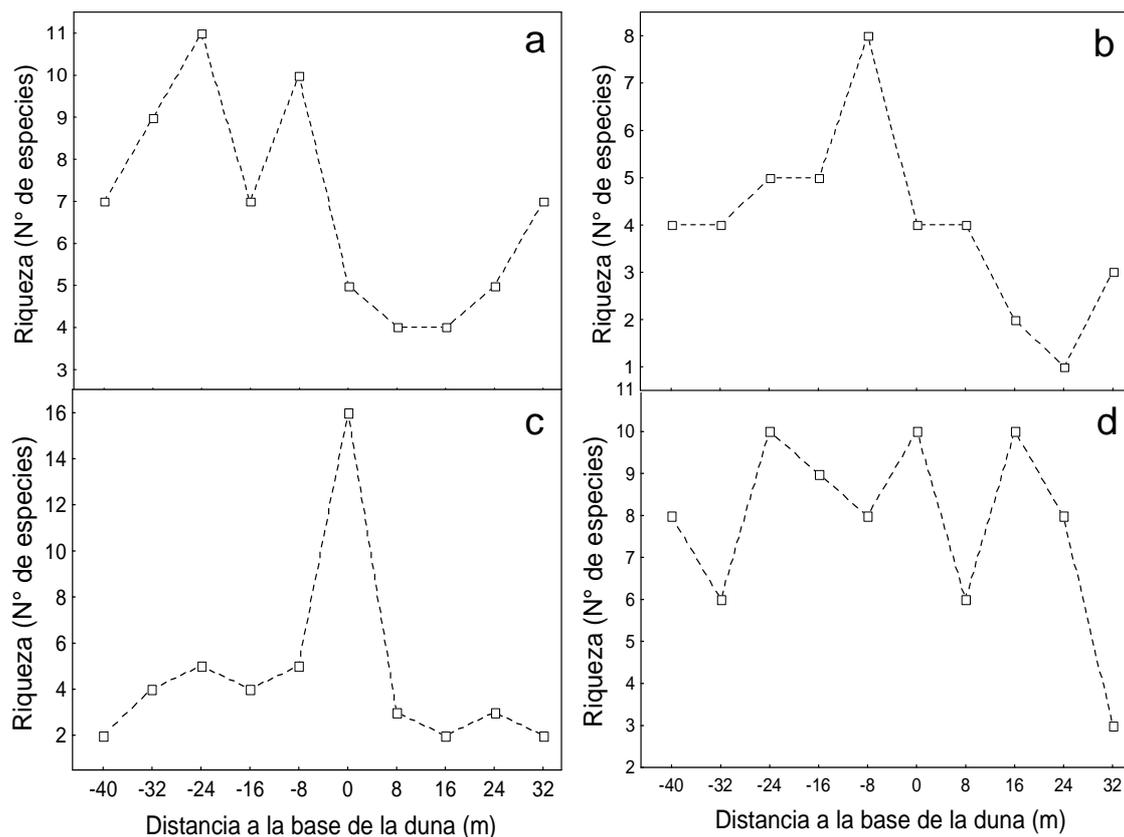


Fig. 13. Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de la riqueza total de insectos en la playa arenosa de Barra del Chuy para las cuatro estaciones del año: (a) verano, (b) otoño, (c) invierno y (d) primavera. En el eje X los valores negativos indican dirección hacia tierra y los positivos, dirección hacia el mar.

A través del procedimiento SIMPER se identificaron a las especies *Pheidole subarmata*, *Dorymyrmex pyramica* (Hymenoptera) y *Derbidae 1* (Hemiptera) como tipificantes de la zona la duna y a *Phaleria testacea* (Coleoptera) y *Labidura sp.* (Dermaptera) como tipificantes de la zona de la playa. Estas especies también fueron discriminantes entre ambas zonas (Tabla 9). Las especies de duna fueron más abundantes entre 16 m y 24 m desde la base de la duna hacia tierra adentro mientras que *Phaleria testacea* predominó en la zona de playa a 16 m de la base de la duna y *Labidura sp.* cerca del swash (Fig. 15).

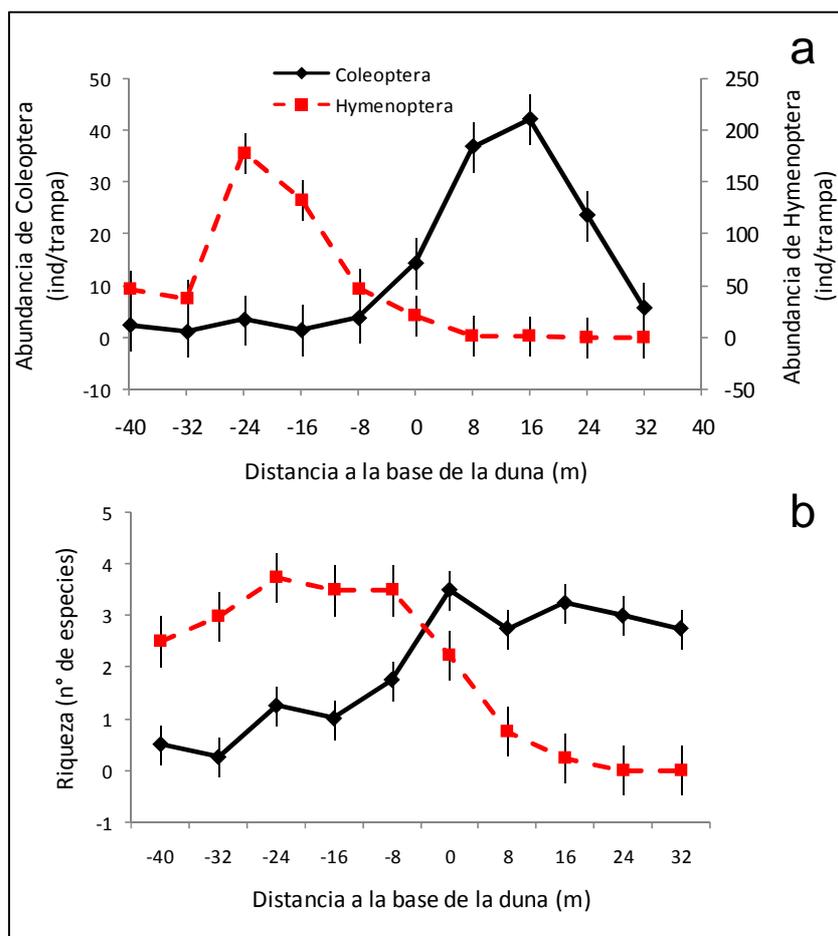


Fig. 14. Variación espacial (media \pm ES) a lo largo del eje transversal duna-mar de: a) la abundancia y b) la riqueza, de Hymenoptera y Coleoptera en la playa arenosa de Barra del Chuy. El valor cero en el eje X indica la base de la duna, mientras que los valores negativos indican dirección hacia tierra y los positivos, dirección hacia el mar. Nótese los diferentes valores en el eje Y.

