



Universidad Nacional de La Plata (UNLP)
Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM)



**Caracterización de las comunidades
de ortópteros y evaluación del efecto de consumo
sobre los camalotales de diferentes ambientes leníticos
en la llanura aluvial del río Paraná Medio.**

Soledad Capello

**Tesis para la obtención del título de
Doctor en Ciencias Naturales.**

Directora: de Wysiecki, Ma. Laura
Co-directora: Marchese, Mercedes



La Plata, Argentina
2010

Dedico esta tesis,

A Germán, en su memoria.

*A mi familia, por todo el amor que me
brindan día a día.*

ÍNDICE GENERAL

PÁG.

<u>Agradecimientos</u>	i
<u>Resumen</u>	iii
<u>Abstract</u>	vii
<u>1. Introducción General</u>	1
<u>2. Área de Estudio</u>	7
2.1. Características del río Paraná Medio	7
2.2. Características ambientales de los ambientes estudiados	10
2.3. Variables analizadas	15
<u>3. Capítulo I: Abundancia, riqueza de especies y densidad de Orthoptera asociados a los camalotales.</u>	
3.1. Introducción	20
3.2. Materiales y Métodos	24
3.3. Resultados	29
3.3.1. Riqueza de especies	29
3.3.2. Abundancia de ortópteros	32
3.3.3. Constancia de especies	46
3.3.4. Cobertura vegetal	47
3.3.5. Densidad de ortópteros	50
3.4. Discusión	52
3.4.1. Riqueza de especies y abundancia de Orthoptera	52
3.4.2. Densidad de Orthoptera	57
3.4.3. Riqueza vegetal	58
3.5. Fotografías de los ortópteros dominantes	60
3.6. Fotografías de los ortópteros accesorios y accidentales.	66
<u>4. Capítulo II: Estructura de edades de la comunidad de Orthoptera asociados a los camalotales.</u>	
4.1. Introducción	70
4.2. Materiales y Métodos	75
4.2.1. Metodología de campo	75
4.2.2. Metodología experimental: crías de <i>Cornops aquaticum</i>	77
4.3. Resultados	79



BIBLIOTECA
Física y Química

4.3.1 Estructura y dinámica poblacional de las especies de ortópteros constantes	79
4.3.1.1. <i>Cornops aquaticum</i>	79
4.3.1.2. <i>Paulinia acuminata</i>	83
4.3.1.3. <i>Tucayaca gracilis</i>	86
4.3.1.4. <i>Phlugis</i> sp.	90
4.3.1.5. <i>Scudderia</i> sp.	93
4.3.1.6. <i>Conocephalus</i> sp.	98
4.3.2. Ortópteros accesorios	102
4.3.2.1. <i>Coryacris angustipennis</i>	102
4.3.2.2. <i>Marellia remipes</i>	103
4.3.2.3. <i>Metaleptea adspersa</i>	105
4.3.2.4. <i>Aleuas lineatus</i>	106
4.3.3. Ortópteros accidentales	108
4.3.4. Muestreos terrestres	110
4.3.5. Crías de <i>Cornops aquaticum</i> a diferentes condiciones ambientales	112
4.4. Discusión	116
4.4.1. Dinámica poblacional y estructura de edades de los ortópteros.	116
4.4.1.1. <i>Cornops aquaticum</i>	116
4.4.1.2. <i>Paulinia acuminata</i>	118
4.4.1.3. <i>Tucayaca gracilis</i>	119
4.4.1.4. <i>Phlugis</i> sp.	119
4.4.1.5. <i>Scudderia</i> sp. y <i>Conocephalus</i> sp.	120
4.4.1.6. Ortópteros accesorios y accidentales	121
4.4.2. Variables ambientales y su relación con la comunidad de ortópteros acuáticos	122
4.4.3. Cría de <i>Cornops aquaticum</i> a diferentes condiciones	125
5. <u>Capítulo III: Comportamiento alimentario de las especies de Orthoptera asociados a los camalotales</u>	
5.1. Introducción	127
5.2. Materiales y Métodos	133
5.2.1. Metodología de análisis de la dieta de los ortópteros	133
5.2.2. Metodología experimental de aceptación y consumo de <i>Cornops aquaticum</i>	135
5.2.2.1. Pruebas de Aceptación	135
5.2.2.2. Prueba de Consumo	136

5.3. Resultados	138
5.3.1. Análisis de la dieta de los ortópteros dominantes asociados a camalotales	138
5.3.1.1. <i>Cornops aquaticum</i>	139
5.3.1.2. <i>Paulinia acuminata</i>	141
5.3.1.3. <i>Marellia remipes</i>	142
5.3.1.4. <i>Tucayaca gracilis</i>	144
5.3.1.5. <i>Coryacris angustipennis</i>	145
5.3.1.6. <i>Conocephalus sp.</i>	147
5.3.1.7. <i>Scuderia sp.</i>	149
5.3.2. Superposición de nicho	152
5.3.3. Aceptación de macrófitas por <i>Cornops aquaticum</i>	155
5.3.4. Consumo de <i>Cornops aquaticum</i>	160
5.4. Discusión	162
5.4.1. Composición de la dieta de los ortópteros dominantes.	162
5.4.2. Consumo de <i>Eichhornia crassipes</i> y aceptación de distintas plantas.	166
6. <u>Conclusiones finales</u>	169
7. <u>Bibliografía</u>	175
8. <u>Índice de Tablas</u>	205
9. <u>Índice de Figuras</u>	207

Agradecimientos....

Sinceramente pensé que escribir los agradecimientos sería algo sencillo y rápido, pero ahora que estoy finalizando la tesis, tengo tantos sentimientos distintos que no es fácil explicarlo en forma ordenada.

Primero quiero agradecer muy especialmente a mis directoras... a Mercedes Marchese por todo el cariño, por haber confiado en mí desde que empecé a trabajar con ella en la pasantía de Ecología General hasta el día de hoy, por brindarme su conocimiento y gran generosidad, pero sobre todo porque es una persona maravillosa que siempre me incentivó a seguir creciendo y aprendiendo. A María Laura de Wysiecki, por su constante dedicación a pesar de los kilómetros que nos separan, por brindarme su conocimiento tan desinteresadamente y alojamiento cada vez que fue necesario, compartiendo interesantes charlas profesionales y personales. Muchas gracias de todo corazón!!

A mis padres, Gladys y José, por su amor incondicional. Por enseñarme que todo se puede lograr si realmente es lo que deseamos. No tengo palabras para expresarles mi amor....gracias por estar siempre y apoyarme en todas mis decisiones!.

A mis hermanas, Marcela y Virginia, por su amor y su constante apoyo...pero sobre todas las cosas, por haberme hecho tía de los sobrinos más hermosos de mundo!

A José Luis, por su amor inesperado pero tan maravilloso. Por "aguantarme" en los últimos momentos de la tesis, y por devolverme gran parte de la felicidad que había perdido.

A mis amigas del alma, Josefina y Lucía. Gracias por tantos momentos lindos que vivimos juntas y por escucharme cada vez que necesitaba de ustedes!!

A todas mis amigas por estar SIEMPRE conmigo!!. Gracias Flaca, Vale, Caro, Marti, Ara, Nati, Vero, Laura, Marian, Colo, Lu...gracias por hacerme la vida más fácil y divertida!!!

A Paola y Adrián, dos amigos que la vida me puso en el camino y siempre voy a estar agradecida de eso...gracias por tanto apoyo!

A Joachim Adis, que fue por él que empecé esta tesis. Gracias por tantos mails, tanta dedicación, entusiasmo y tantos conocimientos. Seguramente seguirás trabajando desde una estrella....

A mis compañeras y amigas del INALI, Luciana, Flor Z. y Flor R., por las charlas, los mates, los trabajos y acompañarme en el día a día.

A todo el personal del INALI... a Gabriel por esperarme con unos exquisitos mates cada mañana, a Lucrecia por su generosidad y amistad, a Graciela por dejarme compartir su laboratorio y por las largas e interesantes charlas, y a Inés que confió en mí y me guió en la tesis de licenciatura!!

A todo el personal de campaña del INALI, especialmente a Ramón, Eduardo y Esteban por acompañarme a los muestreos y hacerme más llevaderos los fríos inviernos y los calurosos veranos santafesinos.

A CONICET, por darme la oportunidad de crecer en este mundo de la investigación....gracias por la beca doctoral y la reciente beca postdoc!!

A la Dra. María Marta Cigliano del Museo de La Plata por la identificación de los ortópteros terrestres.

A todas las personas que directa e indirectamente colaboraron y me ayudaron en la realización de esta tesis.

A todos...muchísimas gracias!

Soledad.-

RESUMEN

El orden Orthoptera está formado por insectos hemimetábolos con más de 25.000 especies de distribución mundial, registrándose la mayor diversidad en las zonas tropicales. Poseen una gran diversidad de hábitats abarcando desde regiones áridas y semiáridas hasta regiones húmedas o ambientes acuáticos en los casos más extremos.

