

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y
AGRIMENSURA



TESIS DOCTORAL

**“BIODIVERSIDAD DE SCARABAEIDAE “PLEUROSTICTI” EN BOSQUES EN
GALERÍA, PASTIZALES Y PALMARES DEL SITIO RAMSAR HUMEDALES
CHACO (ARGENTINA)”**

Prof. y Lic. Mario Gabriel Ibarra Polesel

Director: Dra. Damborsky, Miryam Pieri.

Subdirector: Dr. Neita Moreno, Jhon César

Octubre de 2017

Esta tesis está dedicada a Ceci y mis dos mujercitas Paulina y Josefina,

por el amor que me brindan todos los días

A mi abuela, padres y hermanos por sus enseñanzas a lo largo de este

camino

Agradecimientos

A mi directora la Dra. Miryam Damborsky debo agradecerle muchas cosas, principalmente toda la confianza depositada en mí, ya desde mis inicios como becario de investigación de pregrado. Su cariño, paciencia, compañía y valiosos consejos tanto en lo profesional como en lo humano. Sin su ayuda, el largo camino en la elaboración de esta tesis habría sido mucho más difícil.

A mi Co-Directora de Beca, la Dra. Alicia Guadalupe Poi, por trasmitirme toda su experiencia y sus valiosos consejos prácticos, que hacían que en momentos de pánico y extravío vuelva a ver el horizonte.

A mi Sub-Director y amigo, Jhon Cesar Neita Moreno por mostrarme el mundo de las larvas, por su invaluable ayuda taxonómica, pero sobre todo, por trasmitirme su gran incentivo, curiosidad, y su innata pasión por los escarabajos.

A mi colega y amigo el Dr. Gilberto Avalos, por su constante buen humor y simpatía en el laboratorio, como así también su invaluable ayuda en los trabajos de campo, y su talento para hacer siempre divertida esta labor.

A mis compañeros de la cátedra de Biología de los Artrópodos, Darío Larrea, Gerardo Valle, Matías Dufek, Ivo Zanone, Cecilia Achitte, Amalia Raimundo y Florencia Nadal, por su ayuda en numerosos aspectos de este trabajo, en el aula, laboratorio y campo, muchas gracias.

A las antecesoras de la catedra de Biología de los Artrópodos, María Esther Bar y Beatriz Oscherov, por todas sus enseñanzas en mis inicios y acompañamiento constante durante mi formación académica.

A mi amigo Federico Arce, con el que compartí muchas horas de discusión sobre numerosos aspectos de técnicas fotográficas, que han sido de gran ayuda para mejorar la calidad de las fotos presentadas en esta tesis.

A mis amigos y compañeros de FACENA en general, por hacer más llevadero el largo camino hasta esta instancia y por las largas charlas acerca de los mitos y leyendas del ingreso a carrera de CONICET.

A mis suegros Alberto y Rosita, y mi cuñado Lean, por su incondicional apoyo y su gran ayuda en todos estos años.

A todos los propietarios de los campos y estancias que gentilmente nos abrieron sus puertas, las familias Meichtry, Lagerheim-Firpo, Isauralde; como así también a Griselda Oria, Miguel Maidana y Pedro Chong Min Kim

A la Universidad Nacional del Nordeste y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la beca otorgada, la cual permitió financiar esta Tesis Doctoral.

Índice

Resumen	1
Abstract	4
Capítulo I: Introducción General	7
Caracterización taxonómica de Scarabaeoidea	8
Los escarabajos Melolonthidae como indicadores de Biodiversidad.....	9
Antecedentes y estado actual del conocimiento de Melolonthidae en Argentina	12
Breve síntesis sobre los Humedales	14
Objetivo General	16
Hipótesis de Trabajo	17
Área de estudio.....	18
Capítulo II: Estadios inmaduros de Melolonthidae	23
Introducción General.....	24
Material y métodos.....	29
Descripción de la pupa y re descripción del estadio tercer de <i>Phileurus valgus</i> (Olivier, 1789) (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Phileurini) con notas sobre su biología y una clave para las larvas conocidas de Phileurini del Nuevo Mundo	31
Descripción de larva del tercer estadio y pupa de <i>Neocorvicoana reticulata</i> (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini) y una clave para las larvas conocidas de Gymnetini del Nuevo Mundo	47
Descripción de larva de tercer estadio y pupa de <i>Stenocrates agricola</i> Dechambre & Hardy (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini)	62
Capítulo III: Ensamblés de Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en tres ambientes típicos del Sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina	75

Introducción	76
Materiales y Métodos	79
Resultados	88
Discusión.....	102
Capítulo IV: Cambios en la estructura de los ensambles de Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) a lo largo de un gradiente temporal en una Reserva Natural del Chaco, Argentina	114
Introducción	115
Materiales y Métodos	117
Resultados	122
Discusión.....	128
Conclusiones Finales	134
Referencias citadas	137
Anexo	160

Resumen

La deforestación y degradación de los bosques tropicales y su remplazo por agroecosistemas son las principales causas de la pérdida de biodiversidad en todo el mundo. La región chaqueña es una de las áreas con mayor diversidad de especies del país, pero también una de las más deforestadas.

Los escarabajos Melolonthidae debido a su importante rol en el ecosistema y su sensibilidad ante los procesos de perturbación son propuestos como bioindicadores. Sin embargo, la estructura de los ensambles de estas especies en Argentina es desconocida. El objetivo de este trabajo es conocer la composición faunística de los escarabajos Melolonthidae en ambientes típicos del Sitio Ramsar Humedales Chaco (SRHC), Argentina y describir los estados inmaduros de algunas especies.

Las larvas de estos escarabajos tienen un importante rol en el ecosistema, ya que degradan y reciclan elevadas proporciones de materia orgánica. Sus características morfológicas tienen gran importancia en estudios taxonómicos y filogenéticos, dado que estos caracteres son más conservadores y certeros que los presentes en adultos. A pesar de esto, los estados inmaduros de la mayoría de las especies son desconocidos, motivo por el cual se describen los estadios de larva y pupa de tres especies de Scarabaeoidea presentes en el SRHC: *Phileurus valgus* (Olivier, 1789), *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) y *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy, 2004. Se aporta además una clave para la identificación de las larvas presentes en cada grupo como así también notas sobre su historia de vida. Respecto a *Neocorvicoana* y *Stenocrates* se efectuó la primera descripción de los inmaduros de estos géneros.

El estudio de la relación entre diferentes unidades de vegetación y los cambios en diversidad alfa y beta, permite comprender cómo se estructuran las especies y el papel de estos ambientes en la conservación de la biodiversidad. Utilizando a los escarabajos Melolonthidae como elemento bioindicador, el objetivo de este estudio fue conocer como varía la riqueza y estructura de sus ensambles en tres ambientes típicos del Sitio Ramsar Humedales Chaco (bosque higrófilo, palmar de *Copernicia alba* y pastizal), y reconocer especies que podrían resultar indicadoras de cada unidad ambiental. También se evalúa el recambio de especies entre ambientes, y cómo estos contribuyen a la diversidad regional. Durante el periodo de octubre de 2013 a diciembre de 2016 se recolectaron escarabajos mediante cuatro técnicas (trampas de luz, de fruta, intercepción de vuelo, y captura

directa). Se encontraron en total 6829 ejemplares pertenecientes a 77 especies, cuatro de las cuales son nuevos registros para Argentina, como así también el género *Barybas*. El esfuerzo de captura fue eficiente para el palmar y pastizal, donde se encontraron 31 y 35 especies respectivamente, sin embargo, en bosque (S= 66), no se alcanzó la eficiencia de captura deseada.

Tanto la diversidad, como la equidad en la distribución de la abundancia de las especies fueron más elevadas en bosque, mientras que en el palmar y pastizal estas variables fueron similares, y más bajas que en bosque. Se registraron diferencias significativas en la riqueza y abundancia en los tres ambientes, y se observaron diferencias en la frecuencia de aparición de especies, como así también en la proporción de la abundancia de los gremios de escarabajos categorizados de acuerdo al tamaño corporal. Se encontraron tres especies características para cada uno de los ambientes, de las cuales cinco fueron indicadoras y cuatro detectoras. En lo que respecta a la diversidad beta, se encontraron diferencias significativas en la composición de especies del bosque y pastizal; donde se obtuvieron los mayores valores de recambio. Uno de los índices de similitud (basado en incidencia) calculó los mayores valores de semejanza entre bosque y palmar, mientras que el otro (basado en abundancias) mostro mayor similitud entre palmar y pastizal. De acuerdo al método de partición aditiva de la diversidad, los dos últimos niveles de paisaje (sitios y ambientes), son los que más contribuyen a la diversidad regional. Los resultados muestran que, en unidades de vegetación más complejas, conformadas por diferentes estratos, tanto la riqueza como la diversidad de escarabajos son mayores que en pastizales o palmares, los gremios de acuerdo a las tallas también mostraron un patrón similar. Las especies que resultaron indicadoras de determinados ambientes, en general fueron abundantes en estos, pero también mostraron baja especificidad. Debido a la estructura de la vegetación presente en el palmar, la composición de escarabajos de este ambiente mostro características intermedias al del bosque y pastizal, los cuales mostraron un contraste más marcado en su composición específica. Sin embargo, los tres ambientes contribuyen de manera diferente a la diversidad regional.

Se estudió también, la riqueza y diversidad temporal del ensamble de Melolonthidae y el recambio de especies en la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, durante un período de tres años (2010, 2011 y 2012). Se realizaron muestreos en un pequeño relicto de bosque de ribera y se instalaron dos trampas de luz. Se recolectaron

en total 474 ejemplares pertenecientes a 38 especies, dos de las cuales son nuevos registros para Argentina. La comunidad se caracterizó por numerosas especies raras; la riqueza y diversidad de los ensamblajes variaron a lo largo de los tres años, como así también en la distribución de la abundancia de las especies. Los valores de recambio fueron variables de acuerdo a los índices de similaridad usados. Algunas variables ambientales (humedad relativa, temperatura y precipitaciones) se correlacionaron con la riqueza y abundancia de escarabajos. Nuestros resultados sugieren que la comunidad de escarabajos melolontidos podría ser considerablemente dinámica aun en periodos relativamente cortos de tiempo. Las especies raras juegan un importante rol al analizar la similaridad entre ensamblajes y podrían llevar a inferir valores exagerados de recambio. La elevada riqueza de la reserva podría deberse a su buen estado de conservación, como así también a su pequeña superficie que permite el ingreso de especies de ambientes circundantes, lo cual manifiesta lo compleja y fluida que podría ser la comunidad de Melolonthidae en reducidos parches de bosque.

Abstract

Tropical forests are experiencing high rates of degradation due mainly to logging and agroecosystems settling, these activities led to habitat fragmentation that are associated with biodiversity loss. The Chaco Húmedo Ecoregion is one of the highest diversity species areas, but it is also one of the most affected by resource extraction, deforestation, urban expansion and agriculture activities. Melolonthidae fulfill a variety of important roles in ecosystem functioning, and because they are susceptible to environmental disturbances were proposed as a bioindicator taxon. However, its assemblage structure is almost unknown in Argentina. The aims of this study are to know the species composition of the Melolonthidae assemblage in typical vegetation units of the Ramsar Site Humedales Chaco (SRHC), Argentina, and to describe the immature stages of some species.

These larvae have an active participation as decomposers and recycling the organic matter. Morphological characters are of suitable importance for taxonomic and phylogenetic studies, as immature features are more consistent than the one present in the adult stage. Notwithstanding, immature stages of many species remain unknown. Descriptions of the immature stages of three species: *Phileurus valgus* (Olivier, 1789), *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) and *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy, 2004, brief comments related to their natural histories and updated keys to the third instar of New World Phileurini and Gymnetini species are provided. Regarding *Neocorvicoana* and *Stenocrates*, the first description of these genus immatures are included.

The relationship between different vegetation units and the changes in alpha and beta diversity, promotes the understanding of how species are structured and the role of these units in the conservation of biodiversity. The objective of this study was to know how the richness and structure of Melolonthidae beetles' assemblages differs in three typical habitats (Hygrophylic Forest, *Copernicia alba* Palmar and Grassland) at the Chaco Wetland Ramsar Site, and to recognize species that could be indicators of each environmental unit. The exchange of species between environments and how they contribute to regional diversity are also evaluated. From October 2013 to December 2016, beetles were collected using four techniques (light traps, fruit traps, flight interception traps, and direct capture). A total of 6829 specimens belonging to 77 species were found, four of which are new records for Argentina, as well as the *Barybas* genus. The capture effort was efficient for the palmar and grassland, where 31 and 35 species were found

respectively, however, in forest with 66 species, the capture efficiency was not reached. Both the diversity and the equitability in the distribution of the abundance of the species were higher in forest, while in the palmar and grassland these variables were similar, and lower than in forest. There were significant differences in the richness and abundance, and differences were observed in the frequency of appearance of species, as well as in the abundance of the beetle guilds categorized according to body size. Three characteristic species were found for each of the environments, five of which were indicator and four were detectors. Regarding beta diversity, significant differences were found in the composition of forest and grassland species; where the highest replacement values were obtained. One of the indexes of similarity (based in incidence) calculated the highest values of similarity between forest and palmar, while the other (based in abundances) showed greater similarity between palm-pasture. According to the method of additive partition of diversity, the last two levels of landscape (sites and environments), are those that contribute most to regional diversity. This results show that, in more complex units of vegetation, both the richness and the diversity of beetles are greater than in ones like grasslands, the size guilds also showed a similar pattern. Indicator species of one of the vegetation type studied were also very abundant but they also showed low specificity. Due to the vegetation type characteristics in the palmar, the assemblage composition has intermediate characteristics with forest and pasture, with a most notorious contrast in its specific composition. However, the three environments contribute differently to regional diversity.

Changes through time in Melolonthidae assemblage and species turnover rate in the Reserva Natural Educativa Colonia Benitez along a three-year period (2010, 2011 and 2012) were examined. Light traps were placed in a small forest gallery fragment and used to capture the insects. We collected a total of 474 specimens belonging to 38 species, two of which are new records for Argentina. The assemblage was characterized by numerous rare species, and the richness and diversity as well as the distribution of species abundance varied over the three years' period. Replacement values varied according to the similarity indices that were used. Selected environmental variables (relative humidity, temperature and rainfall) were correlated with the richness and the abundance of the beetles. This results suggest that the community of Melolonthidae could be considered dynamic, even over relatively short periods of time. Rare species play a major role in analyses of the similarity between assemblages and could suggest exaggerated turnover values. The high

richness of the study area may be due to its good state of preservation or to its small area, which allows the entry of species from surrounding environments, showing how complex and fluid the Melolonthidae community can be in small patches of forest.

Capítulo I: Introducción General



Cyclocephala suturalis Ohaus, 1911

*Autor de las fotografías: Mario Gabriel Ibarra Polesel

Caracterización taxonómica de Scarabaeoidea

La superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802 conforma uno de los taxones más diversos del orden Coleoptera, incluye 13 familias, 2.200 géneros y 32.000 especies (Lawrence & Newton 1995). En base a caracteres del adulto, principalmente la localización de los espiráculos respiratorios, Ritcher (1966) divide a Scarabaeidae en dos grupos. El grupo “Pleurosticti”, caracterizado por la localización de los espiráculos respiratorios abdominales en la región superior de los uroesternitos, cuyos adultos y larvas tienen hábitos fitófagos o fitosaprófagos; y el grupo “Laparosticti” que incluye en su mayoría escarabajos de hábitos copronecrófagos, cuyos espiráculos están situados en las pleuras.

Los “Pleurosticti” están representados por las subfamilias Rutelinae, Dynastinae, Melolonthinae, Cetoniinae y Trichiinae. Tradicionalmente varios autores (Janssens 1949; Lawrence & Newton 1995) proponen integrar en la familia Scarabaeidae Latreille, 1802 a todos estos taxones de hábitos fitófagos, junto a Scarabaeinae y Aphodiinae de la serie “Laparosticti”. Esta propuesta es ampliamente aceptada por especialistas de Norteamérica (Ratcliffe *et al.* 2002).

Sin embargo, Endrödi (1966) en base a caracteres morfológicos y biológicos tanto de adultos como de larvas, propuso que Melolonthinae sea elevada al estatus taxonómico de familia, y de esta forma define a Melolonthidae Leach, 1819. Este taxón queda integrado mayoritariamente por las subfamilias Melolonthinae Samouelle, 1819, Dynastinae MacLeay, 1819, Rutelinae MacLeay, 1819 y Cetoniinae Leach, 1815, propuesta a la que adhirió también Morón (2004). Reafirmado este planteo, Grebennikov & Scholtz (2004) evaluaron la monofilia de Scarabaeoidea, utilizando sólo caracteres larvarios, y demostraron que Scarabaeidae *sensu* Lawrence & Newton (1995) no es una agrupación monofilética.

Recientemente Cherman & Morón (2014) con el objetivo de evaluar la validez de la familia Melolonthidae *sensu* Endrödi, reúnen todas las evidencias existentes en cuanto a la historia de las clasificaciones y los análisis filogenéticos disponibles sobre los grupos de Scarabaeoidea. Con base en estas, recomiendan abandonar el término tradicional “Scarabaeidae: Pleurosticti” para referirse a los grupos que componen la familia Melolonthidae, pues se basa en caracteres heterogéneos que requieren mayor estudio

comparativo para aplicarse en niveles supragenéricos. Por lo cual, Melolonthidae queda constituido por las subfamilias Melolonthinae, Dynastinae y Rutelinae, criterio adoptado en este trabajo. Cherman & Morón (2014) también proponen retirar la subfamilia Cetoniinae de la familia Melolonthidae, y elevarla a la categoría de familia (Cetoniidae), ya que consideran, debido a su reciente confirmación como clado monofilético (hermano de Melolonthidae) que reúne los caracteres propios que lo delimitan para tener esta nueva categoría. Sin embargo, el status de subfamilia o familia de este taxón es aun discutible, no así la mencionada monofilia de los cetoninos, la cual está respaldada tanto con el uso de datos moleculares (Šípek *et al.* 2016; Smith *et al.* 2006) como también por el empleo de caracteres morfológicos, tanto de larvas como de adultos (Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2009).

En lo que respecta a filogenia de estos escarabajos, la importancia de considerar tanto caracteres adultos como larvarios a efectos de resolver posiciones taxonómicas controvertidas, es cada vez más marcada; principalmente teniendo en cuenta la baja confiabilidad de muchos caracteres adultos, que frecuentemente son utilizados para separar taxones, los cuales algunas veces son variables (o de transición), y en otros son caracteres únicos (Grebennikov & Scholtz 2004; Micó *et al.* 2008; Ratcliffe & Cave 2006). En general, se espera que los caracteres larvales sean más conservadores y, por lo tanto, más certeros e informativos filogenéticamente que la mayoría de las características morfológicas de los adultos (Archangelsky 1998; Verdú *et al.* 2004).

Los escarabajos Melolonthidae como indicadores de Biodiversidad

La ocupación del territorio para el desarrollo de actividades relacionadas al hombre, conduce a la transformación de los ecosistemas naturales (Fischer & Lindenmayer 2006). La pérdida de formaciones vegetales nativas y la fragmentación de hábitats son las principales causas de la disminución de biodiversidad a escala global y de la modificación de la composición de sus ensambles (Baillie *et al.* 2004; Fischer & Lindenmayer 2007). De acuerdo a Halffter y Moreno (2005), se considera ensamble a un conjunto de especies (poblaciones) que coexisten dentro de los mismos límites de espacio y tiempo. Actualmente una de las metas centrales en lo referente a ecología aplicada es entender y predecir como varia la diversidad y la composición de especies de una comunidad tanto a escala espacial como temporal (Brown 1995; Gaston *et al.* 2003;

Halffter y Moreno 2005; Hutchinson 1959). Mientras que, en lo que respecta a biología de la conservación, uno de los desafíos es comprender, por ejemplo, como diseñar y ubicar de forma efectiva las reservas, o evaluar el efecto de la degradación de bosques para así plantear estrategias de manejo. Estas tareas no resultan fáciles debido a la escasez de datos sobre biodiversidad con los cuales hacer frente a estas cuestiones (Gardner *et al.* 2008).

El término *Biodiversidad* fue acuñado por Edward Wilson en 1988. El primer libro que presenta una revisión global de la diversidad biológica y de los problemas a que se enfrenta es “The Preservation of Species” (Norton 1986). A partir de estas obras, dicho término comenzó a tener gran relevancia. De acuerdo a la UNEP (1999) la Biodiversidad se define como la variabilidad entre los organismos vivientes en todas las fuentes, incluyendo entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; esto incluye diversidad dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas.

Una definición más específica es aportada por Halffter (1995), quien define a la biodiversidad como resultado del proceso evolutivo que se manifiesta en la existencia de diferentes modos de ser para la vida. Mutación y selección determinan las características y la cantidad de diversidad que existen en un lugar y momento dados. Diferencias a nivel genético, diferencias en las respuestas morfológicas, fisiológicas y etológicas de los fenotipos, diferencias en las formas de desarrollo, en la demografía y en las historias de vida. La diversidad biológica abarca toda la escala de organización de los seres vivos. De acuerdo a este autor, en un sentido estricto, la diversidad es simplemente una medida de la heterogeneidad de un sistema. En el caso de los sistemas biológicos, la diversidad se refiere a la heterogeneidad biológica, es decir, a la cantidad y proporción de los diferentes elementos biológicos que contenga el sistema.

A nivel ecológico, la biodiversidad tiene expresiones bien definidas en el análisis y caracterización de las comunidades (Halffter & Moreno 2005), y uno de los atributos más frecuentes para compararla es la riqueza específica (Magurran 2004). En 1960, Whittaker propuso la idea de que la diversidad de especies total de un área geográfica dada (diversidad regional o gamma γ) se puede dividir en dos componentes: la diversidad dentro de las comunidades que integran dicha área (diversidad alfa α) y el cambio en la composición de especies entre comunidades (diversidad beta β). La diversidad α es una

función de la cantidad de especies presentes en un mismo hábitat, y es el componente de la diversidad más comúnmente citado (Halffter 1995). Los trabajos realizados por Whittaker (1965, 1972), establecieron una base fructífera para décadas de investigación acerca de los componentes α , β y γ de la diversidad de especies (Pereyra & Moreno 2013).

La diversidad y composición de una comunidad son el resultado de los límites impuestos por el ambiente (características abióticas) y las interacciones interespecíficas, por lo tanto, el ensamble depende de características propias de las especies, de las diferencias entre las mismas, y de la especialización de hábitat, supuestos plasmados en la Teoría de Nichos (Hutchinson 1957). Hubbell (2001), desarrolló otra teoría conocida como Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía (TNUBB), que asume que la distribución de las comunidades no es el resultado de procesos determinísticos sino más bien estocásticos, donde las especies contribuyen aleatoriamente a la diversidad biológica y su establecimiento estaría determinado por la entrada y la salida de los individuos en una comunidad.

En la última década del siglo XX, la diversidad biológica se ha convertido en el paradigma de lo que tenemos y de lo que estamos perdiendo, por lo cual ha habido grandes esfuerzos en la búsqueda de elementos que nos permitan entender los patrones de biodiversidad (Halffter 1995). Ante la imposibilidad de conocer absolutamente toda la riqueza de un área, los especialistas se han enfocado en abordar la tarea de diagnosticar la calidad de los ambientes y las amenazas sobre las especies que ahí habitan, mediante el uso de especies indicadoras, o también denominadas bioindicadores (Brown 1991; Noss 1990). Los grupos indicadores son conjuntos de organismos taxonómica y funcionalmente afines, que reúnen una serie de características, entre las cuales se pueden mencionar: **a)** ser un gremio importante en la estructura y funcionamiento del ecosistema, **b)** cierta sensibilidad y rápida respuesta a cambios antrópicos a diferentes escalas, **c)** contar con un buen nivel de conocimiento sobre su sistemática y **d)** presentar una amplia distribución geográfica y encontrarse en una gran variedad de hábitats (Favila & Halffter 1997; Halffter 1995; Halffter & Favila 1993; McGeoch *et al.* 2002; Noss 1990).

Los insectos son componentes significativos de gran importancia en los ecosistemas, principalmente por su abundancia y por las múltiples funciones que desempeñan, motivo por el cual son utilizados en las estrategias de monitoreo y conservación de la biodiversidad (McGeoch *et al.* 2002). Entre los coleópteros, los

escarabajos de la superfamilia Scarabaeoidea son uno de los grupos más reconocidos y utilizados (Favila & Halffter 1997; Halffter & Favila 1993; Morón 1997). Los escarabajos de la familia Melolonthidae (*sensu* Endrödi, 1966) están presentes en todas las regiones biogeográficas y comprenden 3.450 especies y 300 géneros en la región Neotropical (Morón 1997). Debido a sus particulares características, Morón (1997, 2014) propone emplear los melolontidos en los estudios de biodiversidad, ya que reúnen los atributos básicos requeridos para ser considerados un grupo indicador. Resalta que el grupo incluye un gran número de especies ecológicamente diversificadas; el nivel de conocimiento sobre su sistemática y ecología es aceptable, son fácilmente muestreados y sus muestreos están estandarizados.

Estos escarabajos tienen una importante variedad de roles en el funcionamiento de los ecosistemas. Muchas especies en estado larval procesan la madera depositada en el piso del bosque en descomposición (xilófagas), factor determinante para acelerar la circulación de energía almacenada durante años en los troncos (Morón 2001). También contribuyen con sus excrementos a la fertilización del suelo y reciclaje de materia orgánica (García de Jesús *et al.* 2016; Morón 2001; Romero-López *et al.* 2015). Los adultos por su parte tienen un papel significativo en los biomas terrestres, al actuar como reguladores del crecimiento de las poblaciones vegetales, limitando el crecimiento del follaje (fitófagos) y las raíces (rizófagos), participan en la polinización de numerosas angiospermas, y proveen de alimento a poblaciones de mamíferos, aves, anfibios y reptiles (Delgado *et al.* 2012; García-Montiel *et al.* 2003; Morón 1997). Estos escarabajos también tienen efectos perjudiciales, ya que las larvas de algunas son consideradas plagas agrícolas y afectan de manera significativa a cultivos de interés agroforestal (Buss 2006; Cherman *et al.* 2014b; Delgado *et al.* 2012; García-López *et al.* 2010; Morón 1997; Otavo *et al.* 2013; Steinbauer & Weir 2007).

Antecedentes y estado actual del conocimiento de Melolonthidae en Argentina

Una revisión del estado del conocimiento de Scarabaeidae (*sensu* Lawrence & Newton 1995) fue realizada por Ocampo & Ruiz-Manzanos (2008) quienes afirman que en Argentina se encuentran 160 géneros y más de 600 especies (recuento en el que se incluyen Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, y también las subfamilias Scarabaeinae

y Aphodiinae, entre otros). En lo que respecta a las subfamilias que nos competen en este estudio, Ocampo & Ruiz-Manzanos (2008) mencionan que Dynastinae está representada por 26 géneros y 93 especies, mientras que Rutelinae por 25 géneros y 72 especies. En lo que respecta a Melolonthinae, el catálogo de Evans & Smith (2005) incluye 31 géneros y 154 especies para nuestro país.

En nuestro país, Dynastinae cuenta con una revisión monográfica a nivel mundial y clave para las tribus, géneros y especies (Endrödi 1966, 1985), que contiene los elementos básicos para realizar trabajos alfa-taxonómicos. Por otro lado, en Argentina Rutelinae incluye dos componentes biogeográficos, uno netamente Neotropical y el otro Austral, mayoritariamente encontrados en bosque Subantártico y la Patagonia. Si bien para Rutelinae no existe una revisión mundial equivalente a la de Endrödi (1985), la bibliografía referida a la sistemática de la misma es abundante. Por otra parte, la subfamilia más heterogénea de todas es Melolonthinae, y a la vez la más diversa en nuestro país. La monofilia del grupo es discutible, mientras que la clasificación a nivel de tribu es confusa debido a la falta de consistencia de sus caracteres diagnósticos. Las descripciones de los géneros argentinos son escasas, y la mayoría han sido publicadas antes de 1940, por lo que hacen falta revisiones modernas para esclarecer su situación taxonómica.

Los estudios ecológicos referidos a la fauna argentina de Melolonthidae se encuentran prácticamente restringidos a especies cuyas larvas revisten importancia agrícola. La mayoría de estos trabajos fueron realizados por especialistas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), y se encuentran enfocados en métodos de control del “gusano blanco” que ataca cultivos de trigo, sorgo, girasol, papa y maíz (Aragón & Flores 2006; Boito *et al.* 2006; Bonivardo *et al.* 2013; Fava & Imwinkelried 2004; Frana 2005, 2007a; b). Entre las especies consideradas plagas por estos especialistas se encuentran *Diloboderus abderus* (Sturm), *Archophileurus vervex* (Burmeister), *Bothynus striatellus* (Fairmaire), *Anomala testaceipennis* (Blanchard), *Cyclocephala pútrida* Burmeister, *C. modesta* Burmeister, *C. signaticolis* Burmeister y *Philochloenia bonariensis* Bruch. Uno de los pocos estudios que no fue centrado en cuestiones agronómicas es el realizado por Di Iorio (2004); quien publica un extenso listado de especies de Melolonthidae, en su gran mayoría adultos, y las especies de plantas sobre las cuales se alimentan.

Argentina, debido a la falta de especialistas en el estudio de estos escarabajos, no cuenta con inventarios de especies actualizados. Los mismos son imprescindibles para conocer y valorar el patrimonio natural de una región, como también para tomar decisiones correctas a la hora de proponer estrategias de conservación de la fauna (Gotelli & Colwell 2001). Como sucede con todos los taxones hiperdiversos, un inventario integro de Melolonthidae resulta imposible. Por tales motivos, para que este sea lo más completo posible en una localidad determinada, se requiere la utilización de diferentes métodos de recolecta a efectos de obtener especies de distintos hábitos, como también considerar la influencia del efecto temporal, lo cual hace más propicia la captura de ciertas especies (Morón 1997). Por lo tanto, como menciona Halffter (1995), los inventarios son la forma de conocer la magnitud de la biodiversidad y a la vez parte de una larga tradición del hombre por controlar la naturaleza y sus bienes.

Breve síntesis sobre los Humedales

Los humedales son ecosistemas con una interfase entre ambientes acuáticos y terrestres, albergan comunidades de animales o plantas adaptadas a su dinámica hidrológica. Las áreas permanentemente secas incluidas en un humedal son de importancia fundamental para el mantenimiento de la integridad funcional y la biodiversidad del mismo (Junk *et al.* 2013).

De acuerdo a la Convención de Humedales, el término humedal hace referencia a los hábitats continentales, marinos o costeros, naturales o artificiales, permanente o periódicamente inundados, y que presentan, amplia variabilidad en el tiempo como en el espacio. Esta definición es ampliada a hábitats cuyo sustrato predominante es un suelo anegado no saturado, o saturado con agua, o cubierto con aguas someras, posee suelos donde dominan procesos anaeróbicos y vegetación hidrofítica. Intervienen en la regulación hidrológica, biogeoquímica y cumplen funciones ecológicas. Con respecto a esta última, tienen funciones específicas relacionadas a la producción primaria y secundaria, la provisión de hábitats, el mantenimiento de interacciones biológicas y de la biodiversidad, tanto a nivel genérico como específico, cada una de las cuales está relacionada con la provisión de bienes y servicios que son particulares a cada sistema de humedales (Ramsar Convention 2017).

En humedales fluviales el número de días en que están conectados es una medida muy importante. Las lluvias de verano producen las crecidas en muchos ríos subtropicales y tropicales, la época en que ocurren las crecidas, su magnitud, intensidad y estacionalidad son importantes para los humedales que están en las planicies de inundación de los grandes ríos.

Tiner (1999) menciona que los humedales pueden definirse de diferente manera según las especialidades de los investigadores involucrados en su estudio. De acuerdo a este autor, los edafólogos ponen el centro de atención en el tipo de suelo, caracterizado por ser pobremente drenados y frecuentemente inundados. La definición botánica enfatiza en la ocurrencia de ciertas especies de plantas y ciertas comunidades de plantas y las condiciones de humedad que permiten la colonización. Los biólogos que trabajan en vida silvestre centran su interés en la relación entre la fauna y las características del humedal, y en el caso de los peces los caracteres asociados con posturas de óvulos y cría de alevinos. La definición de los ingenieros civiles se focaliza en la condición de humedad del suelo, que determina las características para soportar la construcción de puentes, edificios u otras estructuras. Las actuales definiciones están mayoritariamente basadas en criterios biológicos porque fueron los profesionales en biología de vida silvestre o botánicos los primeros que reconocieron el valor que los humedales tienen para la sociedad en su estado prístino (Tiner 1999).

Durante siglos fueron considerados tierras marginales, fueron drenadas y recuperadas para afectarlas a la ampliación de áreas agrícolas o urbanas. Finalmente, en 1971 se aprueba en la ciudad iraní de Ramsar un tratado intergubernamental, la Convención sobre los Humedales, con el objetivo primordial de conservar y promover el uso racional de los humedales para contribuir a un desarrollo sostenible, actualmente 169 países han adherido a la misma. Argentina implementó la Convención sobre Humedales mediante la Ley Nacional 23919 sancionada en 1991, a la fecha el país cuenta con 22 Sitios Ramsar, que totalizan una superficie de casi 6 millones de hectáreas. Particularmente el Sitio Ramsar Humedales Chaco, por solicitud de autoridades jurisdiccionales, se incorporó a la Lista de Ramsar, como Sitio Ramsar N° 1366 y a nivel Nacional con el N° 13, el 2 de febrero de 2004 (Ramsar Convention 2017).

Objetivo General

Conocer la diversidad de escarabajos Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en tres ambientes típicos del Sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina.

Objetivos Específicos

- 1.** Describir los estados inmaduros (larvas y pupas) de melolóntidos, en particular especies cuya historia natural es poco conocida y proporcionar una clave para su identificación taxonómica.
- 2.** Conocer la riqueza, diversidad y estructura de los ensambles de escarabajos en tres ambientes con distinta complejidad vegetal (bosque, pastizal y palmar); y reconocer especies indicadoras de cada unidad ambiental.
- 3.** Estudiar el recambio de especies entre estos ambientes, y como estas distintas unidades de vegetación contribuyen a la diversidad regional (γ).
- 4.** Conocer la variación temporal de la estructura del ensamble de melolóntidos y evaluar la influencia de los factores abióticos en la riqueza de especies.

Hipótesis de Trabajo

1. Los caracteres larvales son más conservadores y por lo tanto más certeros e informativos filogenéticamente que la mayoría de las características morfológicas de los adultos. Se espera que, dentro de la misma tribu, las larvas de especies filogenéticamente más próximas, muestren una mayor proporción de caracteres en común que los de especies taxonómicamente más distantes.
2. La riqueza, diversidad y estructura de los ensambles de Melolonthidae varían entre ambientes con distinta cobertura y complejidad vegetal, debido a las diferencias en la abundancia y tipos de recursos presentes en cada uno de estos (alimento, refugio). Por lo tanto, se predice que en unidades de vegetación más complejas (y con mayor disponibilidad de nichos), el número de especies (S) y diversidad (1D y 2D) será mayor que en ambientes menos heterogéneos.
3. La especificidad de muchas especies a determinados ambientes, genera que cada uno de estos tenga ensambles con una composición particular; por lo tanto, al comparar ensamblajes pertenecientes a distintos ambientes se espera que el recambio de especies se mas elevado entre unidades de vegetación estructuralmente mas disimiles.
4. En un ambiente bien conservado (RNECB), el ensamble de Melolonthidae será estable en el tiempo, en especial en lapsos relativamente cortos (tres años). Se espera encontrar pocos cambios en la composición y estructura del ensamble en un gradiente temporal.

Área de estudio

El área de estudio está localizada al este de la provincia del Chaco ($26^{\circ}39' - 28^{\circ}00' S$; $58^{\circ}38' - 58^{\circ}12' O$) y comprende parte de los departamentos Bermejo, Primero de Mayo y San Fernando (Fig. 1). Se encuentra dentro de un área protegida de reconocimiento internacional, el Sitio Ramsar Humedales Chaco (SRHC). El límite norte del SRHC está definido por el cauce del río Bermejo, al sur limita con el paralelo 28° , al oeste con la Ruta Nacional N° 11 y al este con los cauces de los ríos Paraná y Paraguay, tiene una superficie de 508.000 hectáreas. Comprende la planicie de inundación de los ríos Paraná, Paraguay, Bermejo, Negro, Salado y numerosos tributarios, el paisaje posee rasgos singulares, tanto en su alta biodiversidad como en su dinámica dentro del ecosistema. Está sometido a un régimen de inundación anual y plurianual, cuya extensión y duración varían con el nivel alcanzado por los ríos durante su fase de aguas altas, principalmente el Paraná y el Paraguay (Brown et al 2012).

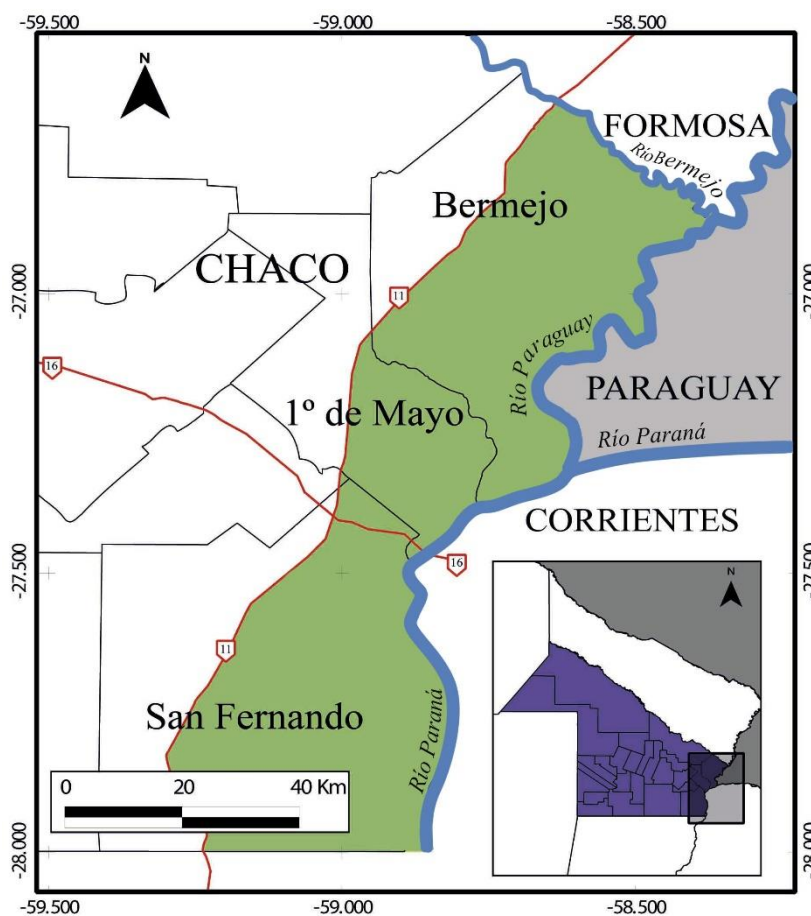


Figura 1: Ubicación del Sitio Ramsar Humedales Chaco (en verde), dentro de los departamentos Bermejo, Primero de Mayo y San Fernando.

Según el inventario de Humedales del Corredor Fluvial Paraná-Paraguay en el Sitio Ramsar Humedales Chaco (SRHC) se diferencian tres sistemas de paisajes de humedales: Humedales de los cursos encajados del abanico Bermejo-Pilcomayo, Humedales de la planicie aluvial del río Paraná entre Confluencia y Reconquista y Humedales de las Cuencas fluviales del Sudeste Chaqueño-Paranaense (Basterra *et al.* 2013; Giraudó *et al.* 2013; Poi & Galassi 2013).

Desde el punto de vista biogeográfico el área está situada en la región Neotropical, subregión Chaqueña, en el sector del Chaco Húmedo (Ginzburg & Adámoli 2006) o provincia de Chaco (Morrone 2001, 2014), Ecorregión Chaco Húmedo (Brown y Pacheco 2006). Esta región, junto a la Selva Paranaense y las Yungas son los tres biomas de mayor biodiversidad de la Argentina (Bucher & Chani 1998). De acuerdo a la más reciente clasificación de los ambientes naturales, el sitio Ramsar está incluido en la Ecorregión Chaco Húmedo, Subregión del Chaco de Bosques y Cañadas, (Complejo Oriental del Bajo Río Paraguay, Complejo del Chaco de Cañadas y Bosques, Complejo Dorsal oriental). El Complejo Oriental del Bajo Río Paraguay comprende los departamentos Bermejo, Primero de Mayo y San Fernando y el Complejo del Chaco de Cañadas y Bosques el extremo sudeste del departamento San Fernando, donde también una escasa extensión corresponde al Complejo Dorsal Oriental (Morello 2012). Una franja del SRHC corresponde a la Ecorregión Delta e islas de los ríos Paraná y Uruguay, Subregión Hidrosistemas de Planicies de Inundación (Complejo Bajo Paraguay y Complejo Paraná Medio), los Complejos Bajo Paraguay y Paraná Medio incluyen el valle de inundación de los ríos homónimos que se extiende a lo largo de los tres departamentos mencionados, al Este de la Ecorregión Chaco Húmedo (Matteucci 2012).

Las unidades de vegetación se distribuyen siguiendo el gradiente de altitud, que varía desde 14 m hasta 65 m en las partes más altas. Entre las unidades de vegetación se destacan las selvas en galería, los bosques bajos inundables con especies adaptadas para soportar inundaciones prolongadas, pajonales en los valles de los ríos, palmares, arbustales y en las áreas más deprimidas una extensa cobertura de vegetación flotante (Adamoli *et al.* 2008). La ecorregión del Chaco Húmedo es una llanura plana, con escasa pendiente con franjas de tierras altas, los albardones, donde dominan los tipos de vegetación con bioformas arbóreas, tales como selvas de ribera, bosques altos de albardones y monte fuerte, ñandubaizales de *Prosopis affinis* Spreng., algarrobales y bosques abiertos de quebracho.

Entre los ambientes se destacan las selvas en galería, los bosques bajos inundables con especies adaptadas para soportar inundaciones prolongadas, pajonales en los valles de los ríos, palmares, arbustales y en las áreas más deprimidas una extensa cobertura de vegetación flotante (Adamoli *et al.* 2008). Los albardones más elevados y con mejor drenaje están ocupados por bosques inundables pluriespecíficos que bordean los cursos de agua en franjas de 10-30 m de ancho, sólo afectados por las inundaciones de mayor magnitud. Estos bosques están compuestos por varios estratos de timbó blanco (*Albizia inundata* Mart.), granadillo (*Banara arguta* Briq.), ambay (*Cecropia pachystachya* Mart. ex Miq.), uña de gato (*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg.), sangre de drago (*Croton urucurana* Baill.) y laurel (*Nectandra angustifolia* Schrad.) (Casco 2008). En alturas intermedias hay bosques abiertos de quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.) o montes fuertes dominados por quebracho colorado acompañado por quebracho blanco. Los bosques mixtos o bosques altos presentan numerosas especies, aumentando su riqueza hacia el norte. Entre las principales especies aparecen el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis* D. Parodi), el urunday (*Myracrodruon urundeuva* M. Allemão), el timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong), el guayaibí (*Cordia americana* L.), el marmelero (*Ruprechtia laxiflora* Meisn.), el palo piedra (*Diplokeleba floribunda* N.E.Br.), el lapacho (*Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Mattos) y el alecrín (*Holocalyx balansae* P. Micheli). En los valles hay sabanas de algarrobo negro (*Prosopis nigra* Griseb.) o algarrobales, flanqueados por vegetación herbácea, donde se destacan especies tales como *Eriochloa montevidensis* Griseb., *Sporobolus pyramidatus* (Lam.), *Sesuvium portulacastrum* L., etc.

Los palmares ocupan planicies con baja pendiente y están dominados por palma caranday (*Copernicia alba* Morong), en un único estrato de 8-12 m de alto (Casco 2008) y un estrato herbáceo dominado por *Spartina spartinae* (Trin.) Merr., *Coleataenia prionitis* Ness, *Leptochloa chloridiformis* (Hack.), *Sporobolus pyramidatus* (Lam.) Hitchc. y *Leptochloa fusca* L. En las áreas mejor drenadas, dominan *Sorghastrum setosum* (Griseb.) Hitchc., *Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze, *Leptochloa chloridiformis* Parodi mientras en las más bajas, dominan los pajonales de *Paspalum intermedium* Morong & Britton, *S. spartinae*, *C. prionitis* y *Andropogon lateralis* L. (Ginzburg & Adámoli 2006). Todos estos ambientes alojan especies de linaje amazónico que coexisten con elementos de tipo chaqueño. Esta complejidad del paisaje proporciona múltiples hábitats que son colonizados por mamíferos, aves, reptiles y artrópodos

conformando una red trófica particular, que tienen una alta riqueza de especies y cuya abundancia está regulada por el pulso de las crecientes y estiajes (Beltzer & Neiff 1992).

El SRHC por su alta diversidad, queda incluido en un área prioritaria para la conservación de la biodiversidad y desarrollo sustentable del Gran Chaco (The Nature Conservancy 2005). Sin embargo, las ecorregiones incluyen solo dos Áreas Protegidas, una bajo jurisdicción federal de la Administración de Parques Nacionales, la Reserva Educativa Colonia Benítez de tan sólo 7 hectáreas (Chebez 2005), y la Reserva Privada Natural Los Chaguares que ocupa 19 hectáreas, ambas en el departamento 1° de Mayo, tal como lo resaltan Ginzburg & Adámoli (2006), es evidente el déficit de áreas efectivamente protegidas, las cuales resultan insuficientes para el resguardo de la integridad ecológica de este humedal.

El clima es Subtropical húmedo sin estación seca definida y en función de la temperatura se describe como mesotermal (Morello 2012) caracterizado por una estación estival calurosa. La temperatura media anual es de 21°C, los valores medios de temperatura en el mes más cálido (enero) es de 28°C, con máximas absolutas de 44,9 °C y en el mes más frío (julio) de 18°C, y las mínimas absolutas de -3 °C, con un período libre de heladas que oscila entre 300 a 350 días (Bruniard 1999). El SRHC engloba la isohieta de 1250 mm de precipitación anual, el régimen de precipitaciones presenta promedios anuales de entre 1100-1600 mm, con mayor concentración en el período estivo otoñal, entre los meses de octubre y abril (Ginzburg & Adámoli 2006).

Los suelos del área forman parte de los grandes abanicos aluviales de la Llanura Chaqueña, por lo que pueden definirse como sedimentarios de origen fluvial y lacustre, intensamente influidos por la dinámica de los ríos Paraná y Paraguay. Se diferencian suelos de tres órdenes Alfisoles, Molisoles y Entisoles (Maccarini *et al.* 1995). Los Alfisoles son los suelos de mayor distribución en la Ecorregión del Chaco Húmedo, se caracterizan por una textura franco arcillosa. Estos suelos presentan limitaciones para el crecimiento de las plantas debido a su alto contenido de sodio, su elevada salinidad, buena capacidad de retención de agua y la moderada permeabilidad (Ledesma 1995). En algunas áreas el mayor contenido de arcilla dificulta el drenaje, sin embargo, son buenos suelos agrícolas y aptos para la producción de pasturas.

Entre las actividades productivas, la predominante es la ganadería, la cual se practica de forma extensiva con pasturas naturales. Debido a las tierras bajas y anegables que están gran parte del año con excedente hídrico, la mayor superficie tiene suelos de baja capacidad de producción agrícola que no ha tenido un importante desarrollo. Se identifican núcleos agrícolas en tierras altas situadas sobre los albardones de los ríos. El cultivo más importante y representativo es el arroz (Basterra *et al.* 2013), y en explotaciones minifundistas se destaca la agricultura de subsistencia. Los palmares de *C. alba* en la mayor parte de su área de distribución han sido transformados antrópicamente en sabanas palmares por acción del fuego y del ganado (Morello *et al.* 2012)

El área más poblada corresponde a la ciudad de Resistencia y las que la rodean (Fontana, Barranqueras y Puerto Vilelas), localizadas en el departamento San Fernando, donde conviven 400.000 habitantes, casi el 40% del total que habita el territorio provincial (INDEC 2010), la densidad poblacional disminuye hacia los extremos sur y norte del SRHC. La deforestación y sobre-explotación de los bosques, que condujeron al agotamiento de grandes extensiones de quebrachales, la sobrecarga ganadera, el drenaje y la canalización de los humedales, así como la cacería furtiva, produjeron importantes grados de fragmentación y deterioro (Ginzburg & Adámoli 2006) y son los principales problemas de conservación. Además de la urbanización, las canalizaciones, la construcción de infraestructura vial, el desarrollo de actividades productivas contribuye a la fragmentación acentuada en el SRHC.

Capítulo II: Estadios inmaduros de Melolonthidae



Leucothyreus homonymus Ohaus, 1917

Introducción General

Las larvas de melolóntidos son del tipo oligópoda, subtipo escarabeiforme según la clasificación de tipos de estados inmaduros propuesta por Costa & Ide (2006). Las mismas, son conocidas comúnmente como “gusanos blancos” y taxonómicamente incluye a los escarabajos de la familia Melolonthidae (Dynastinae, Rutelinae y Melolonthinae) y Cetoniidae (Cherman & Morón 2014). En general, sus larvas tienen como característica un cuerpo robusto en forma de “C”, que puede variar de 3 a 90 mm de largo, y un peso fresco de 0,05 a 27 g (Morón 2001). La cabeza tiene mandíbulas robustas, proyectadas hacia abajo, tres pares de patas bien desarrolladas y un par de antenas de tres o cuatro segmentos (Ritcher 1966). Se distinguen tres segmentos torácicos y diez segmentos abdominales; en las pleuras del protórax y de los ocho primeros segmentos abdominales se abren espiráculos en forma de C o arriñonada (Fig. 1).



Figura 1. Tercer estadio larval de *Phileurus valgus* (Olivier, 1789), cuerpo entero en vista lateral.

La duración del ciclo biológico de los melolóntidos es variable, como así también el tiempo que transcurre entre una generación y otra, el cual depende de la especie y el entorno ecológico (Morón 2001; Richter 1958; Romero-López *et al.* 2010). El ciclo completo puede variar de algunos meses a varios años (Morón 1997; Ritcher 1966; Šípek 2010). El ciclo de vida de estos insectos se compone de un estado de huevo, tres estadios larvales, una fase de pupa, y la etapa adulta (Fig. 2).