La modelación de la variación espacial de la abundancia por trampa con las variables ambientales mostró diferentes patrones. En relación a la temperatura del sedimento respondió en forma potencial, alcanzando valores máximos a mayores temperaturas ($R^2= 0.261$, $p < 0.01$: Fig. 16a). La abundancia decreció en forma exponencial con la compactación ($R^2= 0.383$, $p < 0.01$) y la materia orgánica ($R^2= 0.226$, $p < 0.01$) (Fig. 16b, d). Por otra parte, la abundancia no se relacionó en forma significativa con el tamaño de grano (Fig. 16c). La abundancia decreció de manera potencial con la humectación ($R^2= 0.389$, $p < 0.01$) (Fig. 16e), pero aumentó de manera potencial con la elevación ($R^2= 0.501$, $p < 0.01$) (Fig. 16f).

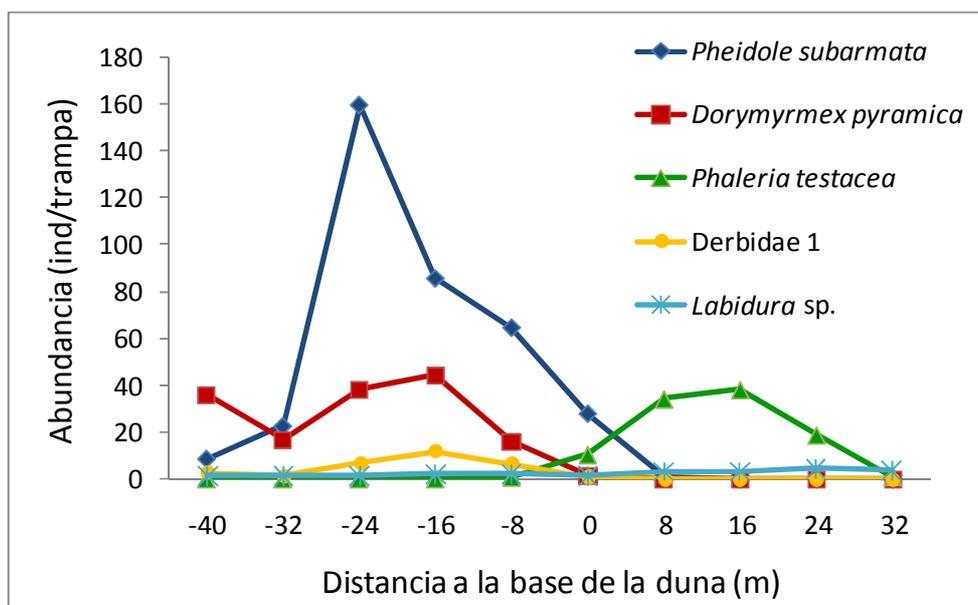


Fig. 15. Variación espacial a lo largo del eje transversal duna-mar de las especies tipificantes de la playa arenosa de Barra del Chuy. En el eje X los valores negativos indican dirección hacia tierra y los positivos, dirección hacia el mar.

Tabla 9. Porcentajes de contribución de las especies a los promedios de similitud dentro de dos zonas: duna y playa (especies tipificantes >10%) y a los promedios de disimilitud entre estaciones (especies discriminantes >5%), identificadas por el procedimiento SIMPER para la comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy.

Especies tipificantes	Duna	Playa
<i>Pheidole subarmata</i>	53.68	
<i>Dorymyrmex pyramica</i>	21.06	
Derbidae 1	13.08	
<i>Phaleria testacea</i>		72.98
<i>Labidura sp.</i>		23.77
Similitud promedio	31.07	18.74

Especies discriminantes	Duna vs. Playa
<i>Pheidole subarmata</i>	26.34
<i>Phaleria testacea</i>	16.37
<i>Dorymyrmex pyramica</i>	13.98
Derbidae 1	9.14
<i>Labidura sp.</i>	7.66
Disimilitud promedio	94.20

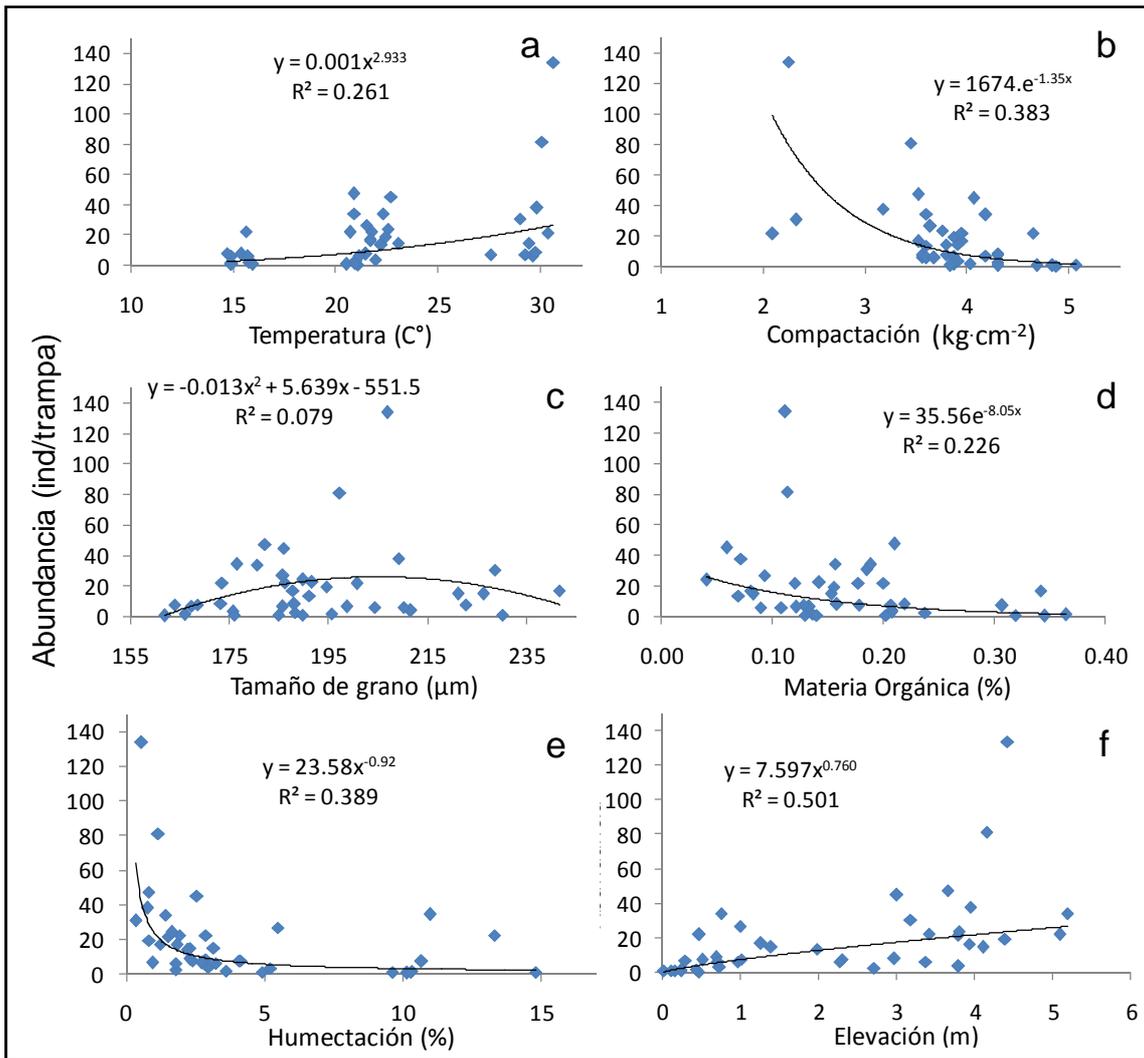


Fig. 16. Relación entre abundancia y: a) temperatura, b) compactación, c) tamaño de grano, d) materia orgánica, e) humectación y f) elevación. Se muestran los mejores modelos ajustados en cada caso.