La mayoría de los estudios poblacionales de este orden de insectos están referidos a las especies que pueden ocasionar grandes daños en la vegetación terrestre y pérdidas en los cultivos; o bien, a ciertas especies de ortópteros de hábitos acuáticos asociados a macrófitas que, por su alta tasa de productividad, pueden llegar a ser invasivas. En nuestro país, solamente se han estudiado los ortópteros a nivel de comunidad en sistemas terrestres, no existiendo información sobre las asociaciones o ensambles de los distintos ortópteros asociados a plantas acuáticas.

El objetivo principal de esta tesis fue estudiar la comunidad de Orthoptera que se encuentra íntimamente relacionado con las plantas acuáticas en dos lagunas de diferente conexión del río Paraná Medio.

El área de estudio fueron dos ambientes leníticos, de diferente grado de conexión con el cauce activo del río: una laguna de conexión directa permanente, y una laguna de conexión indirecta, sin conexión permanente. Ambos ambientes se encuentran en la isla “El Timbó” formando parte de la llanura aluvial del río Paraná Medio, estando limitada al este y al oeste por el cauce principal del río Paraná y por el río Colastiné, respectivamente. Los muestreos fueron quincenales y se llevaron a cabo desde abril de 2006 hasta marzo de 2007.

En el **primer capítulo**, se plantearon los siguientes objetivos: identificar los ensambles de ortópteros asociados a las plantas acuáticas de dos ambientes leníticos, analizar la abundancia y riqueza de ortópteros asociados a las macrófitas durante un hidropériodo, determinar las relaciones entre la abundancia y la riqueza de ortópteros con las variables climáticas, el nivel hidrométrico del río y la cobertura vegetal de los ambientes estudiados, y determinar estacionalmente la densidad de ortópteros y la biomasa vegetal en la laguna de conexión directa con el río.

La riqueza acumulada fue de 17 especies de ortópteros, de los cuales 7 son considerados como especies constantes (*Cornops aquaticum*, *Paulinia acuminata*, *Tucayaca gracilis*, *Phlugis* sp., *Scudderia* sp., *Conocephalus* sp. y la familia Gryllidae);

4 especies resultaron ser accesorias (*Coryacris angustipennis*, *Marellia remipes*, *Metaleptea adspersa* y *Aleuas lineatus*), y 6 especies quedaron incluidas dentro de la categoría de accidentales (*Dichromorpha australis*, *Haroldgrantia lignosa*, *Dichroplus elongatus*, *Leptysmia argentina*, *Diponthus argentinus* y *Chromacris speciosa*).

La abundancia total registrada fue de 5236 individuos en las dos lagunas, siendo la laguna de conexión directa al río la que presentó los mayores valores de abundancia. En relación a la densidad de Orthoptera, los valores más altos fueron en verano, luego en primavera, otoño y por último en invierno. No se registraron diferencias significativas entre el peso seco de las macrófitas y la densidad de los ortópteros a lo largo del año.

Teniendo en cuenta todas las variables utilizadas en los análisis, el nivel hidrométrico fue la variable más relacionada con la riqueza y la abundancia de Orthoptera, asumiendo que durante la fase de aguas altas del río, se registraron los mayores valores de los parámetros antes mencionados.

En el **segundo capítulo** se plantearon los siguientes objetivos: estudiar comparativamente la estructura de edades de cada una de las poblaciones de Orthoptera de las dos lagunas, y analizar la dinámica poblacional de las distintas especies respecto a las variables climáticas de la zona de estudio. Los resultados obtenidos de la estructura de edades y la dinámica poblacional de los ortópteros dominantes, demostraron que los acridios *P. acuminata*, *T. gracilis* y el tetigónido *Phlugis* sp. presentan reproducción continua a lo largo del año, con presencia de ninfas y de adultos todo el año, dominancia de ovarios tipo III (totalmente maduros) en casi todos los muestreos. En las poblaciones estudiadas de *C. aquaticum*, se obtuvieron altas proporciones de ninfas pequeñas casi todo el año, a excepción de los meses más fríos, indicando, que esta especie de acridio tiene más de una generación al año.

En las seis especies de ortópteros dominantes, se encontró una correlación significativa entre las categorías de edades de los individuos (hembras adultas, machos adultos, ninfas mayores y ninfas menores) con el nivel hidrométrico, siendo una relación positiva en todos los casos. *C. aquaticum*, *T. gracilis* y *Phlugis* sp., fueron los ortópteros que presentaron una correlación significativa entre todas las variables poblacionales y el nivel de agua del río Paraná Medio.

Cuando el nivel hidrométrico del río Paraná alcanzó su altura máxima (Marzo 2007), inundó las áreas cercanas a las lagunas produciendo una mezcla de los ortópteros

acuáticos y los terrestres. Esto ocasionó que durante esta época se capturasen mayor cantidad de ortópteros accidentales.

En el **tercer capítulo** se formularon los siguientes objetivos: determinar la composición botánica de la dieta de los ortópteros asociados a los camalotales, determinar la diferente proporción de plantas consumidas y la amplitud de dieta en los ortópteros dominantes, evaluar el consumo en los adultos de *Cornops aquaticum*, y analizar la aceptación alimentaria de diferentes macrófitas y cultivos por *C. aquaticum*.

Los resultados obtenidos del análisis microhistológico de las heces demostraron que los ortópteros colectados sobre las macrófitas, utilizan a las plantas acuáticas como principal recurso alimenticio. Las tres especies de acridios con mayores adaptaciones al ambiente acuático, *C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*, consumieron exclusivamente macrófitas acuáticas. Contrariamente, las especies que consumieron mayores porcentajes de plantas terrestres fueron *Conocephalus* sp. (38,30%) y el acridio *C. angustipennis* (27,84%).

Se registró un alto solapamiento en la composición de sus dietas y por consiguiente una superposición de nicho entre el acridio *C. aquaticum* y *C. angustipennis* presentando el mayor índice de Pianka (0,84229). Asimismo, también quedó demostrada la superposición de nicho entre los tetigónidos *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp. (0,84161). Las especies menos emparentadas en relación a la dieta fueron el acridio *P. acuminata* y el leptismino *T. gracilis* (0,01561).

Los datos obtenidos de las experiencias de aceptación de distintas macrófitas y cultivos por parte de *C. aquaticum*, revelaron que las ninfas menores (estadios I, II y III) de este acridio no aceptaron ninguna de las plantas ofrecidas, a excepción de su planta huésped *E. crassipes* (camalote), demostrando la importancia de esta macrófita en el desarrollo y supervivencia de esta especie durante las primeras etapas de desarrollo.

Se obtuvieron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) en la supervivencia de *C. aquaticum* entre las diferentes categorías y las plantas ofrecidas durante las pruebas de aceptación. La macrófita más aceptada fue su planta huésped *E. crassipes*. Luego, *Thalia multiflora*, *Ludwigia peploides* y *Commelina* sp., fueron las especies vegetales mas aceptadas, sobre todo por los adultos de esta especie de acridio.

De las pruebas de consumo realizadas en laboratorio, se obtuvo que las hembras de *C. aquaticum* tuvieron un mayor consumo diario de *E. crassipes* (0,127 g de alimento/día $\pm$ 0,051) que los machos (0,060 g de alimento/día $\pm$ 0,025). Asimismo, los

valores promedios de la tasa de consumo relativo (TCoR), tasa de crecimiento relativo (TCrR) y eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) obtenidos en las hembras de *C. aquaticum* siempre fueron mayores que los registrados para los machos de esta especie.

Los resultados obtenidos en la presente tesis, constituyen un importante aporte en el conocimiento y comprensión de la estructura, la dinámica poblacional, los hábitos alimentarios y el consumo de macrófitas de los ensambles de Orthoptera, en distintos tipos de lagunas de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Asimismo, se relacionan algunos de estos aspectos con las variables climáticas de la zona de estudio.

ABSTRACT

The Order Orthoptera is formed by hemimetabous insects with more than 25 000 species of world wide distribution and the greatest diversity is recorded in Tropical Region. The species occupy a great diversity of habitats including arid or semiarid regions to humid or aquatic environments in the most extreme cases.

The majority of the population studies of this order of insects is referred the species that causes great damages in the terrestrial vegetation and losses in the cultures or species associated to aquatic plants that, by their high productivity rate can get to be invasive. In Argentina, the orthopterans have only studied at community level in terrestrial systems, not existing information on the orthopterans assemblages from aquatic plants. The main objective of this thesis was to study the community of Orthoptera associated to the aquatic plants in two floodplain lakes of different connection to the Middle Paraná River. The study area was two lentic environments of different connection degree with the active channel of the river: a lake of permanent direct connection, and a lake of indirect connection. Both environments are in the island “El Timbó” of the Middle Paraná River floodplain, being limited at the east and the west by the main channel of the Paraná River and by the Colastiné River, respectively.

The samplings were biweekly and they were carried out from April of 2006 to March of 2007.