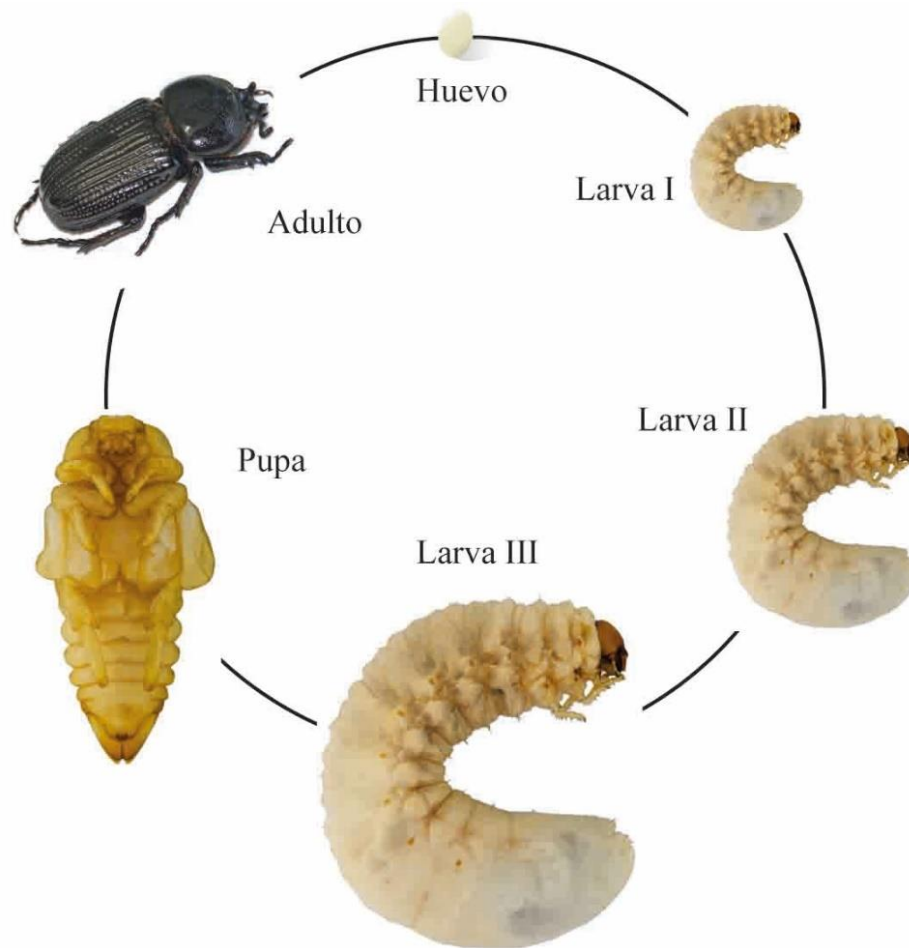


Figura 2. Ciclo de vida de *Phileurus valgus* (Olivier, 1789).

Las larvas de los Melolonthidae muestran una diversidad funcional considerablemente amplia, ya que se conocen especies rizófagas, saproxilófagas y facultativas, así como especies asociadas con hormigas y termes, por lo que ocupan los niveles tróficos de consumidores primarios y secundarios y degradadores, tanto generalistas como especializados (Morón 1997, 2001). Por otro lado, estos organismos son capaces de habitar con mayor o menor éxito en todos los tipos de suelos conocidos, incluyendo los inundables (Morón 2001; Romero-López *et al.* 2015).

Las larvas de melolóntidos ofrecen importantes beneficios ecológicos al suelo ya que pueden consumir de 45 a 80 veces su peso en raíces o materia orgánica para completar su desarrollo (Morón 2001). Debido a esta capacidad de consumo y su comportamiento similar a las lombrices geófagas, estas larvas son consideradas como ingenieros del suelo, ya que llegan a recircular proporciones importantes de materia orgánica, se estima que por cada gramo de larva presente en el suelo se procesa un promedio de 63 g de substrato y se reciclan casi 60 g que resultan en excrementos enriquecidos con bacterias o productos nitrogenados de fácil asimilación (García de Jesús *et al.* 2016; Morón 2001; Romero-López *et al.* 2010). Además, sus desplazamientos continuos incrementan la porosidad, la infiltración de agua y la aireación (Romero-López *et al.* 2010). Las larvas de *Bothynus* sp. (Dynastinae: Pentodontini) pueden construir galerías con una profundidad entre 0,4 y 1,28 m. mientras que las de *Diloboderus abderus* (Sturm) (Dynastinae: Pentodontini), construyen hasta 73 galerías verticales/m² con 1,8 cm de diámetro (Romero-López *et al.* 2010). En un estudio realizado por Romero-López *et al.* (2015) se comparó la tasa de infiltración de agua en suelo en tres tratamientos: *a*- suelo con larvas de *Ancognatha falsa* Arrow (Dynastinae: Cyclocephalini), *b*- suelo con adultos de lombrices de *Pontoscolex corethrurus*, y *c*- el tratamiento control. Los resultados mostraron que la tasa de infiltración fue significativamente más alta en el suelo con actividad de *A. falsa* que en el resto de los tratamientos.

No obstante, a pesar de sus destacadas acciones tanto benéficas como perjudiciales, el conocimiento sobre la taxonomía de los estados inmaduros de escarabajos, es escasa a nivel mundial (Morón 1993; Šípek 2010; Verdú *et al.* 2004). La información de los estadios inmaduros del orden Coleoptera en general, representa tan solo alrededor del 2% de las especies conocidas (Lawrence 1999). A modo de ejemplo, la tribu Gymnetini (Cetoniidae) cuenta con más de 150 especies en toda América, no obstante, solo los inmaduros de 18 especies (12%) se encuentran descritos (Vanin & Costa 1984), y a nivel mundial sólo se conocen las larvas de 61 (2%) de las 3.100 especies formalmente descritas en de Cetoniidae (Orozco & Pardo-Locarno 2004). Así mismo y a pesar de los esfuerzos de Morón (1993) para describir y analizar los caracteres pupales en varios grupos, las pupas de la mayoría de las especies son desconocidas.

Algunos especialistas en este campo de investigación (Micó *et al.* 2001; Morón 2001; Ritcher 1966) sostienen que los escasos avances en esta área se deben principalmente a tres razones:

- 1) Las dificultades para relacionar las larvas con los adultos, debido a que se requiere implementar un protocolo estricto para alcanzar con cierto éxito la cría de las larvas en cautiverio (tiempo, alimento y hábitat, condiciones de temperatura y humedad), o un meticuloso trabajo de campo para obtener datos necesarios para asociar la larva, la pupa y el imago.
- 2) La complejidad de la morfología larvaria, y de los vocablos utilizados para nominar a los caracteres morfológicos, los que son sustancialmente diferentes al que se emplea en el trabajo taxonómico con los adultos.
- 3) La idea común de que el complejo “gusanos blancos” es una entidad única o con escasa diversidad.

En general, la mayor parte de los estudios referidos a insectos edafícolas se han realizado con especies consideradas plagas y se aplicaron a estrategias de control. Desafortunadamente, la similitud morfológica entre las larvas de distintas especies y las limitaciones que existen en la identificación de los estados inmaduros genera que se apliquen medidas de control que afectan a especies que no son plagas (Cherman *et al.* 2014a). Por lo tanto, un diagnóstico errado conlleva a realizar planes de manejo que alteran y desestabilizan las intrincadas relaciones ecológicas de estos insectos edafícolas, dando como resultado un control a largo plazo insatisfactorio, pudiendo favorecer la multiplicación y la dispersión de otras especies, aún no confirmadas como plagas (Morón 2004b; Solís & Morón 1998).

Por otro lado, las larvas de insectos endopterigotas difieren significativamente de los adultos en términos de morfología, hábitats que ocupan, y hábitos alimenticios para evitar la competencia con los adultos (Šípek 2010). Muchos autores utilizaron caracteres larvales solos, en combinación con caracteres morfológicos de adultos o con datos moleculares a fin de poder recuperar la filogenia de varios grupos dentro del orden Coleoptera, (Archangelsky 1998; Grebennikov & Newton 2009; Kiselyova & Mchugh 2006); y dentro del orden Scarabaeoidea en particular (Micó *et al.* 2008; Sípek *et al.* 2009; Šípek *et al.* 2016; Smith *et al.* 2006). Se espera que los caracteres larvales sean más conservadores y por lo tanto más certeros e informativos filogenéticamente que la

mayoría de las características morfológicas de los adultos (Archangelsky 1998; Verdú *et al.* 2004). Desafortunadamente, muchas descripciones de los estadios preimaginales se originan en trabajos antiguos, los cuales son considerablemente breves y contienen un número reducido de caracteres, por lo tanto, su utilidad para análisis filogenéticos modernos es muy limitada. Sin embargo, en los últimos años ha habido un interés creciente en estudiar las etapas inmaduras de muchos escarabajos, con el fin de proporcionar datos para resolver algunos de los complejos problemas taxonómicos presentes en el grupo (Morón *et al.* 2016; Orozco & Pardo-Locarno 2004; Šípek 2010).

De esta manera, sobre la base de la importancia de los estudios preimaginales de estos escarabajos, tanto ecológica (mejoramiento en la aireación y filtración del suelo; recirculación de materia orgánica; perjuicios en los agroecosistemas), como taxonómica (identificación taxonómica de especies filogenéticamente próximas; limitada información para la identificación de los estados inmaduros), el objetivo de este capítulo es describir la morfología de larvas y pupas de tres especies de Scarabaeoidea:

- ***Phileurus valgus* (Olivier, 1789)** (Melolonthidae: Dynastinae: Phileurini)
- ***Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819)** (Cetoniidae: Cetoniinae: Gymnetini)
- ***Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy, 2004** (Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini)

Además, se aporta información sobre la biología e historia natural de estos taxa y se proporciona para las dos primeras especies una clave para la identificación de los estadios larvales de las especies descritas hasta el momento.

Materiales y métodos

La obtención de las larvas y pupas de la superfamilia Scarabaeoidea (Melolonthidae y Cetoniidae) se realizó mediante dos tipos de procedimientos:

1. Obtención directa en el campo. Durante las salidas al campo se procedió a realizar muestreos en los distintos sustratos donde las larvas de Melolonthidae comúnmente se desarrollan, tales como troncos de árboles descompuestos, huecos en árboles, materia orgánica del suelo, bajo estiércol seco, y nidos tanto de hormigas como de termitas (Micó *et al.* 2008; Neita *et al.* 2006; Orozco & Pardo-Locarno 2004). Las larvas obtenidas fueron debidamente etiquetadas y transportadas al laboratorio en recipientes de plástico junto al sustrato en donde fueron encontradas.

Las larvas que se mantuvieron vivas fueron depositadas individualmente en recipientes plásticos de 1 litro, con una capa de sustrato de al menos 5 cm de profundidad. Este procedimiento se realizó con el fin de recrear el ambiente donde la larva fue encontrada. En los casos en los que el sustrato obtenido en campo no fue suficiente, se agregó sustrato de similares características. Los especímenes se mantuvieron en el laboratorio a temperatura y humedad ambiente (20-25°C; 60% HR.) y un fotoperiodo natural (13 horas de luz, 11 horas de oscuridad). Las larvas fueron criadas hasta los estadios de larva III, pupa y adulto. En los casos en los que las larvas no eran encontradas asociadas a los imagos, la identificación de las larvas a nivel específico se realizaba al emerger los mismos.

2. Cría de adultos en laboratorio. Entre las especies descritas en este capítulo, los adultos de *Phileurus valgus* fueron los únicos criados en cautiverio. Los que se recolectaron mediante trampas de luz y se transportaron al laboratorio, donde se seleccionaron parejas que fueron depositadas en terrarios (25 x 15 x 18 cm) con una capa de suelo de 5 cm de profundidad y madera de palma en descomposición. Los adultos se alimentaron con croquetas de alimento balanceado para gatos y se mantuvieron en el laboratorio con las mismas condiciones de temperatura, humedad y fotoperiodo que las descritas en el punto anterior. Luego de la cópula y ovipostura, a partir del momento de la eclosión de la larva del primer estadio se inició el periodo de seguimiento de los subsiguientes estados inmaduros.

El seguimiento del estado de las larvas se realizaba con una periodicidad de tres a siete días, dependiendo de la fenología de cada especie. Mediante este procedimiento era posible realizar un seguimiento aproximado del ciclo de vida, y las etapas en las que se encontraban las distintas especies.

Fijación y conservación

Las larvas y pupas utilizadas para el estudio morfológico fueron sacrificadas por inmersión en agua hirviendo durante 20 segundos. La cantidad de material fijado dependió asimismo del estadio de las larvas, ya que para la descripción de las especies se utilizan preferentemente las del último estadio (LIII). Luego de fijarlas, se procedió a su conservación en frascos herméticos con alcohol al 70% y permanecieron adecuadamente etiquetadas hasta el momento de su estudio y descripción. Todos los especímenes se encuentran depositados en la colección de la Cátedra de Biología de los Artrópodos, Departamento de Biología, Universidad Nacional del Nordeste.

Descripción e ilustración

Los términos y caracteres utilizados en la descripción de las larvas y pupas están basados en Ritcher (1966), y posteriores estudios de autores de referencia (Micó *et al.* 2001; Morón 1987; Morón & Ratcliffe 1990; Neita & Ratcliffe 2010; Ratcliffe & Skelley 2011; Verdú & Galante 1999). Las ilustraciones se realizaron mediante fotografías, las cuales fueron tomadas con una cámara digital Canon EOS T3i montada en un microscopio binocular Leica EZ4. Para la edición de estas imágenes se utilizaron los programas Combine ZP, Adobe Photoshop CS 6 y Adobe Illustrator CS 6.

Se confeccionaron además para las dos primeras especies, claves de determinación dicotómicas basadas en caracteres anatómicos visibles mediante lupa binocular a fin de poder identificar las larvas estudiadas. Las mismas se realizaron con base en claves realizadas en estudios previos, las cuales fueron modificadas para incluir las nuevas especies descritas. Los trabajos de referencia de cada especie se mencionan en su respectiva descripción.

Descripción de la pupa y re descripción del estadio tercer de *Phileurus valgus* (Olivier, 1789) (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Phileurini) con notas sobre su biología y una clave para las larvas conocidas de Phileurini del Nuevo Mundo

Artículo publicado: Ibarra-Polesel, M.G., Valle, N.G., Neita-Moreno, J.C. & Damborsky, M.P. (2017b) Description of the pupa and redescription of the third instar of *Phileurus valgus* (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini). *Zootaxa* 4290, 571–580.

Introducción

El género *Phileurus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) incluye actualmente 31 especies distribuidas desde el centro de los Estados Unidos hasta el sur de América del Sur y las islas del Caribe (Grossi & Saltin 2014; Ratcliffe 2011). Los adultos de *Phileurus* se caracterizan por un clípeo agudamente acuminado; lado externo de las mandíbulas sin dientes; presencia de cuernos o tubérculos en la cabeza situados cerca de los márgenes laterales; pronoto con un surco longitudinal, tubérculo apical y una fóvea subapical o área en declive; y el margen apical de la metatibia con uno o dos dientes grandes (Ratcliffe & Cave 2006).

Phileurus valgus (Olivier) es una especie común, que se conoce desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina y el Caribe (Endrödi 1985; Ratcliffe 2011). Endrödi (1985) reconoció tres subespecies de *P. valgus*: *P. valgus valgus* (Olivier) que se encuentra desde el sur de los Estados Unidos hasta Colombia y Venezuela; *P. valgus meridionalis* Kolbe que extiende de Colombia a Argentina, y *P. valgus antillarum* Bates que se encuentra en las Antillas. Sin embargo, Ratcliffe y Cave (2015) afirman que la separación de Endrödi de las poblaciones "norteña", "meridional" y "caribeña" en tres subespecies diferentes parece arbitraria y sin justificación, porque no hay diferencias morfológicas entre ellas.

La larva de *P. valgus* fue previamente descrita por Ritcher (1966) bajo el nombre de *P. castaneus* (Haldeman). Sin embargo, la descripción original es breve y se basa sólo en la exuvia larval de un ejemplar del tercer estadio (Fig. A), por lo tanto, la variación intraespecífica es desconocida. También se han descrito estadios inmaduros de otras dos especies, *Phileurus affinis* (Burmeister) y *Phileurus didymus* (Linnaeus) (Morelli 1990; Ritcher 1966, respectivamente).

Genus *Phileurus* Latreille

Phileurus castaneus Hald., Third-Stage Larva

This description is based on the following material and reprinted from my 1944 bulletin :

Cast skin of one third-stage larva collected by P. O. Ritcher in August 1943, at Lexington, Kentucky, from a cavity in a dead basswood tree. Reared adult determined by E. A. Chapin of the United States National Museum.

Maximum width of head capsule of third-stage larva about 4.35 mm. Frons with small, shallow pits scattered sparsely and irregularly over the anterior two thirds. Exterior frontal setae probably consisting of a single seta on each side. A single posterior frontal seta on each side. Anterior frontal setae absent. Left lateral margin of labrum (and epipharynx) somewhat angulate; right lateral margin rounded. None or perhaps a very few sensilla interspersed among the setae of the chaetopariae. Inner margin of left mandible, distad of the molar area, with a small tooth. Maxilla with a row of about 7 truncate stridulatory teeth and an anterior truncate process which is twice as broad as a stridulatory tooth. Last segment of antenna with 2 dorsal sensory spots. Dorsa of abdominal segments 7 to 9 each bearing a number of short setae and in addition 2 sparsely set, transverse, widely separated rows of long, slender setae. Palidia absent. Claws each with 2 setae.

Figura A: Extraído de Ritcher, P. O. (1966) *White grubs and their allies*; página 144

La historia natural de las especies de *Phileurus* es en gran parte desconocida. Tanto los adultos como las larvas han sido recolectados dentro de troncos y tocones en descomposición, donde se alimentan de madera, hongos o depredan otros insectos (Ratcliffe 2011). Velázquez *et al.* (2006) observaron el hábito depredador de *P. valgus* y citan a esta especie como un enemigo natural del gorgojo del agave (*Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal, Coleoptera: Curculionidae). Los adultos de *Phileurus* también se han encontrado en los nidos de hormigas (Alves-Oliveira *et al.* 2016; Deloya 1988). La mayoría de las especies se encuentran típicamente en bosques de tierras bajas, pero también se han registrado en bosques de hasta 1850 m de altitud (Ratcliffe & Cave 2006; Ratcliffe & Skelley 2011). Los adultos son fácilmente atraídos por las luces en la noche.

Los objetivos de este estudio fueron: 1) describir las etapas de larva y pupa de *P. valgus*, 2) contribuir al conocimiento de la historia natural y ciclo de vida de esta especie, y 3) proporcionar una clave para larvas del tercer estadio de Phileurini del Nuevo Mundo.

Materiales y Métodos

Los especímenes se recolectaron en un palmar de *Copernicia alba* Morong (Arecaceae) (27°26'31.2 "S, 58°53'13.61" W) ubicado en Puerto Antequera, Departamento Primero de Mayo, provincia de Chaco, Argentina. Durante el período de captura, las temperaturas máximas absolutas se registraron el 17 de octubre de 2014 (44,4°C) y el 11 de enero de 2015 (38,4°C), mientras que la mínima absoluta fue en julio de 2015 (-0,6°C). Durante el período de estudio, la cantidad de lluvia caída fue de 1157 mm. Los datos históricos (1968-2015) referentes a la temperatura media y las precipitaciones fueron los registrados por la estación meteorológica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (2017).

Los estípites caídos fueron revisados y aquellos con especímenes de *P. valgus* fueron marcados y monitoreados mensualmente desde septiembre de 2014 hasta agosto de 2015. Como se mencionó anteriormente, algunos de estos especímenes fueron llevados al laboratorio. La descripción se basa en un ejemplar del primer estadio, tres del segundo estadio, once del tercer estadio, dos pre pupas y cinco pupas. La identificación de los especímenes inmaduros se determinó posteriormente con la emergencia de los adultos.

La clave para larvas del tercer estadio de Phileurini del Nuevo Mundo se basa y modifica a partir de estudios previos (Albertoni *et al.* 2014; Morelli 1990; Neita & Ratcliffe 2010, 2011; Ocampo & Morón 2004; Ratcliffe & Skelley 2011; Ritcher 1966; Vanin *et al.* 1983). La larva de *Platyphileurus felscheanus* Ohaus no está incluida en la clave, ya que Albertoni *et al.* (2014) transfirió *Platyphileurus* Ohaus de la tribu Phileurini a Oryctini.

Resultados. Descripción del tercer estadio de la larva de *Phileurus valgus* (Olivier, 1789) (Figs. 1–14)

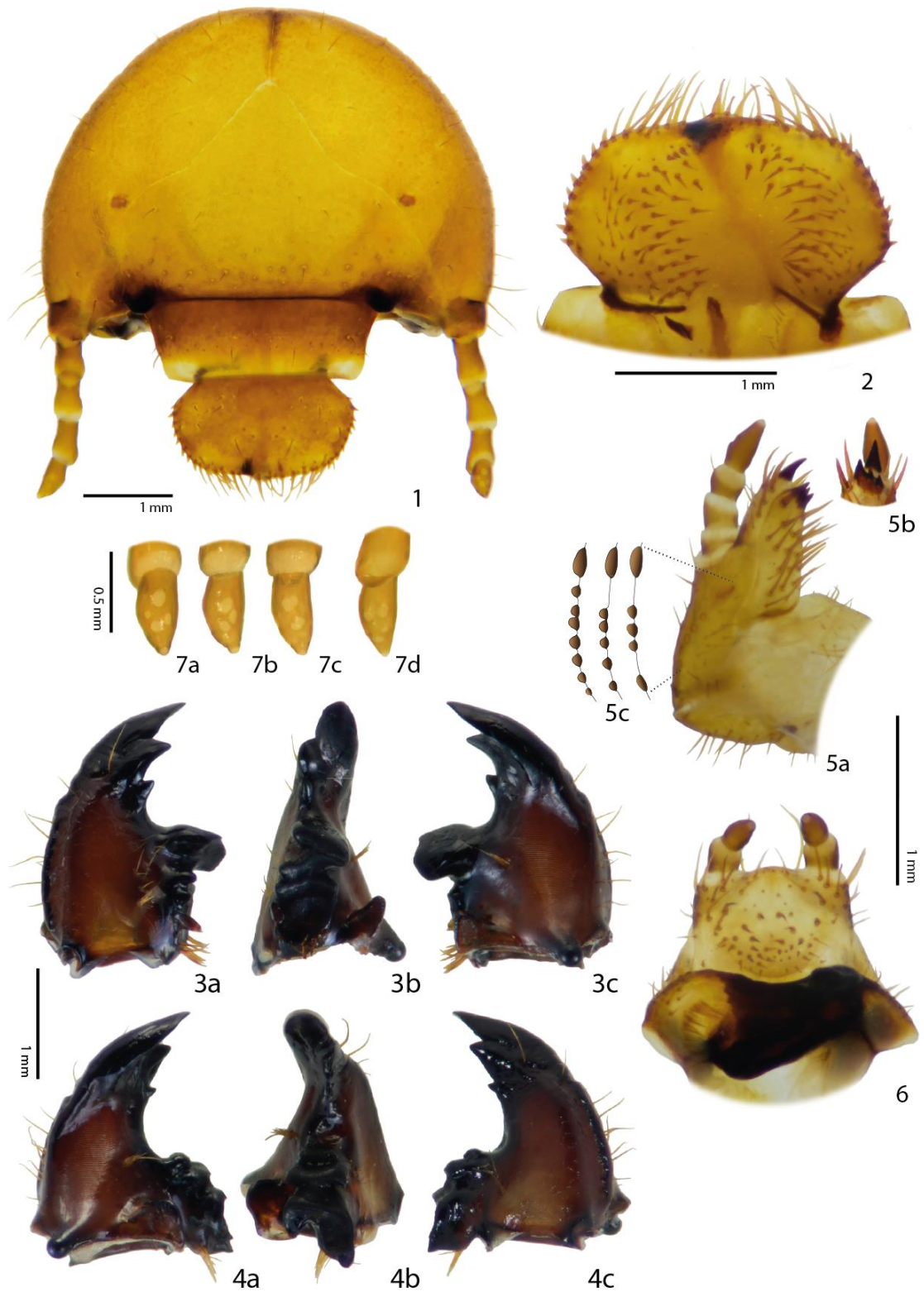
Longitud dorsal del cuerpo 74,9 mm, ancho 10,7 mm, peso 2,9 g. **Cráneo** (Fig. 1): Ancho de la cápsula cefálica 4,6-5,1 mm. Color marrón amarillento/marrón anaranjado. Superficie con arrugas y un fino achagrinado. Frente con puntos pequeños y poco profundos, escasos e irregularmente dispuestos sobre el tercio anterior. Suturas epicraneal, frontal y clypeofrontal evidentes.

Frente (Fig. 1): Superficie con 4 sedas frontales anteriores y 1–2 cerdas frontales exteriores; cada ángulo anterior con 1–2 cerdas y 4–6 sedas frontales posteriores. Superficie craneal restante con 4-6 sedas dorsoepicraniales en cada lado, 24–30 sedas epicraniales distribuidas irregularmente o en hilera, y 3 sedas paraocelares en cada lado. Stematta ausente.

Clípeo (Fig. 1): Forma trapezoidal. Superficie de postclípeo marrón amarillento, bien esclerotizada, con puntuaciones más pequeñas que las de la frente; con 2 sedas centrales y 2 sedas laterales en cada lado. Superficie de preclípeo marrón claro y sin puntuaciones.

Labro (Fig. 1): ligeramente asimétrico, con algunas puntuaciones discales similares a las del postclípeo, con 12 sedas labrales posterolaterales, 1 seta lateral en cada lado y 2 sedas centrales.

Epifaringe (Fig. 2): Forma transversalmente suboval, asimétrica, margen lateral izquierdo y derecho de forma angular. Proceso haptomeral prominente y entero. Chaetoparia derecha con 59 sedas; izquierda con 51 sedas; con algunas sensilas entre las sedas. Acroparia con 22 sedas rectas, largas y gruesas; corypha con 8 sedas largas y esbeltas; acanthoparia derecha e izquierda con 6–9 sedas cortas, curvas, con forma de espinas. Pedium más largo que ancho, sin sedas. Dexiotorma estrecha, alargada; laeotorma ligeramente más corta que dexiotorma. Epitorma curvada en disco del pedium, pternotorma redondeada. Dexiophoba y laeophoba ausentes; haptolachus con 5-8 pequeñas sedas alargadas. Placa esclerotizada del nesium derecho delgada y aguda en el ápice. Cono sensitivo del nesium izquierdo representado por placa longitudinal, bien esclerotizada y con algunas sensilas laterales. Crepis poco definido.



Figuras 1–7. *Phileurus valgus*, tercer estadio **1)** Cabeza envista frontal; **2)** epifaringe; **3)** mandíbula izquierda, vista dorsal (a), vista lateral (b), y vista ventral (c); **4)** mandíbula derecha, vista ventral (a), vista lateral (b), y vista dorsal (c); **5)** maxila izquierda en vista dorsal (a), ápice de la mala mostrando las uñas (b), y dientes estriduladores de la maxila (c); **6)** vista dorsal del labio; **7)** segmento terminal de la antena en vista dorsal, con cuatro (a), tres (b), y dos (c) puntos sensoriales y vista ventral del ultimo antenómero (d).

Mandíbula izquierda (Fig. 3a–c): Forma falciforme. Región incisiva con 4 dientes, diente apical (S1 + S2 fusionado), separado de S3 por la muesca incisiva, S4 por debajo de la muesca postincisiva. Scrobis con 6-9 sedas esbeltas y largas. Acia bien desarrollada, afilada, con 3 sedas baso laterales. Superficie dorsal con 1 seta larga y robusta a nivel de la muesca S3-S4; área dorsomolar con fila de 3-4 sedas robustas, moderadamente largas. Preartis evidente, cóncavo. Superficie ventral con área estriduladora alargada-oval formada por 54 crestas subparalelas estrechamente separadas. Proceso ventral bien desarrollado, redondeado, con muchas asperitas. Brustia con 7-10 cerdas robustas y largas. Área molar con 3 lóbulos, primer lóbulo molar (M1) grande. Postartis grande, redondeado.

Mandíbula derecha (Fig. 4a-c): Forma falcada. Área incisiva con diente apical (S1 + S2 fusionado), separado de S3 por la escotadura incisiva, S4 por debajo de la muesca postincisiva. Scrobis con 5-8 sedas esbeltas y largas. Superficie dorsal con 2 cerdas gruesas y largas a nivel de S3 y S4; área dorsomolar con fila de 3 a 6 sedas. Preartis evidente, cóncavo. Superficie ventral con área estriduladora alargada-oval formada por 52 crestas subparalelas, estrechamente separadas. Área molar con un mechón de 8-11 sedas molares ventrales. Proceso ventral bien desarrollado, ampliamente redondeado, con muchas asperitas. Brustia con 8-12 cerdas gruesas y largas. Calyx grande, corona molar con 3 lóbulos grandes. Postartis grande y redondeado.

Maxila (Fig. 5a): Galea y lacinia fusionadas, formando una mala. Galea con 6 a 9 cerdas fuertes y 1 uncus bien desarrollado en el ápice, aproximadamente 0,6 veces el largo del último segmento del palpo maxilar. Lacinia con muchas cerdas fuertes y 3 unci fusionados en sus bases (Fig. 5b). Palpo maxilar con 4 palpómeros, palpómero 4, dos veces mayor que palpómero 3. Área estriduladora formada por 4-7 dientes romos y truncados y un amplio proceso anterior truncado (Fig. 5c). Cardo sub rectangular.

Labio (Fig. 6): Escleroma hipofaríngeo asimétrico, medialmente cóncavo; lado derecho con proceso bien desarrollado, apical y truncado; lado izquierdo con proceso posterior bien desarrollado. Glossa con 26-30 sedas largas y 28-30 sedas cortas. Lóbulo lateral izquierdo con 14-16 sedas delgadas, moderadamente largas; lóbulo lateral derecho con 8-12 sedas delgadas, moderadamente largas. Margen izquierdo con fila de 22-28 sedas robustas, moderadamente largas, dirigidas hacia el centro del escleroma y 8 sedas cerca de la base del escleroma.

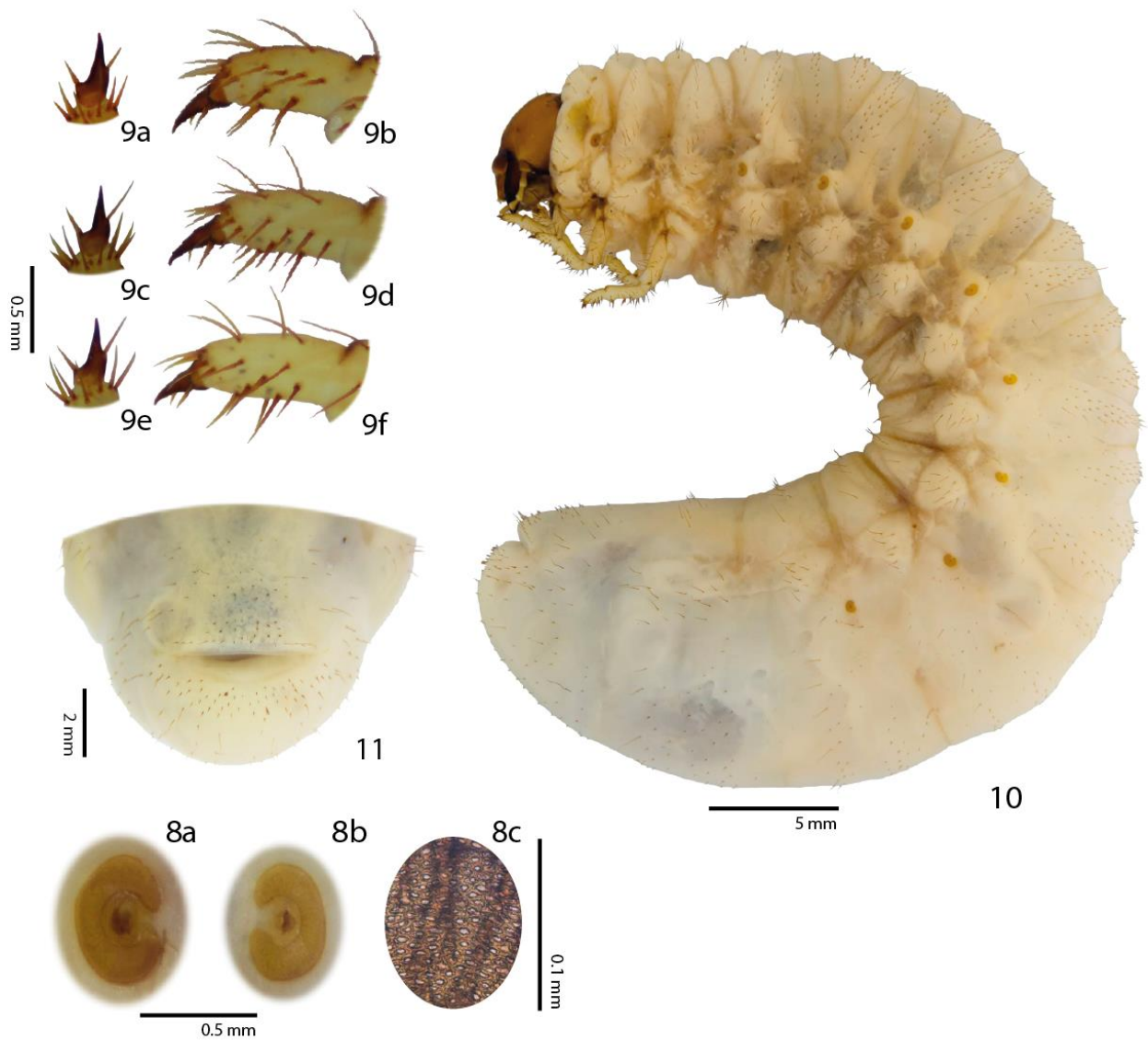
Antenas: Con 4 antenómeros, antenómero 1-2 y 3-4 sub iguales en longitud, antenómero 3 se extiende en un proceso obtuso en el extremo distal; antenómero terminal alrededor de 0,85 veces más largo que el antenómero 2. Superficie dorsal del antenómero terminal con 2-4 puntos sensoriales (Fig. 7a-c) y superficie ventral con 3-5 puntos (Fig. 7d).

Tórax: Pronoto ancho, irregular y débilmente esclerotizado, con 22 sedas esbeltas y largas y 9 sedas cortas (Tabla 1). Espiráculo protorácico de 0,55 mm de largo, 0,38 mm de ancho (Fig. 8a), ligeramente mayor que el espiráculo abdominal I (Fig. 8b); placa respiratoria de color marrón amarillento, con forma de "C" cerrada, bulla espiracular redondeada, ligeramente prominente; lóbulos de la placa respiratoria ligeramente separados; placa con 30-35 poros microscópicos a través del diámetro en el medio, poros con los bordes regulares (Fig. 8c). Mesonoto y metanoto con número variable de sedas (Tabla I).

Patas: Uñas tarsales con proceso apical amplio, 1 seta externa basal y 1 seta interna preapical (Fig. 9a-c). Todas las garras tarsales de tamaño similar (Fig. 9d-f). Coxa, trocánter, fémur y tibia de todas las patas con muchas sedas largas y robustas.

Abdomen (Fig. 10): Espiráculo abdominal I de 0,54 mm de largo y 0,34 mm de ancho (Fig. 8b), más corto que los espiráculos II-VII. Espiráculos en los segmentos II y IV de tamaño subigual (0,58 mm de largo y 0,40 mm de ancho), ligeramente más largos y menos anchos que los espiráculos de los segmentos V-VII (0,55 mm de largo y 0,42 mm de ancho). El espiráculo VIII es más corto que los espiráculos de los segmentos II-VII (0,51 mm de largo y 0,39 mm de ancho). Segmentos abdominales I-VII cada uno con 7-31 sedas sobre el preescudo; 2-5 sedas en el subescudo; 24-37 sedas en escudo; 14-32 sedas en escutelo; 4-8 sedas en el área espiracular y 8-12 sedas en el lóbulo pleural (Tabla I). Segmentos abdominales VIII-X con sedas dispersas y diminutas.

Raster (Fig. 11): Superficie sin palidium; campus con 2-4 sedas esbeltas y largas; tegillum con 24-26 sedas cortas que se proyectan hacia el lóbulo anal superior (14-18); bárbula con 22 sedas largas y esbeltas. Hendidura anal transversal.



Figuras 8–11. *Phileurus valgus*, larva del tercer estadio. **8)** Espiráculo protorácico (a), primer espiráculo abdominal (b), y hoyos espiraculares (c); **9)** uñas protorácicas (a), mesotorácicas (c), y metatorácicas (e) en vista dorsal, y en vista lateral el protarso (b), mesotarso (d), y metatarso (f); **10)** cuerpo entero de la larva en vista lateral; **11)** segmento terminal del abdomen en vista ventral.

Tabla I. Quetotaxia de los segmentos torácicos y abdominales de la larva del tercer estadio de *Phileurus valgus*

	Áreas/escleritos	Sedas largas, esbeltas	Sedas cortas
Pronoto		22	9
Mesonoto	Preescudo	3	2
	Escudo	17	6
	Escutelo	0	0
Metanoto	Preescudo	4	2
	Escudo	18	6
	Escutelo	0	0
Segmento Abdominal I	Preescudo	1	6
	Escudo	20	4
	Subescudo	1	1
	Escutelo	0	14
	Área espiracular	5	0
	Lóbulo Pleural	8	0
Segmento Abdominal II	Preescudo	0	22
	Escudo	7	25
	Subescudo	1	1
	Escutelo	0	24
	Área espiracular	5	0
	Lóbulo Pleural	11	0
Segmento Abdominal III	Preescudo	0	18
	Escudo	6	26
	Subescudo	2	2
	Escutelo	0	21
	Área espiracular	2	4
	Lóbulo Pleural	10	2
Segmento Abdominal IV	Preescudo	0	19
	Escudo	6	23
	Subescudo	1	3
	Escutelo	0	24
	Área espiracular	1	3
	Lóbulo Pleural	0	9
Segmento Abdominal V	Preescudo	0	24
	Escudo	6	31
	Subescudo	1	4
	Escutelo	0	32
	Área espiracular	4	2
	Lóbulo Pleural	10	0
Segmento Abdominal VI	Preescudo	0	31
	Escudo	7	22
	Subescudo	2	1
	Escutelo	3	16
	Área espiracular	6	2
	Lóbulo Pleural	10	0
Segmento Abdominal VII	(Dos filas)	5	30
	Área espiracular	7	0
	Lóbulo Pleural	8	0
Segmento Abdominal VIII	(Dos filas)	6	31
	Área espiracular	7	0
	Lóbulo Pleural	8	0
Segmento Abdominal IX		22	37
Segmento Abdominal X		13	42

Descripción del segundo estadio de la larva

Cápsula cefálica de 2,6-2,9 mm, quetotaxia similar al de la larva del tercer estadio, sedas frontales anteriores presentes. Antenómero terminal con 6-9 puntos sensoriales. Espiráculo protorácicos de 0,25 mm de largo, 0,14 mm de ancho. Espiráculos abdominales progresivamente más redondeados (0,23-0,18 mm de largo, 0,14-0,18 mm de ancho). Longitud dorsal aproximada del cuerpo 36,4 mm.

Descripción del primer estadio de la larva

Similar al segundo y tercer estadio. Cápsula cefálica 1,8 mm, longitud del cuerpo dorsal 15,4 mm. Antenómero terminal más corto que los antenómeros 1-2, y subigual al antenómero 3. Espina de eclosión cónica en cada lado de metanoto, con ápice agudo, pequeño (0,08 mm). Espiráculos torácicos y abdominales en forma de riñón, de tamaño similar: 0,11-0,09 mm largo, 0,08-0,07 mm de ancho, sin bulla definida.

Descripción de la pupa de *Phileurus valgus* (Olivier, 1789), (Figs. 12-14).

Pupa macho

Longitud 23,8-22,6 mm; ancho máximo 11,2-9,7 mm. Adeptica, exarata, cuerpo alargado, oval, robusto. Color amarillo claro (Fig. 12a-b).

Cabeza: superficie glabra, partes bucales dirigidas ventralmente; antena, labro, mandíbulas, maxilas y palpos discernibles; teca antenal amplia, robusta, con vértices redondeados. Ojos compuestos hundidos, parcialmente cubiertos por los bordes anteriores del pronoto; frente con 2 tubérculos entre los ojos.

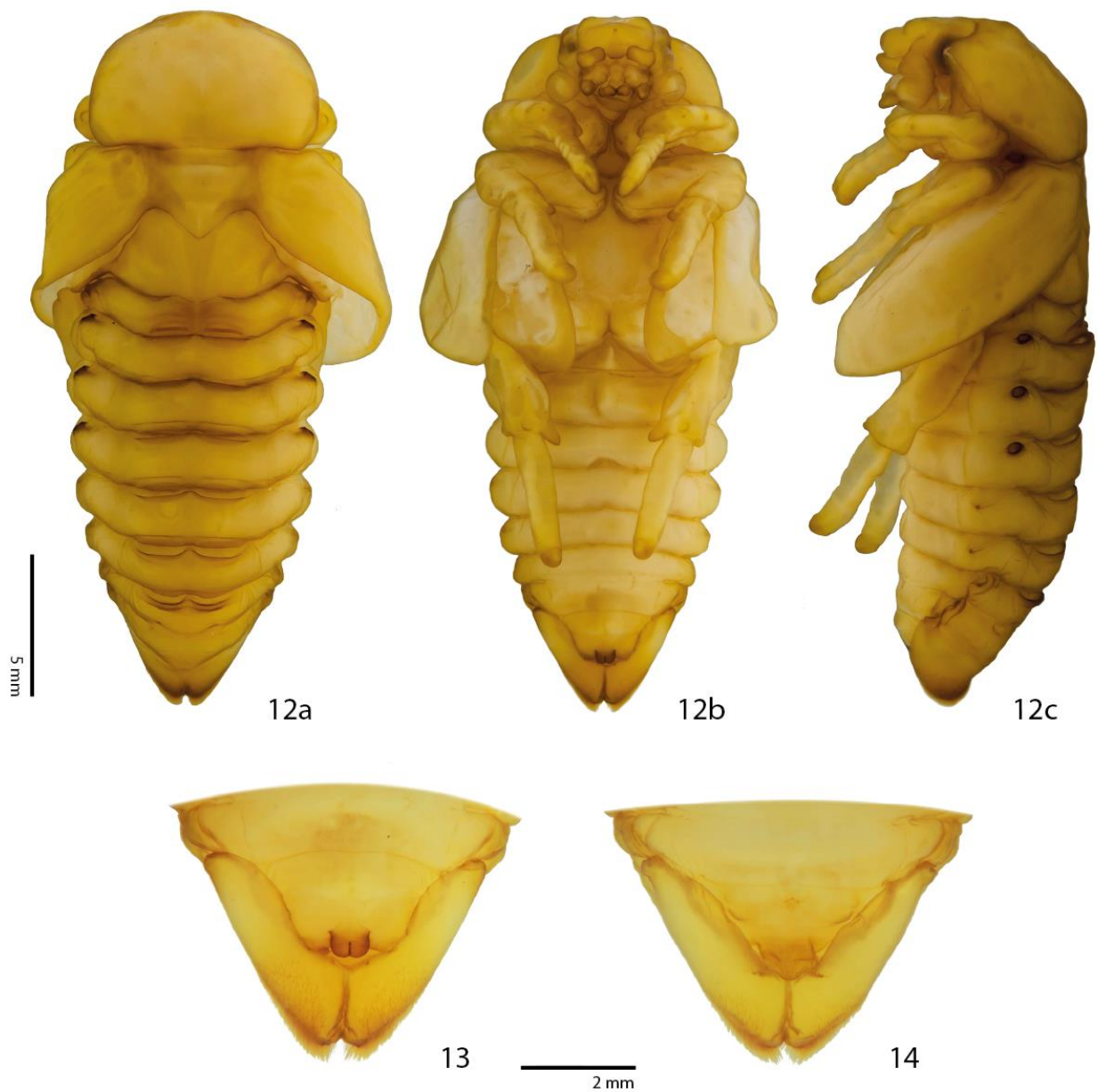
Tórax: Superficie pronotal glabra. Forma transversa, con ápice ancho, redondo. Un surco estrecho, medio y longitudinal que se extiende desde el ápice a la base. Pronoto, mesonoto y metanoto bien diferenciados. Élitros y teca de las alas posteriores curvado ventralmente alrededor del cuerpo; ápice de los élitros se extienden hasta la mitad del segmento abdominal II o III; ápice de las tecas posterior se extienden hasta el extremo del segmento abdominal III o IV.

Patas: Protibia con 3 dientes evidentes en el borde externo, con espolones apicales en forma de tubérculo. Mesotibia y metatibia con espinas internas y externas bien desarrolladas en los ápices; ápice de la metatibia con 2 dientes visibles. Metafémur y metatibia cubiertos parcialmente por la teca de las alas posteriores. Tarsómeros y pretarsos no evidentes.

Abdomen: Segmentos III-X (vista ventral) bien definidos, esternitos III y IV son los más anchos, intersegmentos VII-VIII, VIII-IX y IX-X mal definidos. Segmento X con ampolla genital (macho). En vista dorsal, los segmentos I-IX bien definidos, órganos dioneiformes, entre los segmentos I-II, II-III, III-IV, IV-V, V-VI y VI-VII, el primero fuertemente esclerotizado. Lóbulos pleurales redondeados. Espiráculo I alargado, con el peritrema fino, cubierto parcialmente por las tecas alarares; espiráculos II-IV ovales, prominentes, cada uno con peritrema fuertemente esclerotizado; espiráculos V-VIII cerrados. Ápice abdominal redondeado, con sedas finas y cortas. Ampolla genital sub-trapezoidal, en el área basal una estructura esclerótica en forma de "U", con muesca basal (Fig. 13)

Pupa hembra

Longitud 25,2-19,7 mm; ancho máximo 12,1-10,3 mm. Mismas características que en el macho, pero área apical del terguito IX ligeramente más corto que en el macho. Esternito IX anteriormente convexo en machos, en hembras con forma sub-trapezoidal y 2 pequeños lóbulos laterales en área basal. Poros genitales en forma de "W". Ampolla genital con base ligeramente esclerotizada (Fig. 14).



Figuras 12–14. *Phileurus valgus*, pupas. **12)** Pupa macho en vista dorsal (a), vista ventral (b), y vista lateral (c); **13)** pupa masculina, vista ventral del ápice con ampolla genital; **14)** pupa hembra, vista ventral del ápice con ampolla genital.

Ciclo de vida e historia natural. Nuestros resultados basados en trabajos de campo y de laboratorio mostraron que *P. valgus* en el noreste argentino tiene un ciclo vital bivoltino (Fig. 15A). Esto parece estar asociado con la precipitación y el aumento de temperatura (Fig. 15B). Bajo condiciones de laboratorio, la duración del tercer estadio fue de 38-42 días (n = 21), el de la pre-pupa de 6-9 días (n = 13), pupa 11-13 días (n = 8) y los adultos vivieron tres meses (N = 7). Nuestros resultados fueron similares a los reportados por García *et al.* (2013) en Brasil. En los palmares de *C. alba* sin embargo, se observó un desarrollo más rápido de los inmaduros, lo que podría atribuirse a una mayor temperatura promedio en el campo.

En el laboratorio, la mayoría de las larvas comenzaron la etapa de pupación cuando alcanzaron un peso de aproximadamente 3 g. Antes de la pupación, la larva construye un capullo con aserrín y sus propios excrementos, y permanece dentro de él. La exuvia larvaria es empujada hacia la parte trasera de la cámara pupal. En el campo, durante el mes de marzo, varias prepupas y pupas fueron encontradas muertas en su cámara, días después de lluvias intensas, quizás debido al alto porcentaje de humedad en la madera podrida.

Los adultos fueron capturados con una trampa de luz en septiembre, enero, febrero y marzo; inmaduros e imagos fueron observados juntos en noviembre y diciembre (Fig. 15). En laboratorio, la longevidad de los especímenes que surgieron en abril fue de cuatro meses. Sin embargo, creemos que en el campo los adultos podrían tener una vida más larga, debido a que se encuentra una gama más amplia de micro hábitats y mayor disponibilidad de recursos. Los adultos recogidos en septiembre mostraron un gran desgaste en su cutícula, lo que sugiere que estos son especímenes con un tiempo de vida considerable. Por lo tanto, los adultos podrían estar presentes todo el año, aunque su actividad se concentre en los meses más cálidos. Ratcliffe (2011) menciona que los adultos de *P. valgus* han sido capturados en todos los meses del año, mientras que Morelli (1990) colectó adultos de *P. affinis* de octubre a finales de marzo.

En el laboratorio, los adultos se observaron alimentándose de larvas de *Leucothyreus costatus chaconus* Ohaus (Coleoptera: Melolothidae: Ruteliane) y de adultos de *Stenocrates holomelanus* (Germar) (Coleoptera: Melolothidae: Dynastinae). Por esa razón, ofrecimos a los adultos alimentos balanceados para gatos con alto contenido en proteína, que aceptaron y consumieron durante toda la etapa adulta. El

comportamiento depredador de *P. valgus* fue documentado por Velázquez *et al.* (2006), quienes observaron que los adultos consumen 1-3 larvas de *S. acupunctatus* por día. Otros estudios también mencionaron el comportamiento depredador en otras especies de Phileurini (Mc Cleve 2007; Neita & Ratcliffe 2010; Ratcliffe & Morón 1997).