En términos generales, la abundancia de la entomofauna aumentó desde la zona de swash hacia la zona de dunas, y esto se evidencia con los resultados obtenidos para estas variables abióticas. Mediante una regresión múltiple se detectaron a la compactación y elevación como predictores significativos de la abundancia de insectos ($R = 0.71$, $R^2 = 0.51$, $p < 0.05$) (Tabla 10).

Tabla 10. Resultados del análisis de regresión lineal múltiple efectuado entre la abundancia total de insectos y las variables abióticas consideradas en este estudio.

	Beta	B	t	p
Temperatura del sedimento (C°)	0.19	0.92	0.72	>0.05
Compactación (kg·cm ⁻²)	-0.41	-16.31	-2.14	<0.05
Grano medio (µm)	-0.04	-0.05	-0.26	>0.05
Materia orgánica (%)	-0.07	-21.04	-0.46	>0.05
Humectación (%)	0.17	1.09	0.84	>0.05
Elevación (m)	0.69	10.37	2.58	<0.05

4. DISCUSIÓN

4.1 Biodiversidad

La comunidad de insectos de la playa Barra del Chuy presentó un alto número de especies ($S=67$). Este resultado es consistente con otros estudios que indican que esta playa es la que presenta la mayor riqueza de especies de la macrofauna de la costa atlántica uruguaya (Lercari & Defeo 2006) y con un estudio deconstructivo (Barboza et al. 2012) que indica que la riqueza particularmente de insectos aumenta hacia condiciones disipativas. Para este grupo es de gran importancia ecológica la disponibilidad de hábitat existente en playas con estas condiciones morfodinámicas, independientemente de la mayor o menor severidad del sistema (Barboza et al. 2012).

De acuerdo a los criterios de interpretación del índice de Margalef, valores superiores a 5 son considerados como indicativos de alta diversidad (Dogra et al. 2009), por lo que el valor obtenido en este estudio ($d= 8.53$) sustenta la caracterización de Barra del Chuy como una playa con alta biodiversidad de insectos.

Solo cinco de las 67 especies recolectadas representaron el 46% del total de los individuos, lo cual indica que muchas especies tuvieron muy bajas abundancias. Las especies tipificantes de la playa representaron a cuatro órdenes de los cinco presentes en la comunidad, siendo Diptera el único que no se vio representado. Este hecho podría estar directamente relacionado con el método de muestreo empleado en este estudio, ya que es más eficaz para aquellos organismos que despliegan una actividad intensa de traslados en la superficie del suelo (Chen et al. 2011).

Las curvas acumulativas de “singletons” y “doubletons” para toda la comunidad de insectos no declinaron ni se estabilizaron con el aumento del número de muestras. Por esta razón, la mayoría de las curvas de los estimadores y la curva acumulativa de

especies no alcanzaron la asíntota, dado que éstas están basadas en la cuantificación de especies raras (Toti et al. 2000). El mejor estimador fue Chao 2, ya que se aproximó más a la estabilidad, y según éste falta más del doble de especies por registrar en esta comunidad. De lo anterior se concluye que se requiere un mayor esfuerzo de muestreo para que los estimadores aporten una aproximación más realista de la riqueza de especies de la playa. Un mayor esfuerzo de muestreo podría implicar que las trampas de caída permanezcan mayor tiempo en el lugar, abarcando muestreos nocturnos y diurnos, ampliar la frecuencia de muestreo, utilizar otros líquidos fijadores y además complementar el diseño con otro tipo de técnicas, como la trampa Malaise, la cual está diseñada para capturar tanto insectos epígeos como voladores (Gressitt & Gressitt 1962; Campbell & Hanula 2007) y la red entomológica, que es útil para capturar insectos que están en la vegetación (Tello-Inga & Velásquez 1994).

Para el caso particular de Hymenoptera, la curva acumulativa de especies tendió a formar una asíntota, lo cual indica que el muestreo realizado para este orden fue bastante completo. La curva de “doubletons” tendió a descender a cero, mostrando un comportamiento típico de un inventario completo. Estos resultados son concordantes con estudios que indican que las trampas de caída son un método de muestreo eficiente para este grupo, ya que son insectos muy activos en la superficie del suelo (Chen et al. 2011). A pesar de esto, ninguna de las curvas de los distintos estimadores alcanzó una asíntota.

Para el caso de Coleoptera, ninguna de las curvas llegó a estabilizarse, excepto la del estimador Chao2 y según éste sólo se muestreó el 46% del total de las especies. Cabe destacar que éste es prácticamente el mismo porcentaje que el estimado para la totalidad de la entomofauna y que todas las curvas de los estimadores de este grupo y las de la entomofauna en general se comportaron de la misma manera, por lo que se

comprueba el peso que tuvieron las especies raras, particularmente las de Coleoptera, en los estimadores.

4.2 Análisis faunístico: grupos taxonómicos

Los órdenes encontrados en este estudio, así como sus abundancias relativas, fueron concordantes con los recolectados en distintos estudios en playas arenosas de diversas regiones (Giménez & Yannicelli 2000; Camus & Barahona 2002; Colombini et al. 2002; Costa et al. 2006). Hymenoptera representó cerca del 80% del total de individuos y Coleoptera ocupó el segundo lugar en abundancia. El orden Diptera no fue abundante, probablemente debido al método de muestreo, ya que son insectos voladores. Los métodos más adecuados para la captura de este grupo de insectos son las trampas: Malaise, de luz, pegajosas y con cebo (Morón & Terrón 1988). A pesar de esto, en invierno se recolectaron varias especies, particularmente en la base de la duna, seguramente debido a que durante el muestreo hubo fuertes vientos que, junto con las dunas actuando como barreras, ayudaron a aumentar la captura de los ejemplares por medio de las trampas de caída.