In the **first chapter**, the following objectives were considered: to identify the orthopterans assemblages associated to the aquatic plants of two floodplain lakes, to analyze the abundance and orthopterans richness associated to the macrophytes during one hydroperiod, to determine the relations between the abundance and the orthopterans richness with the climatic variables, the hydrometric level of the river and the vegetal cover of studied environments, and to seasonally determine the density of orthopterans in the lake of direct connection with the river. The accumulated richness was of 17 species of orthopterans, of which 7 are considered like constant species (*Cornops aquaticum*, *acuminata Paulinia*, *Tucayaca gracilis*, *Phlugis* sp., *Scudderia* sp., *Conocephalus* sp. and the Gryllidae family); 4 species accessory (*Coryacris angustipennis*, *Marellia remipes*, *Metaleptea adspersa* and *Aleuas lineatus*), and 6 species were including within the category of accidental (*Dichromorpha australis*, *Haroldgrantia lignosa*, *Dichroplus elongatus*, *Leptysma argentina*, *Diponthus argentinus* and *Chromacris speciosa*).

The total abundance was of 5.236 individuals in both lakes with the highest values of abundance obtained in the lake of direct connection to the river. In relation to the density of Orthoptera, the highest values were in summer, then in spring, autumn and finally in winter. Significant differences between the dry weight of the macrophytes and the density of the orthopterans throughout the year were not registered. The hydrometric level was the variable more related to the richness and abundance of Orthoptera, and during the phase of high waters was registered the highest values of the parameters.

In the **second chapter** the following objectives were considered: to study comparatively the ages structure of the populations of Orthoptera of the both lakes, and to analyze the age structure and the different species dynamics with the climatic variables.

The acridids *P. acuminata*, *T. gracilis* and the tettigoniid *Phlugis* sp. present continuous reproduction throughout the year according the results of the age structure and the dynamics population obtained. Nymphs, adults and dominance of ovaries type III (totally mature) in almost all the samplings were registered. High proportions of small nymphs of *C. aquaticum* were obtained almost all the year, with the exception of the coldest months. Thus, this species of acridid has more than a generation to the year. In the six species of dominant orthopterans, a significant positive correlation between the age categories of the individuals (adult females, male adults, smaller and major nymphs) with the hydrometric level was obtained. *C. aquaticum*, *T. gracilis* and *Phlugis* sp., presented a significant correlation between all the variable populations and the water level of the Middle Paraná River. When the Paraná River reached the highest hydrometric level (March 2007), the shoreline of the lakes flooded and a mixture of the aquatic and terrestrial orthopterans occurred. Therefore, more accidental orthopterans were collected during this period.

In the **third chapter** the following objectives were formulated: to determine the botanical composition of the diet of the orthopterans associated to the “camalotales”, to determine the preference and amplitude of diet in the dominant orthopterans, to evaluate the consumption in the adults of *Cornops aquaticum*, and to analyze the acceptance of different macrophytes and cultures by *C. aquaticum*.

The obtained results of the microhistological analysis of feces demonstrated that the orthopterans collected on the macrophytes, use to the aquatic plants like main

nutritional resource. The three species of acridids with better adaptations to the aquatic environments, *C. aquaticum*, *P. acuminata* and *M. remipes*, consumed exclusively aquatic plants. On the contrary, the species that consumed more percentage of terrestrial plants were *Conocephalus* sp. (38.30%) and *C. angustipennis* (27.84%). A high overlapping in the composition of its diets was registered and therefore a niches overlap between *C. aquaticum* and *C. angustipennis* displaying the greater index of Pianka (0.84229). Also, it was demonstrated to the niche overlapped between the tettigoniids *Conocephalus* sp. and *Scudderia* sp. (0.84161). The species less related in the diet was observed between acridio *P. acuminata* with the leptismino *T. gracilis* (0.01561).

The collected data of the experiences of acceptance of different macrophytes and crops by *C. aquaticum*, showed that the smaller nymphs (stages I, II and III) did not accept any of the plants offered, with the exception of their plant guest *Eichhornia crassipes* (waterhyacinth), showing the importance of this macrophyte in the development and survival of this species during the first stages of life. Significant differences ($p < 0.0001$) in the survival of *C. aquaticum* between the different categories and the plants offered during the acceptance tests were obtained.

The macrophyte more accepted was its plant guest *E. crassipes*. Then, *Thalia multiflora*, *Ludwigia peploides* and *Commelina* sp., were the vegetal species accepted mainly by the adults. The females of *C. aquaticum* had a greater daily consumption of *E. crassipes* (0.127 food g/day $\pm$ 0.051) that the males (0.060 food g/day $\pm$ 0.025) according the results obtained from the tests of consumption realized in laboratory. Also, the average values of the relative consumption rate, the relative growth rate and the conversion of the food ingested efficiency were greater in the females than the males of *C. aquaticum*.

The results obtained in this thesis, constitute an important contribution in knowledge and understanding of the structure, population dynamics, feeding habits and consumption of macrophytes of the ensembles of Orthoptera in different types of floodplain lakes in the River Paraná Middle. Some of these aspects also related to climatic variables of the study area.

INTRODUCCIÓN GENERAL



1. INTRODUCCION GENERAL

El orden Orthoptera está formado por insectos hemimetábolos con más de 25.000 especies de distribución mundial, excepto en Antártica (OSF2). Su mayor diversidad se encuentra en las zonas tropicales. Al menos 10 familias de ortópteros se reconocen en el mundo entero, dependiendo del sistema de clasificación utilizado.

Dentro de este orden se reconocen 2 subórdenes: Caelifera y Ensifera. Entre las características principales que comparten se pueden citar: cabeza hipognata (cabeza vertical y aparato bucal dirigido centralmente); vértex generalmente proyectado hacia delante de los ojos para formar el fastigio. Los ojos compuestos son grandes, con normalmente 3 ocelos, que en ocasiones pueden estar ausentes, y aparato bucal masticador bastante primitivo. Las patas anteriores y medias son similares, adaptadas para caminar, mientras que las patas posteriores son de mayor tamaño y están adaptadas para saltar, con las coxas pequeñas bien separadas y los fémures engrosados. Si bien, la mayoría presenta alas bien desarrolladas, hay especies braquípteras y ápteras. Abdomen con 11 segmentos, primer esternón reducido y segmentos terminales modificados para formar los genitales (Barrientos-Lozano, 2004).

Como características propias del suborden Caelifera se pueden citar: antenas cortas y multisegmentadas, valvas genitales de las hembras robustas y cortas, tímpanos visibles sobre el primer segmento abdominal, órgano estridulatorio del macho en forma de cresta en el fémur posterior y generalmente, las hembras depositan los huevos en masa dentro del suelo. Contrariamente, las principales características de los Ensifera son: antenas largas y finas, más largas que el cuerpo; valvas genitales de las hembras bien desarrolladas y en forma de sable; el órgano estridulatorio de los machos ocupa el campo dorsal de los élitros; tímpano en las tibiae de las patas anteriores; ponen los huevecillos aislados dentro de los tallos de plantas o sobre su superficie, y ocasionalmente en el suelo (Barrientos-Lozano, 2004).

La mayoría de los ortópteros son terrestres habitando desde regiones áridas y semiáridas hasta regiones húmedas o ambientes acuáticos en los casos más extremos. Esta gran diversidad de hábitats en los que viven se debe a que es un grupo biológicamente exitoso que ha sufrido una radiación adaptativa y una considerable especiación, ocupando una gran variedad de nichos ecológicos. Por lo tanto, si bien los ortópteros no son considerados insectos acuáticos, algunas especies tienen una estrecha relación con los ambientes acuáticos (Bentos-Pereira y Lorier, 1991).

Para determinar la biodiversidad de agua dulce, un primer problema que se plantea, es precisar la definición real de cuándo una especie es acuática. Distintos autores (Bachmann, 1995; Mazzuconi *et al.*, 1995; Leveque *et al.*, 2005) sugieren que muchos animales dependen del agua dulce de diversas maneras; ya sea que vivan permanentemente en dicho ambiente, o que necesiten de este hábitat para poder completar su desarrollo. En ambos casos, a estos organismos se los consideran animales acuáticos. En relación al orden Orthoptera, la mayoría de los trabajos existentes mencionan que las especies de ortópteros que viven en zonas bajas e inundables, al igual que las especies que viven sobre las plantas acuáticas, son consideradas especies semiacuáticas. Por su parte, Ward (1992) plantea que los ortópteros no son acuáticos ni semiacuáticos, aunque existen varias especies que viven en asociación con el agua siendo *especies hidrófilas*, las cuales frecuentan los márgenes de los cuerpos de agua dulce o se encuentran en la vegetación litoral.

Actualmente, Amédégnato y Devriese (2008) proponen que los ortópteros que dependen de las macrófitas, ya sea para la postura de los huevos y/o porque su desarrollo ninfal esté ligado a ellas, deben ser considerados como insectos acuáticos primarios.

En coincidencia con los autores antes mencionados, en este trabajo de tesis se considerará a los ortópteros que están estrechamente ligados a las plantas acuáticas, como insectos acuáticos.

La mayoría de los ortópteros que conforman la comunidad de agua dulce pertenecen principalmente a Acridomorpha Acridoidea (Amédégnato y Devriese, 2008). Sin embargo, también algunos representantes de Tetrigoidea son dependientes del agua, por lo menos en algunas etapas de su ciclo vital. Entre los Ensifera, el género depredador *Phlugis* se especializa en alimentarse de las ninfas de los ortópteros acuáticos (Nunes, 1996; Amédégnato y Devriese, 2008).