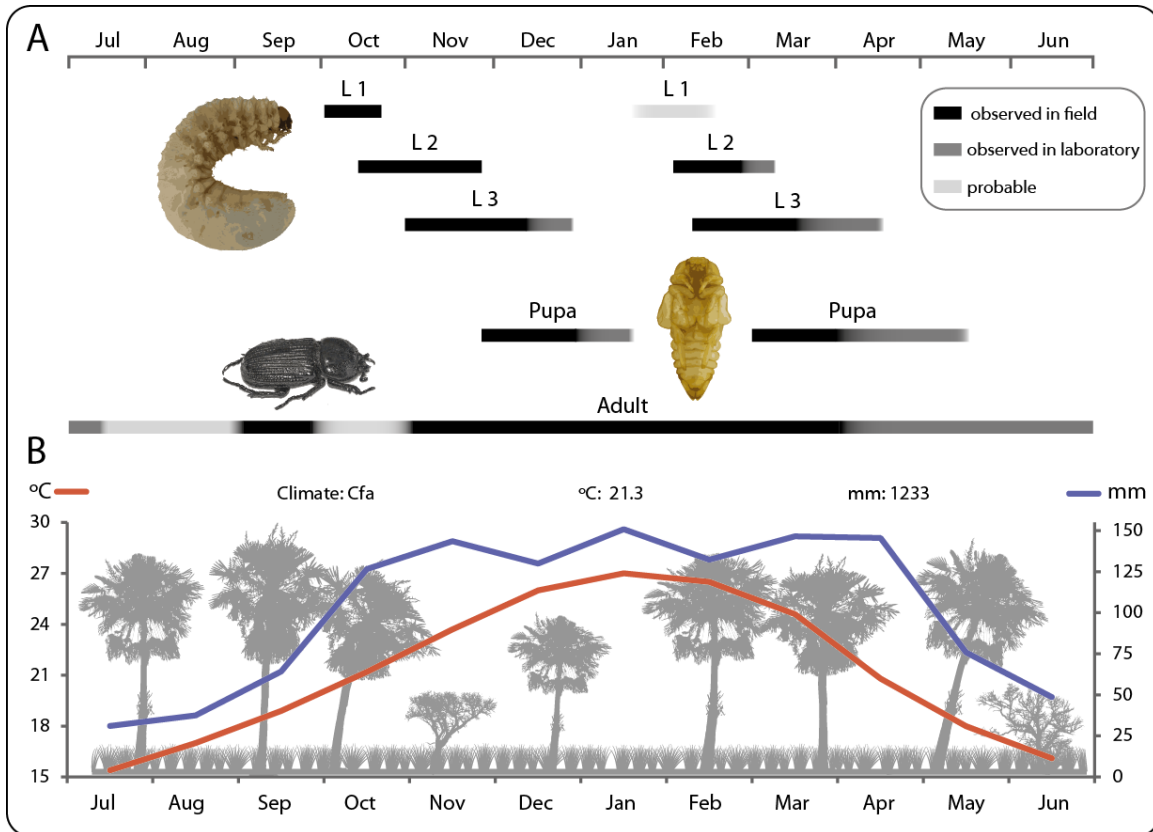


Figura 15. A) *Phileurus valgus* estacionalidad del desarrollo del estadio larval (L1= primer estadio, L2=Segundo estadio y L3= tercer estadio), estado pupal, y estado adulto bajo condiciones de laboratorio y en el ambiente natural (palmar de *Copernicia alba* Morong) entre septiembre 2014 y agosto 2015 en Chaco, Argentina. **B)** Datos históricos (1968–2015) del promedio de temperatura y precipitaciones registrados en el área de estudio.

Discusión

En este trabajo encontramos discrepancias con la descripción original de Ritcher (1966), incluyendo 1) la presencia de las cuatro sedas frontales anteriores, 2) los márgenes laterales izquierdo y derecho del labro angulados. También se amplió el rango de variabilidad de los siguientes caracteres: 3) maxila con una hilera de 4-7 dientes estriduladores truncados, 4) antenómero terminal con 2-4 puntos sensoriales dorsales.

De acuerdo con nuestros resultados, las larvas del género *Phileurus* basadas en tres especies conocidas (*P. affinis*, *P. didymus* y *P. valgus*) comparten los siguientes dos caracteres principales: 1) presencia de las sedas frontales anteriores y 2) garra protarsal de tamaño similar a las garras mesotarsales y metatarsales. Por otra parte, las diferencias están dadas por: 1) presencia o ausencia de stematta; 2) márgenes del labro redondeados o angulados y 3) número de dientes estriduladores en la maxila. Sin embargo, consideramos que las larvas de más especies de *Phileurus* necesitan ser estudiadas antes de que podamos proponer un diagnóstico preciso. Dada la amplia distribución de *P. valgus*, también sería interesante tener una descripción actualizada de los especímenes del hemisferio norte.

Clave para larvas del tercer estadio de Phileurini del Nuevo Mundo

Modificada de Neita & Ratcliffe (2011), Ratcliffe & Skelley (2011).

- 1 Seta frontal anterior ausente.....2
- Seta frontal anterior presente.....7
- 2 Márgenes laterales de labro ampliamente redondeados, no angulados (Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay)..... *Trioplus cylindricus* (Mannerheim)
- Por lo menos un margen lateral del labro angulado.....3
- 3 Margen lateral izquierdo y derecho de labro angulados, maxilar con una hilera de 6 dientes estriduladores cónicos (Uruguay, Brasil).....*Archophileurus fimbriatus* (Burmeister)
- Margen lateral izquierdo del labro angulado.....4
- 4 Espiráculo abdominal I más chico que espiráculos II-VII. Antenómero terminal con 5 puntos sensoriales dorsales (Colombia)..... *Hemiphileurus elbitae* Neita & Ratcliffe
- Espiráculos abdominales similares en tamaño. Antenómero terminal con menos de 5 puntos sensoriales dorsales.....5
- 5 Antenómero terminal con 2 puntos sensoriales dorsales. Margen interno de la mandíbula izquierda, distante del área molar, con diente corto y redondeado (Haití y República Dominicana).....*Hemiphileurus dispar* Kolbe
- Antenómero terminal con 3-4 puntos sensoriales dorsales. Margen interno de la mandíbula izquierda, distante del área molar, con un diente prominente triangular (Estados Unidos de América, México).....*Hemiphileurus illatus* LeConte
- 7 Uña protarsal más larga que las uñas mesotarsales y metatarsales..... 8
- Uña protarsal de tamaño similar a las uñas mesotarsales y metatarsianas..... 11
- 8 Superficie de la cabeza fuertemente punteada, con una densa capa de sedas. Área estriduladora de la mandíbula formada por aproximadamente 30 cordones separados (Brasil).....
..... *Actinobolus trilobus* Lüderwaldt
- Superficie de la cabeza moderadamente punteada y escaso número de sedas. Área estriduladora de la mandíbula formada por 40 o más crestas separadas..... 9
- 9 Margen lateral izquierdo del labro angular10
- Margen lateral de labro ampliamente redondeado, no angulado (noreste de América del Sur).....*Homophileurus luederwaldti* (Ohaus)
- 10 Seta clipeal anterior ausente (Brasil, Paraguay)..... *Homophileurus integer* (Burmeister)
- Seta clipeal anterior presente (México a Brasil)..... *Homophileurus tricuspis* Prell
- 11 Stematta ausente.....12
- Stematta presente13
- 12 Margen lateral derecho de labro redondeado; raster y lóbulo anal inferior con sedas cortas alternadas con numerosas sedas largas (América del Sur).....
..... *Archophileurus vervex* Burmeister
- Margen lateral derecho de labro angulado, raster y lóbulo anal inferior con sedas cortas y finas (Estados Unidos de América a Argentina).....*Phileurus valgus* (Olivier)
- 13 Márgenes laterales de labro ampliamente redondeados, no angulados. Maxila con una hilera de 7 dientes estriduladores (México a Paraguay).....*Phileurus didymus* (Linnaeus)
- Margen lateral izquierdo y derecho del labro angulados. Maxila con una hilera de 9 dientes estriduladores (Guayana Francesa, Brasil, Uruguay)..... *Phileurus affinis* Burmeister

Descripción de larva del tercer estadio y pupa de *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Cetoniidae: Cetoniinae: Gymnetini) y una clave para las larvas conocidas de Gymnetini del Nuevo Mundo

Artículo en prensa: Ibarra-Polesel, M.G., Neita-Moreno, J.C., Larrea, D.D. & Damborsky, M.P. (2017a) Description of the larva and pupa of *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Cetoniidae: Cetoniinae: Gymnetini). *Zootaxa*.

Introducción

Los Cetoniinae adultos exhiben patrones de coloración llamativos, por lo cual son altamente codiciados por los coleccionistas. El tamaño de los adultos es variable (0,5-15,0 cm), tienen un hábito típicamente diurno y se alimentan de flores, polen, savia y frutos maduros (Neita *et al.* 2006; Orozco 2012). Las larvas son predominantemente saprófagas o saproxilófagas, y se encuentran en diferentes sustratos, tales como troncos de árboles descompuestos, materia orgánica del suelo, nidos de vertebrados, bajo estiércol seco y en tejidos vivos de Bromeliaceae (Micó *et al.* 2008; Neita *et al.* 2006; Orozco & Pardo-Locarno 2004). Algunas especies también se encuentran en los nidos de termitas y hormigas (Bruch 1929; Micó *et al.* 2001; Morelli 2000; Puker *et al.* 2015).

La tribu Gymnetini (Cetoniidae: Cetoniinae) incluye más de 150 especies y 24 géneros en el Nuevo Mundo (Krikken 1984; Vanin & Costa 1984). Aunque están bien representadas en colecciones entomológicas, su historia natural y las etapas inmaduras de la mayoría de las especies son raramente conocidas. Tan solo las larvas de 19 (13%) especies y las pupas de otras 10 (7%) están actualmente descriptas (Tabla I).

Neocorvicoana Ratcliffe & Micó es un pequeño género de la tribu Gymnetini distribuido en el sur de Sudamérica que incluye tres especies: *N. chalybea* (Blanchard), *N. reticulata* (Kirby) y *N. tricolor* (Schürhoff). Sin embargo, de acuerdo a Ratcliffe & Micó (2001) es totalmente desconocida la biología de las especies de *Neocorvicoana*, ya que no hay información sobre las etiquetas de los especímenes examinados en las colecciones para indicar dónde o cómo fueron recolectados.

En este trabajo se describen las larvas de tercer estadio y la pupa de *N. reticulata* (especies tipo). También incluimos una clave para las larvas de tercer estadio de las especies de Gymnetini conocidas para el Nuevo Mundo, y una breve nota de la historia natural de esta especie.

Tabla I. Larvas de tercer estadio y pupas de las especies de Gymnetini del Nuevo Mundo descriptas.

Genero	Especie	Referencia	Pupa
<i>Amithao</i>	<i>A. haematopus</i> (Schaum, 1848)	Morón & Arce (2002)	
<i>Argyripa</i>	<i>A. lansbergei</i> (Sallé, 1857)	Morón & Ratcliffe (1984)	X
<i>Blaesia</i>	<i>B. atra</i> Burmeister, 1842	Monné (1969)	
<i>Cotinis</i>	<i>C. mutabilis</i> (Gory & Percheron, 1833)	Ritcher (1966)	
	<i>C. nitida</i> (Linnaeus, 1758)	Ritcher (1966)	
<i>Gymnetina</i>	<i>G. cretacea</i> (LeConte, 1866)	Ritcher (1966)	
<i>Gymnetis</i>	<i>G. chalcipes</i> (Gory & Percheron, 1833)	Morelli (2000)	X
	<i>G. difficilis</i> Burmeister, 1842	Morón & Arce (2002)	
	<i>G. holosericea</i> (Olivier, 1789)	Orozco & Pardo-Locarno (2004)	X
	<i>G. pantherina</i> Blanchard, 1842	Orozco & Pardo-Locarno (2004)	X
	<i>G. flavomarginata sallei</i> Schaum, 1849	Ritcher (1966) / Morón & Arce (2002)	/ X
	<i>G. rufilateris</i> (Illiger, 1800)	Rodrigues <i>et al.</i> (2016)	X
<i>Hologymnetis</i>	<i>H. cinerea</i> (Gory & Percheron, 1833)	Micó <i>et al.</i> (2001)	
<i>Hoplopyga</i>	<i>H. brasiliensis</i> (Gory & Percheron, 1833)	Costa <i>et al.</i> (1988)	X
	<i>H. liturata</i> (Olivier, 1789)	Morón & Arce (2002)	X
	<i>H. singularis</i> (Gory & Percheron, 1833)	Micó <i>et al.</i> (2001)	
<i>Marmarina</i>	<i>M. maculosa</i> (Olivier, 1789)	Morón & Arce (2002)	X
	<i>M. tigrina</i> (Gory & Percheron, 1833)	Monné (1969)	
<i>Neocorvicoana</i>	<i>N. reticulata</i> (Kirby, 1819)	esta publicación	X

Materiales y Métodos

Ejemplares examinados. Esta descripción se basa en cinco larvas de tercer estadio y tres pupas. Trece larvas de tercer estadio fueron encontradas dentro de las cámaras de vertido (o basureros) de *Acromyrmex lundii* (Guérin-Méneville) (Hymenoptera: Formicidae) en un tronco de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) (Fabaceae), de un pequeño parche forestal. Datos de locación: "ARGENTINA: Corrientes, Mercedes, Reserva Itatí, 28°44'56"S, 58°07'31"O, 14.XI.2013, 56 m, M. Ibarra-Polesel y D. Larrea col". Para asegurar la identificación de la especie, las larvas fueron criadas hasta estado adulto, obteniéndose una hembra y dos machos. La clave taxonómica se realizó en base a caracteres de estudios previos mencionados en la Tabla I.

Descripción de la larva del tercer estadio de *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819), (Figs. 1–13)

Longitud dorsal del cuerpo 44,8-45,9 mm, ancho 7,4-8,2 mm, peso 1,2-1,6 g. **Cráneo** (Fig. 1): Ancho de la cápsula cefálica 2,5-2,8 mm. Color naranja marrón. Superficie mayoritariamente lisa, con pocos hoyos. Sutura epicraneal, frontal y clypeofrontal evidente.

Frente (Fig. 1): Superficie con 2 sedas delanteras frontales muy cortas, 2 cerdas frontales exteriores también muy cortas y 2 sedas frontales posteriores largas; cada ángulo frontal anterior con 1 seta larga. Dorsopericráneo con 1-2 sedas largas seguidas por 5-10 sedas pequeñas en una línea que diverge de la porción medio basal de la cabeza, y una línea lateral de 4-8 pequeñas sedas en cada lado. Dos largas sedas laterales internas y 2-4 sedas laterales externas. Stematta ausente.

Clípeo (Fig. 1): Forma sub trapezoidal con 2 sedas clipeales posteriores y 2 sedas clipeales exteriores en cada lado. Preclípeo débilmente esclerotizado, sin sedas.

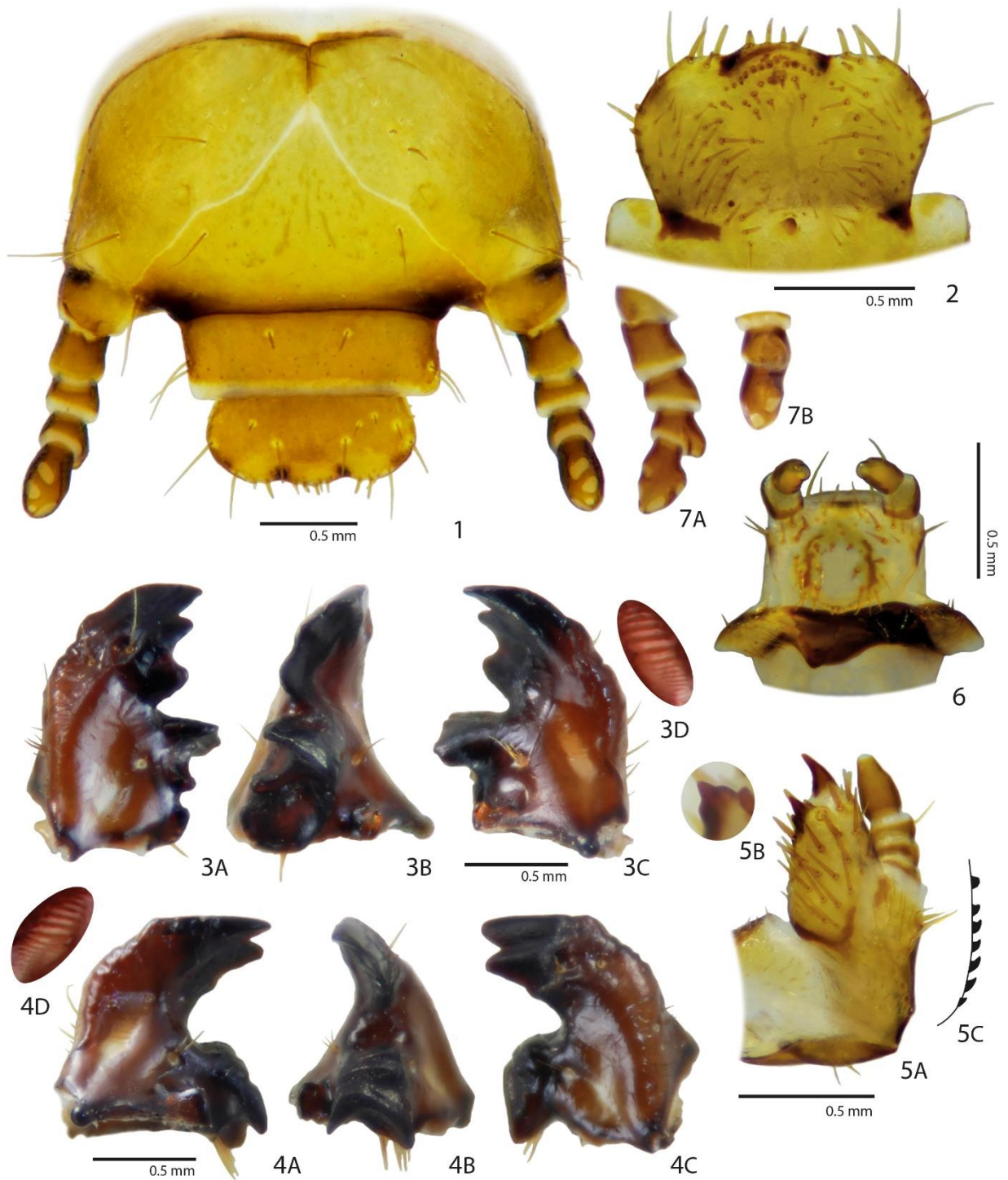
Labro (Fig. 1): Márgenes simétricos, redondeados y borde anterior trilobulado, clitra presente. Con 2 sedas centrales largas y 4-8 sedas cortas; 2 sedas largas laterales a cada lado, sin sedas labrales posteriores.

Epifaringe (Fig. 2): Plegmata ausente. Corypha con 4-6 sedas anchas y largas. Región haptomeral sin proceso cónico, con una fila curvada de 14-18 heli y detrás de esta, 10 sedas cortas y en forma de espinas irregularmente dispuestas. Acanthoparia con 6-10 sedas cortas. Chaetoparia derecha con 30-45 sedas y chaetoparia izquierda con 25-35 sedas. Pedium sin sensilas. Acroparia con 2-4 sedas anchas y largas en cada lado. Dexiotorma bien desarrollada, extendida transversalmente y con pternotorma poco desarrollada. Laeotorma corta con pternotorma pequeña y redondeada. Necia con cono sensorial. Haptolachus sin sensilas debajo del cono.

Mandíbula izquierda (Fig. 3A-C): Región incisiva con 3 dientes bien desarrollados, dientes 1-2 separados por una muesca incisiva aguda y dientes 2-3 por la escotadura postincisiva amplia. Superficie dorsal con 2 cerdas gruesas y largas al nivel de la escotadura posincisiva, una seda en el área central y otra más lateral. Borde lateral con sedas 4-7. Superficie ventral con área estriduladora alargada-ovalada (Fig. 3D), longitud aproximadamente 2,6 veces su ancho y formada por 14-15 crestas subparalelas. Zona molar con un mechón de alrededor de 8 sedas molares ventrales. Lóbulo molar grande, formando una cresta dorsoventral, no subdividida. Corona molar con 2 lóbulos. Acia ausente. Proceso ventral evidente, redondeado, con asperitas. Brustia formada por 6-9 sedas. Postartis grande, redondeado.

Mandíbula derecha (Fig. 4A-C): Con 2 dientes incisivos bien desarrollados, por debajo de estos un diente vestigial. Superficie dorsal con 2 sedas anchas y largas a nivel del segundo diente incisivo. Borde lateral con 5-9 sedas. Superficie ventral con área estriduladora alargada-ovalada (Fig. 4D), longitud aproximadamente 2,4 veces su anchura y formada por 13-15 crestas subparalelas. Área molar trilobulada, con un mechón de alrededor de 8 sedas molares ventrales. Calyx amplio. Proceso ventral bien desarrollado, romo, con asperitas. Brustia formada por 11-13 sedas. Postartis grande, redondeado.

Maxila (Fig. 5A): Galea y lacinia fusionadas, formando una mala. Mala con uncus bien desarrollado en el ápice y 3 unci subterminales fusionados en las bases, el central mucho más grande que los laterales (Fig. 5B). Superficie dorsal de la mala con alrededor de 25 sedas. Palpo maxilar con 4 palpómeros, palpómero 4 casi tan largo como los palpómeros 2 y 3 juntos; segmento 3 con seta lateral. Área estriduladora con fila de 5-6 dientes agudos curvos y un proceso distal, truncado (Fig. 5C).



Figuras 1–7. *Neocorvicoana reticulata*, tercer estadio. **1)** Cabeza en vista frontal **2)** epifaringe; **3)** mandibular izquierda, vista dorsal (A), vista lateral (B), vista ventral (C), y detalle del área estriduladora (D); **4)** mandíbula derecha, vista ventral (A), vista lateral (B), vista ventral (C), y detalle del área estriduladora(D); **5)** maxila derecha, vista dorsal (A), ápice de la mala mostrando unci (B), y diente estridulador de la maxila (C); **6)** vista dorsal del labio; **7)** antena en vista lateral (A), y tercer y cuarto segmento de la antena en vista ventral (B).

Labio (Fig. 6): Superficie dorsal con un proceso truncado bien desarrollado. Escleroma hipofaríngeo asimétrico, lado izquierdo con 4-6 sedas, ambos lóbulos laterales con 4-7 sedas dispuestas en 2 filas. Glossa con 18-22 sedas gruesas y 18-20 sedas esbeltas; área apical con hilera transversal de 6 sensilas y 2-4 por debajo de esta fila. Palpo labial con 2 segmentos.

Antenas (Fig. 1,7A-B): Antenómeros terminales subiguales en longitud a los antenómeros 2 y 3 juntos. Superficie de antenómero terminal con 5 puntos sensoriales: 2 dorsales, 2 ventrales y 1 apical.

Tórax (Fig. 10): Espiráculo protorácico (Fig. 8A) con placa respiratoria en forma de C, de color pardo amarillento, tamaño 0,32-0,36 mm de largo y 0,20-0,24 mm de ancho. Lóbulos de la placa respiratoria separados, con 22-26 hoyos a través del diámetro en el centro, hoyos irregularmente ovalados (Fig. 8D-E). Superficie dorsal de cada segmento con muchas sedas cortas y algunas sedas esbeltas y largas (ver Tabla II).

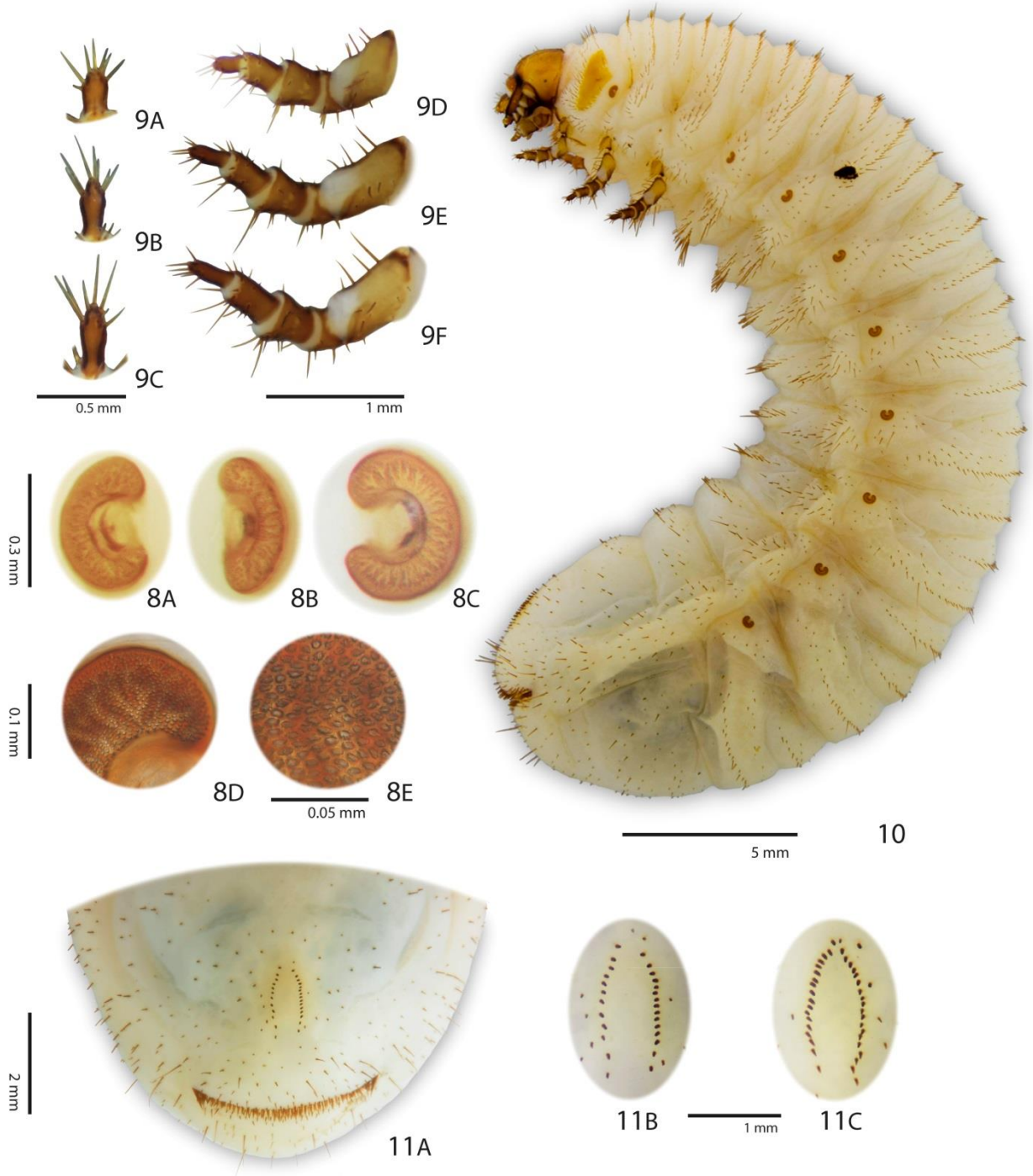
Patas (Fig. 9A-F): Tarsungulus cilíndrico, redondeado apicalmente (9A-C), con 7 sedas largas; tarsungulus protorácico corto (0,24 mm) en relación al mesotorácico (0,29 mm) y metatorácico (0,38 mm). Las patas aumentan gradualmente de longitud, del primer al tercer par (Fig. 9D-F). Coxa, trocánter, fémur y tibiotarsus de todas las patas con numerosas sedas largas y robustas.

Abdomen (Fig. 10): Espiráculo abdominal I (Fig. 8B) más pequeño (0,32-36 mm de largo, 0,16-0,20 mm de ancho) que los espiráculos II-VIII; espiráculo de segmentos II-VII subigual en longitud (0,36-0,40 mm), pero aumentan gradualmente en ancho hacia los segmentos posteriores (0,20 a 0,32 mm), (Fig. 8C); espiráculo del segmento VIII ligeramente más chico que los espiráculos en los segmentos III-VII. Distancia entre los lóbulos de la paleta respiratoria ligeramente inferior al diámetro dorsoventral de la bulla, o tan largo como ese diámetro (Fig. 8A-C). Bulla irregularmente ovalada, ligeramente convexa. Dorso de los segmentos VII y VIII divididos cada uno en dos anillos (preescudo y escudo); segmentos IX y X fusionados con muchas sedas cortas. Primeros segmentos abdominales con una mayor proporción de sedas largas y esbeltas que los últimos segmentos (ver Tabla II).

Raster (Fig. 11A): Palidia monosticua, abierta posteriormente y cerrada anteriormente, a veces abierta anteriormente (Fig. 11B-C); cada palidium consta de una fila de 12-20 pali de tamaño mediano con el ápice aplanado. Septula oval, longitud 2,3 veces su anchura. Tegilla compuesta de 35-45 sedas cortas y gruesas. Labio anal inferior con aproximadamente 24 sedas cortas y 10 sedas largas. Abertura anal bordeada por densas filas de sedas de tamaño mediano.

Tabla II. Quetotaxia de los segmentos torácicos y abdominales del tercer estadio de *Neocorvicoana reticulata*. Para cada tergo [Preescudo (PRSC), escudo (SCU), escutelo (SCL), área espiracular (SPA) y lóbulo pleural (PLL)] se menciona el número de sedas largas (L) y sedas cortas (S).

Segmento/Tergo	PRSC		SCU		SCL		SPA		PLL	
	L	S	L	S	L	S	L	S	L	S
Pronoto	-	-	48	122	-	-	-	-	-	-
Mesonoto	48	42	74	96	18	36	-	-	-	-
Metanoto	22	30	58	60	22	30	-	-	-	-
Segmento abdominal I	24	26	34	48	16	34	5	6	7	7
Segmento abdominal II	14	24	30	62	20	34	4	8	7	13
Segmento abdominal III	14	22	22	84	12	36	1	8	7	13
Segmento abdominal IV	14	30	20	72	14	34	2	9	9	13
Segmento abdominal V	12	22	30	62	14	28	3	9	6	20
Segmento abdominal VI	14	28	16	64	12	28	-	12	7	18
Segmento abdominal VII	14	28	16	58	-	-	-	12	5	12
Segmento abdominal VIII	16	32	24	48	-	-	-	9	-	21
Segmento abdominal IX+X	-	-	36	72	-	-	-	-	-	-



Figuras 8–11. *Neocorvicoana reticulata*, tercer estadio. **8)** Espiráculos, protorácicos (A), primer abdominal (B), sexto abdominal (C), y orificios espiraculares (D and E); **9)** tarsungulus protorácico (A), mesotorácico (C), y metatorácico (E) en vista dorsal, y vista lateral de las patas protorácicas (B), mesotorácicas (D), y metatorácicas (F) patas; **10)** tercer estadio, cuerpo completo en vista lateral; **11)** vista ventral del último segmento abdominal (A), y detalle de raster (B y C).

Descripción de la pupa de *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819), (Fig. 12 y 13)

Pupa hembra (Figuras 12A-D).

Longitud 16,1 mm; ancho 9,4 mm, peso 0,6 g. Forma suboval, robusta, adéctica, exarata. Color amarillento. Cuerpo entero con microtrichia aterciopelada muy fina.

Cabeza: Partes de la boca dirigidas ventralmente; antena, labro, mandíbulas, maxilares y palpos evidentes; teca antenal amplia, robusta, con vértices redondeados. Ojos compuestos parcialmente cubiertos por los bordes anteriores del pronoto, con 2 tubérculos entre los ojos. Clípeo trapezoidal, ligeramente cóncavo. Superficie de la frente ligeramente convexa.

Tórax: Pronoto convexo, con márgenes bien definidos, de forma sub heptagonal, más ancho posteriormente, margen basal claramente bisinuado, base central proyectándose posteriormente como en adulto. Disco pronotal ligeramente convexo, con dos protuberancias grandes cercanas a los ángulos basales, débilmente deprimidas en ángulos anteriores. Un surco estrecho, mediano y longitudinal que se extiende desde el ápice hasta cerca de la base. Meso y metaescutelo agudo, proyectándose posteriormente. Espiráculo torácico presente en la cavidad formada entre las patas anteriores y medias, hypomerum, y esbozo elytral. Proceso mesometaesternal grande y claramente discernible, con el ápice redondeado emergiendo entre la procoxa y mesocoxa. Metasterno más ancho que largo. Pteroteca libre, apretada, curvada ventralmente alrededor del cuerpo; el esbozo del ala posterior llega al esternito V del abdomen.

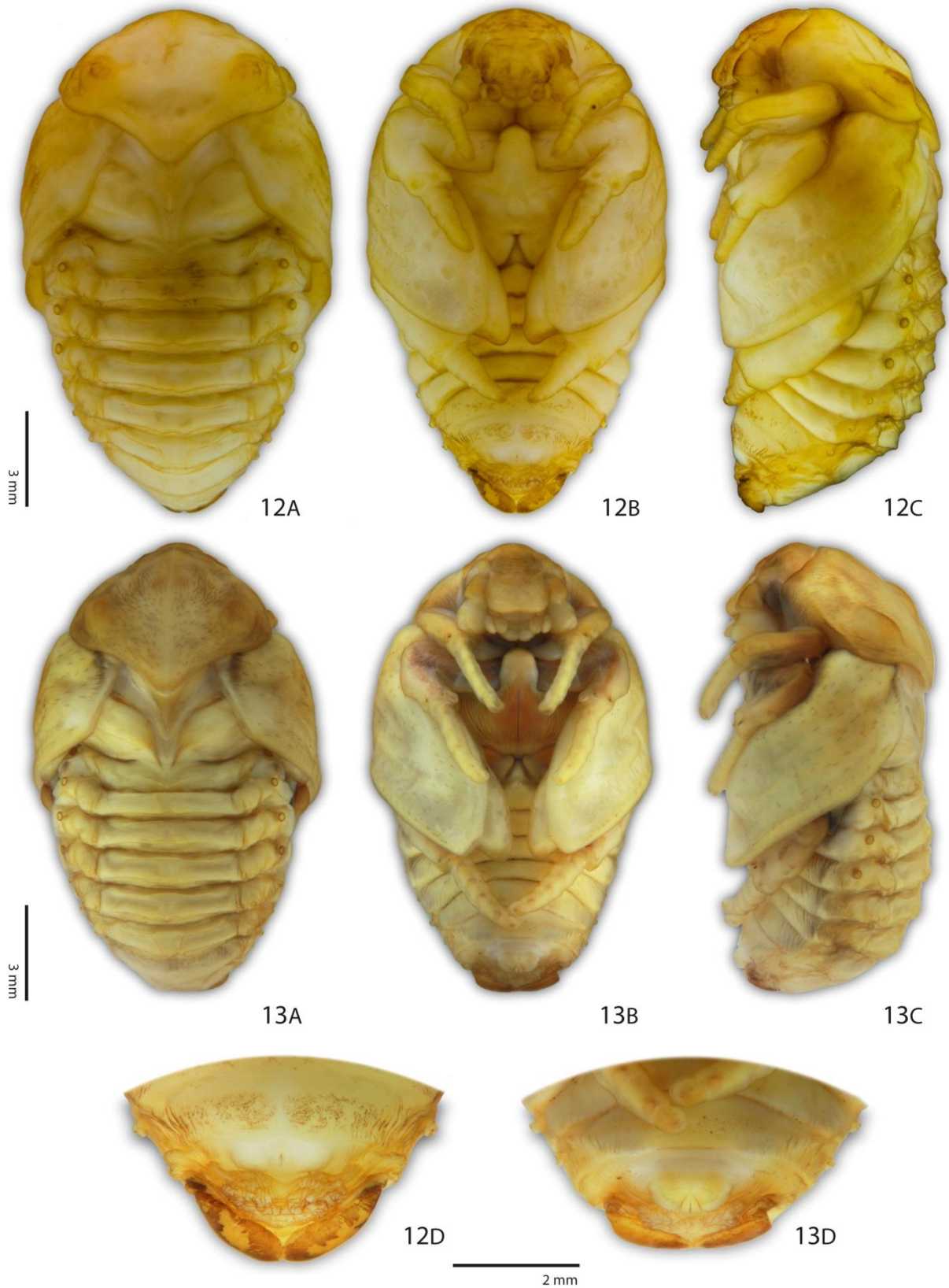
Patatas: Protibia con 2 dientes cortos en el borde apical externo y con espolones apicales tipo tubérculo. Mesotibia y metatibia cada una con 2 espolones internos y externos bien desarrollados y con 2 dientes apicales. Metafémur cubierto por los esbozos elitráles y alares. Tarsómeros y pretarsos evidentes; pretarsos de las protibias llegan a nivel de mesofémur, pretarso de las mesotibia a nivel de esternito abdominal II, pretarso de metatibia a nivel de esternito abdominal VII.

Abdomen: Terguitos II-VI convexos, segmentos II, III y IV más anchos que el resto; pares de órganos dioneiformes no esclerotizados entre los segmentos I-II, II-III, III-IV, IV-V y V-VI, entre los segmentos VI-VII solo uno. Los tubérculos tergotlaterales II-VI prominentes y en el lado interno de cada tubérculo un pliegue longitudinal. Espiráculos I-IV de color marrón claro, tuberculiforme, con peritrema anular, esclerotizado; espiráculo I cubierto parcialmente por alas. Los espiráculos V-VIII cerrados, tuberculiformes,

prominentes, rodeados de finas rugas. Esternitos VII y VIII con microtrichia muy fina, aterciopelada. Último terguito con rugosidades laterales alrededor del pequeño tubérculo; un par de lóbulos carnosos delgados cubiertos por una fina gamuza aterciopelada dorada, que se extienden hacia el área ventroapical, formando un ápice redondeado; sin urogomphi. Último esternito con rugosidad en área apical; ampolla genital convexa, ancha, con poro genital evidente (Fig. 12D).

Pupa macho (Figuras 13A-D).

Longitud 14,1 mm; ancho máximo 8,7 mm, peso 0,4 g. Más pequeño que la hembra. Protarsos, mesotarsos y metatarsos más largos que los de la hembra; pretarsos de las protibias superan el mesofémur, pretarsos de la mesotibia a nivel de esternito abdominal III, pretarsos de la metatibia a nivel de esternito abdominal VIII. Órganos dioneiformes menos evidentes que en la hembra. Último terguito con rugosidades laterales alrededor de un pequeño tubérculo; lóbulos carnosos delgados cubiertos por una fina gamuza aterciopelada dorada, que se extienden hacia el área apical, formando un ápice romo; sin urogomphi. Último esternito con rugosidad en área apical; ampolla genital muy convexa, redondeada y evidente (Fig. 13D).



Figuras 12–13. *Neocorvicoana reticulata*, pupa. **12)** Pupa hembra en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C), y detalle ventral del ápice con ampolla genital (D); **13)** pupa macho en vista dorsal (A), ventral (B), y lateral (C), y detalle ventral del ápice con ampolla genital (D).

Distribución. *Neocorvicoana reticulata* se encuentra en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay (Ratcliffe & Micó 2001), Guyana Francesa y Perú (Di Iorio 2013). Dos registros de la Guayana Francesa y Surinam son considerados erróneos por Ratcliffe & Micó (2001). En nuestra región, además de la antes mencionada provincia de Corrientes, esta especie fue registrada en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Jujuy, La Pampa, Misiones, Rio Negro, Salta, Santa Fe, San Luis y Santiago del Estero (Di Iorio 2013; Ratcliffe & Micó 2001). En su distribución más austral, esta especie alcanza áreas templadas (latitud 39° S) del norte de la Patagonia Argentina (Di Iorio 2013).

Biología. Las larvas recolectadas en noviembre de 2013 alcanzaron su mayor tamaño a finales de diciembre. A mediados de enero de 2014, todos los especímenes se encontraban en la etapa de pupa, a finales de enero y principios de febrero los adultos emergieron. Los adultos han sido capturados durante todos los meses del año (Ratcliffe & Micó 2001).

Discusión

Las larvas de tercer estadio de *N. reticulata* son morfológicamente similares a las larvas de las especies de *Marmarina*. Entre los principales caracteres en común se encuentran: la palidia monosticua; el dorso del segmento abdominal VII con dos anillos; los tarsungulus con 5-7 sedas. Sin embargo, las larvas de *N. reticulata* difieren de las larvas de las especies de *Marmarina* por la distancia entre los 2 lóbulos de las placas respiratorias de los espiráculos, que son ligeramente inferiores al diámetro dorsoventral de la bulla, o tan ancha como esta y; la mandíbula derecha con 2 dientes incisivos.

En cuanto a la pupa de *N. reticulata*, un aspecto destacable encontrado en este estudio, es la presencia de órganos dioneiformes. Entre los trabajos anteriores que describieron las pupas de Gymnetini del Nuevo Mundo (véase el Cuadro I), sólo Morelli (2000) menciona los órganos dioneiformes (como trampas de ginebra) en *G. (Paragymnetis) chalcipes*. Sin embargo, los órganos dioneiformes presentes en *N. reticulata* son menos esclerotizados que los presentes en las especies Rutelinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Dynastinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Otros caracteres presentes en la pupa de *N. reticulata* son similares a las pupas de especie Gymnetini descritas en estudios previos.

La asociación de la larva de *N. reticulata* con nidos de *Acromyrmex lundii* encontrada en este estudio, apoya la idea propuesta por Ratcliffe & Micó (2001) quienes sugieren que los tarsos extremadamente esclerotizados y compactados en las hembras del género *Neocorvicoana* son una adaptación a la mirmecofilia, que le daría la resistencia para ingresar a los nidos de hormigas y poner sus huevos.

Adultos de *N. reticulata* también fueron encontrados en los nidos de *Acromyrmex lobicornis* Emery (Bruch 1929; Puker *et al.* 2015). Entre las especies de Gymnetini, *G. (Paragymnetis) chalcipes* (Gory y Percheron), *Gymnetis semiopaca* Moser y *Marmarina tigrina* (Gory y Percheron) se informaron asociados con *A. lundii* y *A. lobicornis*; mientras que otras, como *Cotinis mutabilis* (Gory y Percheron), *Cotinis nítida* (Linnaeus) y *Hologymnetis cinerea* (Gory y Percheron) fueron encontradas asociadas con *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) y *Atta texana* (Buckley) (Puker *et al.* 2015). Micó *et al.* (2001) reportan la presencia de adultos y larvas de *Hoplopyga singularis* (Gory y Percheron) en nidos de termitas.

Clave para larvas del tercer estadio de Gymnetini del Nuevo Mundo.

Modified from Micó *et al.* (2001) and Morón & Arce (2002)

1. Palidia presente.....2
 - Palidia ausente (Suroeste de los Estados Unidos al noroeste de México).....
..... ***Gymnetina cretacea* (LeConte)**
2. Raster con cada palidium que consta de 2 o más filas irregulares de pali. Antenómero terminal con 3-7 puntos sensoriales dorsales. Proceso haptomeral ausente..... 3
 - Raster con palidium monosticua. Otros caracteres, no como los anteriores..... 5
3. Tarsungulus con 7 sedas. Área de estridulación maxilar con 5 dientes. Último segmento de antena con 3 puntos sensoriales ventrales (Sur de los Estados Unidos a Honduras).....
..... ***Hologymnetis cinerea* (Gory & Percheron)**
 - Tarsungulus con 10-12 sedas. Área de estridulación maxilar con 7-9 dientes. Último segmento antenal con 5-13 puntos sensoriales ventrales..... 4 (***Cotinis***)
4. Raster con fila interior de cada palidium con 9-10 pali ligeramente mayor que los de la fila exterior (sudeste de Estados Unidos de América)..... ***C. nítida* (Linnaeus)**
 - Raster con fila interior de cada palidium con 7-10 pali mucho más gruesos y más grandes que los de la fila exterior (Sur de los Estados Unidos de América al norte de América del Sur)..... ***C. mutabilis* (Gory & Percheron)**

5. Dorso del segmento abdominal VII con 3 anillos.....6
 – Dorso del segmento abdominal VII con 2 anillos.....10
6. Antenómero terminal con 10-20 puntos sensoriales.....7
 – Antenómero terminal con 5–8 puntos sensoriales.....8
7. Stematta presente, bien definido. Región haptomeral con 14-16 heli en una fila transversal. Cada palidium consiste en una fila de 17-20 pali (México a Panamá)
 *Amithao haemotopus* (Schaum)
- Stematta ausente. Región haptomeral con 10-15 heli en una fila transversal. Cada palidium consiste en una fila de 23-26 pali (Sur de México a Colombia y Ecuador).....
 *Argyripa lansbergei* (Sallé)
8. Antenómero terminal con 8 puntos sensoriales. Área estriduladora maxilar con 7 dientes. Septula muy estrecha, alargada, longitud 9 veces su anchura (Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay).....*Blaesia atra* Burmeister
- Antenómero terminal con 5-6 puntos sensoriales. Área de estridulación maxilar con 5 dientes. Septula oval, longitud 2.5-3.5 veces su anchura..... **9** (*Gymnetis* en parte)
9. Antenómero terminal con 6 puntos sensoriales. Región haptomeral con una fila transversal de 19-20 heli. Septula oval, longitud 2.5 veces su anchura (Argentina, Brasil, Perú, Paraguay y Uruguay)*G. (Paragymnetis) chalcipes* (Gory & Percheron)
- Antenómero terminal con 5 puntos sensoriales. Región haptomeral con una hilera transversal de 14 heli. Septula alargada, longitud 3,5 veces su anchura (Perú y Brasil)
 *G. rufilateris* (Illiger)
10. Tarsungulus con 5-7 sedas11
 – Tarsungulus con 8-15 sedas13
11. Distancia entre los 2 lóbulos de la placa respiratoria de los espiráculos ligeramente inferior al diámetro dorsoventral de la bulla o del mismo diámetro (Fig. 8). Mandíbula derecha con 2 dientes incisivos (Fig. 4). Antenómero terminal con 5 puntos sensoriales. (Argentina, Brasil, Guayana Francesa, Paraguay, Perú y Uruguay)
 *Neocorvicoana reticulata* (Kirby)
- Distancia entre los 2 lóbulos de la placa respiratoria de los espiráculos mucho menor que el diámetro dorsoventral de la bulla, o casi rodeándola. Mandíbula derecha con 3 dientes incisivos. Antenómero terminal con 5-10 puntos sensoriales
11 (*Marmarina*)
12. Antenómero terminal con 10 puntos sensoriales. Área estriduladora maxilar con una fila de 9 dientes agudos. Cada palidium formado por una fila irregular de 12-13 pali (Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay)*M. tigrina* (Gory & Percheron)
- Antenómero terminal con 5-7 puntos sensoriales. Área estriduladora maxilar con la fila de 6 dientes agudos. Cada palidium formado por una fila irregular de 19-20 pali (sur de México

- a las regiones amazónicas de Brasil, Colombia, Perú y Bolivia).....
.....**M. maculosa (Olivier)**
- 13.** Distancia entre los 2 lóbulos de la placa respiratoria de los espiráculos ligeramente inferior al diámetro dorsoventral de la bulla, o del mismo diámetro14 (**Hoplomygma**)
- Distancia entre los 2 lóbulos de la placa respiratoria de los espiráculos mucho menor que el diámetro dorsoventral de la bulla, o casi rodeándola
.....16 (**Gymnetis en parte**)
- 14.** Mandíbula derecha con 3 dientes incisivos. Región haptomeral con una fila transversal de 12-19 heli. Cada palidium formado por una fila irregular de 14-18 pali.....15
- Mandíbula derecha con 2 dientes incisivos. Región haptomeral con una fila transversal de 8-11 heli. Cada palidium formado por una fila irregular de 18-25 pali (Argentina, Brasil, Paraguay y Colombia) **H. singularis (Gory & Percheron)**
- 15.** Tarsungulus con 9-10 sedas. Región haptomeral con una fila transversal de 12 heli. Antenómero terminal con 4 puntos sensoriales dorsales (México al norte de Argentina)
..... **H. liturata (Olivier)**
- Tarsungulus con 11-12 sedas. Región haptomeral con una fila transversal de 17-19 heli. Antenómero terminal con 3 puntos sensoriales dorsales (América del Sur)
..... **H. brasiliensis (Gory & Percheron)**
- 16.** Cada palidium consistente en una fila irregular de 18-23 pali17
- Cada palidium consistente en una fila irregular de 10-16 pali18
- 17.** Seta frontal anterior ausente. Tarsungulus con 9-13 sedas. Los espiráculos de los segmentos abdominales I-VIII de tamaño similar (Guatemala al norte de la Argentina)
..... **G. pantherina (Blanchard)**
- Seta frontal anterior presente. Tarsungulus con 8 sedas. Los espiráculos de los segmentos abdominales I-VIII aumentan de tamaño hacia los segmentos posteriores (México y Guatemala) **G. difficilis Burmeister**
- 18.** Stematta ausente. Puntos setigeros frontales anteriores ausentes. Región haptomeral con una fila transversal de 12-14 heli. Septula estrecha, alargada, longitud 5 veces su ancho (Brasil, Bolivia, Ecuador, Colombia, Guyana Francesa y Perú)
..... **G. holosericea (Voet)**
- Stematta presente. Puntos setigeros frontales anteriores presentes. Región haptomeral con una fila transversal de 10-12 heli. Septula oval, longitud 2,5 veces su ancho (México y Guatemala) **G. chevrolati sallei Schaum**

Descripción de larva de tercer estadio y pupa de *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini)

Introducción

El género *Stenocrates* Burmeister, 1847 contiene actualmente 50 especies (Dechambre 1985, 2006; Dechambre & Hardy 2004; Delgado Castillo 1991; Dupuis & Dechambre 1995; Endrödi 1985; Ratcliffe 1978, 2015). Las especies están ampliamente distribuidas desde México a Argentina, siendo frecuente en América del Sur y tan solo una especie es conocida para las Antillas (Ratcliffe 2015). A diferencia de la mayoría de las otras especies de la tribu Cyclocephalini, los machos no tienen garras protarsales agrandadas. Las especies en el género también se caracterizan por un clípeo relativamente corto, subtrapezoidal que tiene su vértice truncado a ligeramente emarginado; una sutura frontoclipeal evidente; tres pares de estrías punteadas en los élitros; y el meso- y metafémur fuertemente aplanados. La antena tiene 10 antenómeros y una pequeña clava apical (Endrödi 1985; Ratcliffe 2015).

De acuerdo a Ratcliffe y Cave (2006) este es uno de los géneros más difíciles para identificar dentro de los Dynastinae americanos. Esto se debe a que la mayoría de sus especies son externamente muy similares y resulta casi imposible distinguir las unas de otras basándose en sus caracteres externos, por tal motivo se requiere observar la forma de los parámetros para su identificación. La mayoría de las hembras no asociadas con los machos no pueden usualmente ser identificadas con confiabilidad. Debido al gran número de especies crípticas en *Stenocrates*, las nuevas especies continúan siendo descubiertas y descritas. Endrödi (1985) proporcionó la última sinopsis del género, pero desde entonces se han descrito 14 nuevas especies las cuales no se incorporaron a ninguna clave, por lo cual resulta necesario la actualización de una clave que las incluya (Ratcliffe 2015).