Estudios realizados en playas arenosas de distintas regiones del mundo han registrado, al menos, a los órdenes y a la mayoría de las familias de las especies que tipificaron a la playa Barra del Chuy (Gauci et al. 2005, Fanini et al. 2009). La familia Formicidae fue la más abundante; presenta una distribución cosmopolita (Rojas 2001) y está presente en diversos ambientes, siendo muy frecuentemente encontrada en dunas costeras (McLachlan 1991, Costa 1995, Rojas 2001, Colombini et al. 2002, Martínez & Psuty 2004, Gauci et al. 2005, Costa et al. 2006). De las nueve morfoespecies, *Pheidole* Westwood 1839 fue el género más abundante. Comprende especies granívoras (Rojas 2001) y han sido registradas en ecosistemas de playas (Gauci et al. 2005). La especie

tipificante de toda la playa (*Pheidole subarmata* Mayr 1884) se registró por primera vez en Uruguay en esta tesis. Es una de las especies más abundante y con un amplio rango de distribución en la región Neotropical; ha sido registrada desde México hasta el sur de Brasil en una amplia variedad de hábitats, incluyendo ecosistemas costeros (Wilson 2003). La otra especie de Hymenoptera que fue tipificante es *Dorymyrmex pyramica* Roger 1863; las especies de este género son depredadoras y pertenecen a zonas áridas (Beck et al. 1967; Kusnezov 1956). El orden Coleoptera es encontrado en playas, tanto en la zona intermareal como en la supralitoral (Boschi & Cousseau 2004). Dentro de este orden, el tenebriónido *Phaleria testacea* Say 1824 fue la especie más abundante, representando el 80% del total y siendo la única tipificante de la playa. Es una especie que habita playas arenosas de casi todo el litoral de las Américas (Watrous & Triplehorn 1982), vive enterrada en la arena durante el día y de noche sube a la superficie para alimentarse de casi todo detrito existente en la playa (Caldas & de Almeida 1985). El género *Labidura* Leach, 1815 (Dermaptera) presenta distribución cosmopolita (Brindle 1971) y las especies pueden ser encontradas en suelos arenosos, próximos al agua (Gauci et al. 2005), tienen hábitos nocturnos y la mayoría de las especies son omnívoras (Bentancourt et al. 2009). En playas arenosas de Uruguay, este orden fue registrado por Costa et al. (2006). En el presente estudio se recolectó solo una especie de *Labidura* en estado adulto y en estados ninfales, la cual se identificó como típica de la playa. La morfoespecie *Derbidae* 1 del orden Hemiptera también presentó valores altos de abundancia y tipificó la playa. Existen estudios que mencionan la presencia en playas arenosas de este orden (Gauci et al. 2005; Colombini et al. 2002), pero sin nombrar familia o género por lo que la información de esta familia en ambientes costeros es escasa.

Cabe mencionar que las dos especies de coleópteros que siguieron en abundancia a *P. testacea*, son del género *Megacephala* Latreille 1802, subfamilia Cicindelinae, frecuentemente encontrada en playas arenosas (Bentancour et al. 2009; Colombini et al. 2002; Brazeiro & Defeo 1996). Muchas de las especies de este grupo son de hábitos diurnos (Bentancour et al. 2009), lo que explicaría que no hayan presentado elevadas abundancias dado que los muestreos fueron nocturnos.

De las especies raras que se encontraron en este estudio, varias han sido registradas en playas de Uruguay o de la región, como es el caso de las cuatro especies de *Sphenophorus* Schönherr 1838 (Vaurie 1978) y *Bledius bonariensis* Scheerpeltz, 1933 (Caron & Ribeiro-Costa 2007).

Las dificultades en la identificación de muchas especies encontradas en este estudio se deben tanto a la escasez de claves taxonómicas para varias familias de insectos, no sólo en el país, sino en toda región Neotropical, como al escaso material de referencia disponible en las colecciones entomológicas de Uruguay. De todas formas, se pudieron identificar las especies de los grupos que han sido bien estudiados en la región Neotropical, para los cuales existe una amplia información y claves, y aquellas especies que estaban presentes en el material de referencia en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias.

4.3 Variación estacional

Todas las variables abióticas consideradas en este estudio, excepto el tamaño de grano, variaron significativamente entre estaciones del año. La temperatura del sedimento fue mayor en verano, mientras que la compactación del sedimento y la humectación fueron menores en esta estación, probablemente debido a la desecación de la arena (Fanini et al. 2009). La elevación fue menor en invierno, lo cual podría ser el

reflejo de los fuertes vientos registrados durante ese día y previos al muestreo, que cambiaron significativamente el perfil de la playa, ya sea por el transporte de arena que modifica principalmente la duna (Martínez & Psuty 2004) como por la alta energía de las olas que se generan que inducen procesos de erosión en la playa (Calliari et al. 1998; Brazeiro 2001; Klein & Menezes 2001). Estos procesos erosivos suelen ocurrir particularmente en invierno y primavera, y pueden afectar la ocurrencia de algunos componentes faunísticos y de esta manera generar variaciones estacionales en los descriptores comunitarios (Brazeiro 2001).

Los descriptores comunitarios presentaron fluctuaciones estacionales, concordando con varios estudios que evidencian una marcada estacionalidad de muchos grupos de insectos (Frith & Frith 1985; Montes de Oca & Halffter 1995; González-Vainer et al. 2012; Remedios et al. 2012). Las diferencias significativas en la abundancia entre estaciones del año y sus valores más altos en las estaciones más cálidas, permite apoyar la hipótesis de trabajo (variación estacional). Para el caso de la riqueza de especies, si bien fue más alta en verano y primavera, no presentó diferencias significativas con la de invierno. Esto se debió a que en invierno se recolectaron varias especies de dípteros que no se encontraron en las demás estaciones. Los fuertes vientos que ocurrieron en invierno pudieron haber incidido en el aumento de la captura de estas especies voladoras en las trampas de caída. Los valores más altos de abundancia y riqueza en las estaciones más cálidas podrían estar relacionados con los ciclos fenológicos de muchas especies, que en las regiones templadas se caracterizan por presentar períodos de actividad de los imagos entre primavera y otoño (Davis 1993; González-Vainer et al. 2012; Remedios et al. 2012). Se ha demostrado que en zonas templadas la temperatura es un factor climático determinante en la actividad de los insectos, existiendo un umbral mínimo por debajo del cual la actividad en superficie o

aérea es inhibida; este umbral varía según las especies entre 8 y 15°C (Taylor 1963). Estos patrones se ven reflejados en un estudio de Gonzalez-Vainer & Morelli (1998) realizado en campo natural en el cual demuestran que el coleóptero *Canthidium moestum* presenta mayor actividad de los imagos en las estaciones más cálidas.

Los demás descriptores no mostraron diferencias significativas entre estaciones del año. Esto es debido, a que el cálculo de éstos se basa en las abundancias proporcionales de las especies. A pesar de que una estación muestre menor abundancia y riqueza que el resto, los índices pueden ser similares entre ellas, dependiendo del reparto de la abundancia entre especies.