Hutchinson (1993), plantea que existen 20 especies de ortópteros semiacuáticos en todo el mundo. Contrariamente, Amédégnato y Devriese (2008) citan que las especies dependientes del agua junto con las acuáticas alcanzan 188 especies en todo el mundo.

La región zoogeográfica con mayor número de ortópteros relacionada con el hábitat acuático, es la Región Oriental con 98 especies, luego le sigue la Región Neotropical con 54 especies. La gran diferencia entre estas regiones es que en la Región Oriental se citan 70 especies de la superfamilia Tetrigoidea que no se encuentran en la

Región Neotropical. En esta última, las especies se distribuyen en los siguientes grupos: Pauliniidae, Acrididae (Leptisminae: con las tribus Tetrataeniini y Leptysnini), y en Amazonia, los grupos Copiocerae (perteneciente a la tribu Copiocerini dentro de los Acrididae) (Amédégnato y Devriese, 2008).

Existe un grupo de ortópteros que según Amédégnato y Devriese (2008) son los “oportunistas” que pertenecen a familias terrestres, es decir, sin ninguna adaptación al hábitat acuático. Como ejemplo de esto, se pueden citar dos especies de la familia Romaleidae: *Coryacris angustipennis* en Sudamérica (COPR, 1982) y *Romalea microptera* que se distribuye en América del Norte (Squitier y Capinera, 2002a).

Los ortópteros que se han adaptado a vivir en ambientes húmedos, humedales, márgenes de cursos de agua y los individuos que habitan permanentemente en el medio acuático sobre plantas acuáticas flotantes o arraigadas, presentan una serie de adaptaciones fisiológicas, etológicas y morfológicas. Entre estas adaptaciones se pueden mencionar: el cuerpo baciliforme y la cara anterior de la tibia posterior convexa (disminuyen el rozamiento durante la natación), las tibias posteriores ensanchadas y achatadas con un denso cepillo de pelos cortos y rígidos en el borde interno, las espinas tibiales aplanadas y dispuestas lateralmente (aumentan el área efectiva del órgano para nadar), los espolones tibiales bien desarrollados (sostienen el tarso y evitan que el mismo se doble hacia atrás durante la natación), la presencia de pelos hidrófugos principalmente cerca de los espiráculos anteriores y el par de espiráculos mesotorácico protegido debajo del lóbulo lateral del pronoto (permiten la formación de burbujas de aire durante la inmersión) (Bentos-Pereira y Lorier, 1991). Estas tucuras presentan además una diversidad de modificaciones en el ovipositor porque utilizan a las macrófitas como sustrato para depositar los huevos (oviposición endofítica o epifítica). En general, tienden a alimentarse de un número restringido de plantas y a producir un número reducido de huevos comparadas con las especies terrestres (Braker, 1989). Además, presentan mecanismos fisiológicos que les permiten soportar ambientes saturados de humedad sin sufrir elevada mortalidad por hongos y bacterias y respirar el aire atmosférico contenido en las burbujas durante la inmersión (Bentos-Pereira y Lorier, 1991).

Teniendo en cuenta que no existe información de las comunidades de ortópteros asociados a plantas acuáticas, se plantea esta tesis doctoral estructurada en tres capítulos:

En el **Capítulo 1** se plantea un análisis de la comunidad de ortópteros asociados a las plantas acuáticas en dos sitios de distinta conexión con el río. Principalmente se analiza la riqueza de especies, la abundancia total y relativa de cada una de ellas, y la densidad de ortópteros y se las relaciona con diferentes variables del medio abiótico.

Los trabajos existentes en Argentina a nivel de comunidad de ortópteros solamente hacen referencia a estos insectos de hábitat terrestre. En la provincia de Buenos Aires, se realizaron estudios sobre la composición de especies de tucuras y sus variaciones temporales (Cigliano *et al.*, 2002; de Wysiecki *et al.*, 2004); y la relación de las tucuras con la comunidad vegetal (Torrusio *et al.*, 2002; Mariottini, 2009). Del mismo modo, en la provincia de La Pampa, Cigliano *et al.* (2000, 2002), de Wysiecki *et al.* (2000) y Sánchez y de Wysiecki (1993) realizaron diferentes investigaciones en acridios de dicha región.

En Santa Fe, se llevaron a cabo trabajos sobre la abundancia y diversidad de tucuras, principalmente en las poblaciones de ortópteros plagas de importancia agrícola y con un enfoque agronómico (Zequín *et al.*, 1999; Beltrame *et al.*, 2000).

En el **Capítulo 2**, se estudia la estructura poblacional de los ortópteros con hábitos acuáticos. En este apartado se considera el ciclo de vida de las especies dominantes de ortópteros que viven sobre las macrófitas, analizando la estructura de edades de cada población y su dinámica a lo largo del año de estudio. El objetivo es incrementar su actual conocimiento que es muy escaso, debido a que en general, la mayoría de los estudios poblacionales están referidos a insectos herbívoros terrestres que pueden ocasionar grandes daños en la vegetación y pérdidas en los cultivos (Belovsky, 1978; CORP, 1982; Sánchez y Onsager, 1988; Chapman, 1990; Capuchino, 1995; Hunter, 1995; Belovsky y Slade, 1995; de Wysiecki *et al.*, 1997; Sánchez *et al.*, 1997 a y b; Messi *et al.*, 2006; Mariottini, 2009), o a poblaciones de Orthoptera de hábitos acuáticos pero con un fin aplicado como agente de control biológico de distintas macrófitas (por ejemplo *Eichhornia crassipes* y *Salvinia auriculata*), malezas de amplia distribución mundial (Amorim, 1992; Franceschini *et al.*, 2007; Lhano, 1999, 2002; Nunes, 1989; Nunes y Adis, 1992; Nunes y Adis, 1996; Nunes *et al.*, 1992; Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992).

Debido a que en condiciones naturales resulta más difícil acotar y controlar las variables climáticas, la mayoría de los estudios de poblaciones de insectos herbívoros anteriormente citados, se han llevado a cabo en condiciones de laboratorio. En estas

condiciones, las especies expresan su máxima potencialidad, ya que tienen condiciones óptimas de temperatura y humedad, y a que no están bajo la acción de los predadores y los parásitos. Estos estudios tienen la finalidad de extrapolar los resultados que se obtienen en laboratorio al comportamiento de las poblaciones en su ambiente natural donde las condiciones son diferentes ya que están influenciados por las variables climáticas y bióticas. Al respecto, Sánchez y Onsager (1988) y Sánchez *et al.* (1997 b), mencionan que en *Melanoplus sanguinipes*, los parámetros poblacionales obtenidos en laboratorio y en campo son diferentes, debido a que las condiciones naturales resultan menos óptimas que las de laboratorio.

Las variables climáticas tienen influencia sobre numerosos aspectos del ciclo de vida de los insectos, tales como el tiempo de desarrollo, la fecundidad, la supervivencia, la alimentación, la duración y número de los diferentes estadios ninfales, generando particularidades en la estructura poblacional (Gardner y Thompson, 2001; Brener *et al.*, 2004).

En este capítulo además de presentar los resultados obtenidos del estudio poblacional de todos los individuos del orden Orthoptera en campo, se presentan los datos registrados en las crías obtenidas en laboratorio a diferentes condiciones de temperatura y fotoperíodo de *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae), especie estrechamente asociado al camalote (*Eichhornia crassipes*), que es la macrófita de mayor productividad en la llanura aluvial del río Paraná Medio.

En el **Capítulo 3** se desarrolla el tema de alimentación de los ortópteros en relación a las macrófitas acuáticas. Mediante el análisis microhistológico de las heces, se analiza la composición de la dieta de las especies de ortópteros dominantes y si existe una superposición de nicho entre ellas. Se contemplan las diferentes macrófitas y plantas terrestres consumidas en distintas estaciones del año.

Dentro de los Orthoptera, las especies de Acrididae son estudiadas por el daño que ocasionan a los cultivos y a las pasturas naturales (Ronderos *et al.*, 1981; de Wysiecki, 1986; de Wysiecki y Sánchez, 1992; Cigliano y Lange, 1998; Salto *et al.*, 2003; Torrusio *et al.*, 2005). Según Ronderos *et al.* (1981), los acridios de pastizales tienen especial interés para el manejo de estos ambientes debido a que basan su dieta en las especies de gramíneas que son palatables para el ganado, por lo que estos insectos constituyen un serio problema de competencia para estos herbívoros. Asimismo, Liebermann (1961) menciona que las tucuras son consideradas plagas potenciales de

cultivos agrícolas, forrajeras y de pasturas naturales, pudiendo incidir por lo tanto en la producción ganadera, situación que fue registrada en la zona tambera de Santa Fe.

Asimismo, los acridios y otros Orthoptera de hábito acuático también han sido estudiados por la posibilidad de utilizarlos como agentes de control biológico de malezas acuáticas (Hill y Cilliers, 1999; Olckers y Hill, 1999; Julien, 2001), en especial *Eichhornia crassipes*, la cual según Cronk y Fennessy (2001) constituye la maleza más importante a nivel mundial.