De acuerdo a Dechambre & Hardy (2004), *Stenocrates agricola* se extiende por Argentina y Paraguay. Sin embargo, en el artículo no se aporta información acerca del ambiente en donde se encontraron ni tampoco la metodología con la cual se capturaron.

En lo que respecta al género *Stenocrates*, se sabe que los ejemplares adultos son atraídos por las luces (Ratcliffe & Cave 2006), no obstante, la información sobre su historia de vida es totalmente desconocida, como así también sus etapas inmaduras

(Ratcliffe 2015). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es describir e ilustrar los estadios de larva y pupa de *Stenocrates agricola*. Se resalta que es la primera descripción de los inmaduros del género *Stenocrates*.

Materiales y Métodos

Ejemplares examinados. Esta descripción se basa en tres larvas de tercer estadio, seis exuvias larvales, una pre-pupa y cinco pupas. Se encontraron doce larvas del segundo y tercer estadio, las cuales se encontraban bajo pequeños troncos dentro de un bosque. Datos de la localidad: “ARGENTINA: Chaco, Bermejo, General Vedia, 26°56'2.60"S, 58°38'50.53"O, 64msn, 9.XII.2014, Bosque, colecta directa, M. Ibarra Polesel col.” Para asegurar la identificación de la especie las larvas fueron criadas hasta el estado adulto, obteniéndose dos machos.

Resultados

Descripción del tercer estadio de la larva de *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy, 2004 (Figs. 1-14)

Longitud dorsal del cuerpo 67,1 mm, ancho 8,9 mm, peso 2,9 g. **Cráneo** (Fig. 1): Ancho de la cápsula de la cabeza 4,7-5,7 mm. Color marrón oscuro a negro. Superficie fuertemente punteada, con puntos moderadamente dispersos. Suturas epicraneal, frontal y clypeofrontal evidentes.

Frente (Fig. 1): Sedas frontales exteriores, posteriores y anteriores ausentes; ángulo anterior con una seda larga a cada lado. Puntos ligeramente más pequeños que los del área dorsal del cráneo. Superficie craneal restante con 1 seta dorsoepicranial en cada lado, 2 cerdas supraocelares y cerca del soporte antenal 3 sedas laterales externas de cada lado. Ocellus no pigmentado presente.

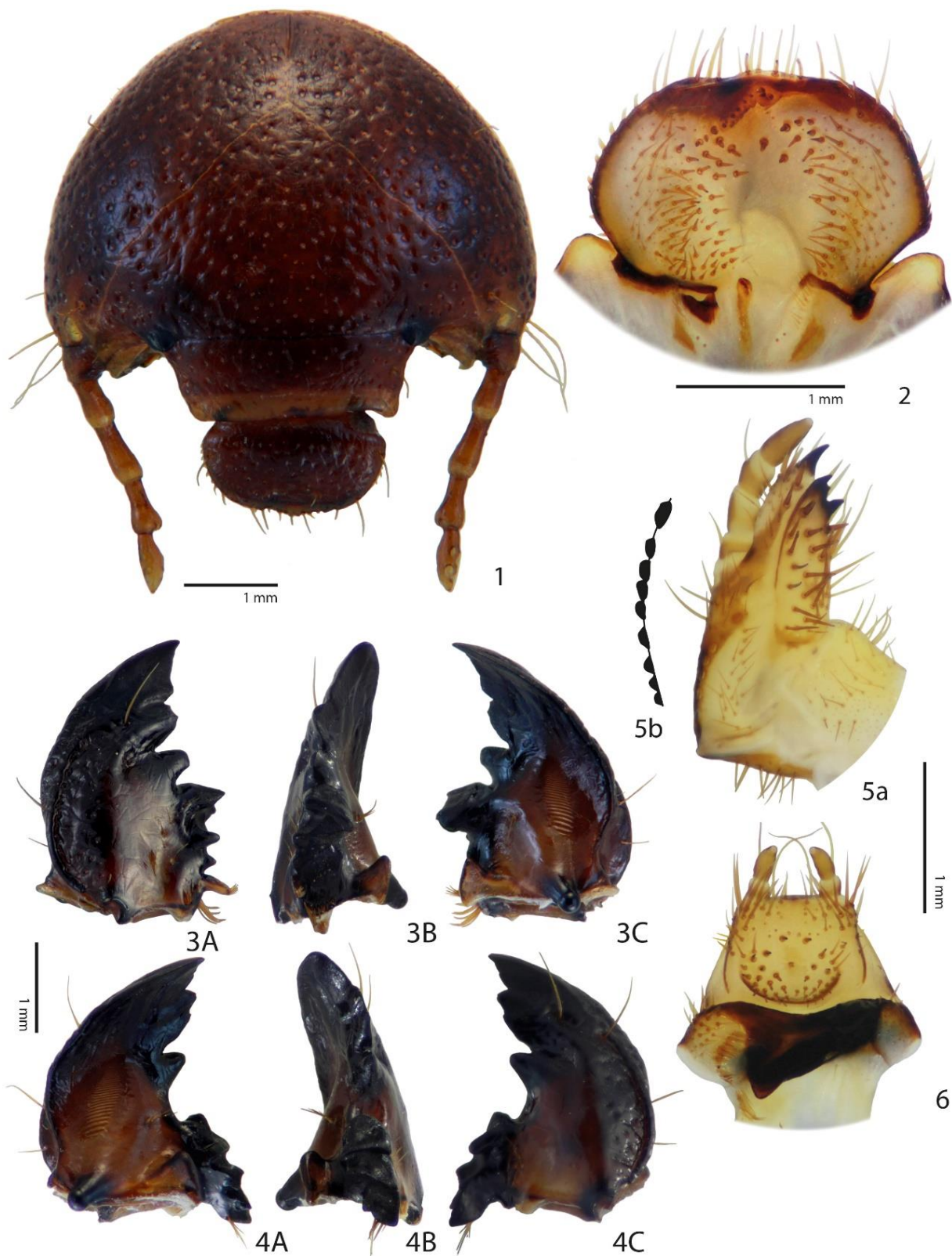
Clípeo (Fig. 1): Forma trapezoidal. Superficie de postclípeo bien esclerotizada; con tan solo 2 sedas clipeales exteriores. Punciones más pequeñas que las de la frente. Superficie de preclípeo marrón oscuro y sin puntuaciones.

Labro (Fig. 1): Ligeramente asimétrico, con algunas puntuaciones discales similares a las del postclípeo, con 2 sedas laterales, 2 sedas lateral-apical y 2 sedas centrales.

Epifaringe (Fig. 2): Forma transversalmente suboval, asimétrica, margen lateral izquierdo y derecho de forma angular. Proceso haptomeral prominente y entero. Chaetoparia derecha con 81 sedas; izquierda con 53 sedas; con aproximadamente 90 sensilas entre las sedas derecha e izquierda. Acroparia con 12-14 sedas rectas, largas y gruesas; corypha con 9 sedas largas y esbeltas; acanthoparia derecha e izquierda con 8-12 sedas cortas, curvas, con forma de espinas. Pedium 1,4 veces largo que ancho, sin sedas. Dextiotorma estrecha, muy alargada; laeotorma más corta que dextiotorma; pternotorma redondeada. Dexiophoba ausente; laeophoba bien desarrollada formada por 16-20 sedas largas y finas entre haptolachus y el lado interno de laeotorma. Placa esclerotizada del nesium derecho bien desarrollada, aguda en el ápice, en la base 8 sedas. Cono sensitivo del nesium izquierdo representado por placa longitudinal, redondeada, bien esclerotizada y con algunas sensilas laterales. Crepis ligeramente definido con 4 sensilas laterales.

Mandíbula izquierda (Fig. 3A–C): Región incisiva con 4 dientes, dientes S1 y S2 formando una lámina apical ancha, separado de S3 por una muesca incisiva poco profunda. Diente S3 de forma redondeada, separado del S4 por un surco postincisivo profundo. S4 de forma cilíndrica y con punta roma. Scrobis con 4-6 sedas esbeltas y largas. Acia bien desarrollada, afilada, con 5-7 sedas basolaterales. Superficie dorsal con 1 seta larga y robusta a nivel del ápice del diente S3; área dorsomolar con fila de 6-9 sedas delgadas. Preartis evidente, cóncavo. Superficie ventral con área estriduladora alargada formada por aproximadamente 28 crestas subparalelas, con una separación que es amplia en la base y se estrecha gradualmente hacia el ápice. Área molar con 3 lóbulos, primer lóbulo molar (M1) grande, no subdividida y por debajo 2 lóbulos agudos. Hacia el centro un mechón de 5 setas molares ventrales. Brustia con 10-14 cerdas robustas y largas. Postartis grande, redondeado. Proceso ventral triangular, muy bien desarrollado.

Mandíbula derecha (Fig. 4A-C): Forma falcada. Área de escisión con diente S1 separado de S2 por un surco incisivo. Dientes S2 y S3 cercanos formando un área plana, separados de S4 por un surco postincisivo agudo y profundo. S4 bien desarrollado y con forma triangular. Superficie dorsal con 2 cerdas gruesas y largas a nivel de S2 y S3. Scrobis con 2 setas largas. Área dorsomolar con fila de 6-9 sedas delgadas. Preartis evidente, cóncavo. Superficie ventral con área estriduladora alargada formada por 26 crestas subparalelas. Área molar con un mechón de 8-11 sedas molares ventrales. Corona molar con 3 lóbulos grandes. Calyx bien desarrollado, terminando dorsalmente en un denticulo ligeramente agudo. Proceso ventral triangular. Brustia con 6-9 cerdas gruesas y largas. Postartis grande y redondeado. Ventralmente el margen basal forma una concavidad.



Figuras 1 - 7. *Stenocrates agricola*, larva del tercer estadio. **1)** Cabeza en vista frontal; **2)** epifaringe; **3)** mandíbula izquierda, vista dorsal (A), vista lateral (B), y vista ventral (C); **4)** mandíbula derecha, vista ventral (A), vista lateral (B), y vista dorsal (C); **5)** maxila izquierda en vista dorsal (A), dientes estriduladores de la maxila (B); **6)** vista dorsal del labio.

Maxila (Fig. 5A): Galea y lacinia fusionadas, formando una mala. Galea dorsalmente con 3 cerdas fuertes con forma de espina y 1 unci bien desarrollado en el ápice, aproximadamente 0,6 veces el largo del último segmento del palpo maxilar. Lacinia con 2 unci, el apical con 2 dientes fusionados en sus bases; área dorsal con aproximadamente 20 cerdas en forma de espina. Palpo maxilar con 4 palpómeros; palpómero 3 es 0,6 veces el largo del palpómero 4. Área estriduladora formada por 6-9 dientes romos, truncados y un proceso anterior también truncado (Fig. 5B). Cardo subrectangular.

Labio (Fig. 6): Escleroma hipofaríngeo asimétrico, medialmente cóncavo; lado derecho con proceso apical bien desarrollado, formando un ángulo recto en la cara interna; lado izquierdo con proceso posterior bien desarrollado. Glosa con 25-30 sedas largas y 30-35 sedas cortas, en forma de espina, are apical con aproximadamente 15 sensilas. Lóbulo lateral izquierdo con 16-20 sedas delgadas, moderadamente largas; lóbulo lateral derecho con 5-12 sedas delgadas. Margen izquierdo con fila de 22-28 sedas agrupadas en una línea muy compacta, no muy largas, dirigidas hacia el centro del escleroma y aproximadamente 12 sedas cerca de la base del escleroma.

Antenas: Con 4 antenómeros; antenómero 1-3 y 2-4 sub iguales en longitud, antenómero 3 se extiende en un proceso obtuso en el extremo distal; antenómero terminal alrededor de 0,75-0,85 veces más largo que los antenómeros 3-1 respectivamente, y 1,05 veces el largo del antenómero 2. Superficie dorsal del antenómero terminal con 3-8 puntos sensoriales, superficie ventral con 3-6 puntos y un punto sensorial en el ápice.

Tórax: Pronoto ancho, débilmente esclerotizado, con 20 sedas esbeltas y largas (Fig. 7, Tabla 1). Espiráculo protorácico de 0,6 mm de largo, 0,38 mm de ancho (Fig. 8A); placa respiratoria de color marrón amarillento, con forma de "C" cerrada, bulla espiracular redondeada, poco prominente; distancia entre los 2 lóbulos de la placa respiratoria de los espiráculos mucho menor que el diámetro dorsoventral de la bulla. Placa con 25-30 poros microscópicos a través del diámetro en el medio (Fig. 8B), agujeros con los bordes regulares (Fig. 8C). Mesonoto y metanoto con número variable de sedas (Tabla 1).

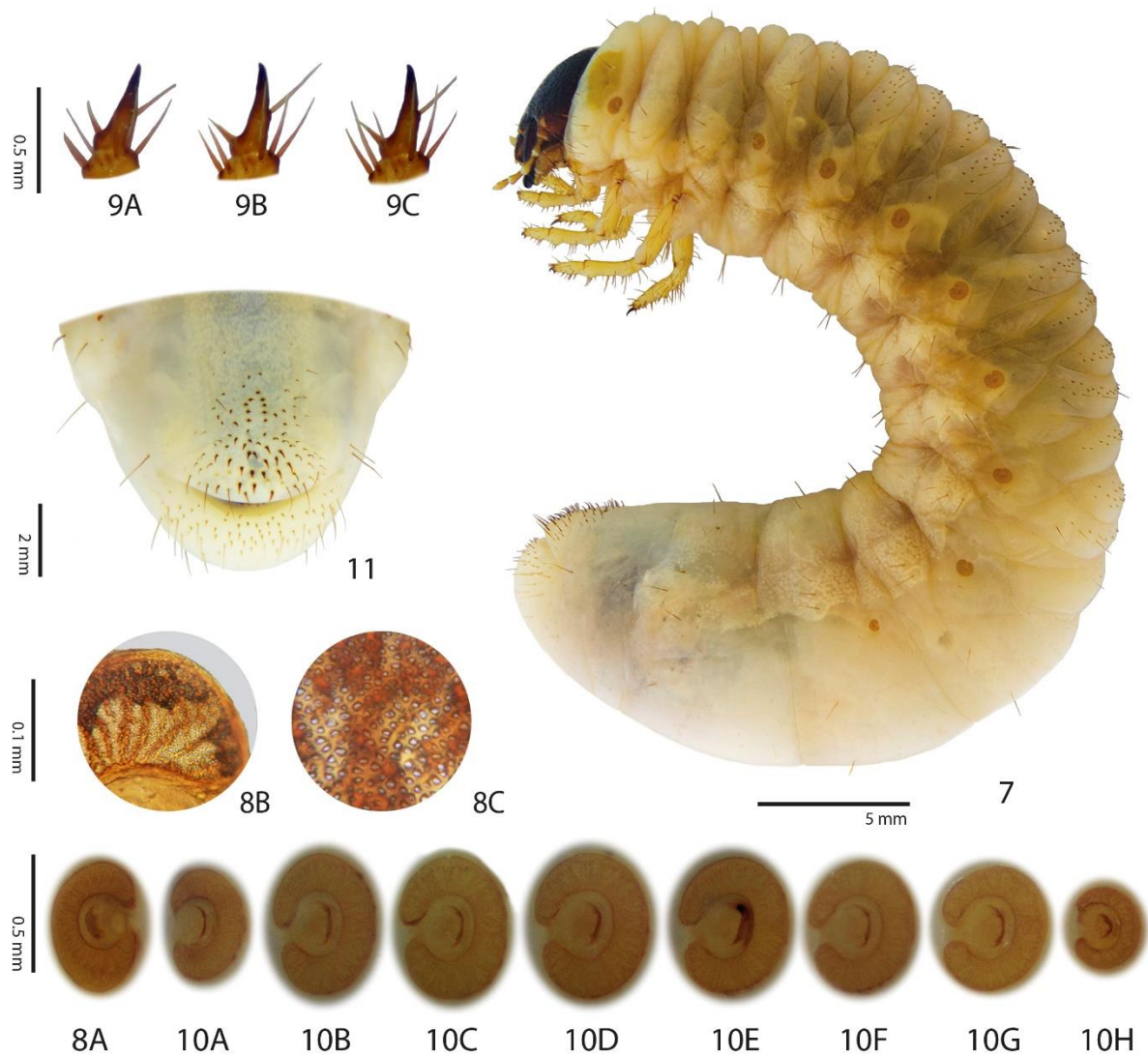
Patas: Uñas tarsales con proceso apical amplio, 1 seta externa basal y 1 seta interna preapical (Fig. 9A-C). Todas las garras tarsales de tamaño similar. Las patas aumentan gradualmente de longitud, del primer al tercer par. Coxa, trocánter, fémur y tibia de todas las patas con muchas sedas largas y robustas.

Abdomen (Fig. 10A-H): Espiráculo abdominal I de 0,51 mm de largo y 0,33 mm de ancho (Fig. 10A), más chico que los espiráculos II-VII. Espiráculos en los segmentos II y V de tamaño subigual (0,65 mm de largo y 0,45 mm de ancho), los espiráculos VI VII y VIII van reduciendo progresivamente su tamaño (Fig. 10F-H), siendo el ultimo el más chico de todos (0,35 mm de largo y 0,31 mm de ancho). Segmentos abdominales con un número relativamente constante de sedas (Tabla I). Segmentos abdominales VII-X sin sedas cortas.

Raster (Fig. 11): Superficie con palidia, a veces no bien definido; que forman una septula oval; cada palidium formado por 5-6 pali espiniformes, cortos y gruesos, dirigidos caudalmente. Campus sin sedas; tegillum con 18-22 sedas hamate. Bárbula con 2-4 sedas largas. Lóbulo anal ventral con 15-20 sedas gruesas, aplanadas, curvas en el centro, lateralmente unas 20-24 sedas cortas, finas y en el margen anal unas 4-6 sedas largas y cilíndricas. Lóbulo anal dorsal con 36-50 sedas cortas, aplanadas y 20-30 sedas largas y cilíndricas. Hendidura anal transversal.

Tabla II. Quetotaxia de los segmentos torácicos y abdominales del tercer estadio de *Stenocrates agricola*. Para cada segmento [Preescudo (PRSC), escudo (SCU), escutelo(SCL), área espiracular (SPA), lóbulo pleural (PLL), área pedal (PEA) y eu-esterno (EUS)] se menciona el número de sedas largas (L) y sedas cortas (S).

Segmento/Tergo	PRSC		SCU		SCL		SPA	PLL	PEA	EUS
	L	S	L	S	L	S	L	L	L	L
Pronoto			20							
Mesonoto	2		8					3		
Metanoto	2		8					2		
Segmento abdominal I		4	8	8	2	14	1	1		2
Segmento abdominal II		11	8	30	2	28	1	3	1	2
Segmento abdominal III		30	8	28	4	26	1	3	1	2
Segmento abdominal IV		28	8	26	2	24	1	3	1	2
Segmento abdominal V		26	8	32	2	24	1	3	1	2
Segmento abdominal VI		32	8	18	2	8	1	3	1	2
Segmento abdominal VII			4				1	3	1	2
Segmento abdominal VIII			4				1	3	1	2
Segmento abdominal IX+X			4					3		



Figs. 8 – 11. *Stenocrates agricola*, larva del tercer estadio. **7)** Cuerpo entero de la larva en vista lateral; **8)** Espiráculo torácico (A), detalle del lóbulo espiracular dorsal (B), detalle de los hoyos espiraculares (C); **9)** uñas protorácicas (A), mesotorácicas (B), y metatorácicas (C) en vista dorsal; **10)** secuencia de espiráculos abdominales del primero (A) al último (H); **11)** segmento terminal del abdominal en vista ventral.

Descripción de la pupa de *Stenocrates agricola* Dechambre & Hardy, 2004

Pupa hembra

Longitud 17,9 - 18,9 mm, ancho 8,8 - 9,2 mm. Adeptica, exarata, cuerpo sub oval, robusto. Color amarillo claro (Figs. 12A–C).

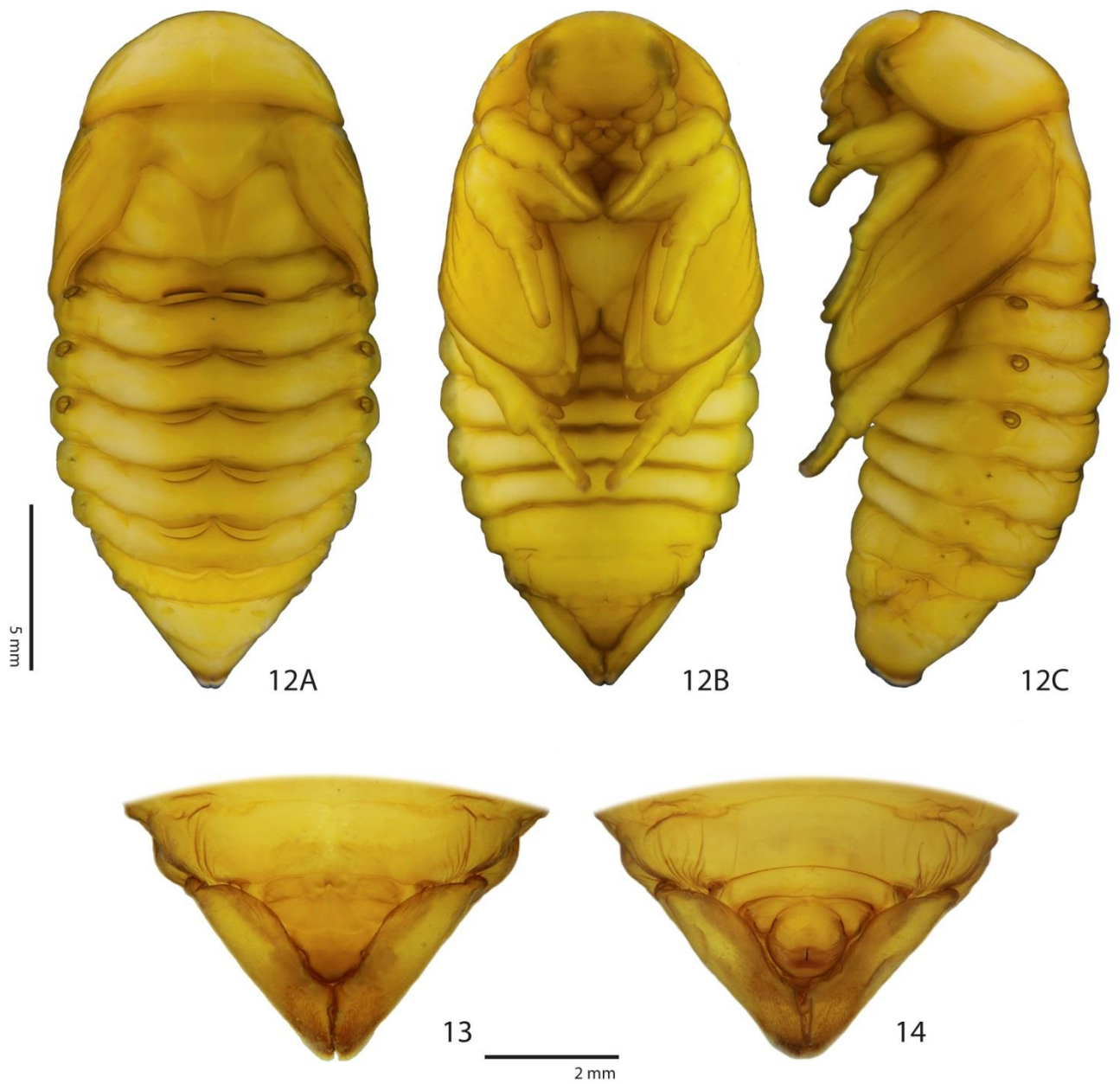
Cabeza: Superficie glabra, partes bucales dirigidas ventralmente; antena, labro, mandíbulas, maxilas y palpos discernibles; teca antenal amplia, robusta, con vértices redondeados. Ojos compuestos hundidos, parcialmente cubiertos por los bordes anteriores del pronoto.

Tórax: Superficie glabra. Disco pronotal ligeramente convexo, más ancho posteriormente, margen basal y base central claramente redondeados. Un surco estrecho, longitudinal se extiende medialmente desde el ápex a la base. Pro-, meso- y metanoto bien diferenciados. Espiráculo torácico presente en cavidad formado entre las patas anteriores, medias, hipómero, y teca de los élitros. Metasterno más ancho que largo. Élitros y teca de las alas posteriores curvado ventralmente alrededor del cuerpo; ápice de las tecas elitráles se extiende hasta la mitad del segmento abdominal III; ápice de teca de las alas posteriores que se extiende hasta el final del segmento abdominal IV.

Patas: Protibia con 3 dientes evidentes en el borde externo, espolones apicales en forma de tubérculo. Mesotibia y metatibia con espinas internas y externas bien desarrolladas en los ápices; ápice de la metatibia con 2 dientes visibles. Metafémur y metatibia cubiertos por los élitros y teca de las alas posteriores. Tarsómeros y pretarsos ligeramente distinguibles.

Abdomen: Terguitos I-VII bien definidos, convexos, segmentos III y IV son los más anchos; pares de órganos dioneiformes bien esclerotizados entre los segmentos I-II, II-III, III-IV, IV-V y V-VI, pero VI-VII ligeramente esclerotizado. Espiráculo I alargado, con peritrema fino, parcialmente cubierto por teca de ala; espiráculos II-IV ovales, prominentes, cada uno con peritrema fuertemente esclerotizado; los espiráculos V-VIII se encuentran cerrados. Lóbulos pleurales redondeados. Esternitos II-VI bien definidos, intersegmentos VII-VIII y VIII-IX no muy bien definidos. Los esternitos XII y XIII son los más largos. Último terguito con rugosas laterales alrededor del pequeño tubérculo; lóbulos carnosos con una vestidura apical aterciopelada de color blanco-dorado, que se

extiende ventroapicalmente; sin urogomphi. Último esternito sin rugosidades en el área apical; ampolla genital con poros genitales evidentes (Fig. 13).



Figs. 12 – 14. *Stenocrates agricola* pupa. **12)** Pupa hembra en vista dorsal (A), vista ventral (B), y vista lateral (C); **13)** pupa hembra, vista ventral del ápice con ampolla genital; **14)** pupa macho, vista ventral del ápice con ampolla genital.

Pupa macho

Longitud 16,1–17,8 mm; ancho máximo 7,8–8,7 mm. Mismas características que en la hembra. Esternito IX anteriormente mucho más convexo en relación a las hembras. Ampolla genital sub-triangular, en el área basal una estructura redondeada con el área circular, glabra en la base, área glabra con la línea longitudinal, oscura impresa en el ápice (Fig. 14).

Biología

Stenocrates agricola es una especie colectada comúnmente mediante trampas de luz. La misma fue encontrada en la mayoría de los casos en bosques pertenecientes al chaco húmedo y tan solo un ejemplar en un palmar de *Copernicia alba* Morong (Arecaceae). En un bosque perteneciente a la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, esta especie estuvo entre las cinco más abundantes del estudio (Ibarra Polesel & Damborsky 2017). Sin embargo, ni esta especie ni otras pertenecientes al género *Stenocrates* han podido ser vistas alimentándose en alguna planta o sustrato en particular, por lo tanto, aún se desconoce el régimen alimenticio de esta especie. Creemos que un futuro análisis del contenido intestinal tanto de las larvas como del adulto podría esclarecer este aspecto de la historia de vida de la especie.

En lo que respecta a su ciclo de vida, los ejemplares inmaduros recolectados a principios de diciembre, en su mayoría larvas de estadio III, alcanzaron su mayor tamaño a finales de diciembre. A inicio del mes de enero, la gran parte de los especímenes se encontraban en la etapa de pupa, o de prepupa. Los adultos emergieron a finales de enero y principios de febrero. En lo que respecta a los imagos, mediante trampas de luz los hemos capturados durante el periodo correspondiente a finales del mes de octubre y mediados de mes de febrero.

Discusión

La larva de *Stenocrates agricola* es la primera en ser descrita para el género *Stenocrates*. Estos resultados muestran que muchos de los caracteres taxonómicos encontrados en la larva de *S. agricola* (especie de la tribu Cyclocephalini), son similares a los presentes en especies incluidas dentro de la tribu Pentodontini, lo cual representa un hallazgo interesante, ya que se esperaba que *S. agricola* comparta características comunes al de otras especies de cyclocefalinos. Entre los caracteres de importancia taxonómica comúnmente usados para determinar las larvas a nivel específico (Morón *et al.* 2014; Morón & Ratcliffe 1996; Neita-Moreno & Morón 2008; Neita-Moreno & Yepes 2011; Pardo-Locarno *et al.* 2009; Pereira *et al.* 2013; Ritcher 1966), encontramos tres que resultaron de relevancia: **a)** *raster con palidia y septula*, presente en especies de Pentodontini (géneros *Euethola* y *Tomarus*), sin embargo, no es hallado en ninguna de Cyclocephalini; **b)** *espiráculos de los segmentos abdominales V-VIII progresivamente más pequeños posteriormente*, carácter presente en Pentodontini (géneros *Orizabus* y *Aphonus*) pero ausentes en Cyclocephalini; **c)** *mandíbula izquierda con diente premolar (S4)*, presente en algunos Cyclocephalini (*Ancongnatha* y *Dyscinetus*) y muchos Pentodontini (*Tomarus*, *Oxygrylius*, *Coscinocephalus*, *Bothynus*, *Neoryctes*, *Diloboderus* y *Euethola*).

Estudios previos, basándose en caracteres larvales, han reubicado a nivel de tribu algunos géneros taxonómicamente problemáticos. Tal es el caso del género *Coscinocephalus* Prell, que Morón & Ratcliffe (1996), respaldados tanto por caracteres de adultos como de inmaduros, transfirieron de la tribu Cyclocephalini a la tribu Pentodontini. Recientemente, Albertoni *et al.*(2014) con base en caracteres larvales, transfirieron el género monotípico *Platyphileurus* Ohaus de la tribu Phileurini a la tribu Oryctini. Por otro lado, mediante un estudio cariológico, Dutrillaux *et al.*(2013) encontraron que *Augosoma* Burmeister, actualmente incluido en Dynastini, podría estar más cerca de *Oryctes* Hellwig, (Oryctini) que de los Dynastini.

Estas transferencias se deben en parte a problemas con la clasificación actual a nivel de tribu. Por ejemplo, Oryctini se diferencia de Pentodontini por un carácter adulto variable, el ápice de la tibia posterior, del cual Ratcliffe & Cave (2006: 189) señalan: “No es confiable el carácter único, a veces variable (o de transición) utilizado para separar taxones en el nivel tribal”. Del mismo modo, Dynastini está separada de Oryctini por sólo

dos caracteres del estado adulto: un primer tarsómero cilíndrico de las patas traseras (dilatado triangularmente en Oryctini y otras tribus) y las patas anteriores en machos más o menos prolongados (no hay tal dimorfismo en Oryctini y otras tribus) (Endrödi 1985; Ratcliffe & Cave 2006).

Sumado a lo antes mencionado, Morón & Ratcliffe (1996) afirman que algunos géneros de Dynastinae americanos suelen ser muy raros en las colecciones, debido a que tienen rangos geográficos restringidos y/o tolerancias ecológicas limitadas, tales como *Aphonides* Rivers, *Pentodina* Endrödi, *Coscinocephalus* Prell, *Barutus* Ratcliffe, *Tehuacania* Endrödi, *Gillaspytes* Howden, *Platyphileurus* Ohaus, *Neoryctes* Arrow. Algunos de estos géneros son también monotípicos, con hábitats insulares o parientes vicariantes extremos. Es posible que la mayoría de estos géneros representen elementos relictuales que pueden proporcionar datos útiles para los estudios filogenéticos de la subfamilia. Sin embargo, este no es el caso de *Stenocrates* que es un género de amplia distribución (México-Argentina) y que cuenta además con un considerable número de especies (S= 50), (Ratcliffe 2015).

En las descripciones previas de este capítulo, las especies *Phileurus valgus* y *Neocorvicoana reticulata* no presentaron dificultades en su posición taxonómica, y los caracteres encontrados eran comunes a la de otras especies del grupo, por lo cual pudieron ser fácilmente incluidas en las claves correspondientes a la tribu Phileurini y Gymnetini respectivamente. Sin embargo, este no fue el caso de *Stenocrates agricola* que posee caracteres que no son frecuentes en miembros de su tribu. Por tales motivos se considera necesario la realización de un trabajo más profundo, en el que se incluyan caracteres de más de una tribu (al menos Pentodontini y Cyclocephalini), y se analicen tanto caracteres morfológicos como moleculares, para lograr así un estudio filogenético más completo.

**Capítulo III: Ensamblajes de Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea)
en tres ambientes típicos del Sitio Ramsar Humedales Chaco, Argentina**



Geniates impressicollis Ohaus, 1911

Introducción

En los últimos tiempos, ha habido una gran preocupación y especulación sobre los efectos de la perturbación humana en la biodiversidad de los ecosistemas, principalmente sobre los impactos que esta causa en la composición de especies, como así también las modificaciones en los servicios ecológicos (Aerts & Honnay 2011; Morris 2010). En Argentina, la provincia del Chaco es una de las más afectadas por la deforestación (Cuadra 2012; Morello & Matteucci 1999). En el 2004, la región oriental de la provincia del Chaco fue incorporada a la Lista de Ramsar bajo la denominación Humedales Chaco, con el compromiso de promover la conservación y uso racional de los ambientes.

Como se mencionó anteriormente, debido a la imposibilidad de trabajar con todas las especies que se encuentran en un lugar o en un paisaje, los investigadores recurren al uso de grupos indicadores, que son un conjunto de organismos taxonómica y funcionalmente afines, que reúnen una serie de características, entre ellas su sensibilidad a los cambios ocasionados por intervención antrópica (Brown 1991; Noss 1990). Los escarabajos de la familia Melolonthidae (*sensu* Endrödi, 1966) debido a sus particulares características, son propuestos como indicadores ecológicos y biogeográficos (Morón 1997, 2014) ya que varios estudios han demostrado la susceptibilidad de estos escarabajos a las alteraciones del ambiente (Morón & Deloya 1991; Otavo *et al.* 2013; Pardo-Locarno 2013).

Se ha observado que el tipo de vegetación influye directamente en la riqueza de estos escarabajos (García-Vidal, 1975; Morón & Zaragoza, 1976; Morón, 1994a, 1994b; Morón-Ríos & Morón, 2001; Delgado & Márquez, 2006), mientras que otros afirman que al disminuir la cobertura arbórea, también disminuye la riqueza específica (Delgado & Márquez 2006; Deloya 2006; Ronqui & Lopes 2006; Serrano *et al.* 2016). En un estudio realizado en México por Delgado & Márquez (2006), encuentran un mayor número de especies en bosques (coníferas, mesófilo de montaña y tropicales perennifolios) que en encinares y matorral xerófilo. Por otro lado, Morón (1994) realiza una amplia descripción en la que detalla a nivel genérico, los ambientes en donde son frecuentemente recolectados cada uno de los géneros de Melolonthidae, como así también la técnica con la que son capturados y el periodo de colecta.

Recientemente, se publicaron numerosos trabajos sobre ensamblajes de escarabajos melolóntidos del Neotrópico (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; Cherman *et al.* 2014a; García-Atencia *et al.* 2015; García-de Jesús *et al.* 2016; García de Jesús *et al.* 2016; Morón-Ríos & Morón 2016; Morón & Arce-Pérez 2016; Oliveira *et al.* 2016; Romero-López *et al.* 2015; Serrano *et al.* 2016; Trujillo-Miranda *et al.* 2016; Villalobos-Moreno *et al.* 2016), en su mayoría, enfocados en el estudio de la variación de su riqueza, diversidad y composición de sus ensamblajes en ambientes con distinto grado de perturbación antrópica y en diferentes tipos de hábitats, como así también su estacionalidad, teniendo en cuenta los distintos meses del año y periodos contrastantes de precipitación.

Sin embargo, el conocimiento ecológico de estos escarabajos en Argentina es prácticamente nulo. No sólo sobre aspectos referidos a su biodiversidad, sino también a otras cuestiones tales como ciclos de vida, dinámica de sus poblaciones, estructura de sus ensamblajes y distribución eco-geográfica. Además, son escasos en nuestro país los estudios sobre su taxonomía alfa, que representa la base para el conocimiento de su diversidad. Por lo cual, resulta claro que el número de especies de Melolonthidae presentes en Argentina está subestimado.

La variación de la diversidad de especies en el espacio y en el tiempo, ha sido un tema central en los campos como la ecología, la biogeografía y recientemente en biología de la conservación (Jost 2010; Rosenzweig 1995). El estudio de esta variación es de gran utilidad para realizar comparaciones cualitativas o cuantitativas entre regiones, o entre taxa determinados, como así también para explorar patrones y procesos ecológicos (Scheiner *et al.* 2011). Los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad se han propuesto como bases analíticas para evaluar el impacto de las actividades humanas en la biodiversidad (Favila & Halffter 1997) y han sido utilizados cada vez con mayor frecuencia para analizar los patrones de diversidad α y β con distintos grupos biológicos y a diferentes escalas (Halffter & Moreno 2005; Veech *et al.* 2010). Así mismo, el estudio de la relación entre los cambios de vegetación y los cambios en diversidad alfa y beta, permite comprender como se estructuran las especies y el papel de estos ambientes en la conservación de la biodiversidad (Favila 2005).

Con base en lo antes mencionado, en este estudio nos planteamos los siguientes objetivos: **1)** Conocer la riqueza, diversidad y estructura de los ensamblajes de escarabajos en tres ambientes del SRHC con distinta complejidad vegetal (bosque, pastizal y palmar); y reconocer especies indicadoras de cada unidad ambiental. **2)** Estudiar el recambio de especies entre estos ambientes, y como los mismos contribuyen a la diversidad regional (γ).

Se plantea como hipótesis que la riqueza y estructura de los ensamblajes de Melolonthidae varían entre ambientes con distinta cobertura y complejidad vegetal, debido a las diferencias en la abundancia y tipos de recursos presentes en cada uno de estos (alimento, refugio). Por lo tanto, se predice que en unidades de vegetación más complejas (con mayor diversidad de nichos), el número de especies (S) y diversidad (1D y 2D) será mayor que en ambientes menos heterogéneos. Además, ciertas especies, debido a su fidelidad y especificidad con determinadas plantas, con otros insectos, o por su preferencia a condiciones ambientales muy particulares, son solo halladas en determinados hábitats, por lo que resultan especies indicadoras de unidades ambientales. Se propone también que la especificidad de muchas especies a determinados ambientes, genera que cada uno de estos tenga ensamblajes con una composición particular; por lo tanto, al comparar ensamblajes pertenecientes a distintos ambientes se espera un elevado recambio de especies, el cual será aún mayor entre unidades de vegetación estructuralmente distintas.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Los muestreos se efectuaron en tres unidades de vegetación (Fig. 1). De acuerdo a especialistas (Alberto 2007; Morello *et al.* 2009) se describe la composición dominante, a continuación:

- **pastizales:** presentan un predominio de gramíneas, como ser: paja colorada (*Andropogon lateralis*), cola de zorro (*Schizachirium spicatum*) y el espartillo dulce (*Elionurus muticus*). Estos suelen sufrir incendios, luego de los cuales aparecen especies que florecen inmediatamente, como *Calea cymosa*, *Turnera grandifolia* y *Aspasia pascaloides*, entre otros.
- **palmar de caranday (*Copernicia alba*):** presentes en sectores topográficamente más bajos, que en épocas de grandes lluvias pueden inundarse parcialmente. Esta palmera se encuentra frecuentemente en suelos alcalinos y salobres; puede alcanzar una altura de 12 a 15 m y un estipite de 30 cm de diámetro. Se ve acompañada de un denso tapiz herbáceo que suele estar dominado por paja brava (*Panicum prionitis*) y *Spartina spartinae*, *Coleataenia prionitis*, *Leptochloa chloridiformis*, *Sporobolus pyramidatus*, *Leptochloa fusca*, etc.
- **Bosque de ribera** (también llamadas selvas marginales, selva en galería, selvas de ribera o bosques de albardón): se encuentran asentados sobre los albardones más desarrollados y se extienden formando una estrecha franja. Estos albardones tienen un alto relieve positivo y permiten la instalación de especies leñosas que no pueden prosperar en las áreas inundables, en donde se instalan árboles que forman un dosel continuo a 10-15m de alto. Entre los árboles de mayor porte (más de 16 m) predominan el timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum*), el lapacho rosado (*Tabebuia heptaphylla*), el guayaibí (*Patagonula americana*), espina de corona (*Gleditsia amorphoides*), el laurel blanco (*Ocotea diospyrifolia*) y el ombú (*Phytolacca dioica*). A estos los acompañan el pindó (*Syagrus romanzoffiana*), el Francisco Álvarez (*Pisonia zapallo*), el urunday (*Astronium balansae*), el poroto guaycurú (*Capparis flexuosa*), sauce criollo (*Salix humboldtiana*), laurel (*Nectandra falcifolia*), ibirá pitá (*Pheltophorum dubium*), pindó (*Syagrus romanzoffianum*) y la azucena del monte (*Brunfelsia uniflora*). Abundan además, numerosas trepadoras y epífitas (Ginzburg & Adámoli 2006).

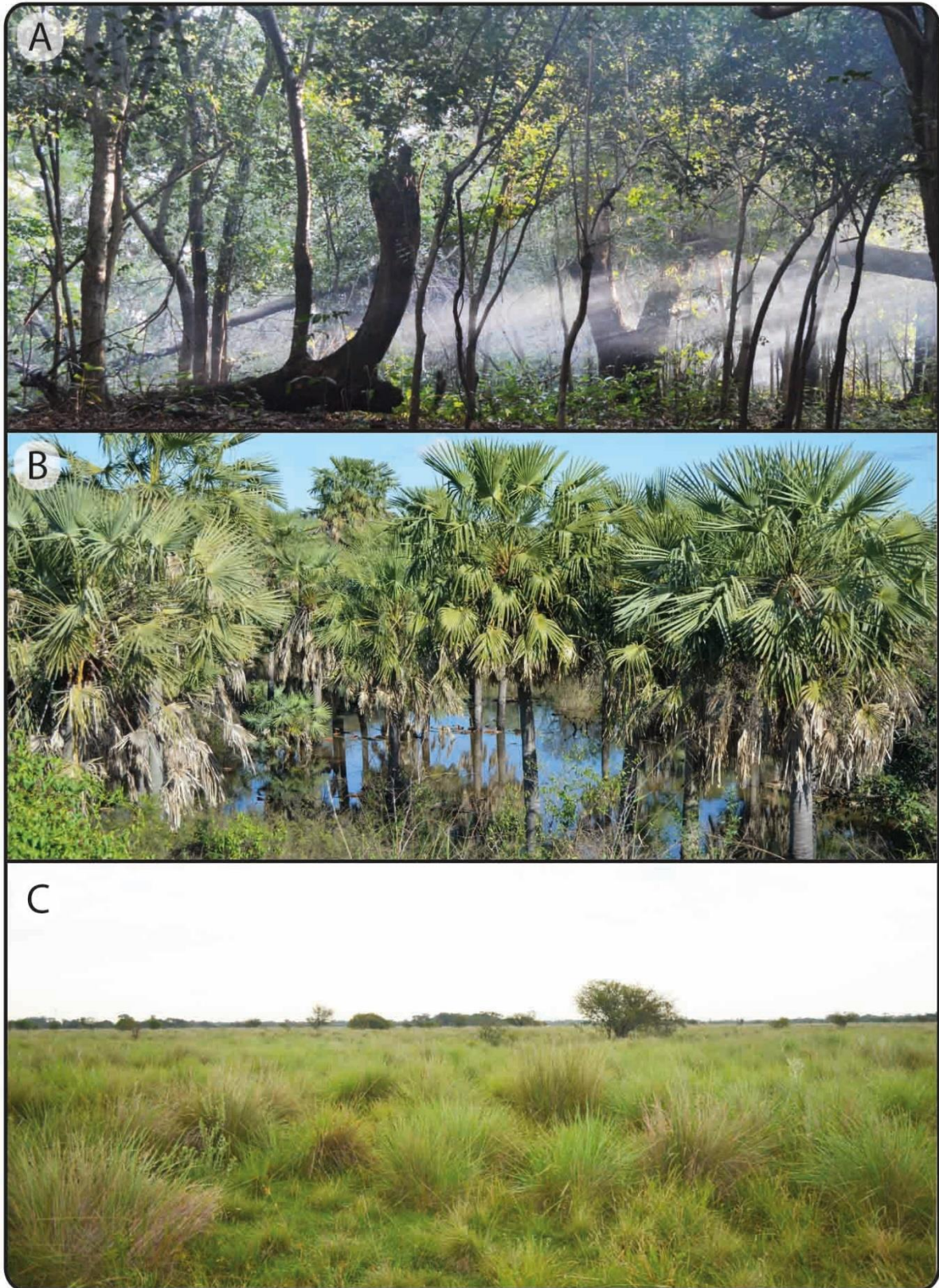


Figura 1: Ambientes estudiados: bosque (A); palmar de *Copernicia alba* (B) y pastizal (C) del SRHC, Chaco, Argentina

Actividades de campo

Durante el periodo de octubre de 2013 a diciembre de 2016 se realizaron más de 50 colectas, en 16 sitios en las tres unidades de vegetación mencionadas. Cuatro de estos sitios correspondieron al pastizal, otros cuatro al palmar y ocho al bosque (Tabla I). Entre cada ambiente la distancia mínima fue de al menos 1 km para asegurar su independencia. Los muestreos se realizaron en las estaciones de primavera (septiembre a diciembre) y verano (enero a marzo) las cuales corresponden a los períodos de mayor actividad de los adultos (emergencia de adultos, vuelo y reproducción) (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; García-Atencia *et al.* 2015; Lugo *et al.* 2013; Morón & Deloya 1991).

Tabla I: Localización de los 16 sitios de muestreo, discriminados según ambientes, altura y ubicación geográfica.

Ambiente	Departamento	Establecimiento	Latitud	Longitud	Altura (m)
Bosque	1° de mayo	Antequeras	27°25'40.85"S	58°51'58.19"O	53
Bosque	1° de mayo	Colonia Benitez	27°19'04"S	58°57'00" O	63
Bosque	1° de mayo	Los Chaguares	27°20'6.98"S	58°58'2.01"O	55
Bosque	Bermejo	San Carlos	26°57'46.80"S	58° 38'12.50"O	60
Bosque	Bermejo	Vedia	26°56'2.60"S	58°38'50.53"O	65
Bosque	San Fernando	La Querencia	27°42'34.52"S	59°13'8.14"O	58
Bosque	San Fernando	Maria Zaida	27°44'46.20"S	59°13'33.20"O	60
Bosque	San Fernando	San Francisco	27°30'29.87"S	59° 4'50.91"O	55
Palmar	1° de mayo	Antequeras	27°26'31.25"S	58°53'12.86"O	52
Palmar	1° de mayo	Tragadero	27°27'1.36"S	58°53'4.35"O	51
Palmar	San Fernando	La Querencia	27°44'40.56"S	59°10'17.54"O	52
Palmar	San Fernando	San Francisco	27°30'42.93"S	59° 4'47.60"O	51
Pastizal	Bermejo	San Carlos	26°58'40.60"S	58° 39'03.00"O	56
Pastizal	Bermejo	Vedia	26°55'50.25"S	58°38'52.06"O	57
Pastizal	San Fernando	La Querencia	27°42'37.99"S	59°13'23.25"O	54
Pastizal	San Fernando	Maria Zaida	27°44'52.90"S	59°13'41.00"O	54

En cada muestreo se utilizaron cuatro de las técnicas más recomendadas para el estudio de estos insectos (Morón 1997; Neita & Ratcliffe 2011; Reyes-Novelo & Morón 2005; Trujillo-Miranda *et al.* 2016), las cuales fueron:

- *Trampas de luz:* Se utilizaron 3 trampas, cada una de estas consiste en un lienzo blanco de 2 m x 2 m, con fuentes de luz de 125 watts de potencia, conectadas a un grupo electrógeno LogusGg 1300. Estas permanecieron activas durante 3 horas a partir del crepúsculo. Las lámparas utilizadas fueron las de tipo mezcladora, debido a que esta fuente de luz abarca una longitud de onda entre los 300 y 750

nm, la cual incluye tanto a la luz visible (entre 450 y 750 nm) como a la luz ultravioleta (entre 15 y 400 nm). Este tipo de iluminación de acuerdo algunos especialistas, es más efectivo en la captura de escarabajos (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; Rivera-Gasperín *et al.* 2013; Serrano *et al.* 2016).

- *Trampas con fruta fermentada:* Se instalaron tres trampas, las cuales fueron suspendidas en los árboles a una altura aproximada de 2m. Las mismas permanecieron expuestas durante 48 horas. Las trampas consistieron en un recipiente plástico de 2 litros cebadas con una mezcla homogénea de banana a la que se agregó levadura de cerveza para acelerar su fermentación.
- *Trampas de intercepción de vuelo:* Se instalaron tres trampas consistentes de mallas finas transparentes, de 2 m de largo x 1 m de alto. Estas se ubicaron en posición vertical, perpendiculares a un corredor natural y por debajo de estas, sobre la línea media, se colocaron bandejas recolectoras que contenían una solución de agua y jabón, para impedir que los insectos que caen en ella retomen el vuelo. Las mismas permanecieron activas durante 48 horas.
- *Captura directa:* se efectuó a partir de la búsqueda de individuos adultos en follaje, corteza, troncos caídos en descomposición, acumulación de restos vegetales y detritus de hormigueros. Durante 2 horas, se recorrieron transectos lineales, y se recolectaron manualmente los escarabajos situados a un alcance aproximado de 2 m de la línea de marcha. Las capturas fueron tanto nocturnas como diurnas.

Las trampas de luz, de intercepción de vuelo y cebadas con fruta se instalaron separadas entre sí por una distancia de 50 m. Los adultos fueron sacrificados en frascos mortíferos con acetato de etilo y fueron acondicionados en bolsas de polietileno para su transporte. Cada bolsa fue rotulada con los datos de colecta (unidad ambiental, fecha de captura, tipo y número de trampa).