El análisis de deconstrucción taxonómica mostró que los órdenes Hymenoptera y Coleoptera presentaron patrones diferentes de variación estacional de abundancia y riqueza, apoyando la primera hipótesis planteada en esta tesis. Hymenoptera presentó mayor abundancia y riqueza en verano, mientras que Coleoptera lo hizo en primavera. La abundancia de Hymenoptera presentó el mismo patrón de variación estacional que la abundancia de la comunidad, siendo verano la estación donde se presentó el mayor número de individuos. Como ya se mencionó anteriormente, la especie que dominó en todas las estaciones fue *P. subarmata*. La riqueza de este orden, si bien no presentó una gran variación, también fue máxima en verano. Esto es consistente con los resultados de estudios realizados en diferentes especies de Formicidae que han demostrado que presentan mayor actividad de forrajeo en los meses de verano y menor en primavera y otoño, siendo nula en invierno; su actividad se relaciona con temperaturas del sustrato superiores a 20°C, siendo óptima en temperaturas cercanas a los 30°C y cesando por debajo de los 15°C (Retana et al. 1992; Whitford et al. 1981). El hecho de que la abundancia de Coleoptera fue significativamente mayor en primavera, estuvo directamente relacionado con la abundancia de *P. testacea* que fue particularmente alta

en esta estación, representando el 80% del total de coleópteros. Estudios del ciclo de vida de otras especies de *Phaleria* y de carábidos en ecosistemas costeros indican que la mayor captura en primavera se debe a la emergencia de los imagos (Colombini & Chelazzi 1991; Fallaci et al. 2002). El descenso observado en verano se debió probablemente a las altas temperaturas. Este fenómeno es similar al observado para el carábido *Eurynebria complanata* que en los meses de verano declina su actividad e incluso puede entrar en estivación (Colombini & Chelazzi, 1991). Tanto ésta como las especies de *Phaleria* estudiadas se reproducen en los meses de otoño pudiendo transcurrir el invierno como adultos o estados inmaduros en hibernación (Colombini & Chelazzi, 1991; Fallaci et al 2002). Por otro lado, un estudio realizado en tres playas del norte de Brasil determinaron que la abundancia de *P. testacea* fue mayor en la estación fría y seca (invierno) que en la cálida y húmeda (verano) (de Almeida et al. 1993). Estos patrones discordantes pueden deberse a las diferencias regionales de los factores climáticos. Es necesario realizar estudios del ciclo de vida de *P. testacea* para poder explicar la variación estacional de su actividad en superficie. Asimismo, el viento, la temperatura ambiental y la precipitación son factores que sería conveniente analizar, ya que influyen de manera diferente sobre la actividad en superficie de las distintas especies de *Phaleria* (Chelazzi & Colombini 1989; de Almeida et al. 1993; Fallaci et al. 2002).

El patrón de variación estacional de la riqueza de Coleoptera coincidió con el de la riqueza total, siendo significativamente mayor en primavera. Durante esta estación se registraron varias especies raras de coleópteros, sobre todo de Curculionidae, aumentando significativamente el número de especies.

El NMDS realizado para el conjunto de transectos mostró un patrón de ordenamiento diferencial entre estaciones del año, apoyando la estacionalidad

mencionada anteriormente. A pesar de esto, no se encontraron diferencias significativas en la composición de especies al comparar los pares de estaciones entre sí. Los transectos de verano, otoño y primavera quedaron dentro de un mismo grupo con un 60% de nivel de similitud (índice de Bray Curtis), mientras que los transectos de invierno mostraron baja similitud entre sí y con las demás estaciones (menor al 50%). En invierno la abundancia en general fue baja, pero fueron elevados los “singletons”; además, especies que fueron abundantes en las demás estaciones, no fueron registradas en ésta, como es el caso de *D. pyramica*.

La composición de especies tipificantes no mostró una marcada estacionalidad. Estos resultados, no apoyan parte de la hipótesis (variación estacional), ya que las distintas estaciones del año compartieron varias especies. Verano, otoño y primavera compartieron tres especies tipificantes: *P. subarmata*, *D. pyramica* y *P. testacea*. Otoño presentó, además de éstas, a la especie *Attini* sp. y primavera a Derbidae 1. La estación que compartió menos especies fue invierno, que solo tuvo en común a *P. subarmata* y con primavera compartió a Derbidae 1. Estas diferencias podrían estar relacionadas con lo mencionado anteriormente sobre los ciclos fenológicos, ya que muchas especies de insectos pasan las condiciones desfavorables del invierno en estados inmaduros, ya sea activos o en diapausa (Bentancourt 2008). No se recolectó ningún individuo de *D. pyramica* en invierno, la cual es una hormiga depredadora y la falta de disponibilidad de alimento debido a las bajas abundancias de los insectos en general, puede ser la causa de que no esté activa en esta estación. Las hormigas granívoras *P. subarmata* estuvieron presentes, aunque con una menor abundancia que en las otras estaciones. Cabe destacar que todos los individuos recolectados de Derbidae 1 eran estadíos inmaduros, por lo que es probable que los adultos se encuentren en verano y otoño. Por otra parte, como estos insectos viven sobre plantas de las cuales se alimentan (Bentacour et al. 2009), las

trampas de caída no son el método de muestreo más adecuado, siendo la red entomológica el más indicado para su recolección (Tello-Inga & Velásquez 1994).

Las principales especies tipificantes (*P. subarmata*, *D. pyramica* y *P. testacea*) fueron a la vez las principales discriminantes entre las estaciones debido a las diferencias en sus abundancias relativas.

4.4 Zonación de la entomofauna y el efecto del ambiente

Las variaciones de la mayoría de las variables físicas con respecto a la distancia de la base de la duna revelaron que duna y playa pueden ser consideradas dos zonas claramente diferentes. Los NMDS basados en las variables físicas y el ANOSIM apoyan estos resultados: las muestras en todas las estaciones del año se separaron claramente en dos grupos y presentaron diferencias significativas entre ellos.

En general la abundancia de insectos aumentó desde la línea de la costa hacia la zona de dunas. Este patrón de la variación de la abundancia permite apoyar la hipótesis de estudio (variabilidad transversal). Sin embargo esta tendencia no fue lineal, ya que el máximo se presentó en la duna, volviendo a disminuir hacia tierra adentro. En primavera la abundancia presentó una distribución bimodal, donde el máximo mostrado a los 16 m desde la base de la duna correspondió al coleóptero *P. testacea*, que como ya se mencionó, fue mayormente más abundante en esta estación del año. La zonación de esta especie fue consistente con la observada para otras especies de *Phaleria* (Fallaci et al. 2002). El máximo en la duna correspondió a las especies de Formicidae al igual que en todas las estaciones. Esta mayor abundancia de insectos en la duna constituye una buena oferta de presas para especies generalistas altamente predadoras, como se ha registrado para las arañas *Allocosa brasiliensis* Petrunkevitch 1910 y *A. alticeps* Mello-Leitão 1944, asociadas a dunas de la costa sur de Uruguay (Aisenberg et al. 2011).

Los modelos obtenidos de la variación espacial de la abundancia por trampa con respecto a todas las variables ambientales, son concluyentes acerca de la relevancia de algunos rasgos físicos en la determinación de este patrón en una playa disipativa. El aumento de la abundancia en relación con la temperatura y la elevación, y su disminución con la compactación, materia orgánica y humectación, evidencian el aumento de este descriptor comunitario desde la zona de swash hacia la duna. La compactación y la elevación fueron identificadas como un predictor fundamental de la abundancia de la entomofauna. Este hecho puede ser atribuido a que ambas variables abióticas varían ampliamente entre las dos zonas: duna y playa. Sin embargo, la humectación no fue significativa y no estuvo correlacionada con la abundancia.

El patrón de la variación de la riqueza fue similar al de la abundancia, presentando el máximo en la base de la duna y disminuyendo hacia ambos extremos, apoyando la hipótesis planteada. En primavera este patrón no fue tan claro, ya que el número de especies se mantuvo menos variable a lo largo de todo el eje duna-mar.