El estudio del hábito alimentario constituye uno de los métodos más precisos para determinar las plantas que consumen los ortópteros. Se puede llevar a cabo mediante el análisis de las heces (Turk, 1984; de Wysiecki, 1986; de Wysiecki y Sánchez, 1992) y del contenido del tracto digestivo (Ferreira y Vascocellos Neto, 2001), analizando los caracteres histofoliare para determinar taxonómicamente las especies de plantas que fueron consumidas y realizar cuantificaciones de las mismas (Arriaga, 1981 a y b; Arriaga, 1986). Según Uvarov (1977), la ventaja principal de este método es que permite coleccionar numerosas muestras tomadas en diferentes hábitats y fechas, y que las mismas pueden ser fácilmente preservadas.

Dentro de este capítulo, se estudia la tasa de consumo y aceptación de distintas especies vegetales del acridio *Cornops aquaticum*, por ser la especie fitófaga más estrechamente asociada a los camalotales. Desde hace varios años hay numerosos estudios que sugieren la importancia que tendría este acridio como agente de control biológico de *E. crassipes* (Bennett, 1968, 1971; Sailer, 1972; Bennett, 1974; Perkins, 1974; Andres y Bennett, 1975; Silveira Guido y Perkins, 1975; Poi de Neiff *et al.*, 1977; Waterhouse y Norris, 1987; Cordo, 1999; Hill y Cilliers, 1999; Julien, 2001; Ferreira y Vasconcellos Neto, 2001; Julien *et al.*, 2001; Oberholzer y Hill, 2001; Center *et al.*, 2002).

Por todo lo expuesto, se plantea este trabajo de tesis doctoral a fin de profundizar y ampliar el conocimiento del orden Orthoptera asociado a “camalotales” en diferentes ambientes leníticos del río Paraná Medio.

ÁREA DE ESTUDIO



2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Características del río Paraná Medio.

El río Paraná cubre una gran área de la Región Neotropical, conectando distintas regiones de Sudamérica. La mayor parte de este río presenta un clima subtropical, con un rango desde desértico en el oeste hasta húmedo en el este. El Paraná es el segundo río de América del Sur por su cuenca de drenaje ($1.51 \times 10^6 \text{ km}^2$ y $2.6 \times 10^6 \text{ km}^2$ si se incluye la subcuenca del río Paraguay), el segundo más largo (2.570 km desde la confluencia con el Paranaíba y el río Grande en Brasil hasta su desembocadura en el Río de la Plata), y el tercero en términos de aporte de caudal medio al océano ($21.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) (Iriondo *et al.* 2007). Si se agrega el recorrido de su afluente principal, el Paranaíba, alcanza una longitud de 3740 km (Paoli *et al.*, 2000).

La llanura aluvial del río Paraná Medio tiene 600 km de longitud (Paoli *et al.*, 2000), proporcionando un mosaico heterogéneo de ambientes acuáticos, tanto leníticos (o de aguas tranquilas) como lóticos (o de aguas rápidas). Las lagunas que se encuentran en la llanura aluvial del río Paraná Medio son definidas por Drago *et al.* (2003) y Paira y Drago (2006) como ambientes permanentes o temporales que pueden presentar sus superficies libres o cubiertas (total o parcialmente) por vegetación acuática. Aproximadamente el 25% de estas lagunas están cubiertas sólo por un 5% de macrófitas libres o arraigadas. Sin embargo, en lagunas con áreas menores a 2 km^2 la cobertura vegetal puede variar de 0 a 100% (Paira, 2003; Paira y Drago, 2006).

Las fluctuaciones en el nivel hidrométrico de grandes ríos con llanura aluvial como el Paraná, constituye el macrofactor más importante para explicar la riqueza, distribución y abundancia de los organismos (Junk, 1970; Bonetto, 1975; Junk y Howard-Williams, 1984). Asimismo, Drago (1980, 1981) menciona que el régimen hidrológico tiene 4 etapas según sus fases: 1) fase de anegamiento, desborde del río, 2) fase de inundación, 3) fase decreciente y 4) fase de aislamiento.

El funcionamiento y la estructura de los ríos con planicie de inundación, están condicionados por las inundaciones periódicas o *pulsos de inundación* (Junk *et al.*, 1989). Neiff (1990, 1996, 1999) menciona que la estabilidad de los macrosistemas fluviales se debe a los "*pulsos de energía y materia*" o "*pulso hidrosedimentológico*", donde las crecientes y las bajantes conforman dos fases complementarias del pulso: *aguas altas o potamofase* y *aguas bajas o limnofase*. La frecuencia, la intensidad y la

duración de ambas fases dependen de la posición topográfica de las islas del río, por lo que, en cada punto de la planicie inundable, los efectos de una misma creciente son potencialmente distintos (Neiff, 1996). La dinámica de pulsos está caracterizada por atributos hidrológicos, definidos en la función *f* FITRAS, acrónimo de: Frecuencia, Intensidad, Tensión, Regularidad, Amplitud, Estacionalidad (Neiff, 1990 a y b, 1999; Neiff *et al.*, 1994). Estas fases de inundación y sequía constituyen situaciones de estrés para algunas poblaciones de insectos y plantas, en tanto que favorecen a otras (Neiff, 1979; Erwin y Adis, 1982; Adis, 1984; Neiff, 1990 a y b; Junk y Piedade, 1993, 1997; Adis, 1997; Neiff, 1999; Piedade y Junk, 2000; Adis, 2001; Casco, 2003; Parolin *et al.*, 2004).

El grado de cobertura vegetal en una laguna varía según el grado de conexión de la misma con el cauce principal (conexión directa o conexión indirecta a través de canales) y conexión lateral por desborde de la ribera del río y el tiempo de residencia del agua. En las lagunas más aisladas, con mayor tiempo de residencia (aproximadamente 360 días), se registra la mayor cobertura vegetal, con valores de hasta el 100% (Thomaz *et al.*, 1997).

Las macrófitas más comúnmente encontradas en las lagunas del río Paraná Medio son: *Salvinia herzogii*, *Azolla caroliniana*, *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes*, *Paspalum repens*, *Polygonum* sp., *Ludwigia peploides* y *Panicum alephantipes*. No obstante, la especie vegetal dominante es *E. crassipes* en la mayoría de los ambientes, con un valor medio máximo durante los meses de verano de materia orgánica seca de 119 a 624 toneladas por 100 ha de cuerpo de agua, en islas de la llanura aluvial del río Paraná Medio, en la sección Santa Fe-Paraná (Bayo *et al.*, 1981). En esta especie, las hojas representan un 60-70% de la biomasa y la tasa de renovación es muy alta, reemplazándose un 60-70% de las hojas cada mes. La tasa de acumulación de biomasa puede llegar a 60 g. peso seco.m⁻² por día y la biomasa media mensual oscila entre 8,6 y 25 t/ha de peso seco (Cronk y Siobhan Fennessy, 2001). A lo largo del año, presenta una estacionalidad muy marcada en su crecimiento en el río Paraná, con un aumento de biomasa desde Setiembre a Marzo y una disminución de aproximadamente un 50% de su máximo anual, durante la estación invernal (Junio-Agosto) (Neiff y Poi de Neiff, 1984; Carignan y Neiff, 1992, 1994; Poi de Neiff y Casco, 2003). El crecimiento cesa con temperaturas cercanas a los 10°C y esta intolerancia a bajas temperaturas limita su distribución (Cronk y Siobhan Fennessy, 2001).

A fin de poder observar posibles cambios en la dinámica poblacional de los ortópteros asociados a macrófitas acuáticas, se eligieron diferentes ambientes leníticos, teniendo en cuenta su grado de conexión con el cauce activo del río. Para los muestreos de campo efectuados en esta estudio, se eligió una laguna de conexión directa permanente (de aquí en más LCDi o sitio 1) y una laguna de conexión indirecta, sin conexión permanente (LCInd o sitio 2) (Fig. 2.1).

Estas lagunas fueron seleccionadas en muestreos exploratorios preliminares (febrero 2006). Los definitivos se realizaron durante el período abril 2006 – marzo 2007. Las dos lagunas seleccionadas están ubicadas en la isla “El Timbó” (31° 39’ 34’’ S, 60° 45’ 33’’ O y 31° 37’ 18’’ S, 60° 32’ 37’’ N) que forma parte de la llanura aluvial del río Paraná, estando limitada al este y al oeste por el cauce principal del río Paraná y por el río Colastiné, respectivamente.