En cada colecta, se registraron datos de temperatura, humedad relativa y presión atmosférica mediante una estación meteorológica (marca Dzwh1150) y la ubicación geográfica (GPS Garmin Etrex). Datos de las precipitaciones se obtuvieron de los registros de la estación meteorológica del INTA - EEA Colonia Benítez (INTA 2017). Los datos del nivel del río fueron obtenidos de los registros de Prefectura Naval Argentina (2017).

Durante el periodo de colecta (2013-2016), las temperaturas máximas absolutas (43,3°C a 40,1°C) se registraron en noviembre de 2014 y enero de 2015 respectivamente. Mientras que las mínimas absolutas (-1,6°C y 0,6°C) correspondieron a los meses de junio y agosto de 2016. La humedad relativa promedio fue del 72%, con máximas durante los periodos del estudio de 96% y mínimas de 56%. Los mayores valores de precipitación mensual se registraron en mayo y noviembre de 2016. Muchos de los sitios ubicados en la planicie de inundación del río Paraná estuvieron anegados durante los meses de junio y julio de 2014; julio y diciembre de 2015; y enero, febrero y abril de 2016 (Fig. 3). Este hecho impidió la realización de colectas durante estas fechas en muchas de las áreas de estudio.

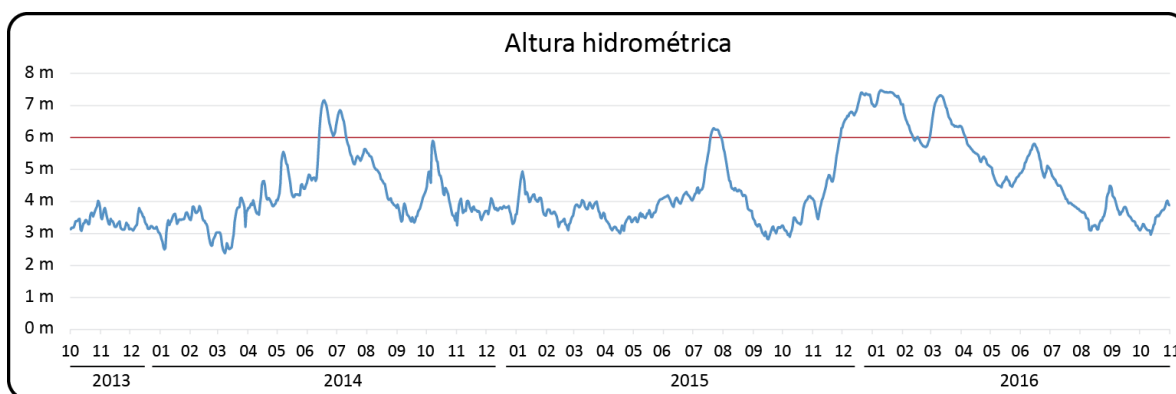


Figura 3: Fluctuación de las alturas hidrométricas en el río Paraná (Puerto Corrientes) correspondiente a los registros de Prefectura, durante el periodo de octubre de 2013 a noviembre de 2016. Los datos que superan a la línea continua ubicada a 6 metros, indican los periodos de inundación de la planicie.

Actividades de laboratorio

Los individuos se identificaron mediante la utilización de claves taxonómicas específicas (Endrödi 1985; Frey 1967, 1969, 1973; Di Iorio *et al.* 2017; Jameson & Hawkins 2005; Katovich 2008; Neita-Moreno & Ratcliffe 2017; Ratcliffe & Cave 2006; Smith & Mondaca 2015) y se compararon con el material depositado en las colecciones del Museo de Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN). Luego fueron confirmadas por el especialista Jhon Cesar Neita Moreno. Los ejemplares colectados se depositaron en la colección de la cátedra de Biología de los Artrópodos de la Universidad Nacional del Nordeste (CARTROUNNE) y en la colección del MACN.

Análisis de datos

El número estimado de especies para cada unidad ambiental se obtuvo mediante los estimadores ACE y Chao 1, los cuales fueron calculados con el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2006). Estos estimadores se utilizaron para verificar la completitud del inventario debido a la elevada cantidad de especies raras en los ambientes. Se consideró como valor eficiente de muestreo cuando la riqueza observada fue equivalente o superior al 80% de las especies predichas por los estimadores. Además, mediante el programa iNext (Hsieh *et al.* 2013) se evaluó para cada ambiente la completitud de los inventarios por medio de la *cobertura del muestreo* (C_m), calculada como la proporción del número de individuos totales en el ensamble que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao & Jost 2012). El déficit de cobertura ($1-C_m$) representa la probabilidad de que el próximo individuo recolectado pertenezca a una especie aún no registrada previamente en el inventario. Cuando los ambientes a comparar registran niveles de cobertura cercanos a 1 es posible realizar comparaciones directas de su diversidad (Chao & Jost 2012).

Se elaboró además para cada una de las unidades ambientales estudiadas, una curva de rarefacción y extrapolación con base en el número de individuos, a fin de comparar el número de especies acumuladas entre ambientes. Para estas comparaciones se trazaron líneas verticales que correspondieron al número máximo de individuos colectados en cada unidad de vegetación. Esta gráfica se realizó con EstimateS 9.1. De acuerdo al criterio de Colwell (2006), se consideraron raras las especies con menos de 10 ejemplares.

La riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos melolóntidos se calcularon en los tres ambientes. La diversidad se evaluó mediante el uso de número Hill o especies efectivas (Jost 2006), en donde el exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies; es decir, la influencia que pueden tener las especies comunes o las especies raras en la medida de la diversidad. A modo de ejemplo, la diversidad de orden cero (0D ; $q=0$) es completamente insensible a las abundancias de las especies; por lo tanto, el valor obtenido equivale simplemente a la riqueza de especies, en la diversidad de orden 1 (1D ; $q=1$) todas las especies son incluidas con un peso proporcional a su abundancia en la comunidad; mientras que en la diversidad de orden 2 (2D) se incluye solo a las especies más abundantes (Gotelli & Chao 2013; Moreno *et al.* 2011). Para este análisis se utilizó la diversidad de orden 1 (1D) que es el exponencial de la entropía del índice de Shannon, y la diversidad de orden 2 (2D), que es el inverso del

índice de Simpson. Con el programa iNext (Hsieh *et al.* 2013) se realizaron perfiles de diversidad asintótica para los ensamblajes de Melolonthidae de los tres ambientes. De acuerdo a Chao & Jost (2015), este tipo de diagrama muestra un perfil continuo de diversidad en función de los números de Hill de orden q , con valores de q que van de 0 a 3. Debido a que el perfil de diversidad ofrece toda la información referida a la distribución de la abundancia relativa de especies, resulta fácil comparar visualmente la composición de múltiples ensamblajes.

La estructura de los ensambles, de las distintas unidades ambientales, se compararon mediante curvas de Whittaker o ranking-abundancia (Whittaker 1965). Para establecer si existen diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad (1D - 2D) de escarabajos por colecta entre los tres ambientes, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y comparaciones de a pares (post-hoc). El mismo se realizó mediante el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2008). Las especies fueron categorizadas además por su frecuencia de aparición por colecta. Las categorías usadas fueron: muy frecuentes (MF) aquellas especies encontradas entre el 100 al 81% de las colectas; frecuentes (F) entre el 80 al 61%; frecuencia media (FM) entre el 60 al 41%; poco frecuentes (PF) aquellas entre 40 al 21% y como raras (R) las registradas en menos del 20% de las colectas.

Los ensambles de los tres ambientes se caracterizaron también de acuerdo a la diversidad funcional de escarabajos, para la cual se empleó el tamaño corporal de las especies. Esta característica se utilizó debida a que la misma determina indirectamente la cantidad de materia orgánica que reciclan los mismos (Delgado & Márquez 2006; García de Jesús *et al.* 2016; Romero-López *et al.* 2015). Para ello se midió la longitud corporal de 10 ejemplares de cada especie, con un calibre digital de precisión (± 0.003 mm). En aquellas especies con un número menor a 10 individuos se completaron los datos de tamaño recurriendo a las descripciones taxonómicas de las mismas. Así mismo, aquellos escarabajos que no pudieron ser identificados a nivel específico y donde el número de ejemplares fue también inferior a 10, se midieron de igual forma. De acuerdo al tamaño, las especies se categorizaron en: a- especies pequeñas (<9 mm); b- medianas (9 – 17,9 mm), las cuales debido a su abundancia se subdividieron en medianas-chicas (9 – 13,4) y medianas-grandes (13,5 – 17,9); c- grandes (18 – 28 mm) y d- muy grandes (>28 mm). Esta categorización es una modificación de las propuestas en estudios previos referidos a escarabajos coprófagos (Arellano *et al.* 2013; Halffter & Arellano 2002) teniendo en cuenta que muchas de las especies aquí encontradas excedían el rango de 28 mm. Se

evaluo estadísticamente la riqueza y abundancia de escarabajos de distintas tallas entre los tres ambientes estudiados mediante una prueba de chi cuadrado. La misma prueba se aplicó para evaluar si hubo cambios en la frecuencia de aparición de especies por colecta entre ambientes.

Para cuantificar el valor indicador de las especies, se utilizó el método de IndVal (Dufrene & Legendre 1997). Este método combina medidas de especificidad de especie con un estado ecológico (como el tipo de hábitat), así como su fidelidad a ese estado ecológico. Los valores de los indicadores van desde 0 (sin indicación) hasta 100 (indicación perfecta). Los índices IndVal altos corresponden a especies indicadoras fiables no sólo porque son específicas de una localidad, sino también porque tienen una alta probabilidad de ser muestreadas en esa localidad durante el monitoreo y la evaluación. Este análisis se realizó con el programa PC ORD (McCune & Mefford 2016). Las especies con resultados de IndVal significativos ($p < 0,05$) por encima del 70% se consideraron especies indicadoras para la condición de hábitat dada. Las especies con IndVal intermedio, entre el 45% y el 70%, fueron consideradas especies detectoras.

La similaridad de la composición de especies entre los tres ambientes se midió con dos índices basados en incidencia, el de Jaccard y el de complementariedad (Colwell & Coddington 1994) para el cual se confeccionó un diagrama de Venn, y con el índice de Bray-Curtis con base en abundancias. Para evaluar si existen diferencias en la composición de escarabajos entre ambientes, se utilizó un análisis de similaridad (ANOSIM). Los mismos se calcularon con el programa Past (Hammer *et al.* 2014). Para examinar el patrón de distribución espacial, las abundancias de las especies que conforman los ensambles de melolóntidos de los tres ambientes, se ordenaron usando un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Las diferencias entre ambientes se evaluaron con el procedimiento de permutación de múltiple respuesta (MRPP). Estos análisis se realizaron con el programa PC ORD. Tanto el análisis ANOSIM como NMDS se realizaron usando la similitud de Bray Curtis y un valor p con la corrección de Bonferroni.

Mediante el método de la partición aditiva de la diversidad ($\gamma = \alpha + \beta^+$) (Chao *et al.* 2012; Lande 1996), se evaluó como la riqueza puntual en distintas escalas, contribuye a la diversidad del SRHC (γ). Para lo cual se consideró la riqueza media de las trampas, más el recambio de especies entre todas las trampas, el recambio de las trampas de cada punto de muestreo, más el recambio de los puntos de muestreo de cada sitio, el recambio entre sitios de cada ambiente, y finalmente, el recambio entre los tres ambientes del SRHC, de tal manera que la diversidad gamma resulta de la siguiente adición:

$$\gamma = \alpha \text{ trampa} + \beta \text{ trampas} + \beta \text{ puntos} + \beta \text{ sitios} + \beta \text{ ambientes}$$

En todos los análisis se utilizó un nivel de significación $\alpha = 0,05$. Debido a que las trampas cebadas con frutas y las de intercepción de vuelo mostraron una muy baja eficiencia de captura, no se incluyeron en los análisis.

Resultados

Se recolectaron 6829 ejemplares pertenecientes a 77 especies, agrupadas en tres subfamilias, 12 tribus y 28 géneros (Tabla II). La subfamilia con mayor riqueza específica fue Melolonthinae (S= 29; n= 1297) seguida de Dynastinae (S= 28; n= 1547), mientras que Rutelinae fue la más abundante (S= 20; n= 3985). El género más rico en especies fue *Plectris* (S= 11), seguido por *Leucothyreus* (S= 10), *Liogenys* (S= 7) y *Bothynus* (S= 7). En cuanto a las especies colectadas, las más abundantes fueron *Leucothyreus marginaticollis* Blanchard (28,7%), *Leucothyreus costatus chaconus* Ohaus (19,5%), *Liogenys obesus* Frey (13,7%), *Cyclocephala modesta* Burmeister (8,6%), *Stenocrates holomelanus* (Germar) (5,5%) y *Dyscinetus dubius* (Olivier) (3,7%); las cuales reunieron el 80% del total de individuos colectados en el estudio (Fig. 4).

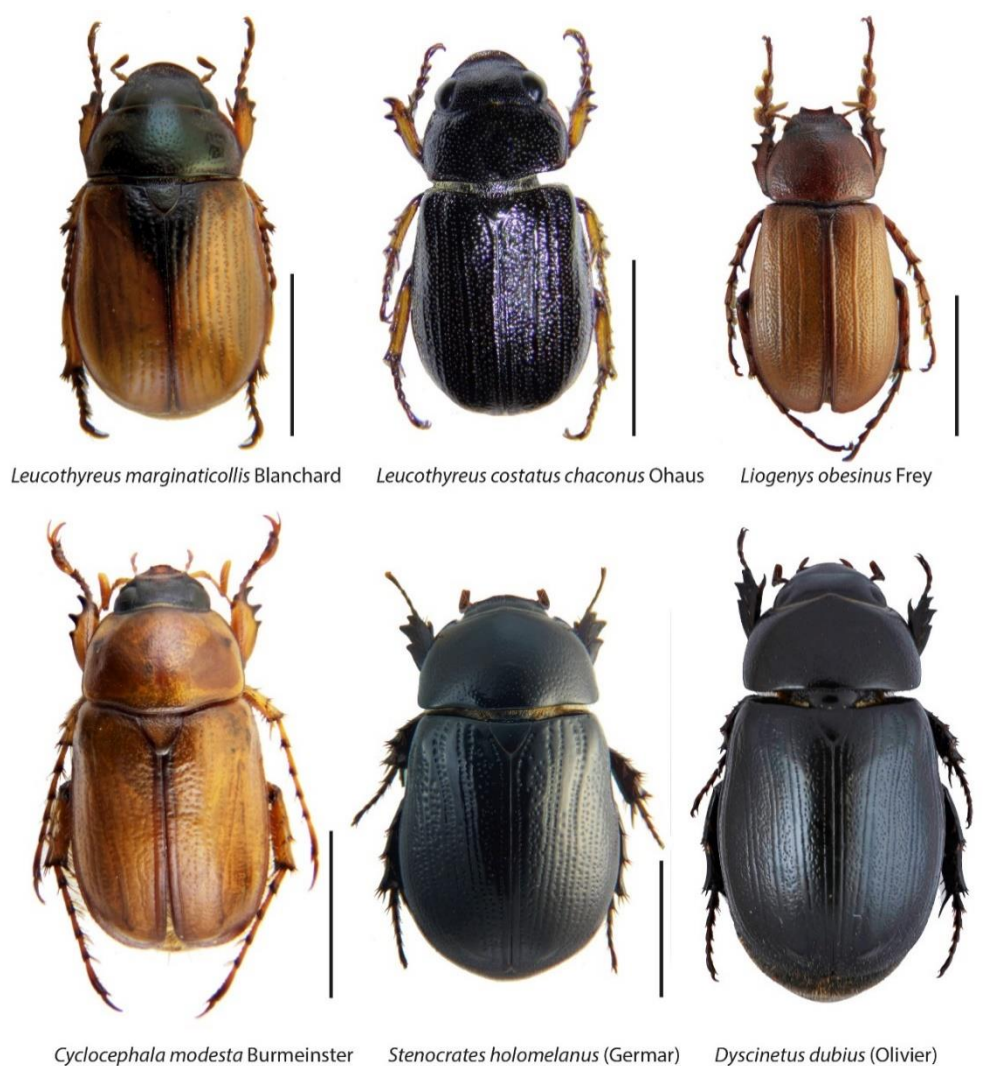


Figura 4: Las seis especies de Melolonthidae más abundantes del SRHC, Chaco, Argentina, (escala= 5 mm).

Tabla II. Abundancia de especies de escarabajos Melolonthidae en tres ambientes (bosque, palmar y pastizal) del SRHC, Chaco, Argentina.

Sub-Familia/Tribu	Especie	Bosque	Palmar	Pastizal	Total	
Dynastinae						
Cyclocephalini	<i>Chalepides barbatus argentinus</i> Prell, 1938	1	3	1	5	
	<i>Chalepides luridus</i> (Burmeister, 1847)	6	45	19	70	
	<i>Cyclocephala metrica</i> Steinheil, 1874	5	1	5	11	
	<i>Cyclocephala modesta</i> Burmeister, 1847	7	2	578	587	
	<i>Cyclocephala ochraceae</i> Prell, 1937	5	1	2	8	
	<i>Cyclocephala putrida</i> Burmeister, 1847		7	2	9	
	<i>Cyclocephala lunulata</i> Burmeister, 1847	1			1	
	<i>Cyclocephala suturalis</i> Ohaus, 1911			1	1	
	<i>Dyscinetus dubius</i> (Olivier, 1789)	65	132	57	254	
	<i>Dyscinetus rugifrons</i> (Burmeister, 1847)			1	1	
Oryctini	<i>Stenocrates agricola</i> Dechambre y Hardy, 2004	50	1		51	
	<i>Stenocrates holomelanus</i> (Germar, 1824)	102	266	5	373	
	<i>Stenocrates rufipennis</i> (Fabricius, 1801)	8			8	
	<i>Strategus surinamensis hirtus</i> Sternberg, 1910	2	2		4	
	Pentodontini	<i>Bothynus deiphobus</i> Burmeister, 1847	2			2
		<i>Bothynus exaratus</i> (Burmeister, 1847)	34			34
		<i>Bothynus laevipennis</i> Arrow, 1937	2		2	4
		<i>Bothynus cf. minor</i> Steinheil, 1872	1			1
		<i>Bothynus</i> sp1			1	1
		<i>Bothynus</i> sp2			4	4
<i>Bothynus striatellus</i> (Fairmaire, 1878)		6	1	48	55	
<i>Euetheola humilis</i> (Burmeister, 1847)		16		1	17	
<i>Euetheola latipennis</i> Arrow, 1911			4	2	6	
<i>Tomarus gyas</i> Erichson, 1848				1	1	
Phileurini	<i>Archophileurus chaconus</i> Kolbe, 1910	5	1		6	
	<i>Phileurus angustatus</i> Kolbe, 1910	5	2		7	
	<i>Phileurus bucculentus</i> Ohaus, 1911	3			3	
	<i>Phileurus valgus</i> (Olivier, 1789)	7	16		23	
Melolonthinae						
Diplotaxini	<i>Liogenys fusca</i> (Blanchard 1851)	5		38	43	
	<i>Liogenys nigrofusca</i> (Moser, 1918)	1	3		4	
	<i>Liogenys obesinus</i> Frey, 1969	109	629	199	937	
	<i>Liogenys pallens</i> Blanchard, 1851	1	13		14	
	<i>Liogenys suturalis</i> Blanchard, 1851	79		26	105	
	<i>Liogenys tarsalis</i> Moser, 1921	1		2	3	
	<i>Liogenys vicinus</i> Frey, 1969	6	2		8	
	<i>Pachrodema</i> sp	2		3	5	
Liparetrini	<i>Blepharotoma calvicollis</i> Frey, 1973	1			1	
	<i>Blepharotoma plaumanni</i> Frey, 1973	12			12	
Macroductylini	<i>Barybas cf. viridiaenea</i> (Moser, 1921)	1			1	
	<i>Demodema bonariensis</i> Bruch, 1909			2	2	
	Macroductylini sp1			1	1	
	<i>Macroductylus</i> sp1	1			1	
	<i>Macroductylus</i> sp2	2			2	
	<i>Macroductylus suturalis</i> Mannerheim, 1829	1			1	
	<i>Plectris decipiens</i> Burmeister, 1855	12		7	19	
	<i>Plectris setiventris</i> Moser, 1918	1			1	
	<i>Plectris</i> sp1		1		1	
	<i>Plectris</i> sp2	1			1	
	<i>Plectris</i> sp3	1	4		5	
	<i>Plectris</i> sp4	1			1	
	<i>Plectris</i> sp5	3			3	
	<i>Plectris</i> sp6	1			1	
	<i>Plectris</i> sp7	5			5	
	<i>Plectris</i> sp8	1			1	
	<i>Plectris</i> sp9			3	3	
Melolonthini	<i>Phyllophaga conformis</i> (Blanchard, 1851)	105	5	4	114	
Sericini	<i>Astaena</i> sp	3			3	

Continuación Tabla II

Sub-Familia/Tribu	Especie	Bosque	Palmar	Pastizal	Total
Rutelinae					
Anomalini	<i>Paranomala testaceipennis</i> (Blanchard, 1856)	14	3	10	27
	<i>Paranomala undulata</i> (Melsheimer, 1844)	42			42
Geniatini	<i>Geniates borellii</i> Camerano, 1891	95	3	12	110
	<i>Geniates impressicollis</i> Ohaus, 1911	87		56	143
	<i>Leucothyreus costatus chaconus</i> Ohaus, 1931	57	299	978	1334
	<i>Leucothyreus homonychius</i> Ohaus, 1917	17			17
	<i>Leucothyreus marginaticollis</i> Blanchard, 1843	64	484	1412	1960
	<i>Leucothyreus mutatus</i> Harold, 1869	17			17
	<i>Leucothyreus</i> sp1	1	7		8
	<i>Leucothyreus</i> sp2	1		3	4
	<i>Leucothyreus</i> sp3	3			3
	<i>Leucothyreus</i> sp4	35	12	2	49
	<i>Leucothyreus</i> sp5	1			1
	<i>Leucothyreus</i> sp6	5			5
	<i>Lobogeniates tucumanensis</i> Camerano, 1891	75	9	34	118
Rutelini	<i>Homonyx chalceus santiagensis</i> (Ohaus, 1913)	2	25		27
	<i>Pelidnota fulva</i> Blanchard, 1850	103			103
	<i>Pelidnota richteri</i> (Ohaus, 1910)	6	1		7
	<i>Rutela lineola</i> Linneo 1767	6			6
	<i>Strigidia crassipes</i> (Ohaus, 1905)	3			3
Número de individuos		1323	1984	3522	6829
Número de especies		66	31	35	77

Las especies *Macroductylus suturalis* Mannerheim, *Paranomala undulata* (Melsheimer), *Barybas viridiaenea* (Moser) y *Bothynus deiphobus* Burmeister, representan nuevas citas para la Argentina, como así también el género *Barybas* Blanchard.

Además, se colectaron exclusivamente con trampas de fruta, 7 ejemplares pertenecientes a cinco especies de la familia Cetoniidae, todas pertenecientes al mismo género (*Gymnetis chalcipes* Gory & Percheron, *G. flaveola* (Fabricius), *G. pudibunda* Burmeister, *Gymnetis* sp1 y *Gymnetis* sp2). Con tres individuos *G. chalcipes* fue la especie más abundante. Del total de ejemplares, cuatro de estos individuos fueron colectados en bosque, dos en palmar y tan solo uno en pastizal.

Los estimadores de riqueza ACE y Chao1, indicaron un esfuerzo de captura eficiente en el pastizal y palmar, donde se habrían colectado al menos un 84 % y casi un 90% del total de especies respectivamente (Tabla III). En bosque el porcentaje de captura fue menor (73 – 80%). Por otro lado, la cobertura de muestreo calculada fue, en los tres ambientes, superior al 98,5%.

Tabla III. Riqueza de escarabajos Melolonthidae observada (Obs), estimada (ACE y Chao1) y cobertura del muestreo (C_m) para cada uno de los tres ambientes estudiados del SRHC.

	Obs	ACE	Chao1	C_m
Bosque	66	82,6 (79,8%)	90,4 (73,1%)	0,986
Palmar	31	36,8 (84,2%)	35,2 (88,1%)	0,997
Pastizal	35	38,9 (89,8%)	37,6 (93,0%)	0,998

Al comparar los atributos de diversidad de los tres ambientes estudiados (Fig. 5), en el bosque se registró la mayor riqueza ($S=66$) y diversidad (${}^1D=25,6$; ${}^2D=18,9$), sin embargo, la abundancia fue la más baja ($n=1323$). En el pastizal se colectaron 35 especies y 3522 individuos, siendo este el ambiente con mayor abundancia y a la vez el de menor diversidad (${}^1D=5,3$; ${}^2D=3,7$). En el palmar se registró la riqueza más baja ($S=31$) y los valores de abundancia fueron mayores a los del bosque ($n=1984$), mientras que los de diversidad (${}^1D=6,5$; ${}^2D=4,8$) fueron levemente superiores que en pastizal. El perfil de diversidad asintótica (Fig. 5) muestra además como la curva correspondiente al bosque, a lo largo de los distintos valores de orden q , mantiene los niveles más elevados de diversidad en relación a los otros dos ambientes. En lo que respecta al pastizal y palmar, se puede observar que en el inicio ($q=0, {}^0D$), si bien el primer ambiente comienza con un valor más alto de diversidad que el segundo, a un nivel aproximado de $q=0,3$, las curvas se entrecruzan y el palmar pasa a tener un mayor valor de diversidad, lo que continúa hasta el orden $q=3$. Esto se debe a un reparto más equitativo de las especies en el palmar, a pesar de presentar menor riqueza que en el pastizal.

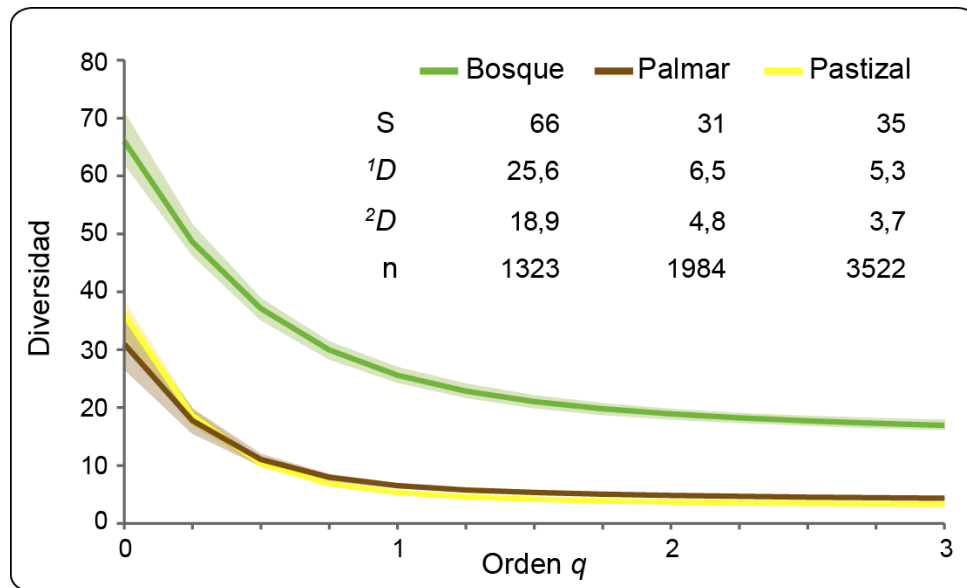


Figura 5: Perfil de diversidad asintótica para los ensambles de Melolonthidae de los tres ambientes estudiados (bosque, palmar y pastizal) en función de los números de Hill de orden q (0, 1, 2 y 3). Áreas claras representan el intervalo de confianza del 95% (basadas en un método bootstrap de 200 repeticiones). En la esquina superior derecha se detallan con valores de riqueza ($S = {}^0D$), diversidad (1D , 2D) y abundancia (n) para cada ambiente.

Al comparar la riqueza acumulada en los tres ambientes estandarizando al número total de individuos colectados en cada unidad de vegetación ($n = 1323$, $n = 1984$, $n = 3522$), mediante rarefacción y extrapolación (Fig. 6), se observó que en los tres puntos de comparación, la riqueza del bosque fue siempre más de dos veces superior a la del pastizal y palmar. La misma, extrapolada a una abundancia de 3522 individuos predice una riqueza de 85,5 especies. Por otro lado, el palmar y pastizal mostraron valores de riqueza muy similares a lo largo de los tres puntos de comparación, lo cual se refleja en el traslape de sus curvas.

Las curvas de ranking-abundancia de especies (Fig. 7) mostraron diferencias notables entre el bosque y los otros dos ambientes (palmar y pastizal). El bosque se caracterizó por una curva de gran longitud y de pendiente poco pronunciada, que refleja una elevada riqueza y reparto equitativo en la abundancia de las especies que componen el ensamble. Además, las especies dominantes mostraron una abundancia considerablemente similar, y se observó también un elevado porcentaje de especies raras ($E_r = 68,2\%$), en la que se incluyeron muchas con tan solo un ejemplar (singletons; $S = 19$), y algunas otras con dos (doubletons; $S = 6$). Por otro lado, tanto el palmar como el pastizal presentaron curvas muy similares, las cuales fueron de menor longitud, con

pendientes pronunciadas y la presencia de especies muy abundantes, particularmente en pastizal. Las especies dominantes exhibieron abundancias muy elevadas, sin embargo, el número de especies raras fue porcentualmente similar al del bosque, principalmente en palmar donde el valor fue del 67,7%, levemente mayor que en pastizal (62,8%). Al comparar las seis especies más abundantes de los ambientes (ilustradas en la Fig. 4) se encontró que *L. obesus* fue dominante en las tres unidades de vegetación, y la más abundante en bosque y pastizal. La mayoría fueron especies compartidas entre palmar - pastizal (*L. marginaticollis*, *L. costatus* y *D. dubius*), mientras que solo una entre bosque - palmar (*S. holomelanus*), y bosque - pastizal (*Geniates impressicollis* Ohaus).

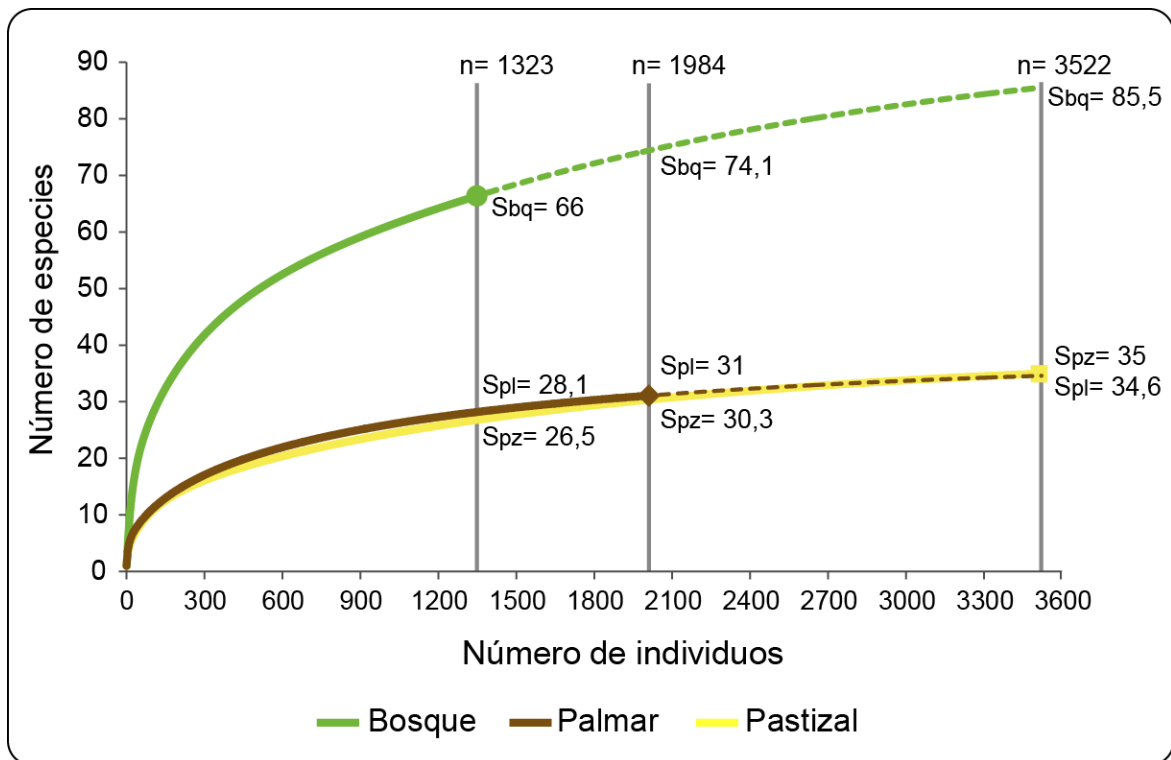


Figura 6. Curva de acumulación de especies de escarabajos Melolonthidae con base en el número de individuos recolectados en tres ambientes (bosque, palmar y pastizal) del SRHC. Las líneas continuas corresponden a la muestra real, mientras que las líneas discontinuas corresponden a la muestra extrapolada, la cual se amplió hasta el tamaño de la muestra de referencia (pastizal). Las líneas verticales indican los puntos de comparación del número de especies entre los ambientes, las cuales se trazaron de acuerdo al número total de individuos colectados en cada unidad de vegetación.

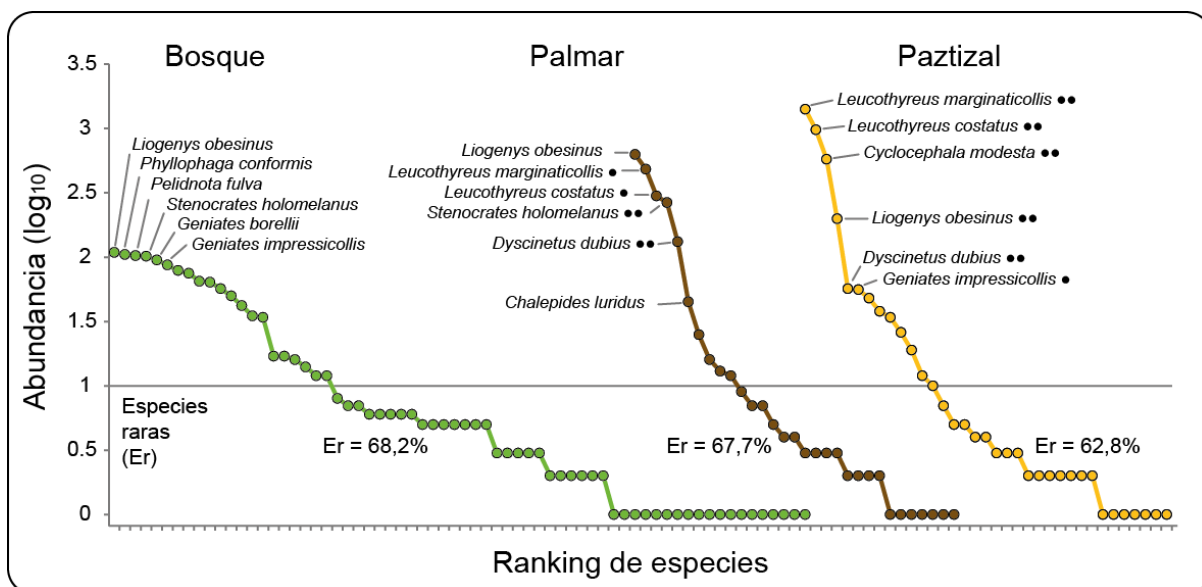


Figura 7. Curvas de ranking-abundancia de especies para los tres ambientes estudiados del SRHC. Se detalla el nombre de las seis especies más abundantes de cada ambiente, y se indica el porcentaje de especies raras (Er), que corresponden a todas aquellas que se encuentran por debajo de la línea horizontal de abundancia (log₁₀) 1. Se muestra además mediante dos puntos negros las especies categorizadas como muy frecuentes (●●; presentes en el 100 – 81% de las capturas) y las especies frecuentes con un solo punto (●; 80 – 61%).

De acuerdo al análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), se encontraron diferencias significativas en la riqueza media de melolóntidos ($H= 7,2$; $p= 0,03$), como así también en la abundancia ($H= 14,8$; $p< 0,001$) y diversidad tanto de orden 1 ($H= 11,1$; $p= 0,004$) como de orden 2 ($H= 11,9$; $p= 0,003$). La riqueza media por colecta fue mayor en pastizal, diferenciándose del palmar que mostró los valores más bajos (Fig. 8-A). La abundancia fue sustancialmente superior en pastizal, ya que presentó diferencias significativas con los otros dos ambientes (Fig. 8-B). Por otro lado, en el bosque la diversidad (1D y 2D) fue mayor que en el palmar y el pastizal (Fig. 8-C y D).

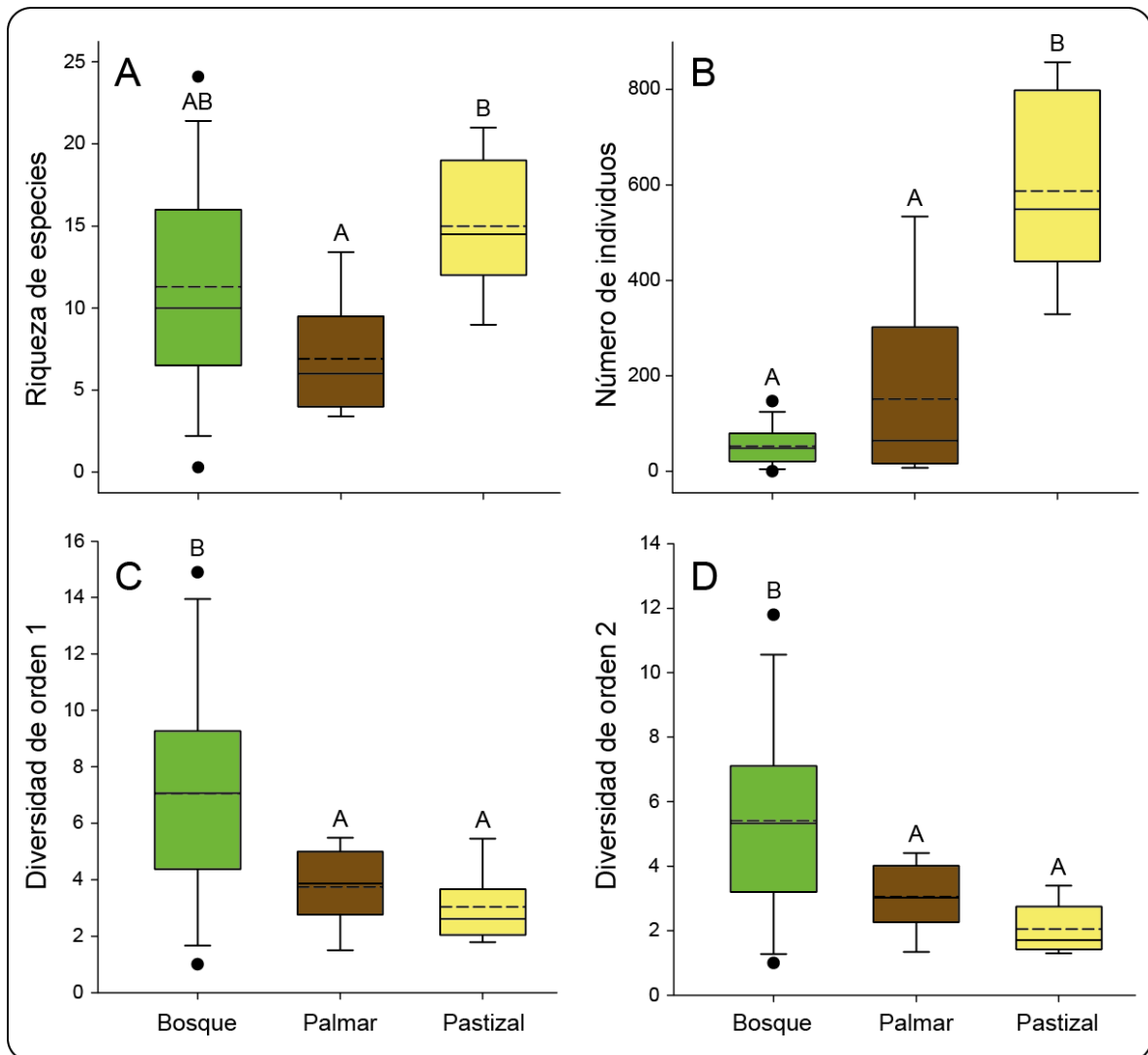


Figura 8: Riqueza, abundancia y diversidad de orden 1 y 2 de escarabajos Melolonthidae en tres ambientes (bosque, palmar y pastizal) del SRHC, Chaco, Argentina. Los gráficos muestran la mediana (línea continua), media (línea punteada), 25-75% cuartiles (cuadros), valores atípicos (puntos negros) y valores extremos (bigotes). Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de Kruskal-Wallis/comparaciones de a pares.

Las diferencias en la frecuencia de aparición de especies por colecta entre los tres ambientes fueron significativas ($X^2 = 44,6$; $p < 0,0001$), (Fig. 9). Se pudo observar una clara tendencia, la cual mostro en un extremo al bosque, que reunió un gran número de especies *raras* (75,8%), mientras que en el extremo opuesto estuvo el pastizal, con la mayor proporción de especies categorizadas como *muy frecuentes* (14,3%) y el porcentaje de especies *raras* más bajo (34,3%). Particularmente en bosques no se registraron especies categorizadas como *muy frecuentes*, y tan solo una fue *frecuente* (*L. marginaticollis*). El palmar exhibió características intermedias a la de los otros dos

ambientes, en el cual si bien se registraron especies *muy frecuentes* (ver Fig. 7), las especies *raras* reunieron a más de la mitad del total de especies (58,1%). En lo que respecta al pastizal, se pudo apreciar además que las cinco especies categorizadas como *muy frecuentes*, fueron además las más abundantes (Fig. 7), y entre estas, *D. dubius*, *L. costatus* y *L. marginaticollis* fueron las únicas especies encontradas en el 100% de los muestreos en este ambiente.

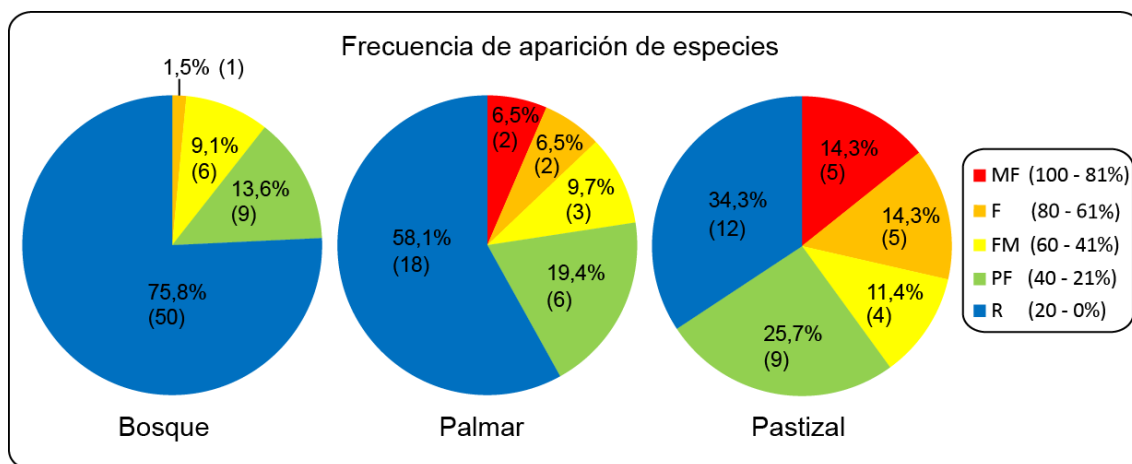


Figura 9: Frecuencia de aparición de especies por colecta en tres ambientes del SRHC. Se indican las cinco categorías de frecuencia utilizadas de acuerdo al porcentaje de ocurrencia: muy frecuentes (MF, 100 - 81%); frecuentes (F, 80 - 61%); frecuencia media (FM, 60 - 41%); poco frecuentes (PF, 40 - 21%) y raras (R, 20 - 0%). Entre paréntesis se muestra además el número absoluto de especies en cada categoría.

De las 77 especies analizadas, 9 (12%) mostraron valores IndVal significativos ($p < 0,05$), encontrándose tres especies características de cada unidad ambiental (Tabla IV). En el bosque no se registraron especies indicadoras ($>70\%$), pero si tres especies detectoras (*Geniates borellii*, *Phyllophaga conformis* y *Pelidnota fulva*). En el palmar, *S. holomelanus*, *L. obesus* resultaron especies indicadoras y *Chalepides luridus* detectora. En el pastizal, las tres especies que caracterizaron este ambiente mostraron un valor indicador levemente superior al 70% (*L. costatus*, *C. modesta* y *L. marginaticollis*).

Tabla IV. Análisis de especies indicadoras de escarabajos Melolonthidae característicos de bosques, palmar y pastizal del SRHC, Chaco, Argentina.

Ambiente	Especies indicadoras	VI	Media	DS	<i>p</i>
Bosque	<i>Geniates borellii</i>	59,4	27,6	6,86	0,0011
	<i>Phyllophaga conformis</i>	52,3	25,3	7,01	0,0044
	<i>Pelidnota fulva</i>	47,8	17,8	6,99	0,0024
Palmar	<i>Stenocrates holomelanus</i>	75,8	26,9	8,04	0,0001
	<i>Liogenys obesus</i>	71,1	41,7	7,97	0,0012
	<i>Chalepides luridus</i>	44,7	25,1	7,22	0,0167
Pastizal	<i>Leucothyreus costatus</i>	74,5	44,6	9,46	0,0034
	<i>Cyclocephala modesta</i>	74,3	23,6	8,84	0,0001
	<i>Leucothyreus marginaticollis</i>	72,4	40,5	8,05	0,0010

Se detalla el valor indicador (VI), el desvío estándar (DS), y el valor P (*p*).

En lo que respecta a la diversidad funcional, al caracterizar los tres ambientes en relación al tamaño corporal de los escarabajos, no se calcularon diferencias significativas en la proporción basada en la riqueza ($X^2= 8,7$; $p= 0,4$), mientras que en relación a la abundancia estas fueron altamente significativas ($X^2= 1139,3$; $p< 0,0001$) (Fig. 10A y B). En los tres ambientes el gremio mejor representado fue el de tamaño *mediano-chico*. El bosque se caracterizó por presentar la menor proporción de especies de tamaño *mediano* (tanto de talla *medianas-chicas* como *medianas-grandes*), y el mayor porcentaje de especies *chicas* (Fig. 10A). En el palmar y pastizal la proporción de especies de tamaño *mediano* fue similar, sin embargo, en el palmar se registraron especies de talla *muy grandes*, las cuales estuvieron ausentes en el pastizal. Por otro lado, en relación a la abundancia de los escarabajos, se observó una clara tendencia en el incremento de los escarabajos de tallas *medianas-chicas* (Fig. 10B), con la menor proporción de estos en bosque (51%), que aumenta en palmar (76%) hasta llegar a su máximo valor en pastizal (94%). A medida que se eleva la proporción de este gremio, disminuye el porcentaje de las tallas *grandes* y *medianas-grandes*. La abundancia de escarabajos de tamaño *chico* y *muy grande* solo fue perceptible en el bosque.

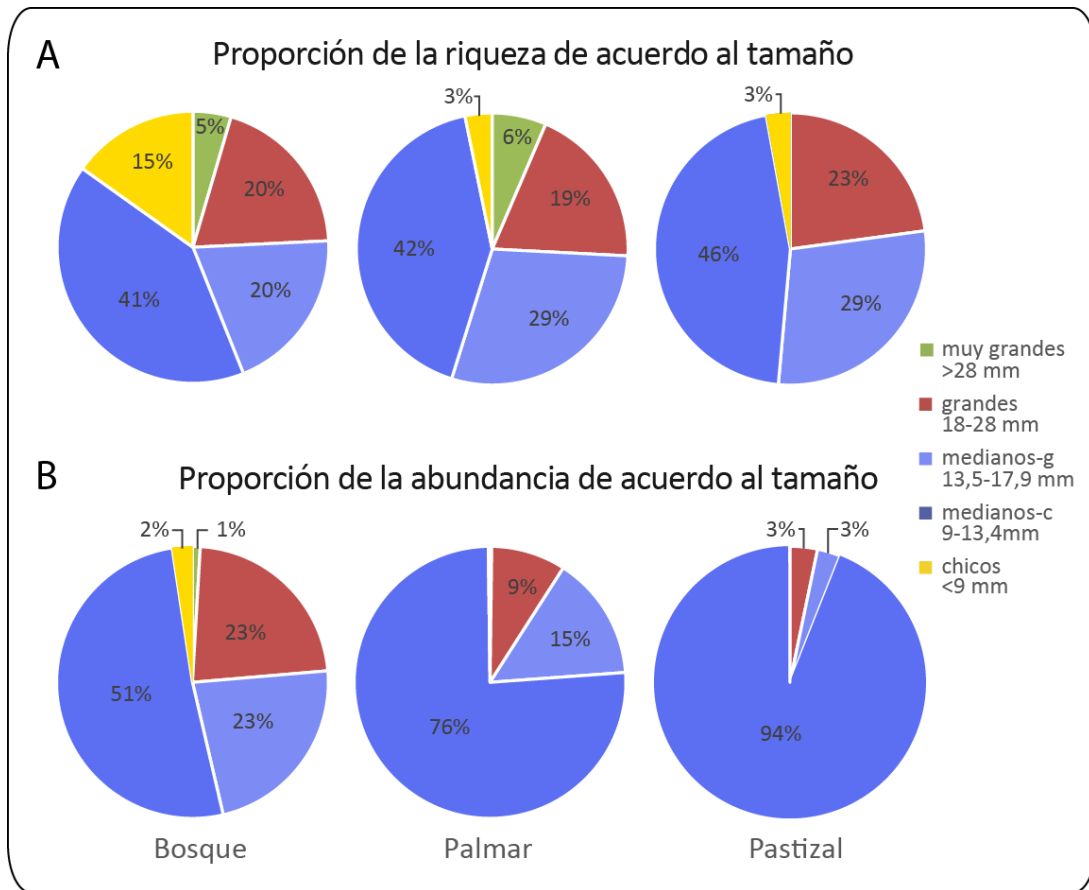


Figura 10. Proporción de la riqueza (A) y la abundancia (B) de escarabajos Melolonthidae de acuerdo al tamaño corporal en los tres ambientes estudiados del SRHC, Chaco, Argentina.