Los dos órdenes más abundantes ocuparon zonas distintas, ya que las hormigas se encontraron exclusivamente en la duna, y los coleópteros predominaron en la zona de playa. Este patrón fue observado tanto para la abundancia como la riqueza de especies de estos grupos. Asimismo las zonas presentaron diferentes especies tipificantes. De acuerdo a estos resultados, se apoya la hipótesis de que los gradientes ambientales del eje transversal influyen de distinta manera sobre los grupos y especies de insectos. La presencia de hormigas en la duna es frecuente (Costa et al. 2006) y la presencia de *P. subarmata* (especie más abundante del orden) se vincula con su actividad de forrajeo, ya que se ha constatado que las obreras de esta especie son recolectoras y forrajean en el suelo y arbustos (Wilson 2003), y la duna es la única zona del área de estudio que presenta vegetación. *D. pyramica* le siguió en abundancia, y sus características de

depredadora (Beck et al. 1967) no la relacionan directamente con la vegetación pero sí con las presas que puedan existir en la misma. Morrison (2003) en un estudio sobre entomofauna de islas, determinó que esta especie sólo se encontró en las islas que tienen vegetación terrestre y nunca están presentes en islas sin vegetación, lo que indica que estas hormigas deben alimentarse sobre insectos herbívoros. La presencia de hormigas fue irregular entre las trampas a la misma altura y esto probablemente se deba al uso de caminos reiteradamente transitados que, al ser interceptados por una trampa o estar cercanos a ellas, le aportan gran cantidad de individuos por caída directa o traslado por vientos cuando transportan grandes trozos de hojas (Costa et al. 2006). Estas dos especies, junto a *Derbidae* 1, fueron tipificantes de la duna. La mayoría de las especies de *Derbidae* son fitófagas (Bentancour et al. 2009), por lo que es más coherente encontrarlas en la duna que en la playa. No hay mucha información de la biología de estas especies y sobre todo en este tipo de ambientes, pero una hipótesis que explicaría el alto número de ninfas recolectadas, podría ser que los adultos depositan los huevos enterrados en la arena, cuando emergen las ninfas y éstas se mueven en busca de alimento caen en las trampas. La predominancia de Coleoptera en la zona de playa fue consistente con los resultados de estudios de zonación para carábidos y tenebriónidos (Colombini & Chelazzi 1991; Colombini et al. 1996). Esta zona presentó dos especies tipificantes. *P. testacea* (Tenebrionidae) predominó en la parte alta de la playa y este resultado es consistente con otros estudios (Veloso et al. 2003). Jaramillo et al. (1993) también recolectaron especies de esta familia en esta área. Esta especie detritívora sale en la noche a alimentarse y se mueve en esa zona en busca de materia orgánica en descomposición o resaca (Caldas & de Almeida 1985). La otra especie que dominó en la playa es *Labidura* sp., siendo más abundante cerca del agua donde encuentra una gran disponibilidad de alimento ya que es omnívora, pero es importante destacar que fueron

encontrados individuos a lo largo de todo el eje duna-mar. Costa et al. (2006) realizaron un estudio en dunas de una playa arenosa de la costa uruguaya del Río de la Plata y registraron ejemplares de este orden. Todas las especies tipificantes fueron a su vez las discriminantes entre las zonas, debido a sus diferentes patrones de distribución.

5. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Los resultados obtenidos en esta tesis apoyan las tres hipótesis planteadas, aunque la primera hipótesis se acepta en parte, ya que sólo la abundancia y riqueza mostraron una marcada estacionalidad.

Se puso de manifiesto que duna y playa funcionan como dos componentes diferentes de la ZLA, presentando cada uno su propia biota y cierta independencia con respecto al otro, estando la duna más vinculada al sistema terrestre y la playa con el sistema marino.

En playas arenosas, los patrones de zonación no han sido particularmente elucidados para el caso de la entomofauna que habita la zona supralitoral. Los resultados del presente estudio aportan valiosa información para la determinación de patrones espacio-temporales de un componente faunístico subestimado en la literatura científica relacionada con la ecología de playas arenosas. Estos conocimientos, sumados al inventario de las especies de la entomofauna, aportan importantes bases para la conservación y el manejo de la biodiversidad costera.

En el futuro se requiere profundizar en estudios de diversidad, taxonomía y sistemática de la entomofauna, así como en la biología de las especies y su relevancia en ambientes costeros. Asimismo, teniendo en cuenta la carencia de estudios ecológicos sobre este grupo (Defeo & McLachlan 2011), será importante evaluar la respuesta de la entomofauna con respecto a variaciones en la morfodinámica de las playas arenosas. Esto permitirá profundizar en la detección de patrones espacio-temporales de la riqueza y abundancia de insectos en playas arenosas, así como en los mecanismos subyacentes a dichos patrones.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Aisenberg A., González M., Laborda A., Postiglioni R. & Simo M. 2011. Reversed cannibalism, foraging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology* 37:135–138.
- Barboza F. R., Gómez J., Lercari D. & Defeo O. 2012. Disentangling diversity patterns in sandy beaches along environmental gradients. *PLoS ONE* 7(7):e40468.
- Bascom W. 1980. *Waves and beaches*. Anchor Press/Doubleday, New York: 366 pp.
- Beck D. E., Allred' D. M., & Despaigne W. J. 1967. Predaceous-Scavenger ants in Utah. *The Great Basin Naturalist* 27: 67-78.
- Bentancourt C. 2008. *Manual de Entomología*. Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay: 256 pp.
- Bentancourt C., Scatoni I. & Morelli E. 2009. *Insectos del Uruguay*. Facultad de Agronomía-Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay: 658 pp.
- Bigot L., Picard J. & Roman M. L. 1982. Contribution à l'étude des peuplements des invertébrés des milieux extrêmes, la plage et les dunes vives de l'Espiguette (Graudu-Roi, Gard). *Ecologia Mediterranea* 8:3-29.
- Blott S. J. & Pye K. 2001. GRADISTAT: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes Landforms* 26: 1237-1248.
- Boschi E. E. & Cousseau M. B. (Eds.) 2004. *La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina*. Publicaciones Especiales INIDEP, Mar del Plata: 383 pp.

- Brazeiro A. 2001. Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors? *Marine Ecology Progress Series* 224: 35-44.
- Brazeiro A. & Defeo O. 1996. Macroinfauna zonation in microtidal sandy beaches: is it possible to identify patterns in such variable environments? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42: 523-536.
- Brindle A. 1971. Bredin-Archbold-Smithsonian Biological Survey of Dominica: The Dermaptera (Earwigs) of Dominica. *Smithsonian Contributions to Zoology* N° 63: 25 pp.
- Burger J. C., Redak R. A., Allen E. B. & Allen M. F. 2003. Restoring arthropod communities in coastal Sage Scrub. *Conservation Biology* 17:460–467.
- Caldas A. & de Almeida J. R. 1985. Hábitos alimentares e comportamento de *Phaleria brasiliensis* Laporte, 1840 (Coleoptera, Tenebrionidae) na praia de Bolafofo, Rio de Janeiro, RJ. *Revista Brasileira de Entomologia* 29: 221-224.
- Calliari L. J., Tozzi H. A. M. & Klein A. H. F. 1998. Beach morphology and coastline erosion associated with storm surges in southern Brazil – Rio Grande to Chuí, RS. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 70 (2): 231-247.
- Campbell J. W. & Hanula J. L. 2007. Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *Journal of Insect Conservation* 11: 399-408.
- Camus P. A. & Barahona R. M. 2002. Insectos del intermareal de Concepción, Chile: perspectivas para la investigación ecológica. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 793-803.
- Caron E. & Ribeiro-Costa C. S. 2007. *Bledius* Leach do sul do Brasil (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 452-457.