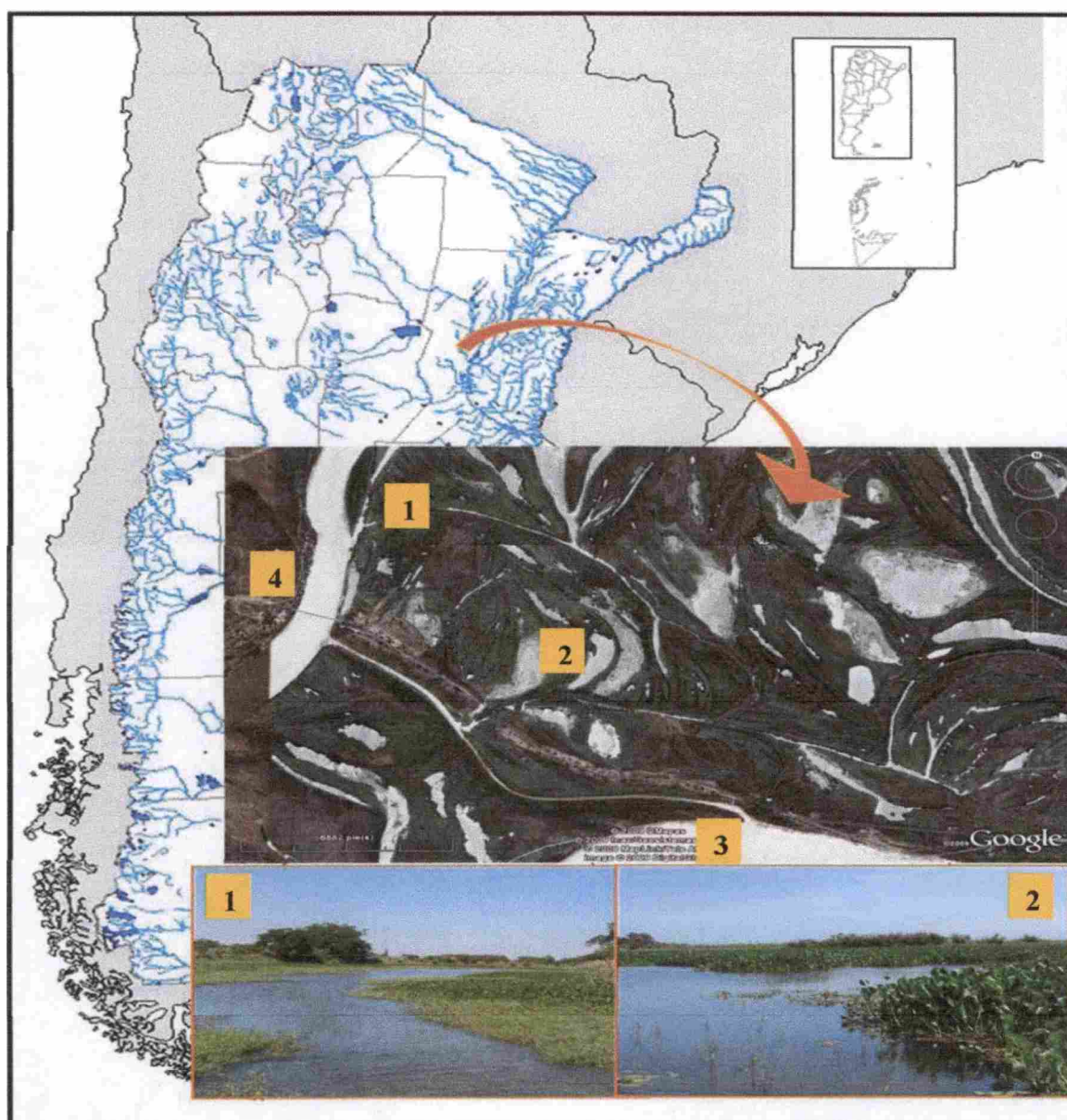


Fig. 2.1: Fotografía satelital del área de estudio. 1: Laguna conectada permanentemente con el río (L.C.Di), 2: Laguna sin conexión permanente con el río (L.C.Ind), 3: Río Paraná, y 4: Río Colastiné.

2.2. Características ambientales de los ambientes estudiados.

Durante el período en que se realizaron las colectas de los ortópteros, el nivel hidrométrico del río Paraná Medio presentó un rango de variación de 3,92 metros. El valor mas bajo (1,54 metros) se registró el 15 de septiembre de 2006, mientras que el valor máximo (5,46 metros) correspondió al 28 de marzo del 2007 (Tabla 2.1, Fig.2.2).

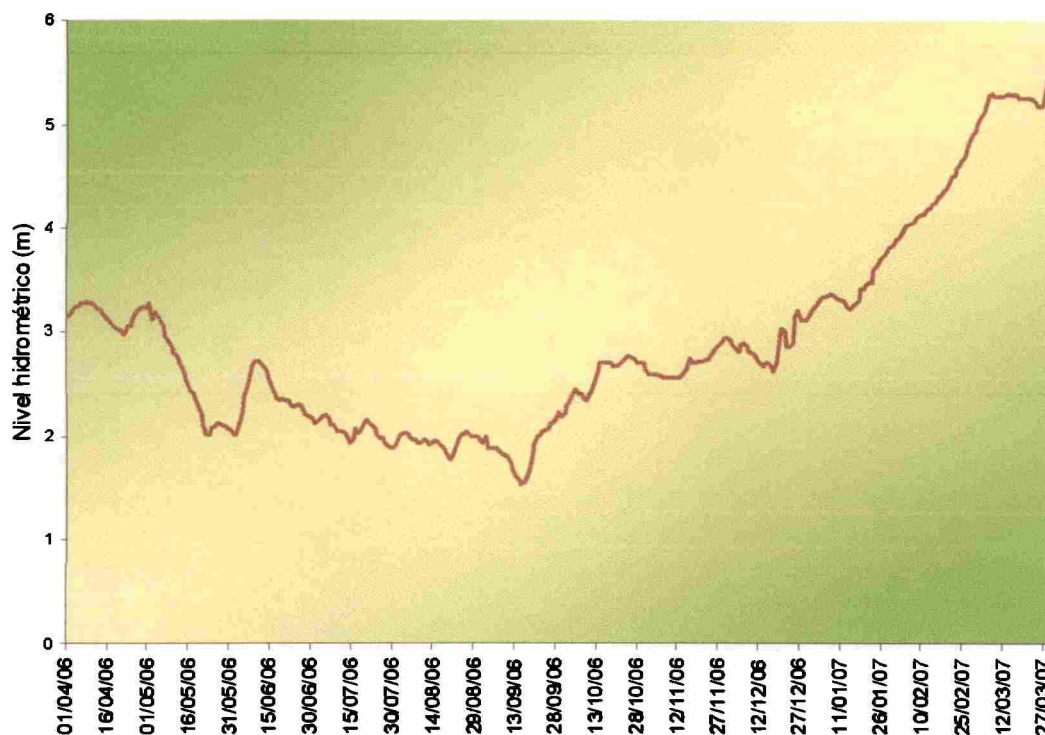


Fig. 2.2: Limnograma del río Paraná Medio durante el período que se realizaron las colectas (según puerto de la ciudad de Santa Fe).

La morfometría de las lagunas estudiadas, fue cambiando en el transcurso de los muestreos en base a la variación del nivel hidrométrico.

En la laguna de conexión directa y durante los momentos donde el nivel hidrométrico fue el máximo, se pudo contemplar que las plantas acuáticas se encontraban entre la vegetación terrestre (Fig. 2.3 B). Asimismo, y a causa del nivel del agua, se observó cómo las distintas macrófitas obstruyeron la boca de entrada de la laguna (Fig. 2.3 C).

En la laguna sin conexión directa al río se presentó una mayor alteración en la estructura vegetal debido al pulso hidrosedimentológico del río Paraná durante el año de muestreo. Durante el período de aguas bajas, los muestreos debieron realizarse caminando entre las macrófitas presentes en el área de estudio, por ser imposible ingresar con la embarcación a la laguna (Fig. 2.4).