El número de especies exclusivas en cada ambiente fue variable (Fig. 11, Tabla V), con el mayor valor de estas en bosque ($S=29$), seguido por el pastizal ($S=8$) y por último el palmar con tan solo una especie exclusiva. Por otro lado, los valores de recambio de acuerdo a los índices de Jaccard y complementariedad (incidencia de especies), fueron en general elevados entre ambientes. Los mayores valores de disimilaridad se obtuvieron entre bosque y pastizal, los cuales fueron del 67%, mientras que los valores más bajos se dieron entre bosque y palmar (59%) en los cuales se registraron numerosas especies xilófagas (*Archophileurus chaconus*, *Phileurus angustatus*, *Phileurus valgus*, *Homonyx chalceus santiagensis* y *Pelidnota richteri*). Por otra parte, al tener en cuenta la abundancia de individuos (Bray-Curtis), los valores de similaridad más bajos también se dieron entre bosque y pastizal (20%). Sin embargo, a diferencia de lo obtenido con los índices de incidencia, la mayor similaridad se obtuvo entre palmar y pastizal (40%); lo cual se atribuye a las especies abundantes compartidas en ambos ensamblajes (*D. dubius*, *L. obesus*, *L. costatus* y *L. marginaticollis*; ver Fig. 7).

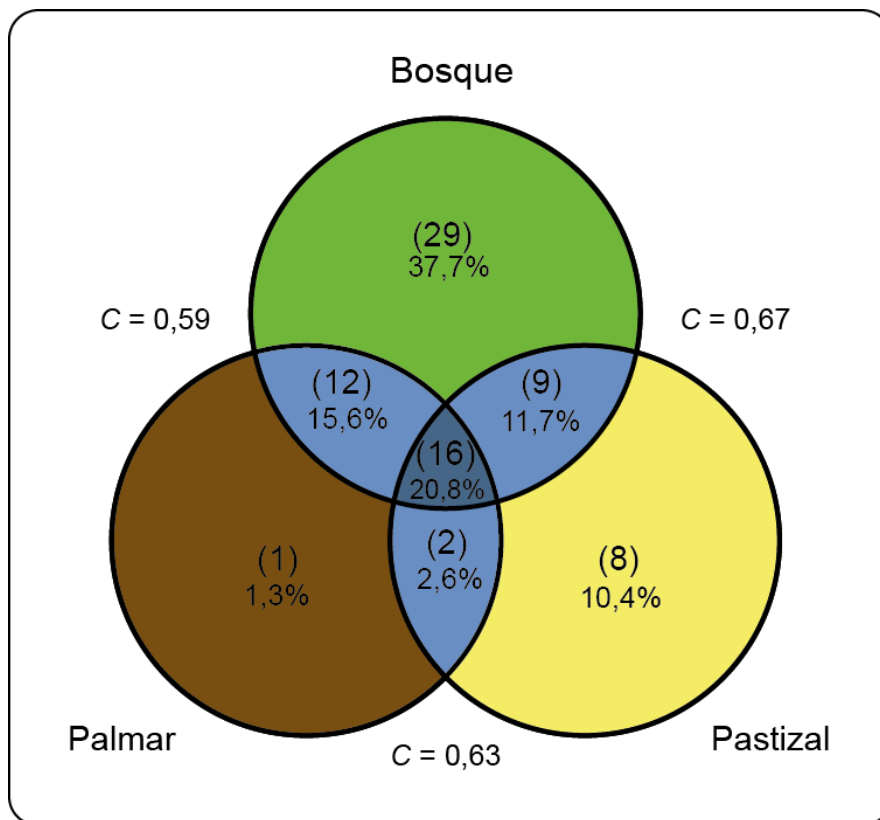


Figura 11: Diagrama de Venn, el cual muestra el número especies (entre paréntesis) y el porcentaje de escarabajos Melolonthidae compartidos entre tres ambientes del SRHC. Se muestra además el valor de índice de complementariedad.

Tabla V. Similaridad y complementariedad de los ensamblajes de Melolonthidae de tres ambientes del SRHC, Chaco, Argentina

	Bosque	Palmar	Pastizal	
Bosque	29	0,28	0,20	Bray-Curtis
Palmar	0,41	1	0,40	
Pastizal	0,33	0,37	8	
Jaccard				

* Los valores de la diagonal principal corresponden a las especies exclusivas de cada ambiente estudiado. Los valores por encima de la diagonal principal corresponden al índice de similaridad con base en abundancias de Bray-Curtis. Los valores por debajo de la diagonal principal corresponden al índice de Jaccard (incidencia).

De acuerdo al análisis de similaridad (ANOSIM), se encontraron diferencias significativas entre los ensamblajes de escarabajos de los tres ambientes ($R = 0,58$; $p < 0,001$). Al evaluar los ambientes de a pares, la prueba post hoc mostró diferencias entre

el bosque y pastizal ($p=0,0042$); mientras que entre palmar y bosque ($p=0,092$), y palmar y pastizal ($p=0,264$) las mismas no fueron significativas.

El ordenamiento según NMDS tuvo un stress de 16,7% y la solución tridimensional explicó el 60% de la variación total (40% adjudicado al eje 1 y 20% al eje 2). Los ejes explicaron una varianza significativa de acuerdo al test de permutación de Monte Carlo ($p<0,0001$). El análisis mostró al bosque y pastizal formando dos grupos diferenciados, mientras que los puntos correspondientes al palmar se dispusieron de forma horizontal integrando el grupo formado por el bosque y parte del grupo formado por el pastizal (Fig. 12). El procedimiento MRPP confirmó que los ensambles difieren significativamente en las tres unidades ($A=0,2056$, $p<0,0001$). La abundancia de *L. costatus* ($r=-0,634$), *L. obesus* ($r=-0,554$) y *C. luridus* ($r=-0,491$) tuvieron mayor relación sobre el eje 1 y las taxa con mayor incidencia sobre el eje 2 fueron *G. impressicollis* ($r=0,547$) y *Lobogeniates tucumanensis* ($r=0,419$).

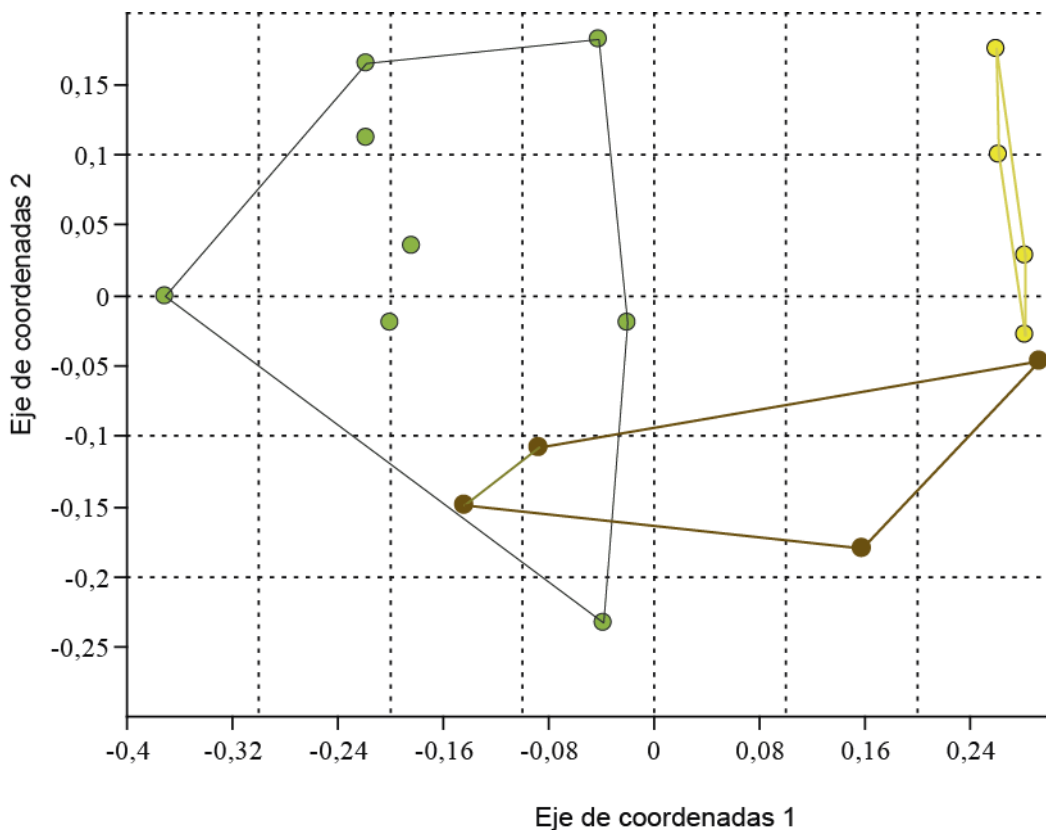


Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de los ensamblajes de escarabajos Melolonthidae en tres ambientes del SRHC, Chaco, Argentina. Bosque representado por puntos verdes (●), palmar por puntos marrones (●) y pastizal por puntos amarillos (●).

De acuerdo al método de partición aditiva, la riqueza total de escarabajos melolóntidos del SRHC ($S=77$) es alcanzada recién en el último nivel espacial de estudio (Tabla VI). La diversidad alfa fue de 6,6 especies, la cual está dada por el número promedio de especies de todas las trampas. La diversidad beta del primer nivel (β^+_{1}), representada por el número promedio de especies del nivel 2 ausentes en las muestras del nivel 1, fue de tan solo 3,4 especies (4,8%), la cual se fue incrementando al subir en los consecutivos niveles. La diversidad beta del nivel 2 fue de 10,1 especies (14,2%), mientras que en el nivel 3 fue 24 especies (34,1%). Finalmente, los valores de recambio más altos se dieron entre ambientes (β^+_{4}) con 33 especies (46,9%).

Tabla VI. Método jerárquico de partición aditiva, en el que se detallan los niveles correspondientes a las distintas escalas de paisaje y la riqueza de especies en cada nivel, con sus respectivos valores α , β y γ .

Niveles	Escala de Paisaje	Riqueza de especies
	Región	$\gamma = 77$
N4	Ambientes	$\alpha_4 = 44$ $\beta^+_{4} = 33$
N3	Sitios	$\alpha_3 = 20$ $\beta^+_{3} = 24$
N2	Puntos	$\alpha_2 = 9,9$ $\beta^+_{2} = 10,1$
N1	Trampas	$\alpha_1 = 6,6$ $\beta^+_{1} = 3,4$

Finalmente, al analizar los métodos de captura en los tres ambientes, el más eficaz tanto en riqueza como abundancia fue la colecta con trampa de luz, con las que se capturaron 69 especies y el 98% del total de especímenes. Con la captura directa se recolectaron 28 especies y el 1,5% de los ejemplares; mientras que las trampas cebadas con fruta ($S=9$; $n=0,2\%$) y las de intercepción de vuelo ($S=4$; $n=0,3\%$) resultaron las menos eficaces. Estas técnicas al ser analizadas por sitios de colecta, mostraron una tendencia similar a la antes mencionada.

Discusión

En este estudio se comparó la diversidad y estructura de ensamblajes de escarabajos melolontidos de tres ambientes característicos del SRHC, como así también, el recambio de especies que ocurre entre estos. En un estudio previo realizado en este sitio (Ibarra Polesel & Damborsky 2017) describimos como se estructuran los ensamblajes pertenecientes a un bosque nativo protegido. Durante la realización de este trabajo, surgió la pregunta de cuanto cambia la estructura y composición de los ensamblajes de escarabajos en otras unidades de vegetación. Este estudio responde en gran medida este interrogante y constituye además el primer análisis de biodiversidad de Melolonthidae de Argentina en diversos ambientes naturales.

A nivel de paisaje, la riqueza total de Melolonthidae encontrada fue superior al de numerosos estudios realizados en países megadiversos del Neotrópico, tales como Brasil (Cherman *et al.* 2014a; Oliveira *et al.* 2016; Ronqui & Lopes 2006), Colombia, (García-Atencia *et al.* 2015; Neita *et al.* 2006; Otavo *et al.* 2013; Pardo-Locarno *et al.* 2005; Última & Vallejo 2008; Villalobos-Moreno *et al.* 2016) y México (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; Delgado *et al.* 2012; García-de Jesús *et al.* 2016; Lugo *et al.* 2013; Morón-Ríos & Morón 2016; Morón & Arce-Pérez 2016; Rivera-Gasperín *et al.* 2013; Trujillo-Miranda *et al.* 2016; Yanes-Gómez & Morón 2010). Por otro lado, el número de especies fue similar al obtenido por Deloya (2006) en diversos ambientes de México ($S=73$), e inferior al reportado por García-López *et al.* (2010) en Costa Rica ($S=118$). Este resultado podría atribuirse a la amplitud del muestreo, tanto desde el punto de vista del número de localidades muestreadas, como también del lapso de tiempo, ya que se cuentan con datos tomados desde el año 2010 (Ibarra Polesel & Damborsky 2017). La mayoría de los investigadores antes mencionados, realizaron colectas mensuales durante el periodo de un año a dos, y en general incluyeron pocas localidades, excepto por Deloya (2006) y García-López *et al.* (2010) que incluyeron diversas áreas de colecta. Sin embargo, la riqueza resultante es considerablemente alta, teniendo en cuenta que el SRHC está fuertemente antropizado en muchas áreas y no corresponde a paisajes tropicales.

Entre las especies colectadas en este trabajo se agregan un nuevo registro de género y especie: *Barybas viridiaenea* (Moser) y tres nuevas citas para la Argentina (*Macroductylus suturalis* Mannerheim, *Paranomala undulata* (Melsheimer), y *Bothynus deiphobus* Burmeister), que se suman a otras dos (*Blepharotoma plaumanni* Frey y *Plectris setiventris* Moser) reportadas en la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez

(Ibarra Polesel & Damborsky 2017), lo cual denota la falta de estudios en biodiversidad de este taxón en nuestro país. Morón (1997) afirma que varios grupos de Melolonthidae requieren revisiones taxonómicas tanto a nivel de tribu como de género, especialmente para la región sudamericana. Esta falta de revisión ha impedido que numerosas especies sean determinadas a nivel específico, ya que solo la sub-familia Dynastinae cuenta con una revisión monográfica mundial realizada por Endrödi (1985). La subfamilia Melolonthinae con más de 11000 especies y 750 géneros en todo el mundo, no cuenta con trabajos monográficos equivalentes al de Endrödi, y son especialmente necesarios para Sudamérica, (Morón 1997; Ocampo & Ruiz-Manzanos 2008). Por lo tanto, no se descarta la posibilidad de que, mediante la comparación con ejemplares depositados en museos, se amplíe el número de nuevos registros para el país, o incluso el hallazgo de nuevas especies.

Los estimadores de diversidad (ACE y Chao1) predijeron un inventario fiable para los ambientes de palmar y pastizal (> 80%), mientras que, en el bosque, a pesar del mayor esfuerzo de muestreo, no se alcanzó la eficiencia de captura deseada. Esto se debe al elevado número de especies en este ambiente representadas por tan solo 1 o 2 individuos, las cuales fueron menores en el palmar y pastizal. Sin embargo, el rango de completitud de inventario que obtuvimos es similar a los reportados por otros investigadores (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; García-López *et al.* 2010; Otavo *et al.* 2013; Villalobos-Moreno *et al.* 2016), y levemente inferior al de García-Atencia *et al.* (2015) y Trujillo-Miranda *et al.* (2016) en donde el número de especies fue considerablemente menor (18 y 6 especies respectivamente).

En lo que respecta a mi primera pregunta de objetivo, los resultados muestran que tanto la riqueza como la diversidad total de escarabajos melolóntidos fueron notablemente más elevadas en bosque que en los otros ambientes. En pastizal y palmar no se observaron diferencias marcadas en relación a estos dos atributos, ya que la riqueza obtenida en el primer ambiente fue levemente mayor a la del segundo, mientras que la diversidad entre ambos fue muy similar. Este resultado es evidente al observar tanto la curva de acumulación de especies, como la curva de perfil de diversidad asintótica, y también la pendiente resultante para ambos ambientes en la curva de Whitaker. Esta última curva, mostro en bosque un importante contraste en relación al reparto de las abundancias de especies, el cual fue mucho más equitativo que en pastizal y palmar.

Numerosos trabajos coinciden en indicar que la riqueza decrece conforme disminuye la cobertura arbórea (Delgado *et al.* 2012; Deloya 2006; Morón 2006; Pardo-Locarno 2013; Pardo-Locarno *et al.* 2011; Reyes-Novelo & Morón 2005; Ronqui & Lopes 2006; Serrano *et al.* 2016). De acuerdo a algunos autores (Delgado *et al.* 2012; Magaña-Cuevas & Rivera-Cervantes 1998; Morón 2006), esto se debe a que la riqueza específica de este grupo, está condicionada a factores como la cobertura arbórea y herbácea, por tratarse en su mayoría de especies rizófagas y saprófagas, observándose un incremento de estas especies conforme la estructura vegetal se hace más compleja. Resultados similares también son reportados en escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) por Almeida & Louzada 2009, Arellano & Halffter 2003, Damborsky *et al.* 2015, Favila 2005, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Halffter & Arellano 2002, Hernández *et al.* 2014, Menegaz De Farias *et al.* 2015 y Silva *et al.* 2013, 2016.

Sumado a lo antes mencionado, los adultos de algunas especies de Melolonthidae tienen estrechas relaciones con sus huéspedes vegetales, mientras que otras están relacionadas a nivel de géneros, con hormigas y termitas (Morón 1997). Moore & Jameson (2013) estudian a los melolontidos de la tribu Cyclocephalini y su asociación con plantas pertenecientes a los primeros grupos de angiospermas divergentes (familia Nymphaeaceae, clado Magnoliide y monocotiledóneas); en donde reportan 97 especies de cyclocefalinos en 58 géneros de plantas. Un estudio similar fue realizado por Di Iorio (2004) en Argentina, donde reporta 69 especies de Melolonthidae y sus plantas asociadas. Entre las especies presentes en su listado, 17 fueron encontradas en este estudio, siendo las especies de la tribu Cyclocephalini las mejores representadas. Di Iorio (2004) menciona además que las mismas se encuentran asociadas con raíces de Poaceae en su estado larval, lo cual explicaría la abundancia de este grupo de escarabajos en palmares y pastizales. Así mismo, en relación a nuestras observaciones de campo, se identificaron varias especies de la tribu Geniatini, (*G. borelli*, *G. impressicollis*, *Leucothyreus homonychius* Ohaus, *Leucothyreus mutatus* Harold y *Leucothyreus* sp6) alimentándose de hojas pertenecientes a especies de la familia Myrtaceae. Tanto estas especies de plantas como de escarabajos fueron comúnmente encontradas en bosques. Por otra parte *L. obesus*, *L. costatus* y *L. marginaticollis* fueron observados alimentándose de varias especies de Mimosoideae como ser *Acacia caven* (Molina), *Mimosa pudica* L. y *Prosopis affinis* Spreng, plantas que fueron frecuentes en pastizales y palmares donde estas tres especies de escarabajos fueron dominantes.

De igual forma, en nidos de termitas (Isoptera: Termitidae) tanto arbóreos (*Microcerotermes* Silvestre y *Nasutitermes* Dudley) como de montículo (*Cornitermes* Wasmann), fueron reportadas varias especies de Dynastinae de la tribu Phileurini tales como *Homophileurus tricuspis* Prell, *Homophileurus luederwaldti* (Ohaus), *Actinobolus trilobus* Luederwaldt y *Actinobolus radians* Westwood (Luederwaldt 1911; Neita & Ratcliffe 2011; Ratcliffe & Cave 2006; Vanin *et al.* 1983). Recientemente fue citada la especie *Leucothyreus suturalis* Castelnau (Rutelinae: Gymnetini) asociada a nidos de termitas pertenecientes a las especies *Cornitermes cumulans* (Kollar) y *Silvestritermes holmgreni* (Snyder), que constituye el primer reporte de asociación con estos insectos para el género *Leucothyreus* (Puker *et al.* 2014). Mientras que Alves-Oliveira *et al.* (2016) encuentran a *Phileurus carinatus declivis* Prell (Dynastinae: Phileurini) en nidos arbóreos de *Azteca chartifex* Forel (Hymenoptera: Formicidae). Por lo tanto, estos reportes demuestran las importantes asociaciones entre los Melolonthidae y estos insectos sociales que nidifican en árboles.

Por otro lado, de acuerdo al análisis de varianza, el pastizal mostró los mayores valores riqueza media de escarabajos por colecta, diferenciándose significativamente del palmar, mientras que el bosque exhibió valores intermedios. Sin embargo, la riqueza total obtenida en pastizal fue considerablemente baja en relación a la del bosque y no fue muy diferente a la encontrada en palmar. Este resultado se atribuye al mayor porcentaje en pastizal de especies catalogadas como *muy frecuentes* y *frecuentes*, lo cual indica que, si bien la riqueza obtenida por muestreo en este ambiente fue en general mayor que en los otros, las probabilidades de obtener especies ya colectadas anteriormente (repetidas), fueron más elevadas que en las otras dos unidades ambientales. Por el contrario, en bosque, las posibilidades de encontrar una nueva especie en cada colecta fueron altas, debido al elevado número de especies raras en este ambiente.

En relación a las especies raras, ya los ecólogos pioneros como Bates y Darwin, aseveraron que la mayoría de las especies en un ensamble son raras, principalmente en los sistemas tropicales donde el número de las mismas puede ser desproporcionadamente grande (Hercos *et al.* 2013). El patrón universal en las distribuciones de abundancia de especies es que tanto las especies raras como las comunes se encuentran en todas las comunidades (McGill *et al.* 2007), y la fracción de especies raras aumenta en hábitats ricos. De hecho, los estudios de ensambles de artrópodos tropicales, rutinariamente encuentran que muchas especies están representadas en las muestras por tan solo un

individuo o por unos pocos individuos (Coddington *et al.* 2009; Novotny & Basset 2000). Esta preponderancia de especies raras plantea problemas particulares desde el punto de vista de la conservación (Hercos *et al.* 2013). Mace *et al.* (2008) creen que la rareza aumenta el riesgo de extinción, ya sea a través de la estocasticidad demográfica o porque las especies que ocupan un hábitat restringido son vulnerables a su modificación; por lo cual, la rareza es un factor que puede tomarse en cuenta al tomar la decisión de incluir especies amenazadas o en el desarrollo de planes de gestión. Además, las especies que son raras en un área, no son necesariamente raras en todas partes; ya que su abundancia puede estar disminuida como resultado de condiciones locales (por ejemplo, hábitats inadecuados) o por casualidad (Rabinowitz 1981).

En relación a lo antes mencionado, una de las tantas especies raras en nuestro estudio fue *Cyclocephala lunulata* Burmeister, la cual estuvo representada por un solo individuo. Sin embargo, la misma posee una amplia distribución, que va del sureste de Estados Unidos hasta nuestro país (Endrödi 1985; Ratcliffe 2003) y es reportada como una especie abundante y común, e incluso considerada plaga de numerosos cultivos en países como México, Colombia y muchos de Centroamérica (Ratcliffe & Cave 2006; Stechauner-Rohringer & Pardo-Locarno 2010). De forma similar, *Cyclocephala suturalis* Ohaus también representada en nuestro estudio por un solo ejemplar, fue colectada en gran número (n=62) en la Reserva de Galarza, de la Provincia de Corrientes. Por lo cual, creemos que podría haber algunas variables tanto bióticas como abióticas (tipo de vegetación, propiedades del suelo) y que por el momento desconocemos, que generarían que en el SRHC estas especies sean localmente raras.

Sin embargo, otro aspecto a tener en cuenta, es el escaso conocimiento de la historia natural de la mayoría de las especies de melolontidos, principalmente en Argentina. De acuerdo a Morón (1997), muchos taxa se consideraban raros o escasos, hasta que se descubrieron los sitios exactos donde viven. Conociendo sus hábitos, un gran número de especies son fáciles de observar y recolectar sin ayuda de trampas o atrayentes artificiales.

Por otro lado, en cuanto al número de individuos, se registraron también diferencias significativas en la abundancia media de Melolonthidae colectados en pastizal, con valores totales que superaron ampliamente a los de bosque, y fueron mayores a los de palmar. Resultados similares son reportados por Morón & Arce-Pérez (2016), quienes suponen que una mayor abundancia de melolontidos en pastizales puede estar

asociada con la densidad de las raíces de las gramíneas, que podría ofrecer alimento y protección a un mayor número de escarabajos. Por otro lado, trabajos previos afirman que este resultado podría atribuirse a la mayor eficiencia de las trampas de luz en áreas abiertas, debido a un mayor radio de acción de esta (Morón 1997; Rivera-Gasperín *et al.* 2013; Serrano *et al.* 2016). En lo que respecta a nuestro estudio, se constató que este radio de acción fue medianamente disminuido en palmar por los estípites de las areceas y muy disminuido por la copa de los árboles y arbustos en bosque. Morón (1997) confirma que las trampas de luz trabajan con distintas eficiencias de acuerdo a si el ambiente es cerrado o abierto. De acuerdo a este autor, en campo abierto o con árboles esparcidos, una trampa con un tubo de luz fluorescente de 20 watts puede ser suficiente para atraer a las especies de escarabajos fotófilos locales. Mientras que, en un ambiente forestal, un dispositivo con dos tubos de luz fluorescente de 20 watts, atrae un menor número de especies e individuos que una trampa con una bombilla de luz mercurial de 100 watts.

El radio de acción de la luz explicaría en líneas generales la diferencia en la abundancia media (y total) de escarabajos recolectados en los tres ambientes. Una excepción a esta generalidad se encontró en uno de los bosques ubicados en la planicie de inundación del río Paraná (Antequera). En este bosque, las trampas se colocaron en un madrejón temporalmente seco que formaba una galería considerablemente amplia con los árboles ubicados en el albardón. No obstante, a pesar de que las trampas de luz tenían un considerable radio de acción y que el mismo fue muestreado en reiteradas ocasiones, tanto la riqueza como la abundancia en este bosque fueron considerablemente bajas. Por lo tanto, se infiere que este resultado podría deberse a que el bosque se inunda frecuentemente en las crecidas del Paraná, y en estas crecidas, numerosos escarabajos (principalmente individuos en estado larval) perecen, lo que podría generar disminución en la riqueza de especies. Así mismo, palmares de *C. alba*, los cuales se vieron anegados en numerosas ocasiones, sufrirían el mismo efecto que el bosque antes mencionado.

Con respecto a las planicies de inundación, se espera que las especies que integran estos ecosistemas tengan una amplia gama de adaptaciones y estrategias para hacer frente a estas cambiantes condiciones (Robinson *et al.* 2002). Sin embargo, estos tipos de estudios no son fáciles debido a la complejidad tanto biótica como abiótica de estos ecosistemas. A pesar de ello, algunos trabajos han logrado identificar ciertos rasgos en la historia de vida de muchos coleópteros terrestres, que permite conocer su respuesta a la dinámica de inundación de estas áreas (Gerisch 2011). En general, la mayoría de las

especies son buenas voladoras, lo que les permite evadir las crecientes y así recolonizar rápidamente otras áreas después de las inundaciones (Desender 1989). Además, una gran cantidad de los coleópteros terrestres son generalistas de hábitat (Weigmann & Wohlgemuth-von Reiche 1999), por lo que pueden encontrar hábitats sustitutos y recolonizarlos. Por otro lado, los adultos de varias especies pueden permanecer sumergidos durante un período de tiempo considerable y, por lo tanto, sobrevivir a los eventos de inundación durante un cierto tiempo (Rothenbücher & Schaefer 2006), o hasta incluso bucear (Morón 1997). Por el contrario, las larvas de estos coleópteros son muy intolerantes al estrés hídrico (Den Boer & den Boer-Daanje 1990) y, muchas especies se desarrollan en hábitats menos expuestos a inundaciones (Rothenbücher & Schaefer 2006). Una estrategia utilizada por algunas especies es la reproducción en determinados periodos, para que luego las larvas puedan desarrollarse en épocas de aguas bajas, y disminuir la mortalidad y así aumentar el éxito reproductivo (Gerisch 2011).

En cuanto a la diversidad funcional, el bosque mostró un reparto más equitativo en la proporción de la abundancia de escarabajos de distintas tallas, contrastando principalmente con el pastizal, un ambiente en el que dominaron los melolóntidos de tallas *medianas-chicas*. Sin embargo, en relación a la riqueza, las diferencias en las tallas no fueron significativas entre ambientes. Notablemente solo un único estudio aborda la diversidad funcional en relación a las tallas de Melolonthidae es el realizado por Morón-Ríos & Morón (2016) en un bosque de México. En su trabajo muestran que las especies dominantes fueron las de talla medianas y chicas, quedando las muy pequeñas y las grandes representadas en menor proporción. Por otro lado, estudios realizados con escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae), en concordancia con nuestros resultados, encuentran un dominio de ejemplares pequeños en pastizales (Barragán *et al.* 2011; Gómez-Cifuentes *et al.* 2017; Larsen *et al.* 2008; Verdú *et al.* 2006). De acuerdo a estos autores, este fenómeno podría atribuirse a que las especies de talla pequeña son en general más tolerantes a elevadas amplitudes térmicas y condiciones de menor humedad (menor relación área / volumen). También encuentran que las especies de talla grande son las más susceptibles de extinción producto de la fragmentación, principalmente aquellas que viven en bosques y son raras; y su desaparición tiene un gran impacto en los procesos ecológicos de reciclaje (Barragán *et al.* 2011; Larsen *et al.* 2008; Slade *et al.* 2007). En lo que respecta a esta investigación, las especies de mayor tamaño fueron en su mayoría

de hábitos xilófagos en sus estadios larvales, y por lo tanto encontradas en bosque y palmar.

De acuerdo al análisis IndVal, nueve especies caracterizaron los ambientes analizados. En el pastizal se observó el mayor número de especies indicadoras, el cual disminuyó en palmar; en bosque solo se registraron especies detectoras. Curiosamente no encontramos estudios con escarabajos Melolonthidae que utilicen este análisis, lo cual impide hacer comparaciones. En relación a las especies indicadoras, cabe destacar que dos de pastizal (*L. costatus* y *L. marginaticollis*) fueron también unas de las más abundantes en palmar. Así mismo, *S. holomelanus* y *L. obesus* especies indicadoras de palmar, fueron también dominantes en bosque. Por lo cual, se considera que estas especies resultaron indicadoras por la abundancia en cada ambiente y no quizás por su especificidad al mismo. Esto explicaría también porqué en ningún ambiente se encontraron especies con un valor indicador elevado (>90%).

En relación a lo antes mencionado, en un estudio previo (Ibarra Polesel & Damborsky 2017), se planteó que ocurre con las especies muy abundantes en ambientes abiertos, pero que son halladas también en bosque, y surgió la duda de si las mismas estarían actuando como especies turistas o si debido a su amplitud ecológica, podrían vivir y desarrollarse en el bosque. A partir de los resultados obtenidos en el presente estudio y teniendo en cuenta la frecuencia y la periodicidad con la que estas especies han sido colectadas en numerosos bosques, me atrevo afirmar que las mismas tienen una gran amplitud ecológica, que le permite habitar ambientes boscosos (aunque con densidades menores que en ambientes abiertos). Además, también se infiere que si las mismas pueden desarrollarse en hábitats donde la fluctuación de temperatura es amplia y que en general existe un mayor déficit hídrico, un ambiente de bosque, donde las condiciones abióticas son más estables, no sería un problema para el desarrollo de estas especies, siempre y cuando dispongan del recurso alimenticio que requieren. Sin embargo, para confirmar esta inferencia, faltaría encontrar ejemplares inmaduros de las especies más abundantes desarrollándose en estas unidades de vegetación.

Como se dijo anteriormente, de acuerdo al análisis IndVal, tres especies resultaron características de bosque (*G. borellii*, *P. conformis* y *P. fulva*), sin embargo, estas no alcanzaron un valor indicador, pero sí valor detector. De acuerdo a McGeoch *et al.* (2002), las especies indicadoras de alto valor, debido a su alta especificidad a un estado ecológico, pueden no ser útiles para los estudios centrados en el monitoreo de cambios ecológicos.

Por el contrario, las especies detectoras, debido a su mayor adaptabilidad a condiciones de hábitat cambiantes, podrían reflejar preferencias por distintos niveles de hábitat, pero con requisitos de estructura paisajística menos estrictos, y por lo tanto ser más útiles que las especies indicadoras. Se considera tener en cuenta las tres especies antes mencionadas, y realizar en un próximo estudio otro análisis IndVal teniendo en cuenta bosques con distinto nivel de perturbación.

En relación al segundo objetivo, los índices de similaridad mostraron que el recambio en la composición de especies entre ambientes fue elevado. Tanto el índice de Jaccard como para el de Bray-Curtis calcularon entre el bosque y pastizal los mayores valores de recambio, y el análisis ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición de especies de ambos ambientes. Lo cual se atribuye al contraste en la composición de la vegetación que existe entre ambos ambientes. Particularmente, el índice de Jaccard con base en la incidencia, arrojó un mayor porcentaje de similaridad entre palmar y bosque. Este resultado lo atribuimos a una mayor proporción de especies con hábitos xilófagos en ambos ambientes, ya que especies comúnmente recolectadas en bosques tales como *Homonyx chalceus santiagensis*, *Pelidnota richteri*, *Phileurus angustatus*, *Strategus surinamensis hirtus* y *Phileurus valgus*, fueron también encontradas en los estípites en descomposición de palmeras. Algunas de estas se hallaron en estado pupal, mientras que la mayoría lo fue encontrada estado larval, lo cual permitió apreciar el importante papel que juegan las mismas en la degradación de los estípites de palmeras caídas. *Phileurus valgus* fue uno de los escarabajos xilófagos más abundantes en bosque y palmar, especie de la cual se describieron sus estadios inmaduros como así también el ciclo de vida (Ibarra-Polesel *et al.* 2017b).

Por otra parte, el índice de Bray-Curtis con base en abundancia, calculo los mayores valores de similaridad entre el palmar y pastizal, los cuales presentan una mayor semejanza en la composición de la vegetación, caracterizada principalmente por el dominio de poaceas. Entre las especies compartidas se encontraron varias de las más abundantes de este estudio (*L. marginaticollis*, *L. obesus*, *L. costatus* y *D. dubius*), las cuales fueron dominantes en ambos ambientes. Por tal motivo, se presume que la abundancia de estas especies podría incidir en los valores de similaridad de este índice, lo cual no sucede con las antes mencionadas especies xilófagas que estuvieron representadas por un bajo número de individuos.

El análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico resume gráficamente los resultados calculados por los índices de similaridad antes mencionados. En el mismo se observa que la composición de escarabajos del palmar, se superpone parcialmente con la del bosque y también con parte del pastizal, quedando estos dos últimos ambientes, formando grupos distintos. El stress indicado por el NMDS estuvo en los intervalos para ser considerado aceptable a levemente alto.

De acuerdo al análisis de partición aditiva, los dos últimos niveles de paisaje (ambientes y sitios) fueron los que presentaron los mayores valores de recambio de especies. Por lo tanto, este resultado sugiere que tanto las diferentes unidades de vegetación como los distintos sitios dentro de estas, son los niveles que más contribuyeron a la diversidad regional de estos escarabajos. Este resultado podría deberse en parte, al alto número de especies raras encontradas en los tres ambientes. Algunos autores afirman que los estudios con diseños jerárquicos son de gran utilidad, ya que permiten obtener una visión más completa del sistema en estudio, y observar los posibles procesos que ocurren a distintas escalas, pudiendo determinar aquellos niveles que generan y mantiene la diversidad β , los cuales resultan de gran utilidad para poder proponer acciones adecuadas de conservación (Legendre *et al.* 2005; Pereyra & Moreno 2013).

Por otro lado, para la colecta de Melolonthidae, los cuatro métodos de captura utilizados fueron los recomendados por Morón (1997), y a partir del cual comenzaron a ser utilizados en numerosos trabajos (Delgado *et al.* 2012; Deloya 2006; Morón-Ríos & Morón 2016; Morón & Deloya 1991; Neita *et al.* 2006; Otavo *et al.* 2013; Reyes-Novelo & Morón 2005; Trujillo-Miranda *et al.* 2016; Última & Vallejo 2008; Villalobos-Moreno *et al.* 2016). Al evaluar dichas técnicas de captura, nuestros resultados muestran que las trampas de luz son indudablemente el método más efectivo de colecta para estos escarabajos. La captura directa es el otro método de mayor efectividad, la cual aportó una valiosa información sobre el comportamiento y hábitos ecológicos de muchas las especies de Melolonthidae, tanto en estado adulto como también en sus estados inmaduros, mediante las cuales se desarrollaron dos trabajos incluidos en el Capítulo II (Ibarra-Polesel *et al.* 2017a; b). Por su parte, las trampas de intercepción de vuelo fueron las menos eficientes y eficaces de las metodologías. Esto se debe a que su instalación requiere una elevada inversión de tiempo y su eficacia de captura, tanto en el número de especies como el de individuos fue escaso, y la mayoría de las veces incluyeron especies también capturadas mediante trampas de luz en donde las abundancias fueron mucho mayores.

Distinto fue el caso de las trampas cebadas con fruta fermentada, las cuales, si bien mostraron las mismas desventajas que las trampas de intercepción de vuelo, en las pocas ocasiones en las que se colectaron escarabajos, estos fueron todos pertenecientes a especies de la familia Cetoniidae, los cuales no son atrapados mediante trampas de luz y, por lo tanto, la complementariedad entre estas trampas fue total.

Llama la atención como entre los trabajos antes mencionados donde se aplicaron numerosos métodos de captura, no se menciona cuáles fueron las técnicas con las que se obtuvo el mayor porcentaje de especies, o al menos no lo hacen explícitamente. Entre las excepciones se encuentra el estudio realizado por Delgado *et al.* (2012) quienes mencionan a las trampas de luz como las más efectivas entre las tres técnicas utilizadas en su estudio. Un resultado similar es reportado por Castañeda-Osorio *et al.* (2015) quienes mediante trampas de luz capturaron el 88% de la riqueza total de escarabajos, y con las de fruta fermentada un 6%, las cuales fueron especies que no se recolectaron con la otra metodología. De esta forma, estos resultados como los de otros estudios, ponen de manifiesto la eficiencia de esta técnica para la captura de melolontidos, lo cual explica porqué muchas veces se utilizan exclusivamente trampas de luz (Allsopp & Logan 1999; Buss 2006; García-Atencia *et al.* 2015; García-López *et al.* 2010; Lugo-García *et al.* 2014; Lugo *et al.* 2013; Ronqui & Lopes 2006; Serrano *et al.* 2016; Steinbauer & Weir 2007). Algunos autores argumentan que la mayor captura con trampas de luz posiblemente se debe a los hábitos nocturnos que predominan dentro de esta familia, donde los adultos de algunas especies permanecen ocultos durante el día y desarrollan sus actividades de alimentación, reproducción y dispersión durante la noche, siempre y cuando la temperatura y la humedad atmosférica sean propicias (Castañeda-Osorio *et al.* 2015; Delgado *et al.* 2012; Morón 1997, 2004a; Reyes-Novelo & Morón 2005).

Finalmente, los resultados aquí obtenidos permiten concluir que la riqueza y estructura de los ensambles de Melolonthidae varían entre ambientes con distinta cobertura y complejidad vegetal, los mismos aportan evidencia a favor de la hipótesis planteada. En el bosque, tanto la riqueza como la diversidad fueron notablemente más elevadas que en los otros dos ambientes, lo cual se atribuye a una mayor disponibilidad de recursos. Sin embargo, contrario al gradiente de complejidad antes mencionado, en el palmar de *C. alba* se encontraron menos especies que en el pastizal mientras que la diversidad fue levemente mayor. Esto podría deberse al nivel topográfico en el que se encuentran los palmares estudiados, los cuales son frecuentemente inundados. Creemos

que este suceso generaría la pérdida de muchas especies, principalmente en las estepas inmaduras donde la movilidad de las mismas es muy limitada. En relación a la diversidad funcional, se observó un claro dominio en la proporción de especies *medianas-chicas* en el pastizal, en contraste, el bosque mostró un reparto más equitativo en los escarabajos de distintas tallas, mientras que el palmar exhibió proporciones intermedias entre ambos ambientes. Por otra parte, de acuerdo al análisis IndVal, las especies que resultaron indicadoras en los distintos ambientes, fueron en su mayoría especies generalistas, las cuales tuvieron una gran abundancia en esos ambientes, pero no fueron específicas de los mismos. Sin embargo, se observaron ciertas especies que, si fueron específicas en estos ambientes, pero que estuvieron representadas por pocos individuos.

En relación a la diversidad beta, se encontraron diferencias significativas en la composición de especies del bosque y pastizal. El palmar mostro una composición intermedia entre las restantes unidades de vegetación, y de acuerdo al índice de Jaccard, los valores de similaridad fueron mayores entre palmar y bosque; mientras que, con el índice de Bray Curtis lo fueron entre el bosque y pastizal. El NMDS mostro al bosque y pastizal formando dos grupos separados, y un tercer grupo más amplio constituido por el palmar que se traslapa con el bosque y parte del pastizal. De acuerdo al análisis de partición, las escalas de paisaje que más contribuyen a la diversidad beta son los distintos sitios de estudio, y los ambientes. Por otro lado, al evaluar el rendimiento de los cuatro tipos de trampas utilizadas, la de luz resultó la más efectiva, seguida por la captura directa, la cual aportó importante información sobre la biología de los escarabajos melolóntidos.

Capítulo IV: Cambios en la estructura de los ensambles de Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) a lo largo de un gradiente temporal en una Reserva Natural del Chaco, Argentina

Artículo publicado: Ibarra Polesel, M.G. & Damborsky, M.P. (2017) Changes in the structure of Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages along a temporal gradient in a natural reserve in Chaco, Argentina. *Austral Entomology*, 1–10, DOI: 10.1111/aen.12288



Phileurus angustatus Kolbe, 1910

Introducción

La sobreexplotación de recursos naturales, la deforestación de bosques y su reemplazo por agroecosistemas, y el incremento de la población, son algunas de las causas que influyen en la pérdida de la diversidad biológica a nivel mundial (Brook *et al.* 2008). En Argentina, estas actividades se realizan a expensas de la tala de los bosques nativos (Morello & Matteucci 1999). En este país, la provincia del Chaco es una de las más afectadas por la deforestación y en los últimos 25 años sufrió una reducción del 11% de la superficie boscosa (Cuadra 2012), por lo tanto es relevante la creación y mantenimiento de áreas protegidas. Dentro del Sitio Ramsar Humedales Chaco sólo la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez (RNECB) está protegida por el sistema de la Administración de Parques Nacionales (Chebez 2005), representando un área de referencia donde se garantiza la preservación de la diversidad de la biota nativa.

Como mencionamos antes, los insectos, debido a su importancia en los ecosistemas, son utilizados en las estrategias de monitoreo y conservación de la biodiversidad (McGeoch *et al.* 2002). Los especialistas se han centrado en especies indicadoras, las cuales son sensibles a los cambios ocasionados por intervención antrópica (Brown 1991; Noss 1990). Los escarabajos Melolonthidae (*sensu* Endrödi, 1966) son cosmopolitas, están presentes en todos los ambientes y cumplen importantes funciones dentro de los mismos. Por tales motivos, Morón (1997) recomienda el uso de los mismos como taxón bioindicador en el Neotrópico.

En Argentina, el alto grado de endemidad de escarabajos, hace que su fauna sea de particular importancia en estudios de conservación, diversidad, biogeografía y evolución (Ocampo & Ruiz-Manzanos 2008). Sin embargo, los trabajos ecológicos referidos a Melolonthidae argentinos se encuentran restringidos a especies cuyas larvas revisten de importancia agrícola (Bonivardo *et al.* 2013; Frana 2007a) y un catálogo de melolontidos y sus plantas asociadas realizado por Di Iorio (2004). No se disponen de inventarios actualizados, ni estudios de diversidad de Melolonthidae en Argentina, por lo cual su riqueza puede estar subestimada y, además, se desconoce la estructura y composición de sus ensambles. Estudios ecológicos de este tipo constituyen una importante herramienta para evaluar el estado de conservación de las áreas protegidas y proponer estrategias de manejo (Favila 2005; Favila & Halffter 1997; Noss 1990).

La diversidad ha sido separada en diferentes componentes de acuerdo a los fenómenos que son de interés para los ecólogos (Whittaker 1972). La diversidad alfa, ya

sea la riqueza de especies o la importancia relativa de las especies en una comunidad, es uno de los aspectos más estudiados de la diversidad (Magurran 2004; Moreno *et al.* 2011). Por otro lado, con respecto a la diversidad beta se han propuesto una variedad de definiciones y conceptos, y muchos de ellos se traslapan (Anderson *et al.* 2011). En particular las referidas al recambio de la composición de especies en el tiempo o diversidad beta temporal, tema de gran interés en ecología, el entendimiento de este recambio es clave para conocer los procesos que determinan la diversidad biológica y podrían mostrar patrones acerca de la permanencia de las comunidades en el tiempo (Anderson *et al.* 2011; Calderón-Patrón & Moreno 2012; Whittaker 1972).

Estudios en Melolonthidae a lo largo de varios años son considerablemente escasos, pudiendo mencionar el realizado por Morón & Deloya (1991) quienes examinan brevemente algunos aspectos referidos al recambio temporal, y el realizado por Buss (2006) que estudia a lo largo de tres años consecutivos el patrón de vuelo y abundancia de estos escarabajos, sin embargo, no aborda ningún aspecto referido al recambio temporal. Por otro lado, son varios los estudios con escarabajos estercoleros (Scarabaeinae) que se han enfocado en la diversidad beta temporal, y encuentran importantes cambios en sus ensambles a lo largo del tiempo (Agoglitta *et al.* 2012; Escobar *et al.* 2008; Halffter *et al.* 2007; Howden & Howden 2001; Quintero & Roslin 2005).

El objetivo de este trabajo es conocer la riqueza, diversidad, y tasa de reemplazo del ensamble de escarabajos Melolonthidae en la RNECB en un período de tres años. Entre las preguntas que nos formulamos se encuentran (1) ¿En que medida varía la riqueza, diversidad y composición del ensamble de escarabajos en el tiempo?; (2) ¿cuál es la tasa de reemplazo de especies entre años de muestreo, en un área que se encuentra sin perturbación antrópica?; (3) ¿cuáles son las variables climáticas que más influyen en la riqueza y abundancia de melolóntidos?

Materiales y Métodos

Descripción del área de estudio

Los muestreos se efectuaron en la RNECB ($27^{\circ}19'04''$ S – $58^{\circ}57'00''$ W), ubicada en la localidad de Colonia Benítez, Departamento Primero de Mayo, Provincia del Chaco, Argentina (Fig. 1). La misma fue creada en 1965 y si bien no presenta problemas de conservación, la pequeña superficie del área protegida (7 ha.) constituye una suerte de isla, ya que su área boscosa se encuentra rodeada por un estero (el cual forma parte de la reserva) y por áreas que fueron modificadas, como ser parches de bosque secundario y pastizales destinados a actividades pecuarias pertenecientes al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) Colonia Benítez (Chebez 2005).

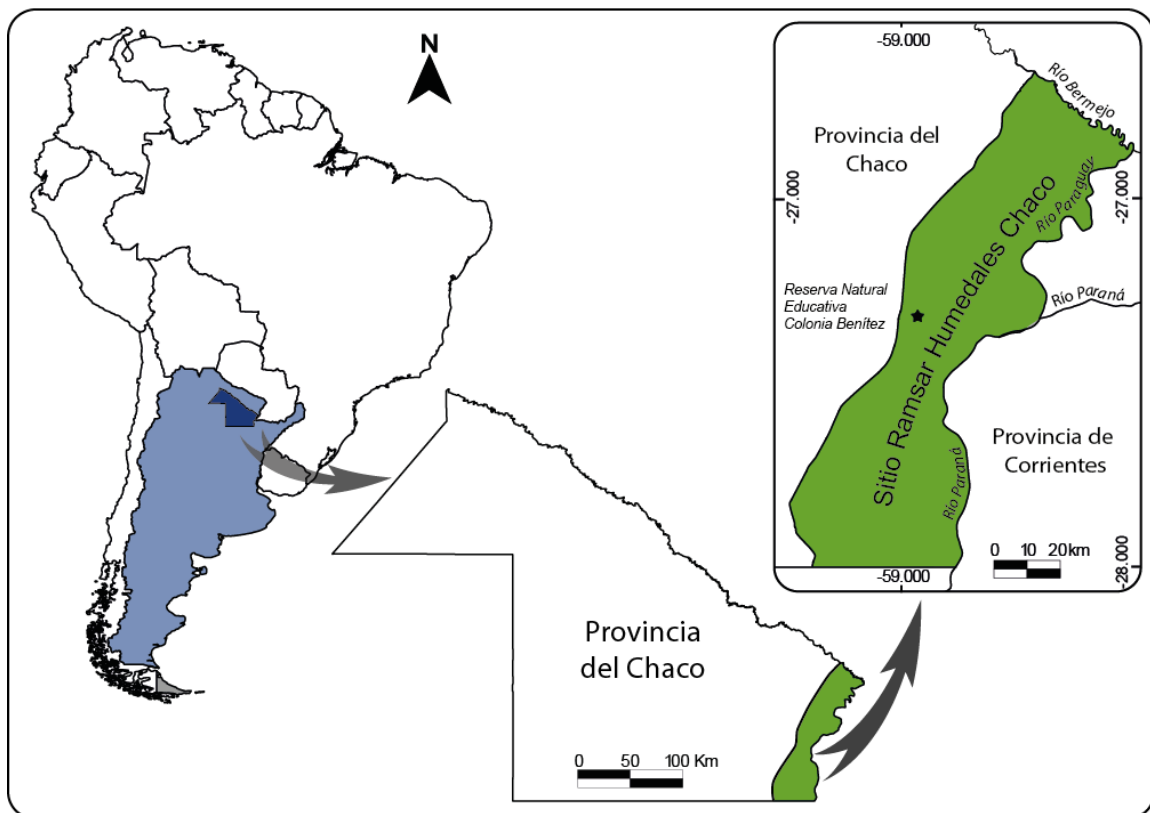


Figura 1. Localización de la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, Chaco, Argentina.

Los suelos de la RNECB pertenecen a la serie Tragadero, donde predominan los Alfisoles y se caracterizan por una textura franco limosa, permeabilidad moderada, erosión ligera, drenaje relativamente bueno con poca anegabilidad, concentración de materia orgánica media, alto contenido en fósforo y fuertemente ácido (Ledesma 1995).