- Chao A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.
- Chebataroff J. 1973. Introducción de los ecosistemas de bañados salinos. *Revista Uruguaya de Geografía* 2: 31-41.
- Cheli G. H. & Corley J. C. 2010. Efficient Sampling of Ground-Dwelling Arthropods Using Pitfall Traps in Arid Steppes. *Neotropical Entomology* 39(6):912-917.
- Chen Y., Li Q., Wang S. & Zhou X. 2011. A comparison of pitfall traps with different liquids for studying ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 14: 13-19.
- Clarke K. R. & Gorley R. N. 2001. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Chelazzi L. & Colombini I. 1989. Zonation and activity patterns of two species of the genus *Phaleria* Latreille (Coleoptera Tenebrionidae) inhabiting an equatorial and a Mediterranean sandy beach. *Ethology Ecology and Evolution* 1: 313–321.
- Chelazzi L. & Colombini I. 1991. A comparison between the life cycles of different populations of *Eurynebria complanata* (Linnaeus, 1767) (Coleoptera: Carabidae). *Elytron Supplement* 5(1): 5-14.
- Colombini I., Aloia A., Fallaci M., Chelazzi L., 1996. Spatial and temporal strategies in the surface activity of some sandy beach arthropods living along the French Atlantic coastal *Marine Biology* 127: 247–257.
- Colombini I., Chelazzi L. & Fallaci M. 2002. Community structure of terrestrial invertebrates inhabiting a tidal marsh islet in the Mediterranean Sea (Gulf of Gebes, Tunisia). *The Scientific World* 2: 861-868.

- Colombini I., Fallaci M., Milanesi F., Scapini F. & Chelazzi L. 2003. Comparative diversity analysis in Sandy littoral ecosystems of the western Mediterranean. *Estuarine Coastal & Shelf Science* 58: 93–104.
- Colwell R. K. 2004. EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7. User's Guide and application. <http://viceroy.eed.uconn.edu/estimates>.
- Comor V., Orgeas J., Ponel P., Rolando C. & Delettre Y. R. 2008. Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of French Mediterranean coastal dunes. *Biodiversity and Conservation* 17:1837-1852.
- Costa F. G. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur de Uruguay. *Revista Brasileira de Biología* 55: 457-466.
- Costa F. G., Simó M.L & Aisemberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epígea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. En: Menafra R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (Eds). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 427-436.
- Dahl E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos* 4: 1-27.
- Davis A. L. 1993. Alpha-diversity patterns of dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae) in the winter rainfall region of South Africa. *African Entomology* 1: 67-80.
- de Álava D. & Rodríguez L. 2007. Zona costera de la Laguna Garzón: Recomendaciones para su conservación y manejo. Vida Silvestre Uruguay: 75 pp.

- de Almeida M. D., Caldas A. & de Almeida J. R. 1993. Variação morfométrica e demográfica em *Phaleria testacea* Say (Coleoptera, Tenebrionidae) de duas praias do Rio de Janeiro. *Revista brasileira Zoología* 10(1): 173-178.
- Defeo O., Jaramillo E. & Lyonnet A. 1992. Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* 8: 830–839.
- Defeo O., Lercari D., de Álava A., Gómez J., Martínez G., Celentano E., Lozoya J.P., Saucó S., Carrizo D. & Delgado E. 2006. Ecología de playas arenosas de la costa uruguaya: una revisión de 25 años de investigación. En: Menafra R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (Eds.), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre, Uruguay: 363-370.
- Defeo O. & McLachlan A. 2005 Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 295: 1-20.
- Defeo O. & McLachlan A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Marine Ecology Progress Series* 433: 29–41.
- Dogra K. S., Kohli R. K. & Sood S. K. 2009. An assessment and impact of three invasive species in the Shivalik hills of Himachal Pradesh, India. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 1: 4-10.
- Erwin T. L. 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. In: Wilson E. O. & Peter, F. M. (Eds) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, 123-129.

- Fallaci M., Aloia A.; Colombini I. & Chelazzi L. 2002. Population dynamics and life history of two *Phaleria* species (Coleoptera, Tenebrionidae) living on the Tyrrhenian sandy coast of central Italy. *Acta Zoológica* 23: 69-79.
- Fallaci M., Colombini I., Palesse L. & Chelazzi L. 1997. Spatial and temporal strategies in relation to environmental constraints of four tenebrionids inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *Journal of Arid Environments* 37: 45–64.
- Fanini L., Marchetti G. M., Scapini F. & Defeo O. 2009. Effects of beach nourishment and groynes building on population and community descriptors of mobile arthropodofauna. *Ecological Indicators* 9: 167-178.
- Folk R. 1980. *Petrology of Sedimentary Rocks*. Hemphill Publishing. Co. Austin: 184 pp.
- Frith C. B. & Frith D. W. 1985. Seasonality of insect abundance in an Australian upland tropical rainforest. *Australian Journal of Ecology* 10: 237-248.
- Gauci M. J., Deidun A. & Schembri J. 2005. Faunistic diversity of Maltese pocket sandy and shingle beaches: are these of conservation value? *Oceanologia* 47: 219-241.
- Giménez L. & Yannicelli B. 2000. Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sand beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series* 199: 111-125.
- González-Vainer P. & Morelli E. 1998. Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium moestum* Harold, 1867 (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini). *Acta Zoológica Mexicana* 73: 155-165.
- González-Vainer P., Morelli E. & Defeo O. 2012. Differences in coprophilous beetle communities structure in Sierra de Minas (Uruguay): a mosaic landscape. *Neotropical Entomology* 41: 366-374.

- Gressitt J. L. & Gressitt M. K. 1962. An improved Malaise trap. *Pacific Insects* 4(1): 87-90.
- Hammond P. 1992. Species inventory. En: Groombridge B. (Ed.) *Global biodiversity: status of the earth's living resources*. Chapman and Hall, London, 17-39.
- Hesp P. A. 2000. *Coastal sand dunes. Form and function*. Massey University. Rotorua Printers, New Zeland. 29 pp.
- Jaramillo E., McLachlan A. & Coetzee P. 1993. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 101: 105-118.
- Jeyakumar P., Chander S. & Singh A. 2007. Effects of light trap and lunar cycle on the insects of Cotton (*Gossypium hirsutum*) ecosystem. *The Indian Journal of Agricultural Sciences* 77: 327-328.
- Kenkel N. & Orloci L. 1986. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to some ecological studies: some new results. *Ecology* 67: 919-928.
- Klein A. H. F. & Menezes J. T. 2001. Beach morphodynamics and profile sequence for a headland bay coast. *Journal of Coastal Research*, 17: 812-835.
- Kremen C., Colwell R. K. & Erwin T. L. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.
- Kusnezov N. 1956. Claves para la identificación de las hormigas de la fauna argentina. *Idia*, Agosto, Setiembre, 1-58.
- Lercari D. & Defeo O. 2003. Variation of a sandy beach macrobenthic community along a human-induced environmental gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58S: 17-24.