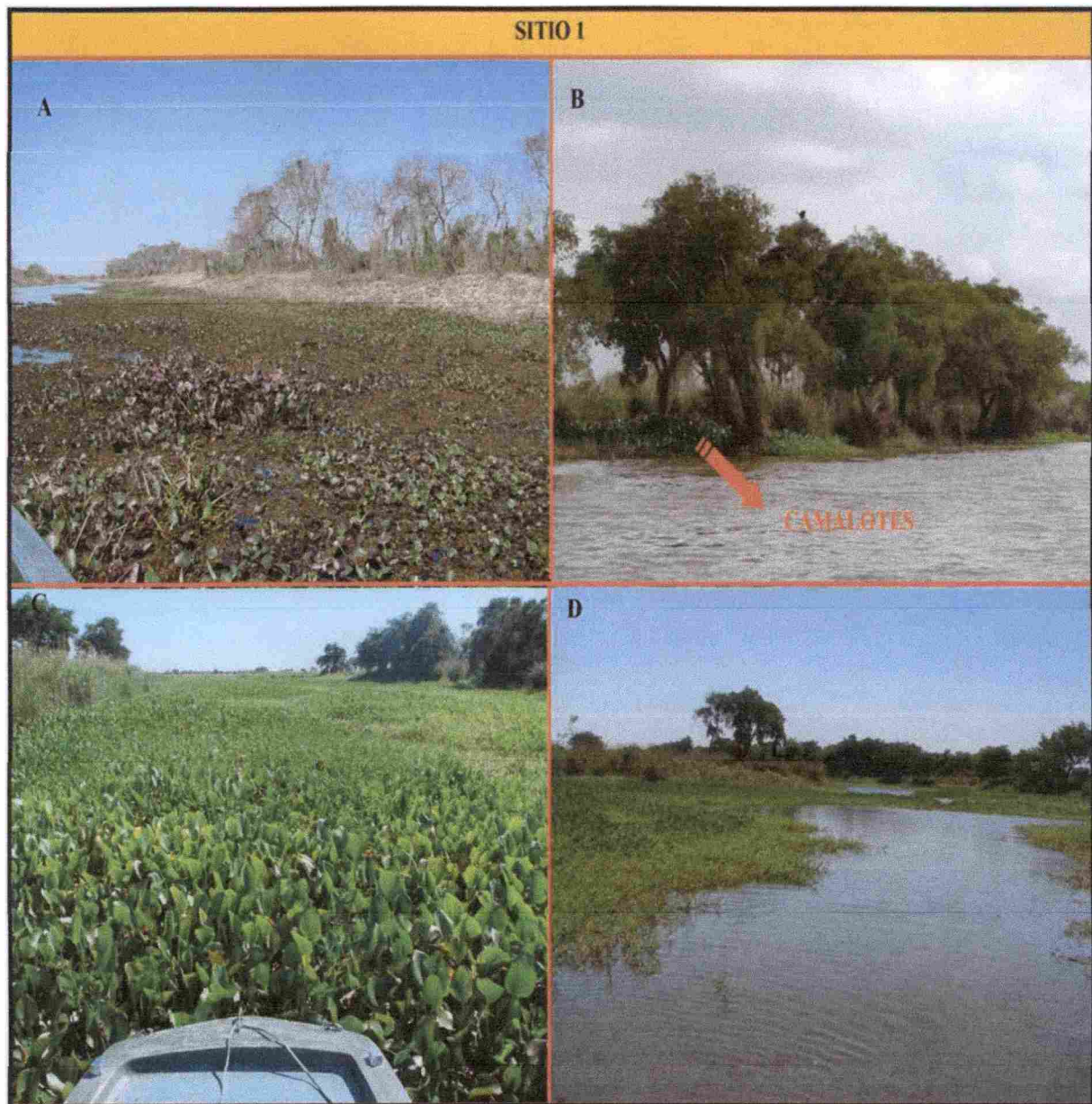


Fig. 2.3: Fotografías de la laguna conectada permanentemente con el río (L.C.Di). A y B: los dos momentos opuestos (mínimo y máximo) del nivel hidrométrico. C y D: boca de la laguna en dos períodos diferentes.

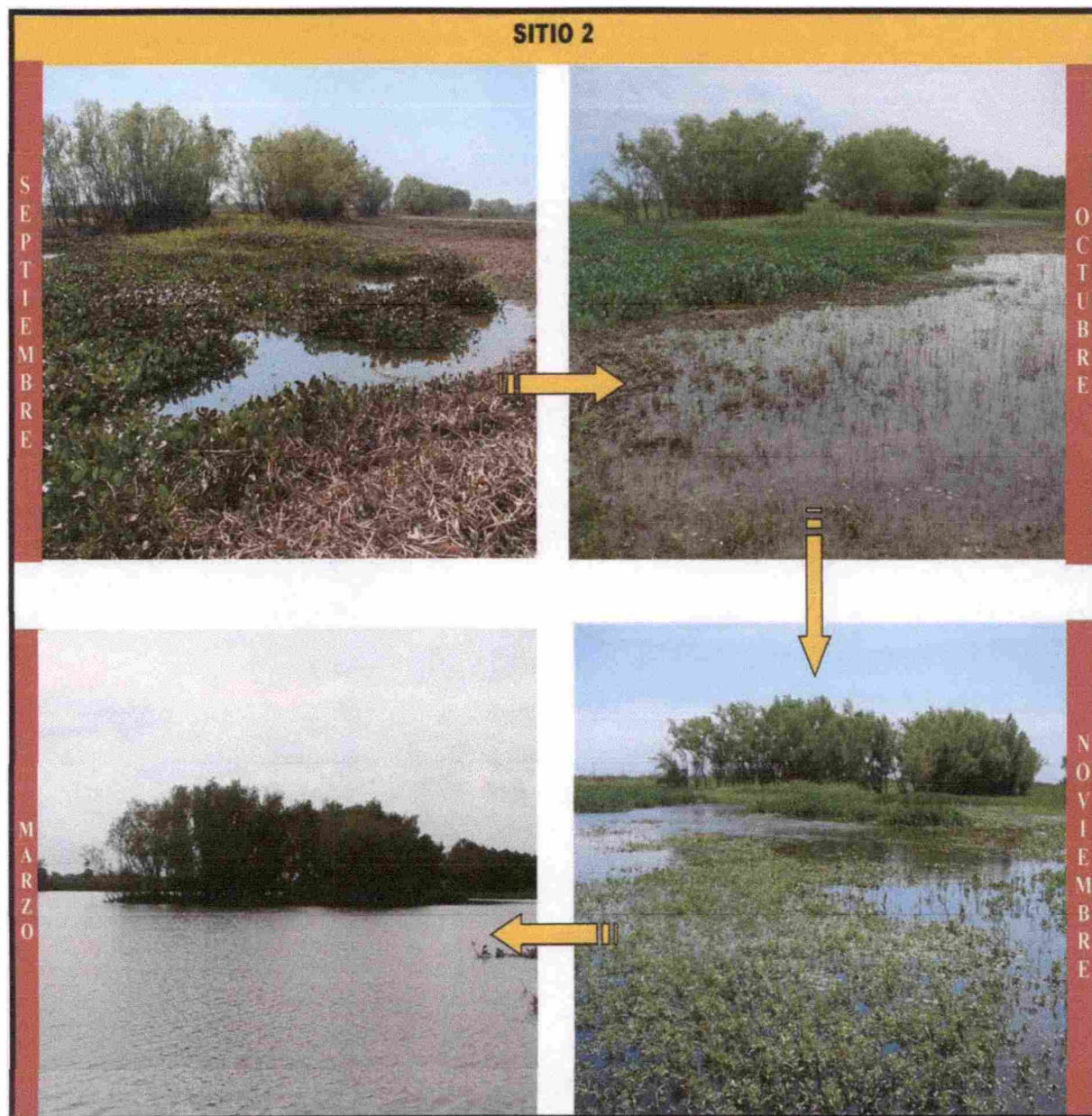


Fig. 2.4: Registro del mismo punto de muestreo perteneciente la laguna de conexión indirecta (L.C.Ind), en distintos momentos del nivel hidrométrico del río Paraná Medio. En setiembre se observó el nivel hidrométrico más bajo del río, mientras que en marzo se registró el máximo valor.

Tabla 2.1: Niveles hidrométricos del río Paraná Medio (en metros), según puerto Santa Fe.

Días	2006									2007		
	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR
1	3,15	3,27	2,02	2,13	2,00	1,94	2,21	2,60	2,93	3,25	3,91	4,97
2	3,17	3,11	2,01	2,14	2,02	2,00	2,29	2,60	2,88	3,28	3,96	5,03
3	3,21	3,19	2,10	2,17	2,03	1,89	2,34	2,60	2,85	3,31	4,01	5,09
4	3,24	3,17	2,21	2,18	2,03	1,89	2,42	2,60	2,82	3,34	4,03	5,13
5	3,24	3,11	2,38	2,20	2,00	1,89	2,45	2,58	2,88	3,34	4,05	5,18
6	3,28	3,05	2,47	2,17	1,96	1,88	2,41	2,58	2,89	3,35	4,07	5,30
7	3,27	2,96	2,60	2,11	1,96	1,86	2,40	2,56	2,86	3,37	4,10	5,31
8	3,29	2,91	2,67	2,11	1,94	1,83	2,37	2,56	2,81	3,35	4,12	5,28
9	3,27	2,86	2,72	2,05	1,94	1,83	2,34	2,56	2,80	3,34	4,14	5,28
10	3,27	2,80	2,72	2,04	1,97	1,80	2,40	2,56	2,79	3,33	4,15	5,28
11	3,26	2,78	2,70	2,04	1,97	1,75	2,46	2,56	2,74	3,31	4,19	5,28
12	3,23	2,71	2,68	2,03	1,92	1,68	2,54	2,57	2,71	3,30	4,21	5,29
13	3,22	2,67	2,63	2,00	1,94	1,61	2,63	2,58	2,68	3,25	4,23	5,31
14	3,18	2,59	2,56	1,93	1,95	1,58	2,70	2,62	2,70	3,23	4,26	5,29
15	3,14	2,53	2,48	1,96	1,95	1,54	2,70	2,64	2,71	3,25	4,31	5,29
16	3,13	2,46	2,40	2,07	1,93	1,56	2,70	2,75	2,67	3,28	4,32	5,29
17	3,08	2,43	2,36	2,03	1,90	1,61	2,70	2,70	2,62	3,30	4,36	5,27
18	3,06	2,37	2,34	2,05	1,86	1,66	2,70	2,70	2,72	3,42	4,40	5,27
19	3,04	2,30	2,36	2,10	1,82	1,81	2,68	2,72	2,97	3,42	4,42	5,27
20	3,02	2,21	2,34	2,16	1,78	1,92	2,67	2,72	3,04	3,45	4,50	5,27
21	3,00	2,10	2,34	2,14	1,82	1,99	2,69	2,73	3,00	3,48	4,52	5,26
22	2,98	2,02	2,32	2,10	1,88	2,02	2,71	2,74	2,87	3,48	4,58	5,25
23	3,05	2,02	2,28	2,07	1,96	2,04	2,74	2,74	2,86	3,60	4,64	5,23
24	3,06	2,07	2,30	2,02	2,01	2,06	2,77	2,78	2,90	3,63	4,66	5,18
25	3,12	2,09	2,30	1,98	2,02	2,08	2,77	2,83	3,15	3,70	4,69	5,19
26	3,18	2,12	2,29	1,98	2,04	2,12	2,75	2,85	3,22	3,72	4,80	5,20
27	3,21	2,13	2,22	1,94	2,01	2,14	2,74	2,88	3,12	3,75	4,85	5,37
28	3,23	2,10	2,20	1,90	2,00	2,19	2,70	2,91	3,12	3,81	4,91	5,46
29	3,24	2,09	2,18	1,88	2,00	2,23	2,70	2,95	3,12	3,83		5,43
30	3,23	2,08	2,17	1,88	2,00	2,19	2,70	2,95	3,16	3,85		5,25
31		2,06		1,91	1,97		2,65		3,20	3,90		5,18