A pesar de su reducido tamaño, la RNECB incluye una alta riqueza de alrededor de 280 especies de plantas (Ginzburg & Adámoli 2006). La unidad de vegetación estudiada corresponde a un bosque de ribera, la cual está compuesta por cuatro estratos vegetativos bien definidos. El estrato arbóreo alto, incluye ejemplares que alcanzan los 25 m, predominan *Enterolobium contortisiliquum* (timbó), *Handroanthus heptaphyllus* (lapacho negro), *Peltophorum dubium* (ibirá pitá), *Astronium balansae* (urunday), *Holocalyx balansae* (ibirá pepé), *Gleditsia amorphoides* (espina corona), *Phytolacca dioica* (ombú), *Ficus monckii* (ibapoí) y *Patagonula americana* L. (guayaibí). El estrato arbóreo bajo se destacan *Myrcianthes pungens* (guabiyú), *Syagrus romanzoffiana* (pindó), *Prosopis alba* (algarrobo blanco), *Prosopis nigra* (algarrobo negro), *Caesalpinia paraguariensis* (guayacán), *Aspidosperma quebracho-blanco*; *Chrysophyllum gonocarpum* (aguai) y *Cecropia adenopus* (ambay). El estrato arbustivo integrado principalmente por *Eugenia uniflora* (ñangapirí), *Allophylus edulis* (cocú), *Celtis spinosa* (tala), *Carica quercifolia* (mamón del monte), *Brunfelsia australis* (jazmín del Paraguay) y *Urera baccifera* (ortiga del monte). Por último, el estrato herbáceo con predominio de *Pharus glaber*, *Olyra ciliatifolia* y *Oplismenus hirtellus*, helechos (*Doryopteris pedata*, *Cheilanthes concolor*, *Anemia tomentosa* y *A. phyllitidis*) y algunas bromeliáceas (*Bromelia serra*, *Aechmea distichantha* y *Pseudananas macrodonetes*) entre otras especies (Chebez 2005).

Actividades de Campo

Las colectas de melolóntidos se realizaron en un relicto de bosque de la RNECB durante tres años consecutivos (2010-2012), tanto en la estación de primavera como de verano. Los muestreos se centraron en estas dos estaciones debido a que corresponden al periodo de mayor actividad de los adultos de esta familia (vuelo y reproducción). En cada muestreo se emplearon dos trampas de luz tipo pantalla (2m x 1,50 m), las cuales fueron colocadas siempre en el mismo lugar. Para optimizar el radio de atracción de las luces, las trampas fueron instaladas en claros dentro del bosque. Cada trampa fue iluminada con dos tubos fluorescentes de 20 w, uno de luz blanca y otro de luz ultravioleta. Las trampas fueron separadas por una distancia superior a 50 metros, y se mantuvieron activas durante cuatro horas a partir del crepúsculo. Las trampas de luz son uno de los métodos más empleados en este tipo de estudio (García-López *et al.* 2010; Ronqui & Lopes 2006; Steinbauer & Weir 2007).

Se obtuvieron datos de temperaturas (máxima, mínima y media), humedad relativa y precipitaciones de los registros de la estación meteorológica del INTA Colonia Benítez. Durante el periodo de colecta, los mayores valores de precipitación anual se registraron en el 2010 (1517 mm) con leve disminución en 2011 (1217 mm) y 2012 (1178,6 mm). Las temperaturas máximas absolutas (37,5°C a 40,5°C) se registraron en noviembre y diciembre, mientras que las mínimas absolutas (-1,1°C a -3,1°C) lo fueron en junio y julio. La humedad relativa promedio fue del 72%, con máximas durante los periodos del estudio de 96% y mínimas de 56% (INTA 2017).

Actividades de Laboratorio

Las claves utilizadas para la identificación de los individuos y el tratamiento de los especímenes colectados se mencionan en capítulo anterior.

Análisis de datos

La eficiencia del muestreo se evaluó mediante estimadores no paramétricos de riqueza: Chao1 y Chao2. Se consideró como un valor eficiente de muestreo cuando la riqueza observada fue equivalente al 80% de la riqueza estimada. Los estimadores no paramétricos se calcularon con el programa EstimateS 8.0 (Colwell 2006). Para cada uno de los años de muestreo, se elaboró una curva de rarefacción con base en el número de individuos, a fin de comparar el número de especies acumuladas entre años, estandarizando al mismo tamaño de muestras (el número de individuos de la comunidad con menor abundancia).

La diversidad de Melolonthidae se evaluó mediante el uso de número de especies efectivas propuesto por Jost (2006). Para este análisis se utilizó la diversidad de orden 1 (1D), que es el exponencial de la entropía del índice de Shannon, y la diversidad de orden 2 (2D), que es el inverso del índice de Simpson (Gotelli & Chao 2013). Se informa también el valor del índice de Shannon a efectos de facilitar la comparación con otros estudios. Para establecer si existen diferencias en la abundancia y riqueza de los ensamblajes de escarabajos colectados en distintos años, se realizó un análisis no paramétrico de Friedman para muestras relacionadas mediante el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2008).

Para verificar los cambios en la composición de los ensambles de escarabajos entre años, se utilizó un análisis unidireccional de similitudes (ANOSIM) con 10000 permutaciones (Clarke 1993). La similaridad en la composición de especies entre años se midió con el índice clásico de incidencia de Jaccard (J_{clas}). Se utilizó además el índice Jaccard basado en abundancias (J_{abd}) y su estimador (\hat{J}_{abd}), ambos propuestos por Chao *et al.* (2005). De acuerdo a estos autores, en comunidades donde la frecuencia de especies raras es elevada, se incrementa la probabilidad de que una especie que se encuentra en dos ensamblajes, esté presente en la muestra de un ensamblaje, pero erróneamente ausente en la muestra del otro ensamblaje, introduciendo equivocadamente así un sesgo negativo a los índices de similitud. Chao *et al.* (2005) denominan a las mismas *especies compartidas no vistas*. El estimador basado en abundancias (\hat{J}_{abd}) incluye el efecto estimado de las *especies compartidas no vistas* reduciendo de manera consistente el sesgo introducido por el submuestreo. Estos análisis se realizaron con el programa EstimateS 8.0 (Colwell 2006).

Una prueba de Spearman se utilizó para analizar si el ranking de abundancia de especies de cada ensamble se correlacionan a través de los tres años de estudio. Esta prueba también se usó para evaluar si la riqueza y abundancia de especies estaban relacionadas con las variables ambientales. Tanto los valores de riqueza como de abundancia se correlacionaron de a pares con cada variable ambiental. Las variables ambientales analizadas fueron las precipitaciones registradas 7, 14 y 21 días antes del muestreo y los valores de temperatura (máxima, mínima, media y del suelo), humedad relativa y porcentaje de luminancia de la luna registrados en el día de la colecta. Estos análisis se realizaron con el uso del programa Past (Hammer *et al.* 2014). En todos los análisis se utilizó un nivel de significación $\alpha=0.05$.

Resultados

Se recolectaron 474 ejemplares pertenecientes a tres subfamilias, 20 géneros y 38 especies. En cuanto a la riqueza y abundancia, Dynastinae presentó el mayor número de especies ($S= 17$; $n= 108$), y Rutelinae el mayor número de individuos ($S= 13$; $n= 265$) siendo Melolonthinae la subfamilia menos rica y abundante ($S= 8$; $n= 101$). El género mejor representado fue *Leucothyreus* con cinco especies, seguido por *Bothynus* y *Liogenys* ambos con cuatro especies. Las especies *Blepharotoma plaumanni* Frey 1973 y *Plectris setiventris* Moser 1918, constituyen nuevos registros para la República Argentina (Tabla I).

De acuerdo a los estimadores Chao 1 y Chao 2, se habrían capturado en el 2010 al menos el 91,7 % de las especies presentes, y el 86,5% y 73,7% respectivamente en 2011 y 2012. Los estimadores sugieren que al cabo de los tres años se habrían capturado entre el 91% y el 89,5% de las especies presentes en la RNECB (Tabla II). En cuanto a las curvas de acumulación, la del 2010 se aproximó a la asíntota, no así las de los años 2011 y 2012 (Fig. 2).

Tabla II. Riqueza observada y estimada de escarabajos Melolonthidae en la RNECB para cada año de muestreo (porcentaje de completitud entre paréntesis) y para los tres años juntos.

	Obs.	Chao1	Chao2
2010	30	31,5 (95,3%)	32,7 (91,7%)
2011	19	22,0 (86,5%)	21,6 (87,8%)
2012	25	33,9 (73,7%)	31,5 (79,4%)
Todos los años	38	41,8 (91,0%)	42,4 (89,5%)

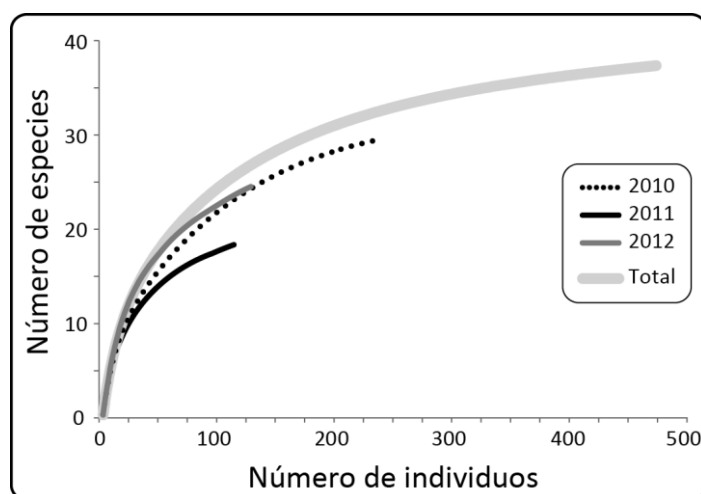


Figura 2. Curvas de acumulación de especies de Melolonthidae con base en número de individuos colectados durante tres años en la RNECB, Chaco, Argentina.

Tabla I. Riqueza y abundancia de especies de escarabajos Melolonthidae para cada año de muestreo en la RNECB, Chaco, Argentina.

Familia/Subfamilia	Especies	Años			Total
		2010	2011	2012	
Dynastinae					
Cyclocephalini	<i>Chalepides luridus</i> (Burmeister, 1847)		2	1	3
	<i>Cyclocephala metrica</i> Steinheil, 1874	3	1		4
	<i>Cyclocephala modesta</i> Burmeister, 1847	1		5	6
	<i>Cyclocephala ochracea</i> Prell, 1937	1	2		3
	<i>Dyscinetus dubius</i> (Olivier, 1789)		4	3	7
	<i>Stenocrates agricola</i> Dechambre y Hardy, 2004	29		8	37
	<i>Stenocrates holomelanus</i> (Germar, 1824)	2			2
	<i>Stenocrates rufipennis</i> (Fabricius, 1801)	5	1		6
Pentodontini	<i>Bothynus exaratus</i> (Burmeister, 1847)	6	4		10
	<i>Bothynus laevipennis</i> Arrow, 1937	2			2
	<i>Bothynus</i> cf. <i>minor</i> Steinheil, 1872			1	1
	<i>Bothynus striatellus</i> (Fairmaire, 1878)	1	1	1	3
	<i>Euetheola humilis</i> (Burmeister, 1847)		2	12	14
Phileurini	<i>Archophileurus chaconus</i> Kolbe, 1910	3		1	4
	<i>Phileurus angustatus</i> Kolbe, 1910	2		1	3
	<i>Phileurus bucculentus</i> Ohaus, 1911	1			1
	<i>Phileurus valgus</i> (Olivier, 1789)	2			2
Melolonthinae					
Diploaxini	<i>Liogenys fusca</i> (Blanchard 1851)	2	2		4
	<i>Liogenys obesina</i> Frey, 1969			4	4
	<i>Liogenys suturalis</i> Blanchard, 1851	33	11	13	57
	<i>Liogenys tarsalis</i> Moser, 1921			1	1
Liparetrini	<i>Blepharotoma plaumanni</i> Frey, 1973	2		3	5
Macroductylini	<i>Plectris decipiens</i> Burmeister, 1855	2		9	11
	<i>Plectris setiventris</i> Moser, 1918	1			1
Melolonthini	<i>Phyllophaga conformis</i> (Blanchard, 1851)	2	6	10	18
Rutelinae					
Anomalini	<i>Paranomala testaceipennis</i> (Blanchard, 1856)	6		1	7
Geniatini	<i>Geniates borelli</i> Camerano, 1891	20	11	3	34
	<i>Geniates impressicollis</i> Ohaus, 1911	3	29	4	36
	<i>Leucothyreus costatus chaconus</i> Ohaus, 1931		1	5	6
	<i>Leucothyreus homonychius</i> Ohaus, 1917	12		1	13
	<i>Leucothyreus marginaticollis</i> Blanchard, 1843	20	4	13	37
	<i>Leucothyreus mutatus</i> Harold, 1869	3	1	4	8
	<i>Leucothyreus</i> sp.			1	1
	<i>Lobogeniates tucumanensis</i> Camerano, 1891	31	22	7	60
Rutelini	<i>Homonyx chalceus santiagensis</i> (Ohaus, 1913)	1			1
	<i>Pelidnota fulva</i> Blanchard, 1850	32	8	16	56
	<i>Pelidnota richteri</i> (Ohaus, 1910)	2		1	3
	<i>Strigidia crassipes</i> (Ohaus, 1905)	3			3
Número de individuos		233	113	128	474
Número de especies		30	19	25	38

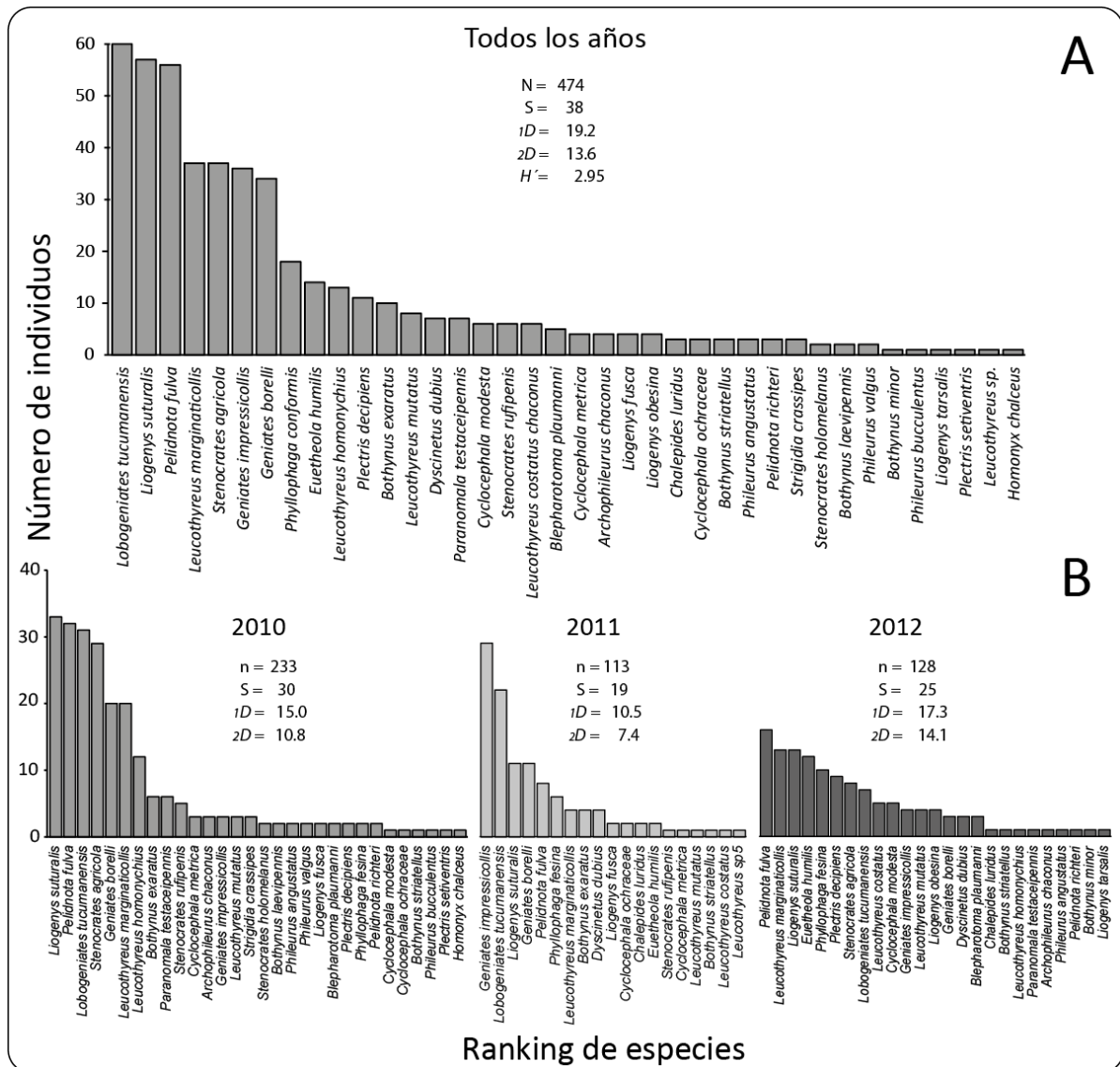


Fig. 3. Curvas de ranking abundancia de especies de Melolonthidae para todo el periodo de estudio y para cada uno de los tres años muestreados. Los gráficos muestran los valores de abundancia (n), riqueza (S) y diversidad verdadera (1D y 2D).

La diversidad total (γ) fue de 19,2 de acuerdo al índice de diversidad de orden 1 (1D) y de 13,6 de acuerdo al índice de diversidad de orden 2 (2D), (Fig. 3, A). En el 2010 se encontró la mayor abundancia y riqueza de especies, sin embargo, en el 2012 se presentó la mayor diversidad (1D y 2D), (Fig. 3, B). Al comparar las muestras, estandarizando a un tamaño de 113 individuos (Fig. 1), en el 2010 y 2012 se registró la misma riqueza (S= 24), siendo menor en 2011 (S= 19). El número promedio de especies e individuos por trampa fue mayor en el primer año [(S= 12,8 ± 4,8); (n= 38,3 ± 15,8)] que en 2011 [(S= 9,7 ± 1,1); (n= 28,5 ± 4,5)] y 2012 [(S= 10,5 ± 2,1); (n= 32,0 ± 5,9)], con capturas máximas en diciembre del 2010 (S= 27, n= 85) y mínimas en febrero del

2011 ($S = 3$, $n = 4$). De acuerdo al test de Friedman los ensamblajes difirieron significativamente a lo largo de los tres años, tanto en la riqueza ($T^2 = 3,33$; $p = 0,004$) como en la abundancia ($T^2 = 5,60$; $p = 0,006$), (Fig. 4).

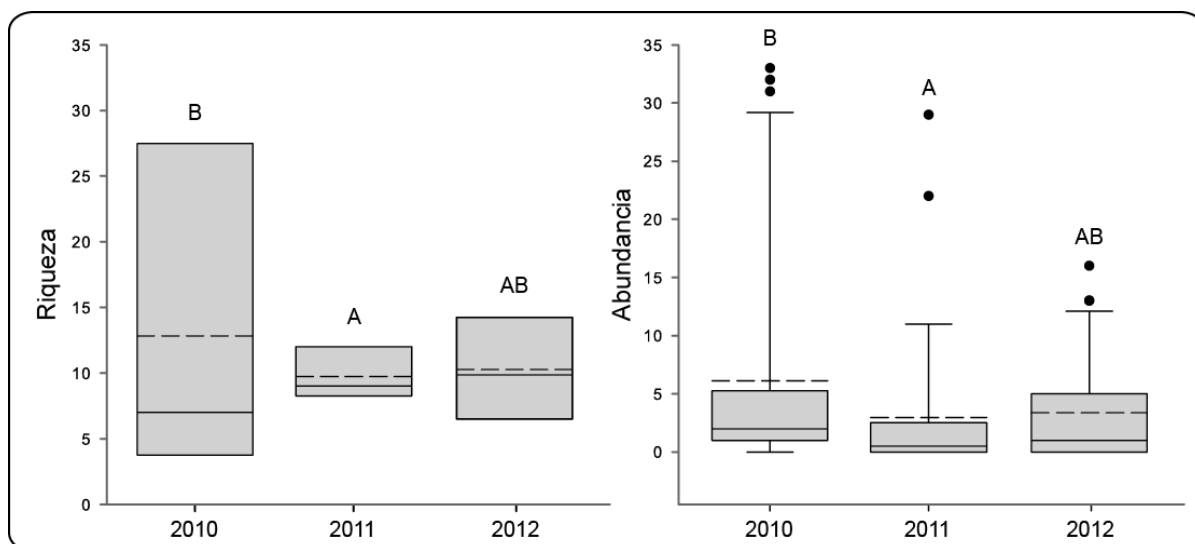


Fig. 4. Riqueza y abundancia de escarabajos Melolonthidae durante tres años en la RNECB, Chaco, Argentina. Los gráficos muestran la mediana (línea continua), media (línea punteada), 25-75% cuartiles (cuadros), valores atípicos (puntos negros) y valores extremos (bigotes). Los valores con letras diferentes indican diferencias significativas según la prueba de Friedman.

La correlación de los rankings de abundancia de los ensamblajes entre años de muestreo fue baja y en ninguna instancia significativas [(2011 vs. 2012; $r_s = 0,26$, $p = 0,15$), (2010 vs. 2011; $r_s = 0,23$, $p = 0,18$), (2010 vs. 2012; $r_s = 0,20$, $p = 0,24$)]. Tanto la curva de rango-abundancia general (Fig. 3, A) como las discriminadas por años (Fig. 3, B) mostraron un patrón similar, en el que se distingue un ensamble integrado por un gran número de especies raras y un pequeño número de especies medianamente abundantes. En total las especies raras representaron el 69% de la riqueza total, y el 80% en los años 2011 y 2012, siendo menor en el 2010 (77%). Por otra parte, se observaron cambios en la distribución de la abundancia de las especies a lo largo de los tres años. *Liogenys suturalis* fue una de las pocas especies que se mantuvo entre las más abundantes a lo largo de los tres años de estudio (Fig. 3, B), a diferencia de *G. impressicollis* que fue la especie más abundante en 2011 y rara en los otros años. *Lobogeniates tucumanensis* mostró una tendencia a reducir su abundancia a lo largo del estudio, mientras que *S. agricola*, una de las más numerosas en 2010, no fue colectada en 2011.

El análisis de similitud (ANOSIM) no mostró diferencias significativas en la composición de las especies entre los tres años del estudio (Índice de Jaccard, $R = 0,97$; $p = 0,06$). La similaridad basada en incidencia varió de 40% a 49% (Tabla III). Los valores más bajos se observaron entre las colectas del 2010 y 2011, ya que de las 35 especies registradas solo 14 estuvieron presentes en ambas colectas. Al contemplar la abundancia, los porcentajes de similaridad entre ensambles se incrementaron (66%-71%), siendo los de 2010-2012 los más similares. De acuerdo al estimador basado en abundancias, al incluir el efecto estimado de las especies compartidas no vistas, la similaridad entre los ensambles se incrementa consistentemente (72-80%).



Fig. 5. Similaridad de composición de especies de Melolonthidae entre tres años. Los resultados se muestran para el índice clásico de Jaccard (J_{clas}), el índice de Jaccard basado en la abundancia (J_{abd}) y el estimador de Jaccard basado en la abundancia, que considera las especies no vistas (\hat{J}_{abd}).

En relación a las variables ambientales, la abundancia de Melolonthidae estuvo correlacionada con el nivel de precipitaciones registrados 7 días antes ($r_s = 0,81$; $p = 0,10$) y con la humedad relativa ($r_s = 0,91$; $p = 0,03$), sin embargo, solo con la última variable se registraron diferencias significativas. Por su parte, la riqueza de escarabajos se correlacionó significativamente con la temperatura media ($r_s = 0,99$; $p = 0,01$) y temperatura mínima ($r_s = 0,90$; $p = 0,05$), seguida del nivel de precipitaciones registrados 7 días antes ($r_s = 0,88$; $p = 0,06$) y la humedad relativa ($r_s = 0,85$; $p = 0,08$). Durante el 2010, la precipitación anual fue mayor (1517mm) que la de los años siguientes [(2011= 1217mm) y (2012= 1178.6mm)], lo cual coincidió con el año de mayor captura promedio por trampa.

Tabla 3. Correlación entre riqueza y abundancia de especies frente a variables ambientales durante los tres años de estudio en la RNECB, Chaco, Argentina.

Variables ambientales	Especies		Individuos	
	<i>r_s</i>	<i>p</i>	<i>r_s</i>	<i>p</i>
Precipitación				
7 días antes del muestreo	0,88	0,06	0,81	0,10
14 días antes del muestreo	0,24	0,44	0,52	0,25
21 días antes del muestreo	0,24	0,44	0,39	0,32
Temperatura				
máxima	0,54	0,24	0,36	0,35
mínima	0,90	0,05	0,36	0,35
media	0,99	0,01	0,36	0,33
Humedad relativa	0,85	0,08	0,91	0,03
Porcentaje luz de luna	0,67	0,17	0,52	0,25

Discusión

El número de especies y diversidad de Melolonthidae encontrados en este trabajo fue elevado teniendo en cuenta el reducido tamaño del área, siendo similar al reportado por Otavo *et al.* (2013) en un bosque húmedo tropical amazónico en Colombia, y al hallado por Ronqui & Lopes (2006) en fragmentos de bosques en el sur de Brasil. Así mismo, es superior a la registrada en algunos estudios en bosques de México (García-Montiel *et al.* 2003; Lugo *et al.* 2013; Reyes-Novelo & Morón 2005; Rivera-Gasperín *et al.* 2013; Yanes-Gómez & Morón 2010) y en bosques de Colombia (García-Atencia *et al.* 2015; Neita *et al.* 2006).

Los estimadores no paramétricos indicaron un porcentaje de captura satisfactorio (>80%) para los ensamblajes de los años 2010 y 2011. Aunque en el año 2012 la eficiencia de colecta fue menor, los valores de diversidad fueron más elevados. Por otro lado, el patrón que caracterizó la estructura de los tres ensamblajes fue el elevado número de especies raras, asociado a unas pocas especies con mayor abundancia, característica también reportada en otros estudios de Melolonthidae (Delgado *et al.* 2012; García-Atencia *et al.* 2015; Morón & Deloya 1991; Otavo *et al.* 2013; Ronqui & Lopes 2006) al igual que en estudios realizados con escarabajos estercoleros (Arellano & Halffter 2003; Halffter *et al.* 2007; Hernández *et al.* 2014; Pineda *et al.* 2005).

Respecto a la primera pregunta planteada en este estudio, nuestros resultados indican que la distribución del ranking de abundancia de las especies fue muy variable a lo largo del tiempo, principalmente en aquellas que presentaron un mayor número de individuos. Las especies que fueron abundantes en algún año, se registraron en menor número en otros años (*Geniates borelli*, *Geniates impressicollis*, *Lobogeniates tucumanensis*, *Pelidnota fulva* entre otras) o inclusive, no fueron capturadas (*Stenocrates agricola* y *Leucothyreus homonychius*). Estos resultados sugieren que, en la región subtropical, las comunidades de Melolonthidae pueden ser considerablemente dinámicas en cuanto a la abundancia de sus especies, aun en cortos periodos de tiempo.

En un estudio similar al nuestro, Buss (2006) analiza la actividad de vuelo de Melolonthinae en campos de golf durante tres años (2002, 2003 y 2004). Si bien no aborda los cambios en la diversidad ni en la estructura a lo largo del tiempo, sus datos muestran fluctuaciones en la abundancia de la mayoría de las especies, siendo en algunas muy marcadas (ej. *Anomala marginata* Fabricius) y en otras no (ej. *Phyllophaga prununculina* Burmeister). Sin embargo, la permanencia de sus especies es considerablemente

constantes en el tiempo, siendo la excepción solo unas pocas especies raras ($S=7$). A pesar de que la riqueza en los dos sitios estudiados por Buss (2006) no fue muy elevada ($S=25$ y $S=14$), el número de individuos fue considerable ($n > 44,000$). Esto en parte podría deberse a que en áreas abiertas las trampas de luz son mucho más eficientes que en los bosques donde el radio de acción de la misma se ve limitado por la vegetación.

Por otro lado, en un estudio realizado con escarabajos estercoleros en un ambiente de montaña tropical en México, Halffter *et al.* (2007) comparan muestreos separados por un lapso de varios años (4 a 12 años). Entre los ambientes que ellos estudian (bosque de niebla, bosque secundario, plantación de café y pastizal para ganado) encuentran que en los bosques se da la mayor variación en la composición de escarabajos a lo largo del tiempo, mientras que los pastizales resultan los ambientes más estables. De acuerdo a Halffter *et al.* (2007), una de las especies que mejor ilustra esta variación es *Onthophagus incensus* (Say), que fue en el primer estudio la especie más abundante en los bosques, sin embargo, diez años después en los mismos ambientes fue la más escasa.

Howden & Howden (2001) en un estudio realizado en Welder Wildlife Refuge (Texas, USA) utiliza la información de ensamblajes de escarabajos colectados en tres periodos de tiempo (1974-75, 1985 y 1999) y también encuentran cambios en la estructura de los ensamblajes de escarabajos. Entre las especies registradas por ellos, se destacan tres: *Onthophagus pennsylvanicus* Harold, *Onthophagus alluvius* Howden & Cartwright y *Digitonthophagus gazella* Fabricius. Las mismas mostraron variación notable con el transcurso de los años, algunas aumentaron considerablemente su abundancia, mientras que otras disminuyeron para estar representadas solo por un individuo. Otros estudios realizados con escarabajos que abordan los cambios en la composición a lo largo del tiempo (Agoglitto *et al.*, 2012; Escobar *et al.*, 2008; Morón & Deloya, 1991; Quintero & Roslin, 2005) también encuentran resultados similares.

En relación a lo antes mencionado, Halffter *et al.* (2007) afirman que un aspecto a tener en cuenta en una comunidad, es la variación temporal en la distribución de la abundancia de especies, ya que una especie puede ser rara en un periodo, y luego ser abundante en otro. Esa variación tiene un gran efecto en la expresión de los resultados si estos son considerados en relación a muestreos efectuados en un solo período y podrían exagerar las diferencias entre ensamblajes y/o hábitat, pero estas diferencias pueden no ser tales cuando el estudio es realizado considerando muestreos efectuados en dos o más períodos. A modo de ejemplo en cuanto a nuestros resultados, si solo hubiéramos

estudiado la fauna de Melolonthidae de la RNECB en el año 2011, habríamos afirmado que la especie más abundante es *G. impressicollis* y que la riqueza del ensamblaje es intermedia, lo cual habría sido parcialmente cierto.

La mayoría de los estudios en escarabajos que abordan la diversidad beta temporal, reportan un elevado recambio de especies a lo largo del tiempo. Agoglitta *et al.* (2012) en una de las localidades de su estudio, encuentra valores de remplazo más elevados a nivel temporal que a nivel espacial. Por otra parte, Escobar *et al.* (2008) reporta que la similaridad entre ensamblajes de escarabajos disminuye a medida que aumentan las distancias temporales en que se realizan los relevamientos. Mientras que Halffter *et al.* (2007), encuentran que el recambio de especies aumenta conforme lo hace la heterogeneidad del ambiente, ya que registran en bosques los mayores valores de recambio, mientras que en cafetales estos son intermedios y se hacen realmente bajos en pastizales. Valores elevados de recambio a lo largo del tiempo también son reportados en escarabajos Melolonthidae (García-López *et al.* 2010; Morón & Deloya 1991).

Respecto a la segunda pregunta planteada en este estudio, los valores de recambio calculados por los tres índices (J_{clas} , J_{abd} y \hat{J}_{abd}) fueron variables. La baja similaridad obtenida con J_{clas} podría ser resultado del elevado número de especies raras, debido a que muchas de ellas están representadas por poblaciones con muy pocos individuos y su captura es mucho más aleatoria que la de otras especies (Halffter & Moreno 2005). Al considerar la abundancia (J_{abd}), los valores de similaridad fueron intermedios, mientras que los valores más elevados resultaron del estimador con base en abundancias (\hat{J}_{abd}), el cual indica que el recambio podría ser considerablemente menor al calculado por los otros índices (J_{clas} y J_{abd}). Este resultado sugiere que las especies faltantes en algunos años estarían presentes en la reserva y su ausencia se debería a que estas no se hicieron presentes en nuestras trampas, contrastando con otros estudios donde los lapsos temporales fueron amplios y la ausencia de una especie podría hacer suponer la pérdida a nivel local de la misma.

En relación a la última pregunta planteada en este trabajo, la abundancia y riqueza de Melolonthidae estuvo correlacionada con la humedad relativa, las lluvias (registradas 7 días antes) y la temperatura (media y mínima), estando las dos primeras muy asociadas. Trabajos realizados con melolontidos (Delgado *et al.* 2012; García-Atencia *et al.* 2015; Útima & Vallejo 2008) también reportan una correlación con algunas de estas variables. De acuerdo a Morón (1997), la temperatura y humedad son los factores que con mayor

frecuencia determinan la presencia de una u otra especie, aunque es posible que el pH y la textura del suelo tengan gran importancia para el establecimiento y desarrollo de las larvas. Sin embargo, creemos que, a lo largo de todo el año, hay otras variables ambientales que podrían influir en la comunidad de escarabajos, y que por el momento desconocemos. En el año 2010 se registraron los mayores niveles de precipitaciones, así mismo, la captura promedio por trampa también fue mayor en este año que en los siguientes. Howden & Howden (2001) asocian el declive en el número de especies a lo largo del tiempo con dos factores, cambios competitivos debido a la introducción de especies exóticas [*Digitonthophagus gazella* (Coleoptera, Scarabaeidae) y *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera, Formicidae)] y cambios climáticos, principalmente en el régimen de precipitaciones que produce transformaciones en la vegetación. Sin embargo, Pianka (1982) propone que muchas comunidades como las de insectos, pueden estar saturadas de especies sin exclusión competitiva entre ellas, ya que los cambios climáticos y las perturbaciones repentinas (períodos de frío, sequía, inundación, etc.) son responsables de la regulación del tamaño de la población, los cuales actúan de forma independiente a la densidad de individuos y especies. Por lo cual, los resultados obtenidos apoyarían la propuesta de Pianka en cuanto las variables ambientales son los factores de cambio más importantes en los ensambles a lo largo del tiempo.

En cuanto al estado de la RNECB, estudios realizados con escarabajos indican que una elevada riqueza puede atribuirse a menores niveles de perturbación, asociados a una elevada complejidad del ecosistema y buena cobertura vegetal (Damborsky *et al.* 2015; Delgado *et al.* 2012; Favila 2005; Halffter & Arellano 2002; Hernández *et al.* 2014; Menegaz De Farias *et al.* 2015). A partir de los resultados obtenidos podemos inferir, que la RNECB es un fragmento bien preservado de bosque de ribera y tiene un alto valor ecológico. Estudios realizados en esta reserva con otros taxones, tales como Formicidae (Gómez Lutz & Godoy 2010), Araneae (Escobar *et al.* 2012) e Isoptera (Godoy *et al.* 2013) han reportado resultados similares.

Sin embargo, la elevada riqueza en este fragmento bosque puede estar dada por el arribo de escarabajos pertenecientes a los ambientes circundantes debido a un efecto borde, tal como reportan numerosos estudios (Favila 2005; Otavo *et al.* 2013; Peyras *et al.* 2013; Pineda *et al.* 2005; Silva *et al.* 2016). Escobar *et al.* (2008), investigaciones realizadas en una reserva de Costa Rica, a lo largo de tres periodos de tiempo (1969, 1993 y 2004), encuentran importantes cambios en la composición de la comunidad de

Scarabaeinae, y sugiere que los mismos serían en parte, resultado de las pérdidas de hábitat en las áreas circundantes a la reserva. En nuestro caso, la RNECB está reducida a prácticamente una pequeña isla rodeada por pasturas destinadas a ganadería, bosques secundarios y un estero, por lo cual es altamente permeable a recibir especies frecuentes de otras áreas que migran al bosque. Ibarra-Polesel *et al.* (2015) encuentran en la RNECB especies de escarabajos estercoleros pertenecientes a áreas abiertas. De acuerdo a Halffter & Moreno (2005), estas especies llamadas turistas, son aquellas que en forma estocástica llegan al lugar del muestreo y su presencia puede estar asociada a ciertos factores como ser la cercanía geográfica.

Algunas de las especies recolectadas (*Cyclocephala modesta*, *Bothynus striatellus*, *Archophileurus chaconus*, *Liogenys fusca*, *Liogenys suturalis*, *Paranomala testaceipennis*) son consideradas plagas agrícolas en la región (Bonivardo *et al.* 2013; Frana 2007a) y podrían considerarse especies turistas por ser frecuentes en agroambientes abiertos de mayor insolación. Sin embargo, Cherman *et al.* (2014) encuentran en áreas silvestres una alta densidad de melolonthidos considerados plaga y sugieren que esto se debería a la gran amplitud ecológica de estas especies. Por lo cual, surge la duda de si estas especies podrían estar actuando como turistas o si las mismas, debido a su amplitud ecológica, podrían vivir y desarrollarse en el bosque. Yanes-Gómez & Morón (2010) en un estudio realizado en Puebla, México, hallan una mayor diversidad de escarabajos en zonas agrícolas que en bosques, ellos argumentan que podría ser resultado de un efecto borde, que genera el arribo de especies desde las áreas boscosas hacia las áreas cultivables.

Finalmente, y dado que los grupos indicadores no siempre responden de la misma forma, el presente estudio aporta otra perspectiva acerca de la biodiversidad y del estado de conservación de la RNECB. Ibarra-Polesel *et al.* (2015) encontraron en esta área, una riqueza intermedia de escarabajos estercoleros Scarabaeinae, lo cual se atribuyó al escaso número de mamíferos presentes en la reserva. Sin embargo, la elevada riqueza de escarabajos fitófagos Melolonthidae registrada en este trabajo, podría ser explicada por la alta heterogeneidad vegetal y el elevado número de especies vegetales presentes en la misma. Si bien el efecto de las especies turistas asociadas a las áreas que rodean la reserva podría ser importante, este efecto sería potencialmente el mismo tanto para el ensamblaje de escarabajos estercoleros como para el de fitófagos. Por lo cual estos resultados se condicen con lo mencionado por otros autores (Halffter *et al.* 2007; Halffter & Moreno

2005; Pineda *et al.* 2005) quienes afirman que varios grupos indicadores pueden mostrar tendencias distintas, los cuales en complementariedad, permitan una visión más completa y certera del estado del ambiente.

Si bien este trabajo sienta las bases para futuros trabajos de melolóntidos argentinos y su uso como bioindicadores en estudios de conservación, muchos de los resultados obtenidos generan más interrogantes. Se considera necesario seguir realizado más estudios en otros ambientes, como ser bosques de mayor superficie, dado el efecto borde de las superficies boscosas reducidas; como así también en pastizales, a fin de poder determinar cuáles son las especies que se estarían comportando como turistas. Otro aspecto a considerar son las técnicas de colecta, si bien las trampas de luz son ampliamente utilizadas en estudios de diversidad y una de las metodologías más eficientes para la captura de Melolonthidae, el uso de técnicas de captura complementarias podría reducir el número de especies raras y aumentar el inventario mediante la captura de especies no fototrópicas. Seguramente, un mayor número de trampas también ayuden a reducir el número de especies raras. Por otro lado, muchas comparaciones en este estudio se efectuaron con trabajos realizados con escarabajos estercoleros (Scarabaeinae), debido a una mayor variedad y desarrollo de estudios ecológicos en ese taxón, sin embargo, debemos destacar que ambos grupos de escarabajos difieren considerablemente en cuanto a ciclos de vida y hábitos alimenticios.

En conclusión, nuestros resultados sugieren que el ensamble de melolóntidos podría ser considerablemente dinámico en pequeñas superficies boscosas del subtrópico argentino, aun en periodos relativamente cortos de tiempo. Las especies raras juegan un importante papel al analizar la similaridad de especies entre ensamblajes dada su captura aleatoria, y podrían llevar a inferir valores exagerados de recambio si solo tomáramos índices de similaridad basados en incidencia. Algunas variables climáticas tendrían un rol importante en la colecta de Melolonthidae, sin embargo, no se descarta que otros factores climáticos a lo largo del año influyan en la estructura del ensamblaje. En cuanto a la elevada riqueza y diversidad encontrada en la RNECB, esta podría deberse al buen estado de conservación de la reserva, como así también a la pequeña superficie de la RNECB, la cual posiblemente se encuentra afectada por los ambientes circundantes y la hace permeable al ingreso de especies de áreas adyacentes.

Conclusiones Finales

- Los estadios inmaduros del género *Neocorvicoana* y *Stenocrates* se describen por primera vez y se aporta una descripción detallada de caracteres morfológicos de inmaduros de *Phileurus valgus*.
- La inclusión de las sedas frontales anteriores en la redesccripción de *P. valgus* permitió volver a reagrupar esta especie con las otras especies de *Phileurus* hasta ahora descritas; además, se amplió notoriamente el número de caracteres descritos para la especie, en base a un mayor número de ejemplares (n= 22), en relación a la descripción original que se efectuó a partir de una exuvia larval.
- Las larvas de *N. reticulata* mostraron una morfología similar a las del género *Marmarina*. Un carácter que ha sido de utilidad para separar especies y géneros es el diámetro dorsoventral de la bulla del espiráculo, como también el tipo de palidia monosticua; el número de anillos en el dorso del segmento abdominal VII y en número de sedas en el tarsungulus.
- Se encontraron controversiales características en la larva de *S. agricola*, que podría indicar que esta especie es filogenéticamente más cercana a especies de la tribu Pentodontini que a especies de Cyclocephalini donde actualmente está inserto el género.
- La riqueza total de Melolonthidae encontrada en este estudio fue de 77 especies, lo que se considera notablemente alta en relación a la hallada en numerosos estudios realizados en países del Neotrópico, incluyendo regiones netamente tropicales. Un resultado similar (a menor escala), fue obtenido en la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, donde la riqueza fue elevada considerando la pequeña superficie de la misma.
- Considerando los ejemplares capturados de Cetoniidae (5 especies) el número total de especies recolectadas en este trabajo asciende a 82.

- Las especies *Macroductylus suturalis* Mannerheim, *Paranomala undulata* (Melsheimer), *Barybas viridiaenea* (Moser), *Bothynus deiphobus* Burmeister, *Blepharotoma plaumanni* Frey y *Plectris setiventris* Moser constituyen nuevos registros para el país, como así también el género *Barybas* Blanchard. Incrementando el número de géneros de Melolonthinae citados en Argentina a 32 géneros y el de especies a 158, y el número de especies de Dynastinae y Rutelinae a 94 y 73 especies, respectivamente.
- En bosque, tanto la riqueza como la diversidad fueron notablemente más altas que en palmar y pastizal, donde los antes mencionados atributos fueron relativamente similares. En lo que respecta a la diversidad funcional, en bosque también se encontró un reparto más equitativo en la abundancia de escarabajos de distintas tallas, contrario al pastizal donde dominaron las especies medianas-chicas; sin embargo, en relación a la riqueza, no se hallaron diferencias significativas.
- Las especies *Geniates borellii*, *Phyllophaga conformis* y *Pelidnota fulva* detectoras de bosque; de palmar lo fue *Chalepides luridus* mientras que *Liogenys obesus* y *Stenocrates holomelanus* fueron indicadoras. En pastizal *Leucothyreus costatus*, *Cyclocephala modesta*, *Leucothyreus marginaticollis* resultaron indicadoras, sin embargo, la mayoría de estas especies no mostraron especificidad por los respectivos ambientes.
- El análisis (NMDS) indicó que la composición de especies no fue aleatoria, y las unidades ambientales estructuran los ensambles en el área estudiada. Las mayores diferencias se encontraron entre bosque y pastizal, mientras que el ensamblaje de palmar mostró características intermedias entre los otros dos ambientes, lo cual podría deberse a la estructura de su vegetación. Desde una perspectiva jerárquica, los mayores valores de recambio se dan entre unidades ambientales, por lo cual, representa junto con los sitios, uno de los niveles de escala que más contribuye a la diversidad regional.

- En pequeñas superficies boscosas como la de RNECB, el ensamble de melolontidos en relación a la distribución de sus abundancias relativas, podría ser considerablemente dinámico en periodos relativamente cortos de tiempo.
- Al analizar la similaridad de especies entre ensamblajes mediante índices de incidencia, las especies raras pueden jugar un importante papel, y dada su captura aleatoria podrían llevar a inferir valores exagerados de recambio.
- Algunas variables climáticas tendrían un rol importante en la colecta de Melolonthidae, sin embargo, no se descarta que otros factores climáticos a lo largo del año influyan en la estructura del ensamblaje.

Referencias citadas

- Adamoli, J., Torella, S. & Ginsburg, R. (2008) Diversidad de las unidades de vegetación en la provincia de Formosa. In: I. Basterra and J. J. Neiff (Eds), *Manual de biodiversidad de Chaco, Corrientes y Formosa*. Editorial Universitaria del Nordeste (EUDENE), Resistencia, Chaco, pp. 273–281.
- Aerts, R. & Honnay, O. (2011) Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC ecology* 11, 1–29.
- Agoglitta, R., Moreno, C.E., Rossini, M., Tonelli, M. & Zunino, M. (2012) Variación temporal en la diversidad y composición de una comunidad coprófila del euromediterráneo (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Interciencia* 37, 44–48.
- Alberto, J.A. (2007) Instituto de Geografía. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Nordeste (Argentina) *El Chaco oriental y sus fisonomías vegetales*.
- Albertoni, F.F., Krell, F.T., Steiner, J. & Zillikens, A. (2014) Life history and description of larva and pupa of *Platyphileurus felscheanus* Ohaus, 1910, a scarabaeid feeding on bromeliad tissues in Brazil, to be excluded from Phileurini (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae). *ZooKeys* 389, 49–76.
- Allsopp, P.G. & Logan, D.P. (1999) Seasonal flight activity of scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with sugarcane in southern Queensland. *Austral Entomology* 38, 219–226.
- Almeida, S. da S.P. de & Louzada, J.N.C. (2009) Estrutura da Comunidade de Scarabaeinae (Scarabaeidae: Coleoptera) em Fito fisionomias do Cerrado e sua Importância para a Conservação. *Neotropical Entomology* 38, 32–43.
- Alves-Oliveira, J.R., Mello Mendes, D.M., Campos, D., Silva-Neto, A.M., Morais, J.W. & Grossi, P.C. (2016) First report of two species of scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) inside nests of *Azteca* cf. *chartifex* Forel (Hymenoptera, Formicidae) in Brazilian Amazonian Rainforest. *Revista Brasileira de Entomologia* 60, 359–361.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H. V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. & Swenson, N.G. (2011) Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Aragón, J. & Flores, F. (2006) Soja: Actualización 2006 *Control integrado de plagas en soja en el sudeste de Córdoba*.
- Archangelsky, M. (1998) Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia)

- using characters from adult and preimaginal stages. *Systematic Entomology* 23, 9–24.
- Arellano, L. & Halffter, G. (2003) Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* 90, 27–76.
- Arellano, L., León-Cortés, J.L., Halffter, G. & Montero, J. (2013) Acacia woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84, 650–660.
- Baillie, J., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S.N. (2004) *2004 IUCN red list of threatened species: a global species assessment*. Iucn.
- Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Halffter, G. & Navarrete, D. (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS One* 6, e17976.
- Basterra, N.I., Valiente, M.A. & Pellegrino, L.A. (2013) Humedales de los cursos encajados del abanico Bermejo-Pilcomayo. In: L. Benzaquén, D. E. Blanco, and R. F. Bó (Eds), *Inventario de los humedales de Argentina: sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná Paraguay*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, pp. 95–102.
- Beltzer, A. & Neiff, J.J. (1992) Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical* 2, 77–102.
- Den Boer, P.J. & den Boer-Daanje, W. (1990) On life history tactics in carabid beetles: are there only spring-and autumn-breeders? In: N. Stork (Ed), *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Intercept, Andover-Hampshire, London, pp. 247–258.
- Boito, G.T., Ormaghi, J.A., Giuggia, J.A. & Giovanini, D. (2006) Primera cita de dos especies de insectos sobre el cultivo de maní (*Arachis hypogaea* L.) en Córdoba, Argentina. *Agriscientia* 23, 99–103.
- Bonivardo, S.L., Martínez, A.N., Funes, M.B., Suarez, A. & Perassi, G. (2013) Determinación de especies de gusanos blancos (Coleóptera: Scarabaeidae) presentes en lotes de pastizal natural, pasto llorón y cultivados, de la Provincia de San Luis. *Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam* 22, 7–12.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S. & Bradshaw, C.J.A. (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 453–460.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Brown, K.S. (1991) Conservation of neotropical environments: insects as indicators. In:

- N. M. Collins and J. A. Thomas (Eds), *The Conservation of insects and their Habitats*. Academic Press, New York, pp. 350–404.
- Bruch, C. (1929) Neue myrmekophile Histeriden und Verzeichnis der aus Argentinien bekannten Ameisengäste. *Zoologischer Anzeiger* 83, 421–437.
- Bruniard, E.D. (1999) *Los regímenes hídricos de las formaciones vegetales. Aportes para un modelo fotoclimático mundial*. Editorial Universitaria del Nordeste (EUDENE), Resistencia, Chaco.
- Bucher, E.H. & Chani, J.M. (1998) Región 2: Chaco. In: P. Canevari, D. E. Blanco, E. H. Bucher, G. Castro, and I. Davidson (Eds), *Los Humedales de la Argentina: Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación*. Wetlands International Publication 46, Buenos Aires, Argentina, pp. 73–96.
- Buss, E.A. (2006) Flight Activity and Relative Abundance of Phytophagous Scarabs (Coleoptera: Scarabaeoidea) from Two Locations in Florida. *The Florida Entomologist* 89, 32–40.
- Calderón-Patrón, J.M. & Moreno, C.E. (2012) La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83, 879–891.
- Casco, S.L. (2008) Ecodiversidad en una sección del río Paraná. In: I. Basterra and J. J. Neiff (Eds), *Manual de biodiversidad de Chaco, Corrientes y Formosa*. Editorial Universitaria del Nordeste (EUDENE), Resistencia, Chaco, pp. 152–159.
- Castañeda-Osorio, R., Carrillo-Ruiz, H., Rivas-Arancibia, S.P. & Sánchez-Carrillo, M. (2015) Melolonthidae y Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el Rancho El Salado, Jolalpan, Puebla, México. *Dugesiana* 22, 227–241.
- Chao, A., Chazdon, R.L. & Shen, T.J. (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8, 148–159.
- Chao, A., Chiu, C.H. & Hsieh, T.C. (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93, 2037–2051.
- Chao, A. & Jost, L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547.
- Chao, A. & Jost, L. (2015) Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 873–882.
- Chebez, J.C. (2005) *Guía de las reservas naturales de la Argentina: Nordeste*. Editorial Albatros, Buenos Aires, Argentina.
- Cherman, M.A. & Morón, M.Á. (2014) Validación de la Familia Melolonthidae. *Acta*

- Zoológica Mexicana* 30, 201–220.
- Cherman, M.A., Morón, M.Á., Salvadori, J.R., Dal Prá, E. & Carús Guedes, J.V. (2014a) Análise populacional de corós-praga e de outras espécies no planalto do Rio Grande do Sul. *Ciência Rural* 44, 2095–2102.
- Cherman, M., Morón, M. a., Dal Prá, E., Valmorbidia, I. & Guedes, J.V.C.C. (2014b) Ecological Characterization of White Grubs (Coleoptera: Melolonthidae) Community in Cultivated and Noncultivated Fields. *Neotropical Entomology* 43, 282–288.
- Clarke, K.R. (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 3, 117–143.
- Coddington, J.A., Agnarsson, I., Miller, J.A., Kuntner, M. & Hormiga, G. (2009) Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of animal ecology* 78, 573–584.
- Colwell, R.K. (2006) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples (software and user's guide). *Versión 8.0*, URL: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series* 345, 101–118.
- Costa, C. & Ide, S. (2006) Etapas del desarrollo. In: *Insectos inmaduros. Metamorfosis e identificación*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España, pp. 19–28.
- Costa, C., Vanin, S.A. & Casari-Chen, S.A. (1988) *Larvas de Coleoptera do Brasil*. Museu de Zoologia, Universidade de Sao Paulo.
- Cuadra, D.E. (2012) La problemática forestal en la provincia del Chaco, Argentina. Un análisis desde la Geografía. *Revista Geográfica Digital. IGUNNE. Facultad de Humanidades. UNNE* 9, 1–25.
- Damborsky, M.P., Alvarez Bohle, M.C., Ibarra Polesel, M.G., Porcel, E.A. & Fontana, J.L. (2015) Spatial and Temporal Variation of Dung Beetle Assemblages in a Fragmented Landscape at Eastern Humid Chaco. *Neotropical Entomology* 44, 30–39.
- Dechambre, R.P. (1985) Quatre nouvelles espèces de *Stenocrates* (Coleoptera, Dynastidae). *Revue française d'entomologie* 4, 1–3.
- Dechambre, R.P. (2006) Deux nouvelles espèces de *Stenocrates* Burmeister, 1847

- (Coleoptera, Dynasidae). *Coléoptères* 12, 19–21.
- Dechambre, R.P. & Hardy, M. (2004) Quatre nouvelles espèces de *Stenocrates* Burmeister, 1847 (Coleoptera, Dynastidae). *Coléoptères* 10, 209–214.
- Delgado, J.M., Castro-Ramírez, A.E., Morón, M.Á. & Ruiz-Montoya, L. (2012) Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 28, 185–210.
- Delgado, L. & Márquez, J. (2006) Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta zoológica mexicana* 22, 57–108.
- Delgado Castillo, L. (1991) Una especie nueva mexicana de *Stenocrates* (Coleoptera: Melolonthidae; Dynastinae). *Anales del Instituto de Biología serie Zoología* 62.
- Deloya, C. (1988) Coleópteros lamellicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en el sur del estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* 75, 77–91.
- Deloya, C. (2006) Escarabajos fitófagos del bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas. Publicación especial de El Colegio de la Frontera Sur, la Fundación PRODUCE Chiapas, AC y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México*, 81–98.
- Desender, K. (1989) Heritability of wing development and body size in a carabid beetle, *Pogonus chalceus* Marsham, and its evolutionary significance. *Oecologia* 78, 513–520.
- Di Iorio, O. (2013) A review of the Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) from Argentina and adjacent countries: systematics and geographic distributions. *Zootaxa* 3668, 1–87.
- Di Iorio, O., Zubarán, G.E. & Penco, F.C. (2017) A review of the genus *Archophileurus* Kolbe, 1910 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) from Argentina and adjacent countries. *Giornale Italiano di Entomologia* 14, 549–582.
- Di Iorio, O.R. (2004) Coleoptera: Scarabaeidae. In: H. A. Cordo, G. Logarzo, K. Braun, and O. R. Di Iorio (Eds), *Catálogo de Insectos Fitófagos de la Argentina y sus plantas asociadas*. Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Buenos Aires, Argentina, pp. 187–196.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. (2008) InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de

Córdoba, Argentina.

- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67, 345–366.
- Dupuis, F. & Dechambre, R.-P. (1995) Mise au point sur les Stenocrates du groupe Cultor [Coleoptera, Dynastidae]. *Revue française d'entomologie* 17, 59–61.
- Dutrillaux, A.-M., Mamuris, Z. & Dutrillaux, B. (2013) Chromosome analyses challenge the taxonomic position of *Augosoma centaurus* Fabricius, 1775 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) and the separation of Dynastini and Oryctini. *Zoosystema* 35, 537–549.
- Endrödi, S. (1966) Monographie der Dynastinae (Col. Lam.) I. Teil. *Entomologische Abhandlungen Museum Tierkunde, Dresden* 33, 1–457.
- Endrödi, S. (1985) *The Dynastinae of the World*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht.
- Escobar, F., Halffter, G., Solís, Á., Halffter, V., Navarrete, D. & Rica, C. (2008) Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology* 45, 1584–1592.
- Escobar, M.J., Ávalos, G. & Damborsky, M.P. (2012) Diversidad de Araneae (Arachnida) en la Reserva Colonia Benítez Chaco Oriental Húmedo. Argentina. *Facena* 28, 3–17.
- Evans, A. V & Smith, A.B.T. (2005) A supplement to the checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) with notes on their tribal classification. *Zootaxa* 1032, 29–60.
- Fava, F.D. & Imwinkelried, J.M. (2004) *Evaluación de insecticidas curasemillas en el control del gusano blanco diloboderus abderus (Coleoptera: Melolonthidae) en trigo*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires (Argentina). Estación Experimental Agropecuaria Manfredi, Córdoba (Argentina).
- Favila, M.E. (2005) Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, and A. Melic (Eds), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. M3monografías tercer milenio, Zaragoza, pp. 209–219.
- Favila, M.E. & Halffter, G. (1997) The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* 72, 1–25.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2006) Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112, 473–

- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography* 16, 265–280.
- Frana, J.E. (2005) Evaluación del impacto del muestreo para el control de gusano blanco en lotes de producción de trigo: campaña 2004. *INTA-Estación Experimental Agropecuaria Rafaela. Información Técnica de Trigo. Campaña* 103, 51–53.
- Frana, J.E. (2007a) Evaluación de insecticidas aplicados a la semilla de trigo y en cobertura total para el control de gusano blanco. *Publicación Miscelánea - INTA Rafaela, Argentina* 107, 90–95.
- Frana, J.E. (2007b) Clave para la identificación de larvas de Scarabaeidae que habitan el suelo de la región central de Santa Fe. *INTA Rafaela*, 5.
- Frey, G. (1969) Bestimmungstabelle und Revision der Gattung *Liogenys* Guérrez. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* 20, 36–64.
- Frey, G. (1973) Synopsis der Sudamerikanischen Sericinen. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum* 24, 315–366.
- Frey, V.G. (1967) Die Gattung *Plectris* (Philochlaenia) (Coleoptera - Melolonthinae). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum* 18, 1–136.
- García-Atencia, S., Martínez-Hernández, N. & Pardo-Locarno, L.C. (2015) Escarabajos fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un fragmento de bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86, 754–763.
- García-de Jesús, S., Moreno, C.E., Morón, M.Á., Castellanos, I. & Pavón, N.P. (2016) Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87, 1033–1044.
- García-López, A., Micó, E., Numa, C. & Galante, E. (2010) Spatiotemporal Variation of Scarab Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae, Melolonthinae, Rutelinae) in the Premontane Rain Forest in Costa Rica: A Question of Scale. *Entomological Society of America* 103, 956–964.
- García-Montiel, J.C., Rivera-Cervantes, L.E. & Morón-Rios, M.A. (2003) Composición y abundancia estacional de los Melolonthidae nocturnos (Insecta: Coleoptera) asociados a un bosque mesófilo de montaña en el municipio de Minatitlán, Colima, México. In: A. Aragón, M. A. Morón, and J. Marín (Eds), *Estudios sobre coleópteros del suelo en América*. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma

- de Puebla y la Sociedad Mexicana de Entomología, A.C., México, pp. 115–127.
- García de Jesús, S., E. Moreno, C. & Morón, M.Á. (2016) Densidad y biomasa de larvas de escarabajos Dynastinae (Coleoptera: Melolonthidae) en un bosque templado con manejo forestal en México. *Entomología mexicana* 3, 618–625.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L. V, Hawes, J. & Hernandez, M.I.M. (2008) The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology letters* 11, 139–150.
- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. & Goldewijk, K.K. (2003) Habitat conversion and global avian biodiversity loss. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270, 1293–1300.
- Gerisch, M. (2011) Habitat disturbance and hydrological parameters determine the body size and reproductive strategy of alluvial ground beetles. *ZooKeys* 100, 353–370.
- Ginzburg, R. & Adámoli, J. (2006) Situación ambiental en el Chaco Húmedo. In: A. Brown, U. Martínez, Ortiz, M. Acerb, and J. Corcuera (Eds), *La situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina, pp. 103–113.
- Giraudó, A.R., Barberis, I.M., Marchetti, Z.Y. & Ramonell, C.G. (2013) Humedales de las cuencas fluviales del sudeste chaqueño-paranaense. In: L. Benzaquén, D. E. Blanco, and R. F. Bó (Eds), *Inventario de los humedales de Argentina: sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná Paraguay*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, pp. 153–160.
- Godoy, M.C., Laffont, E.R., Coronel, J.M. & Etcheverry, C. (2013) Termite (Insecta Isoptera) assemblage of a gallery forest relic from the Chaco province (Argentina): taxonomic and functional groups. *Arxius de Miscellània Zoològica* 10, 55–67.
- Gómez-Cifuentes, A., Munevar, A., Gimenez, V.C., Gatti, M.G. & Zurita, G.A. (2017) Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation* 21, 147–156.
- Gómez Lutz, M.C. & Godoy, M.C. (2010) Diversidad y grupos funcionales de Formicidae (Insecta, Hymenoptera) de la reserva natural educativa Colonia Benítez (Provincia del Chaco, Argentina). *Revista FABICIB* 14, 180–195.
- Gotelli, N.J. & Chao, A. (2013) Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. *Encyclopedia of Biodiversity* 5, 608–625.

- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4, 379–391.
- Grebennikov, V. V. & Newton, A.F. (2009) Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). *European Journal of Entomology* 106, 275–301.
- Grebennikov, V. V. & Scholtz, C.H. (2004) The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta:Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics* 18, 321–348.
- Grossi, P.C. & Saltin, J.P. (2014) Description of the female of *Phileurus bucculentus* Ohaus, with new country records and remarks for *Phileurus carinatus* Prell (Coleoptera, Scarabaeoidea, Dynastinae). *Insecta Mundi* 348, 1–16.
- Halfpeter, G. (1995) ¿Qué es la biodiversidad? *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural* 62, 5–14.
- Halfpeter, G. & Arellano, L. (2002) Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* 34, 144–154.
- Halfpeter, G. & Favila, M.E. (1993) The Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27, 1–21.
- Halfpeter, G. & Moreno, C.E. (2005) Significado biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. *m3m: Monografías Tercer Milenio* 4, 5–18.
- Halfpeter, G., Pineda, E., Arellano, L. & Escobar, F. (2007) Instability of Copronecrophagous Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mountainous Tropical Landscape of Mexico. *Entomological Society of America* 36, 1397–1407.
- Hammer, O., Harper, D.A. & Ryan, P.D. (2014) PAST - Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Version 9.
- Hassan, R., Scholes, R. & Ash, N. (2005) *Ecosystems and human well-being: current state and trends, vol 1. Findings of the condition and trends working group of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, DC.
- Hercos, A.P., Sobansky, M., Queiroz, H.L. & Magurran, A.E. (2013) Local and regional rarity in a diverse tropical fish assemblage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 2012–2076.
- Hernández, M.I.M., Barreto, P.S.C.S., Costa, V.H., Creao-Duarte, A.J. & Favila, M.E. (2014) Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in

- Restinga forest. *Journal of Insect Conservation* 18, 539–546.
- Howden, H. & Howden, A. (2001) Change Through Time: a Third Survey of the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) at Welder Wildlife Refuge. *The Coleopterists Bulletin* 55, 356–362.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. & Chao, A. (2013) iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.0)[Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download>.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Hutchinson, G.E. (1957) Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks* 22, 415–427.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93, 145–159.
- Ibarra-Polesel, M.G., Damborsky, M.P. & Porcel, E. (2015) Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, Chaco, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78, 459–482.
- Ibarra-Polesel, M.G., Neita-Moreno, J.C., Larrea, D.D. & Damborsky, M.P. (2017a) Description of the larva and pupa of *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini). *Zootaxa* en prensa, 1–14.
- Ibarra-Polesel, M.G., Valle, N.G., Neita-Moreno, J.C. & Damborsky, M.P. (2017b) Description of the pupa and redescription of the third instar of *Phileurus valgus* (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini). *Zootaxa* 4290, 571–580.
- Ibarra Polesel, M.G. & Damborsky, M.P. (2017) Changes in the structure of Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages along a temporal gradient in a natural reserve in Chaco, Argentina. *Austral Entomology*, 1–10.
- INTA (2017) SIGA - Sistema de Información y Gestión Agrometeorológico. *Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)*. Available from: <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/> (July 20, 2017).
- Jameson, M.L. & Hawkins, S.J. (2005) Synopsis of the genera of Geniatini (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) with an annotated catalog of species. *Zootaxa* 874, 1–76.
- Janssens, A. (1949) Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Institut royal des sciences naturelles de Belgique* 25, 1–30.
- Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363–375.

- Jost, L. (2010) Independence of alpha and beta diversities. *Ecology* 91, 1969–1974.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L.D., Bozelli, R.L., Esteves, F.A., Nunes da Cunha, C. & Maltchik, L. (2014) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24, 5–22.
- Katovich, K. (2008) A generic-level phylogenetic review of the Macroductylini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Insecta Mundi* 23, 1–78.
- Kiselyova, T. & Mchugh, J. V. (2006) A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. *Systematic Entomology* 31, 469–507.
- Krikken, J. (1984) A new key to the suprageneric taxa in the beetle family Cetoniidae, with annotated lists of the known genera. *Zoologische Verhandelingen* 210, 1–75.
- Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76, 5–13.
- Larsen, T.H., Lopera, A. & Forsyth, A. (2008) Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. *Conservation Biology* 22, 1288–1298.
- Lawrence, J.F. (1999) Beetle larvae of the world: description, illustrations, identification, and information retrieval for families and sub-families. User manual [*electronic resource*].
- Lawrence, J.F. & Newton, A.F. (1995) Families and Subfamilies of Coleoptera (With selected genera, notes, references and data on family-group names). Reprint from *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera*. In: J. Pakaluk and S. A. Slipinski (Eds), *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw, pp. 779–1006.
- Ledesma, L.L. (1995) *Carta de Suelos de la Estación Experimental Agropecuaria Colonia Benítez “Dr. Augusto G. Schulz” Provincia del Chaco*. D. Szeve (Ed). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria - EEA - Sáenz Peña, Pres. Roque Saenz Peña, Chaco
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75, 435–450.
- Luederwaldt, H. (1911) Quatro lamellicorneos termitófilos. *Revista do Museu Paulista*

8, 405–413.

- Lugo-García, G.A., Ángel Morón, M., Aragón-García, A., Ortega-Arenas, L.D., Reyes-Olivas, Á. & Sánchez-Soto, B.H. (2014) Coleoptera Scarabaeoidea capturados con trampa de luz en bosque tropical caducifolio del Norte de Sinaloa, México. *Southwestern Entomologist* 39, 355–365.
- Lugo, G., Morón, M.A., Aragón, A., Ortega, L., Reyes-Olivas, A. & Sánchez, B. (2013) Especies nocturnas de Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga) en el norte de Sinaloa, México. *Revista Colombiana de Entomología* 39, 95–104.
- Maccarini, G.D., Baleani, O., Cruzate, G., Puentes, M.I., Chiavetta, C., Aliaga, F., Franzbaun, F., Mobilia, N., Alfieri, A. & Viale, J.C. (1995) Centro de Investigaciones de Recursos Naturales del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)-Aeroterra SA, Convenio de vinculación tecnológica, Fundación ArgenINTA. Soporte digital *Atlas de suelos de la República Argentina*.
- Mace, G.M., Collar, N.J., Gaston, K.J., Hilton-Taylor, C., Akçakaya, H.R., Leader-Williams, N., Milner-Gulland, E.J. & Stuart, S.N. (2008) Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22, 1424–1442.
- Magaña-Cuevas, B. & Rivera-Cervantes, L.E. (1998) Abundancia Estacional de los Coleópteros Nocturnos de la Familia Melolonthidae (Insecta: Lamellicornia), asociados a un bosque de pino-encino en el Municipio de Atenguillo, Jalisco, México. *Avances en el Estudio de la Diversidad, Importancia y Manejo de los Coleópteros Edafícolas Americanos*. Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y la Sociedad Mexicana de Entomología, AC Puebla, México. pp, 51–60.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford.
- Matteucci, S. (2012) Ecorregión Delta e Islas de los ríos Paraná y Uruguay. In: J. Morello, S. Matteucci, A. Rodríguez, and M. Silva (Eds), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina, pp. 447–488.
- Mc Cleve, S. (2007) Killer Phileurini or how come some diplos are hairy? *Scarabs* 20, 1–20.
- McCune, B. & Mefford, M.J. (2016) PC-ORD. *Multivariate analysis of ecological data, version 7.03*.
- McGeoch, M.A., Van Rensburg, B.J. & Botes, A. (2002) The verification and application

- of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39, 661–672.
- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, M., Enquist, B.J., Green, J.L. & He, F. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters* 10, 995–1015.
- Menegaz De Farias, P., Arellano, L., Hernández, M.I.M. & López Ortiz, S. (2015) Response of the copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) assemblage to a range of soil characteristics and livestock management in a tropical landscape. *Journal of Insect Conservation* 19, 947–960.
- Micó, E., Hall, W.E. & Ratcliffe, B.C. (2001) Descriptions of the larvae of *Hoplopyga singularis* (Gory and Percheron) and *Hologymnetis cinerea* (Gory and Percheron) with a revised key to the larvae of New world Gymnetini (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *The Coleopterists Bulletin* 55, 205–217.
- Micó, E., Morón, M.Á., Šípek, P. & Galante, E. (2008) Larval morphology enhances phylogenetic reconstruction in Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) and allows the interpretation of the evolution of larval feeding habits. *Systematic Entomology* 33, 128–144.
- Monné, M.A. (1969) Descripción del último estadio larval de “*Macraspis dichroa cribrata*” Waterh., “*Blaesia atra*” Burm. y “*Marmarina tigrina*” (Gory and Perch.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista Brasileira da Biologia* 29, 367–376.
- Moore, M.R. & Jameson, M.L. (2013) Floral associations of cyclocephaline scarab beetles. *Journal of Insect Science* 13, 100.
- Morelli, E. (1990) Descripción de la larva y la pupa de *Phileurus affinis* Burmeister, 1847 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Algunas observaciones sobre su biología y clave para la identificación de las larvas de tres especies de Phileurini del Uruguay. *Elytron* 4, 131–137.
- Morelli, E. (2000) Descripción de la larva y la pupa de *Paragymnetis chalcipes* (Gory & Percheron, 1833) (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae). *Acta Zoológica Mexicana* 80, 155–165.
- Morello, J. & Matteucci, S. (1999) Biodiversidad y fragmentación de los bosques en la Argentina. In: S. Matteucci, O. Solbrig, J. Morell, and G. Halffter (Eds), *Biodiversidad y uso de la tierra: conceptos y ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA-UNESCO, Buenos Aires, Argentina, pp. 463–498.

- Morello, J. (2012) Ecorregión Chaco Húmedo. In: J. Morello, S. Matteucci, A. Rodriguez, and M. Silva (Eds), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina, pp. 205–223.
- Morello, J.H., Rodríguez, A.F. & Silva, M. (2009) Clasificación de ambientes en áreas protegidas de las ecorregiones del chaco húmedo y chaco seco. In: J. H. Morello and A. F. Rodríguez (Eds), *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*. Editorial Orientación Gráfica, Buenos Aires, Argentina, pp. 53–91.
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E. & Pavón, N.P. (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 1249–1261.
- Morón-Ríos, A. & Morón, M.Á. (2016) Evaluación de la Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. *Southwestern Entomologis* 41, 469–484.
- Morón, M.A. (1987) Los estados inmaduros de *Dynastes hyllus* Chevrolat (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) con observaciones sobre su biología y crecimiento alométrico del adulto. *Folia Entomologica Mexicana* 72, 33–74.
- Morón, M.A. (1993) Observaciones comparativas sobre la morfología pupal de los Coleoptera Melolonthidae neotropicales. *Giornale italiano di Entomologia* 6, 249–255.
- Morón, M.A. (2001) Larvas de escarabajos del suelo en México (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Zoologica Mexicana* No. especi, 111–130.
- Morón, M.A. (2004a) *Escarabajos 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología AC, Xalapa, México.
- Morón, M.A. (2004b) Insetos de solo. In: J. R. Salvadori *et al.* (Ed), *Pragas de solo no Brasil*. Embrapa Trigo: Fundacep Fecotrigo, Embrapa Agropecuária Oeste, Brasil, pp. 41–68.
- Morón, M.A. (2006) Composición de comunidades de *Phyllophaga* en México (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Diversidad, Importancia y Manejo de Escarabajos Edafícolas*. Publicación especial de El Colegio de la Frontera Sur, la Fundación PRODUCE Chiapas, AC y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México, 11–36.
- Morón, M.A. (2014) Los escarabajos lamelicornios como indicadores ecológicos y biogeográficos. In: C. A. González-Zuarth, A. Vallarino, J. C. Pérez-Jiménez, and A. M. Low-Pfeng (Eds), *Bioindicadores: Guardianes de Nuestro Futuro Ambiental*.

- INECC y ECOSUR, México. Colegio de la Frontera Sur; Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, México, DF., pp. 307–324.
- Morón, M.Á. (1994) Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* 63, 7–59.
- Morón, M.Á. (1997) Inventarios faunísticos de los Coleoptera Melolonthidae Neotropicales con potencial como bioindicadores. *Giornale Italiano di Entomologia* 8, 265–274.
- Morón, M.Á. & Arce-Pérez, R. (2016) Soil Scarab Beetles at Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist* 41, 51–62.
- Morón, M.A. & Arce, R. (2002) Description of the immature stages of five Mexican species of Gymnetini (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104, 1036–1054.
- Morón, M.A. & Deloya, C. (1991) Los Coleopteros Lamellicornios de la Reserva de la Biosfera “La Michilia”, Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana* 81, 209–283.
- Morón, M.A., Lugo-garcía, G.A. & Aragón-garcía, A. (2014) Description of the third instar larvae of five species of *Cyclocephala* (Coleoptera, Melolonthidae, Dynastinae) from Mexico. *Revista Brasileira de Entomologia* 58, 219–228.
- Morón, M.Á., Ramírez-Ponce, A., Ramírez-Salinas, C. & Carrillo-Ruiz, H. (2016) Description of immature stages of *Hoplia mexicana* Harold and *H. squamifera* Burmeister (Coleoptera, Melolonthidae, Hopliinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 60, 1–7.
- Morón, M.A. & Ratcliffe, B.C. (1984) Description of the larva and pupa of *Argyripa lansbergei* (Sallé) with new distributional records for the genus and a key to the new world Gymnetini larvae (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 86, 760–768.
- Morón, M.A. & Ratcliffe, B.C. (1996) New Tribal Placement of the Genus *Coscinocephalus* Prell, 1936, with Description of the Larva, Pupa and Adult of a New Species from Mexico (Coleoptera: Scarabaeoidea; Dynastinae). *Journal of the New York Entomological Society* 104, 48–61.
- Morón, M.Á. & Ratcliffe, B.C. (1990) Description of *Strategus* larvae with a new key to species based on the larvae (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). *Elytron* 4, 53–66.
- Morris, R.J. (2010) Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network

- structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, 3709–3718.
- Morrone, J.J. (2001) *Biogeografía de América latina y el Caribe*. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza, España.
- Morrone, J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782, 1–110.
- Neita-Moreno, J.C. & Morón, M.Á. (2008) Estados inmaduros de *Ancognatha ustulata* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79, 355–361.
- Neita-Moreno, J.C, Orozco, J. & Ratcliffe, B.C. (2006) Escarabajos (Scarabaeidae: Pleurosticti) de la selva baja del bosque pluvial tropical «BP-T», Chocó, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 22, 1–32.
- Neita, J.C. & Ratcliffe, B.C. (2010) A new species of *Hemiphileurus* Kolbe (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) from Colombia, with description of its larva and pupa. *The Coleopterists Bulletin* 64, 347–355.
- Neita, J.C. & Ratcliffe, B.C. (2011) Immature stages of *Homophileurus tricuspis* Prell (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) with notes on natural history and distribution in Colombia. *Zootaxa* 2915, 20–28.
- Neita-Moreno, J.C. & Ratcliffe, B.C. (2017) The genus *Tomarus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Pentodontini) in Argentina, Chile, and Uruguay. *Insecta Mundi* 547, 1–36.
- Neita-Moreno, J.C. & Yepes, F. (2011) Description of the larva and pupa of *Dyscinetus dubius* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Revista colombiana de Entomología* 37, 152–156.
- Norton, B.G. (1986) *The preservation of species*. Princeton University Press.
- Noss, R.F. (1990) Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4, 355–364.
- Novotny, V. & Basset, Y. (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89, 564–572.
- Ocampo, F.C. & Morón, M.Á. (2004) Description of the third instar larva of *Hemiphileurus dispar* kolbe (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106, 412–416.
- Ocampo, F.C. & Ruiz-Manzanos, E. (2008) Scarabaeidae. In: L. E. Claps, G. Debandi, and S. Roig-Juñent (Eds), *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*, vol. 2. Sociedad

- Entomológica Argentina ediciones, Mendoza, pp. 535–557.
- Oliveira, D.S., Curin Faria, T.A., Gomes, E.S. & Rodrigues, S.R. (2016) Biodiversidade de Scarabaeidae saproxilófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) em fragmento de Cerrado em Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Entomotropica* 31, 248–255.
- Orozco, J. (2012) 2 Biodiversidad de Guatemala *Escarabajos cetoninos de Guatemala (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae)*. E. B. Cano and J. C. Schuster (Eds). Universidad del Valle de Guatemala, Ciudad de Guatemala.
- Orozco, J. & Pardo-Locarno, L.C. (2004) Description of immature stages of three species of American Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Zootaxa* 769, 1–14.
- Otavo, S.E., Parrado-Rosselli, Á. & Noriega, J.A. (2013) Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical* 61, 735–752.
- Pardo-Locarno, L.C. (2013) Escarabajos (Coleoptera: Melolonthidae) del plan aluvial del Rio Cauca, Colombia I. Ensamblaje, fichas bioecológicas, extinciones locales y clave para adultos. *Dugesiana* 20, 1–15.
- Pardo-Locarno, L.C., Montoya-Lerma, J., Bellotti, A.C. & Van Schoonhoven, A. (2005) Structure and composition of the white grub complex (Coleoptera: Scarabaeidae*) in agroecological systems of northern Cauca, Colombia. *Florida Entomologist* 88, 355–363.
- Pardo-Locarno, L.C., Ramírez-Pava, B., Villota, H., Villanueva, O. & Bahamón, W. (2011) Ensamblaje de escarabajos Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados con pasturas en el departamento del Caquetá y su posible relación con la salubridad edáfica. *Acta Agronómica* 60, 279–290.
- Pardo-Locarno, L.C., Stechauner-Rohringer, R.M. & Morón, M.A. (2009) Descripción de larva y pupa, ciclo de vida y distribución del escarabajo rinoceronte *Podischnus agenor* Olivier (Coleoptera: Melolonthidae) en Colombia, con una clave para larvas de tercer estadio de Dynastinae neotropicales. *Kempffiana* 5, 20–42.
- Pereira, A.F., Rodrigues, S.R. & Ide, S. (2013) Biology and Description of the Third Instar of *Bothynus medon* (Germar, 1824)(Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *The Coleopterists Bulletin* 67, 328–334.
- Pereyra, L.C. & Moreno, C.E. (2013) Divide y vencerás: Revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural* 86, 231–239.
- Peyras, M., Vespa, N.I., Bellocq, M.I. & Zurita, G.A. (2013) Quantifying edge effects:

- The role of habitat contrast and species specialization. *Journal of Insect Conservation* 17, 807–820.
- Pianka, E.R. (1982) *Ecología evolutiva. Spanish Translation of Second Edition of Evolutionary Ecology*. Ediciones Omega, Barcelona, Spain.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F. & Halffter, G. (2005) Frog, Bat, and Dung Beetle Diversity in the Cloud Forest and Coffee Agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19, 400–410.
- Poi, A. & Galassi, M.E. (2013) Humedales de la planicie aluvial del río Paraná entre Confluencia y Reconquista. In: L. Benzaquén, D. E. Blanco, and R. F. Bó (Eds), *Inventario de los humedales de Argentina: sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná Paraguay*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires, pp. 161–168.
- Prefectura Naval Argentina (2017) Registro del estado de los ríos. Available from: <http://www.prefecturanaval.gov.ar/alturas/index.php> (July 20, 2017).
- Puker, A., Ferreira, F.N.F., Rosa, C.S., Jameson, M.L. & Vaz-De-Mello, F.Z. (2014) First record of the leaf chafer beetle *Leucothyreus suturalis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Rutelinae) inhabiting termite nests, with notes on its life history. *Annals of the Entomological Society of America* 108, 3–10.
- Puker, A., Rosa, C.S., Orozco, J., Solar, R.R.C. & Feitosa, R.M. (2015) Insights on the association of American Cetoniinae beetles with ants. *Entomological Science* 18, 21–30.
- Quintero, I. & Roslin, T. (2005) Rapid Recovery of Dung Beetle Communities Following Habitat Fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86, 3303–3311.
- Rabinowitz, D. (1981) Seven forms of rarity. In: H. Synge (Ed), *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley and Sons, Chichester, UK, pp. 205–217.
- Ramsar Convention (2017) The Ramsar Convention. Available from: <https://www.ramsar.org/> (September 20, 2017).
- Ratcliffe, B.C. (1978) New species of *Stenocrates* from Brazil (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Amazonica* 8, 489–495.
- Ratcliffe, B.C. (2003) The Dynastine Scarab Beetles of Costa Rica and Panama (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Abejones Dynastinae de Costa Rica y Panamá (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. 16, 1–506.
- Ratcliffe, B.C. (2011) A Review of the Species of *Phileurus* Latreille (Coleoptera:

- Scarabaeidae: dynastinae: Phileurini) with Quadridentate Protibiae and Description of a New Species from Panama. *The Coleopterists Bulletin* 65, 125–129.
- Ratcliffe, B.C. (2015) A Revised Catalog of the Species of *Stenocrates* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini), with Descriptions of Three New Species from Peru and Brazil and *Stenocrates inpai* Ratcliffe, 1978 Placed in Junior Synonymy with *Stenocrates*. *The Coleopterists Bulletin* 69, 773–779.
- Ratcliffe, B.C. & Cave, R.D. (2006) The dynastine scarab beetles of Honduras, Nicaragua, and El Salvador (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 21, 1–424.
- Ratcliffe, B.C., Jameson, M.L. & Smith, A.B.T. (2002) 34. Scarabaeidae Latreille, 1802. In: R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Frank (Eds), *American Beetles, Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press, Boca Raton, pp. 39–81.
- Ratcliffe, B.C. & Micó, E. (2001) A review of the Neotropical genus *Neocorvicoana* Ratcliffe and Micó, new genus (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini). *The Coleopterists Bulletin* 55, 279–296.
- Ratcliffe, B.C. & Morón, M.Á. (1997) Dynastinae. In: M. Á. Morón, B. C. Ratcliffe, and C. Deloya (Eds), *Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Volume 1. Familia Melolonthidae*. Sociedad Mexicana de Entomología, D. F., Mexico, pp. 53–98.
- Ratcliffe, B.C. & Skelley, P.E. (2011) Description of the Larva of *Homophileurus integer* (Burmeister, 1847) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini), with Notes on Biology and a Key to the Known Larvae of New World Phileurini. *The Coleopterists Bulletin* 65, 297–304.
- Reyes-Novelo, E. & Morón, M.Á. (2005) Fauna de Coleoptera Melolonthidae y Passalidae de Tzucacab y Conkal, Yucatán, México. *Acta Zoologica Mexicana* 21, 15–49.
- Richter, P.O. (1958) Biology of Scarabaeidae. *Annual Review of Entomology* 3, 311–334.
- Ritcher, P.O. (1966) *White Grubs and their allies: a study of North American Scarabaeoid larvae*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Rivera-Gasperín, S.L., Carrillo-Ruiz, H., Morón, M.Á. & Yanes-Gómez, G. (2013) Fauna de Coleoptera Melolonthidae (Scarabaeoidea) en el Rancho Canaletas, Paso del Macho, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 29, 194–208.
- Robinson, C.T., Tockner, K. & Ward, J. V (2002) The fauna of dynamic riverine

- landscapes. *Freshwater Biology* 47, 661–677.
- Rodrigues, S.R., Garcia, F.P., Falco, J.S. & Morón, M.A. (2016) Biology and description of immature stages of *Gymnetis rufilateris* (Illiger, 1800)(Coleoptera: Cetoniidae: Cetoniinae). *Biota Neotropica* 16, 10–16.
- Romero-López, A.A., Morón, M.A., Aragón, A. & Villalobos, F.J. (2010) La “Gallina Ciega” (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) Vista Como Un “Ingeniero del Suelo.” *Southwestern Entomologist* 35, 331–343.
- Romero-López, A.A., Rodríguez-Palacios, E., Alarcón-Gutiérrez, E., Geissert, D. & Barois, I. (2015) Effects of White Grubs on Soil Water Infiltration. *Neotropical Entomology* 44, 134–139.
- Ronqui, D.C. & Lopes, J. (2006) Composição e diversidade de Scarabaeoidea (Coleoptera) atraídos por armadilha de luz em área rural no norte do Paraná, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 96, 103–108.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Rothenbücher, J. & Schaefer, M. (2006) Submersion tolerance in floodplain arthropod communities. *Basic and Applied ecology* 7, 398–408.
- Scheiner, S.M., Chiarucci, A., Fox, G.A., Helmus, M.R., McGlenn, D.J. & Willig, M.R. (2011) The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81, 195–213.
- Serrano, A., Morón, M.Á., Barro, A. & Molina, G. (2016) Comparación entre ensambles de *Phyllophaga* (Coleoptera: Melolonthidae) del Occidente de Cuba. *Revista de Biología Tropical* 65, 351–363.
- Silva, P.G., Vaz-de-Mello, F.Z. & Di Mare, R.A. (2013) Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85, 679–697.
- Silva, R.J., Storck-Tonon, D. & Vaz-de-Mello, F.Z. (2016) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *Journal of Insect Conservation* 20, 549–564.
- Šípek, P. (2010) *Immature stages of the Pleurostict Scarab Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Pleurosticti): morphology, biology and phylogenetic implications*. Charles University, Prague.
- Šípek, P., Fabrizi, S., Eberle, J. & Ahrens, D. (2016) A molecular phylogeny of rose

- chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) reveals a complex and concerted morphological evolution related to their flight mode. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101, 163–175.
- Sípek, P., Gill, B.D. & Grebennikov, V. V (2009) Afromontane *Coelocorynus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): Larval descriptions, biological notes and phylogenetic placement. *European Journal of Entomology* 106, 95–106.
- Slade, E.M., Mann, D.J., Villanueva, J.F. & Lewis, O.T. (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76, 1094–1104.
- Smith, A.B.T., Hawks, D.C. & Heraty, J.M. (2006) An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *Coleopterists Society Monograph* 5, 35–46.
- Smith, A.B.T. & Mondaca, J. (2015) Review of the southern South American Macroductylini (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae) with descriptions of new genera and species. *Zootaxa* 4056, 1–65.
- Solís, A. & Morón, M.A. (1998) Distribución, diversidad e importancia de las especies de Phyllophaga Harris en Costa Rica (Coleoptera: Melolonthidae). In: M. A. Morón and A. Aragón (Eds), *Avances en el estudio de la diversidad, importancia y manejo de los coleópteros edafícolas americanos*. Sociedad Mexicana de Entomología, Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, Mexico, pp. 19–28.
- Stechauer-Rohringer, R. & Pardo-Locarno, L.C. (2010) Redescrición de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleóptera: Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 14, 203–220.
- Steinbauer, M.J. & Weir, T.A. (2007a) Summer activity patterns of nocturnal Scarabaeoidea (Coleoptera) of the southern tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Entomology* 46, 7–16.
- The Nature Conservancy (2005) Wildlife Conservation Society-Bolivia *The Nature Conservancy*.
- Tiner, R.W. (1999) Delineation, Classification, and Mapping *Wetland Indicators: A Guide to Wetland Identification*. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Trujillo-Miranda, A.L., Carrillo-Ruiz, H., Rivas-Arancibia, S.P. & Andrés-Hernández, R.A. (2016) Estructura y composición de la comunidad de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el cerro Chacateca, Zapotitlán, Puebla, México. *Revista Mexicana*

- de Biodiversidad* 87, 109–122.
- Útima, O. & Vallejo, L.F. (2008) Escarabajos Melolonthidae (Scarabaeidae-Pleurosticti) de la montaña cafetera, departamento de Risaralda, Colombia. *Agronómica* 16, 31–44.
- Vanin, S.A. & Costa, C. (1984) Larvae of Neotropical Coleoptera. IX. Scarabaeidae, Cetoniinae, Gymnetini. *Revista Brasileira da Entomologia* 28, 329–335.
- Vanin, S.A., Costa, C. & Fontes, L.R. (1983) Larvae of Neotropical Coleoptera. VI Scarabaeidae, Dynastinae, Phileurini. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 35, 55–72.
- Veech, J.A., Crist, T.O., Veech, J.A. & Crist, T.O. (2010) Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91, 1964–1969.
- Velázquez, J., Joly, L.J., García, J.L., Romero, Y., González, M. & Medina, M. (2006) Enemigos naturales del “Picudo del Agave” *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) en el Estado Falcón, Venezuela. *Entomotropica* 21, 185–193.
- Verdú, J.R., Arellano, L. & Numa, C. (2006) Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of insect physiology* 52, 854–860.
- Verdú, J.R. & Galante, E. (1999) Larvae of Ataenius (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae): generic characteristics and species descriptions. *European Journal of Entomology* 96, 57–68.
- Verdú, J.R., Galante, E., Lumaret, J.P. & Cabrero-Sañudo, F.J. (2004) Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomology* 29, 509–523.
- Villalobos-Moreno, A., Pardo-Locarno, L.C., Cabrero-Sañudo, F.J., Ospina-Torres, R. & Gómez-Murillo, I.J. (2016) Inventario preliminar de los escarabajos de la Familia Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en un robledal del nororiente de los Andes Colombianos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 58, 159–167.
- Weigmann, G. & Wohlgemuth-von Reiche, D. (1999) Das Untere Odertal: Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozonosen und Arten *Vergleichende Betrachtungen zu den Überlebensstrategien von Bodentieren im Überflutungsbereich von Tieflandauen*. W. Dohle, R. Bornkamm, and G. Weigmann (Eds). Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Whittaker, R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147,

250–260.

Whittaker, R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12, 213–251.

Wilson, E.O. (1988) The current state of biological diversity. *Biodiversity* 521, 3–18.

WRI, I. (1992) World Resources Institute, Washington DC, USA *UNEP (1992) Global biodiversity strategy. Guidelines for action to save, study and use earth's biotic wealth sustainably and equitably.*

Yanes-Gómez, G. & Morón, M.A. (2010) Fauna de coleópteros Scarabaeoidea de Santo Domingo Huehuetlán, Puebla, México. Su potencial como indicadores ecológicos. *Acta Zoológica Mexicana* 26, 123–145.



Changes in the structure of Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages along a temporal gradient in a natural reserve in Chaco, Argentina

Mario G Ibarra Polesel*  and Miryam P Damborsky 

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Avda. Libertad 5470, 3400 Corrientes, Argentina.

Abstract

Melolonthidae beetles have been proposed as bioindicators because of their important role in the ecosystem and sensitivity to disturbance processes. However, the assemblage structure of these species in Argentina is unknown. In this study, the first attempt at determining Melolonthidae diversity, we analysed the abundance and diversity of the Melolonthidae assemblage and the species richness turnover over a period of three years. We collected samples in a gallery forest relict of a small protected area in which two light traps were installed. We collected a total of 474 specimens belonging to 38 species, two of which are new records for Argentina. The assemblage was characterised by numerous rare species, and the richness and diversity as well as the distribution of species abundance varied over the three years of the study. Replacement values varied based on the similarity indices that were used. Selected environmental variables (relative humidity, temperature and rainfall) were correlated with the richness and the abundance of the beetles. Our results suggest that the community of Melolonthidae could be considered dynamic, even over relatively short periods of time. Rare species play a major role in analyses of the similarity between assemblages and could suggest exaggerated turnover values. The high richness of the study area may be due to its good state of preservation or to its small area, which allows the entry of species from surrounding environments, showing how complex and fluid the Melolonthidae community can be in small patches of forest.

Key words

assemblage, northeastern Argentina, phytophagous beetle, protected area, richness, turnover.

INTRODUCTION

In Argentina, the province of Chaco is one of the most affected by deforestation. In the last 25 years, Chaco has suffered from an 11% reduction in forest area (Cuadra 2012). Therefore, protected areas are necessary for maintaining the biodiversity of native environments. The Reserva Natural Educativa Colonia Benítez (RNECB) is protected by the National Parks Administration (Chebez 2005), providing a reference area where the preservation of the native biota diversity is ensured. The RNECB is located within the Ramsar Site Humedales Chaco, and the landscape is composed of complex freshwater environments, aquatic vegetation, grasslands and gallery forests.

Insects are significant components of great importance in many ecosystems and are useful as biodiversity indicators and conservation monitoring strategies (McGeoch *et al.* 2002). As it is impossible to work with all insects in an area, effort has focused on certain groups recognised for being good indicators of ecosystem quality, mainly because of their sensitivity to changes caused by human intervention (Noss 1990; Brown 1997). Among these, Scarabaeoidea is one of the most recognised and widely used groups due to their high diversity (Halfpiter & Favila 1993; Favila & Halfpiter 1997; Morón 1997).

Melolonthidae (*sensu* Endrödi 1966) is composed of the subfamilies Dynastinae, Rutelinae and Melolonthinae (Cherman & Morón 2014). The family Melolonthidae is present in all

biogeographic regions, and in the Neotropical region, it includes 3450 species belonging to 300 genera (Morón 1997). While some species are agricultural pests (Frana 2007; Steinbauer & Weir 2007; Cherman *et al.* 2014), most are beneficial organisms, as they fulfil a variety of important roles in ecosystem function: they are primary and secondary consumers, decomposers and pollinators, as well as providing food for insects and vertebrates. Because they are susceptible to environmental disturbances (Moron & Deloya 1991; Otavo *et al.* 2013; Pardo-Locamo 2013), Morón (1997) proposed Melolonthidae as a bioindicator taxon in Neotropical areas, focusing mainly on the subfamilies Dynastinae and Rutelinae.

Studies related to Melolonthidae in Argentina are limited to species whose larvae are of agricultural importance (Frana 2007; Bonivardo *et al.* 2013). There are no current inventories available, and the structure and composition of the assemblages in the different eco-regions are unknown. Therefore, the species richness within the family may be underestimated. These types of ecological studies are necessary for assessing the conservation status of protected areas and for proposing management strategies (Noss 1990; Favila & Halfpiter 1997; Braby & Williams 2016).

Diversity has been separated into different components (Whittaker 1972). Alpha diversity can be defined as diversity at the local scale, with species richness being one of the most studied measures of diversity (Magurran 2004). Various overlapping definitions and concepts have been proposed to define beta diversity (Anderson *et al.* 2011). In particular, the turnover of species over time is described as temporal beta

*mario.ibarrapolesel@gmail.com

Description of the larva and pupa of *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini)

MARIO G. IBARRA-POLESEL¹, JHON C. NEITA-MORENO²,
DARIO D. LARREA¹ & MIRYAM P. DAMBORSKY¹

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Avda. Libertad 5470. (3400) Corrientes, Argentina. E-mail: mario.ibarrapolese@gmail.com

²Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Claustro de San Agustín, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. E-mail: jneita@humboldt.org.co

Abstract

The third instar and pupa of *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini) from Argentina, are described and illustrated. This is the first description of immatures in this genus. A key to the known third-stage larvae of New World Gymnetini species is provided, which now includes 19 species in 10 genera.

Key words: scarab beetle, morphology, immature stages, taxonomy, Argentina

Resumen

El tercer estadio y pupa de *Neocorvicoana reticulata* (Kirby, 1819) (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Gymnetini) de Argentina, se describen e ilustran. Es la primera descripción de inmaduros de este género. Se provee una clave para las larvas conocidas del tercer estadio de Gymnetini del Nuevo Mundo, la cual incluye 19 especies en 10 géneros.

Introduction

The subfamily Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) is comprised of nearly 4,000 species distributed worldwide (Krikken 1984), and 300 are estimated to be in the New World (Orozco 2012). The taxonomic level of this group is controversial, some authors ranked them at the subfamily level (Lawrence & Newton 1995; Smith *et al.* 2006; Bouchard *et al.* 2011; Šípek *et al.* 2016), while others consider that these beetles include enough characteristics to be ranked at the family level (Micó *et al.* 2008; Cherman & Morón 2014). However, the monophyly of the Cetoniinae is supported by the use of molecular data (Smith *et al.* 2006; Šípek *et al.* 2016) and the employment of morphological characters both larvae and adults (Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2009).

The adults of cetonids exhibit striking coloring patterns, which is why they are highly prized by collectors and beetle lovers. The size of the adults is variable (0.5–11.0 cm), they have typically diurnal habit and feed on flowers, pollen, sap, and ripe fruits (Neita *et al.* 2006; Orozco 2012). The larvae are predominantly saprophagous or saproxylophagous, and are found in different locations such as decomposed tree trunks, soil organic matter, tree-hollows, vertebrate nests, under dry dung pats, and in living tissue of Bromeliaceae (Orozco & Pardo-Locarno 2004; Neita *et al.* 2006; Micó *et al.* 2008). Some species are also found in termite and ant nests (Bruch 1929; Morelli 2000; Micó *et al.* 2001; Puker *et al.* 2015). Šípek & Kral (2012) provide an historical overview on the study of Cetoniinae immature stages.

The New World Gymnetini (Cetoniinae) contains more than 150 species (Vanin & Costa 1984) and according to different authors is comprised of 24 genera (Krikken 1984), 25 genera (Hardy 1987), or 27 genera (Krajčič 1998), (also see Ratcliffe 2015). Although their species are well represented in entomological collections, the

Description of the pupa and redescription of the third instar of *Phileurus valgus* (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini)

MARIO G. IBARRA-POLESEL¹, NESTOR G. VALLE¹,
JHON C. NEITA-MORENO² & MIRYAM P. DAMBORSKY¹

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Avda. Libertad 5470. (3400) Corrientes, Argentina. E-mail: mario.ibarrapolesel@gmail.com

²Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Claustro de San Agustín, Ext. 129, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia. E-mail: jneita@humboldt.org.co

Abstract

Phileurus valgus (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) is a common species widely distributed from the southern United States to Argentina and the West Indies. In this work the immature stages are described and illustrated based on specimens from Argentina. A key to the known third-stage larvae of New World Phileurini species is provided and updated. Notes on the life cycle and natural history are also included.

Key words: scarab beetle, morphology, immature stages, Argentina

Resumen

Phileurus valgus (Olivier) (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) es una especie común, ampliamente distribuida del sur de Estados Unidos hasta Argentina e Indias Occidentales. En este trabajo se describen e ilustran sus estadios inmaduros basados en especímenes de Argentina. Se provee una clave para las larvas del tercer estadio de Phileurini del Nuevo Mundo. Se incluyen también notas sobre su ciclo de vida y biología.

Introduction

The genus *Phileurus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) currently contains 31 species distributed from the central United States to southern South America and the West Indies (Ratcliffe 2011; Grossi & Saltín 2014). *Phileurus* adults are characterized by a sharply acuminate clypeus; outer side of the mandibles lacking teeth; presence of horns or tubercles on the head located near the lateral margins; pronotum with a longitudinal furrow, apical tubercle, and either a subapical fovea or declivous area; and the apical margin of the metatibia with one or two large teeth (Ratcliffe & Cave 2006).

Phileurus valgus (Olivier) is a common species known from the southern United States to Argentina and West Indies (Endrodi 1985; Ratcliffe 2011). Endrodi (1985) recognized three subspecies of *P. valgus*: *P. valgus valgus* (Olivier) that occurs from the southern United States to Colombia and Venezuela; *P. valgus meridionalis* Kolbe that occurs from Colombia to Argentina, and *P. valgus antillarum* Bates that occurs from the Antilles. However, Ratcliffe and Cave (2015) states that Endrodi's separation of "northern", "southern", and "Caribbean" populations into three different subspecies seem arbitrary and without justification, because there are no morphological differences to distinguish among them.

Larva of *P. valgus* were previously described by Ritcher (1966) under the name *P. castaneus* (Haldeman). However, the original description is too brief and was based only on cast skin of one third instar, therefore intraspecific variation is unknown. Immature stages for two other species, *Phileurus didymus* (Linnaeus) and *Phileurus affinis* (Burmeister), have also been described (by Ritcher 1966; Morelli 1990, respectively).