- Lercari D. & Defeo O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68: 27-35.
- Lercari D., Defeo O. & Celentano E. 2002. Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Marine Pollution Bulletin* 44: 1397-1404.
- Lorier E., Miguel L., Zerbino S. 2010. Manejo de Tucuras. En: Altier N., Rebuffo M., Cabrera K. (Eds.). *Enfermedades y Plagas en Pasturas*. Montevideo, INIA. Serie Técnica 183: 51-71.
- Magurran A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey, U.S.A. 179 pp.
- Margalef R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona- España. 991 pp.
- Márquez Luna J. 2001. Especies necrófilas de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) del Municipio de Tlayacapan, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* 40: 93-131.
- Martínez M. L. & Psuty N. 2004. *Coastal Dunes. Ecology and Conservation*. Ecological Studies, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg 171: 386 pp.
- McArdle S. & McLachlan A. 1992. Sandy beach ecology: swash features relevant to the macrofauna. *Journal of Coastal Research* 8: 398-407.
- McGwynne L. & McLachlan A. 1992. *Ecology and management of sandy coasts*. Institute for Coastal Research, UPE, South Africa, Report, N° 30: 83 pp.
- McLachlan A. 1991. Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments* 21: 229-243.
- McLachlan A. 2001. Coastal beach ecosystems. In: Lewin R. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, New York: 741-751.

- McLachlan A. & Brown A. C. 2006. Ecology of sandy shores. Second Edition. Elsevier, Amsterdam: 373 pp.
- McLachlan A. & Dorvlo A. 2005. Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. *Journal of Coastal Research* 21: 674-687.
- McLachlan A., Jaramillo E., Donn E. & Wessles F. 1993. Sandy Beach macrofauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. *Journal of Coastal Research* 15: 27-38.
- Montes de Oca E. T. & Halfpeter G. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology* 8: 159-180.
- Morelli E., González-Vainer P. & Baz A. 2002. Coprophagous beetles in Uruguayan prairies: Abundance, diversity and seasonal occurrence. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 37: 53-57.
- Morón M. A. & Terrón R. A. 1988. Entomología práctica. Una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica e México. Instituto de Ecología, A. C., México, D. F. 504 pp.
- Morrison L. 2006. The ants of small Bahamian Cays. *Bahamas Naturalist & Journal of Science* 1(2) 27-32.
- Morrone J. J. 1998. Sinopsis genérica de las Cyclominae argentinas (Coleoptera: Curculionidae). *Neotrópica* 44 (111-112): 13-22.
- Morrone J. J. 2013. The subtribes and genera of the tribe Listroderini (Coleoptera, Curculionidae, Cyclominae): Phylogenetic analysis with systematic and biogeographical accounts. *ZooKeys* 273: 15–71.

- Nag A. & Nath P. 1991. Effect of moon light and lunar periodicity on the light trap catches of cutworm *Agrotis ipsilon* (Hufn.) moths. *Journal of Applied Entomology* 111: 358-360.
- Oliver I. & Beattie A. J. 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Biological Conservation* 7(3): 562-568.
- Pielou E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons. New York, U. S. A: 165 pp.
- Ponel P. 1986. Les communautés des Arthropodes des dunes littorales de Provence: composition, structure, dynamique spatio-temporelle. Thèse Université Aix-Marseille III : 307 pp.
- Pye K. 1993. The dynamics and environmental context of eolian sedimentary systems. *Geological Society London Special Publications* 72: 49-58.
- Remedios M., Martínez M. & González-Vainer P. 2012. Estudio preliminar de los dípteros asociados a cebos de estiércol y carroña en un bosque serrano de sierra de minas, Uruguay. *Acta Zoológica Mexicana* 28(2): 378-390.
- Retana J., Cerdá X. & Espadaler X. 1991. Coexistence of two Sympatric Ant Species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis* 17(1): 29-40.
- Rojas F. P. 2001. Las hormigas del suelo en Mexico: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana* 1: 189-238.
- Short A. 1996. The role of wave height, period, slope, tide range and embaymentisation in beach classifications: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 589-604.
- Short A. 1999. *Handbook of Beach and shoreface morphodynamics*. John Wiley and Sons Ltd., Chichester: 392 pp.

- Taylor L. R. 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *Journal of Animal Ecology* 32(1): 99-117.
- Tello-Inga C. W. & Velásquez-Zeballos L. 1994. Nota técnica: red entomológica para capturar insectos voladores. *Revista Peruana Entomológica* 37: 119-120.
- Thomas D. B. 2008. A safe and effective propylene glycol based capture liquid for fruit fly (Diptera: Tephritidae) traps baited with synthetic lures. *Florida Entomologist* 91(2): 210-213.
- Tinley K.L. 1985. Coastal dunes of South Africa. South African National Scientific Program Report 109 CSIR: 300 pp.
- Toti D. S., F.A. Coyle & J.A. Miler. 2000. A structured inventory of appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *Journal of Arachnology* 28: 329-345.
- Triplehorn C. A. & Watrous L. E. 1979. A synopsis of the genus *Phaleria* in the United States and Baja California (Coleoptera: Tenebrionidae). *The Coleopterists Bulletin* 33: 275-295.
- Vaurie P. 1978. Revision of the Genus *Sphenophorus* in South America. *The American Museum Novitates*. The American Museum of Natural History, New York. N° 2656, 30 pp.
- Veloso V. G., Caetano C. S. & Cardoso R. S. 2003. Composition, structure and zonation of intertidal macroinfauna in relation to physical factors in microtidal sandy beaches in Rio de Janeiro state, Brazil. *Scientia Marina* 67: 393-402.
- Watrous L. E. & Triplehorn C. A. 1982. *Phaleria* of the West Indies and circum-Caribbean region (Coleoptera; Tenebrionidae). *The Coleoptera Bulletin* 36(1): 12-21.
- Wentworth C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30: 377-392.

- Whitford W. G., Depree D. J., Hamilton P. & Ettershank G. 1981. Foraging Ecology of Seed-Harvesting Ants, *Pheidole* spp. In a Chihuahuan Desert Ecosystem. American Midland Naturalist 105(1): 159-167.
- Wilson E. O. 1992. The diversity of life. Belknap Press, Cambridge. 424 pp.
- Wilson E. O. 2003. *Pheidole* in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus. Harvard University Press, Cambridge: 794 pp.
- Zolessi L. C., Abenante Y. P. & Philippi M. E. 1989. Catalogo sistemático de las especies de formícidos del Uruguay (Hymenoptera: Formicidae). ORCYT, Montevideo, Uruguay: 40 pp.