2.3. Variables analizadas

Los valores de las variables ambientales analizadas en este estudio durante el período de abril 2006 hasta marzo 2007 fueron proporcionados por el Lic. Enrique Rodríguez perteneciente al Centro de Informaciones Meteorológicas de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas de la Universidad Nacional del Litoral, y las mismas se detallan en las Tablas 2.2 y 2.3.

Precipitación: se tuvo en cuenta la *cantidad de días con lluvia* en cada mes y la *cantidad de agua caída* (en mm). Los meses con mayores valores de precipitaciones fueron Marzo de 2007 (551,5 mm) y Diciembre de 2006 (356,6 mm). El mes con la menor cantidad de agua caída fue Mayo de 2006 con apenas 7,4 mm.

Humedad: para realizar los análisis se utilizó los datos de *humedad máxima*, *humedad media* y *humedad mínima* de cada mes.

Temperatura: se utilizaron las *temperaturas máximas*, *temperaturas medias* y *temperaturas mínimas* de cada mes. Los registros muestran que Enero de 2007 fue el mes de mayor calor, alcanzando los 37 °C de temperatura máxima. Contrariamente, el mes con valores más bajos fue Julio de 2006 donde se registró una temperatura mínima de 0,4 °C.

Heliofanía: se utilizó la *heliofanía astronómica* (H.A) que es la cantidad de horas y minutos de visualización del Sol para una Latitud de 32° Sur y una Longitud de 60° Oeste, y la *heliofanía efectiva* (H.E.) que es el cálculo realizado en base a las observaciones de nubosidad. También se utilizó la *heliofanía efectiva promedio* de cada mes, siendo Enero de 2007 es mes con más horas promedio de sol.

Tabla 2.2: Datos de las variables precipitación (total de agua caída y cantidad de días con lluvia), humedad (en porcentaje) y temperatura (en °C).

	PRECIPITACION (mm)			HUMEDAD (%)					TEMPERATURA (°C)				
	Total	Días	Máxima	Mínima	Media	Media máx.	Media mín.	Máxima	Mínima	Media	Media máx.	Media mín.	
abr-06	8,4	12	99	33	72	84	58	32	7,8	20,3	25,7	15,7	
may-06	7,4	4	97	31	74	87	56	27,8	3,2	14,4	20	9,8	
jun-06	118	8	100	25	79	91	63	28	3	14,7	19,1	10,8	
jul-06	10,9	11	100	32	77	91	60	28,5	0,4	15,2	20,6	10,7	
ago-06	8,4	6	100	34	72	91	51	29,8	1,2	13,4	19,4	8	
sep-06	8,4	3	100	18	60	85	34	31,8	1	16,5	24	9,6	
oct-06	90,1	6	97	18	65	87	44	36,5	10	21,8	28,3	15,5	
nov-06	126,6	8	100	24	69	90	47	36,2	11,5	22,6	28,3	16,7	
dic-06	356,6	12	100	39	76	93	58	36	16,2	25,6	31	19,9	
ene-07	116,3	9	100	42	80	96	61	37	15	25,4	30,7	20,8	
feb-07	98,8	9	100	36	78	94	58	36	12,8	25	30,2	20,2	
mar-07	551,5	15	100	42	87	98	74	32,5	15,8	22,6	26,4	19,6	

Tabla 2.3: Datos de heliofania. HS: hora de la salida del sol; HP: hora de la puesta del sol; HA: heliofania astronómica; HE: heliofania efectiva.

Día/Mes	Abril 2006				Mayo 2006				Junio 2006				Julio 2006			
	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE
1	07:14	18:58	11:44	08:12	07:35	18:25	10:50	10:17	07:54	18:07	10:13	04:05	08:03	18:10	10:07	04:02
2	07:15	18:57	11:42	03:30	07:35	18:24	10:49	10:16	07:55	18:07	10:12	00:00	08:03	18:11	10:08	03:32
3	07:16	18:56	11:40	07:35	07:36	18:23	10:47	10:47	07:56	18:06	10:10	00:00	08:03	18:11	10:08	02:25
4	07:16	18:54	11:38	06:58	07:37	18:22	10:45	07:31	07:57	18:06	10:09	09:08	08:03	18:12	10:09	04:34
5	07:17	18:53	11:36	04:38	07:37	18:21	10:44	00:00	07:57	18:06	10:09	09:08	08:03	18:12	10:09	08:19
6	07:18	18:52	11:34	09:15	07:38	18:21	10:43	03:45	07:57	18:06	10:09	04:03	08:03	18:13	10:10	09:09
7	07:18	18:51	11:33	09:28	07:39	18:20	10:41	04:16	07:58	18:06	10:08	04:03	08:03	18:13	10:10	09:39
8	07:19	18:50	11:31	01:09	07:39	18:19	10:40	03:44	07:58	18:06	10:08	01:00	08:03	18:14	10:11	04:04
9	07:20	18:48	11:28	03:26	07:40	18:18	10:38	06:54	07:58	18:06	10:08	01:31	08:02	18:14	10:12	09:10
10	07:20	18:47	11:27	10:52	07:41	18:18	10:37	10:05	07:59	18:06	10:07	06:16	08:02	18:15	10:13	06:07
11	07:21	18:46	11:25	11:25	07:41	18:17	10:36	09:32	07:59	18:06	10:07	10:07	08:02	18:15	10:13	02:02
12	07:22	18:45	11:23	11:23	07:42	18:16	10:34	08:27	08:00	18:06	10:06	06:03	08:02	18:16	10:14	01:01
13	07:22	18:44	11:22	04:32	07:43	18:15	10:32	09:28	08:00	18:06	10:06	01:00	08:01	18:16	10:15	00:00
14	07:23	18:43	11:20	01:08	07:43	18:15	10:32	10:00	08:00	18:06	10:06	00:00	08:01	18:17	10:16	00:00
15	07:24	18:41	11:17	11:17	07:44	18:14	10:30	10:30	08:01	18:06	10:05	04:02	08:01	18:17	10:16	01:01
16	07:24	18:40	11:16	11:16	07:44	18:13	10:29	10:29	08:01	18:06	10:05	04:02	08:00	18:18	10:18	01:32
17	07:25	18:39	11:14	11:14	07:45	18:13	10:28	05:14	08:01	18:06	10:05	00:00	08:00	18:19	10:19	07:50
18	07:26	18:38	11:12	04:28	07:46	18:12	10:26	00:00	08:02	18:07	10:05	05:32	07:59	18:19	10:20	09:18
19	07:26	18:37	11:11	03:21	07:47	18:12	10:25	01:02	08:02	18:07	10:05	03:49	07:59	18:20	10:21	10:21
20	07:27	18:36	11:09	01:06	07:47	18:11	10:24	02:04	08:02	18:07	10:05	03:31	07:58	18:20	10:22	10:22
21	07:28	18:35	11:07	06:40	07:48	18:11	10:23	09:51	08:02	18:07	10:05	03:01	07:58	18:21	10:23	09:20
22	07:28	18:34	11:06	11:06	07:49	18:10	10:21	09:18	08:03	18:07	10:04	08:33	07:57	18:22	10:25	08:20
23	07:29	18:33	11:04	11:04	07:50	18:10	10:20	02:04	08:03	18:08	10:05	08:34	07:57	18:22	10:25	04:10
24	07:30	18:32	11:02	05:31	07:50	18:09	10:19	01:01	08:03	18:08	10:05	00:00	07:56	18:23	10:27	09:24
25	07:30	18:31	11:01	06:36	07:50	18:09	10:19	05:40	08:03	18:08	10:05	03:01	07:56	18:23	10:27	04:10
26	07:31	18:30	10:59	07:41	07:51	18:09	10:18	09:47	08:03	18:09	10:06	09:05	07:55	18:24	10:29	00:00
27	07:32	18:29	10:57	04:22	07:52	18:08	10:16	03:04	08:03	18:09	10:06	03:01	07:54	18:25	10:31	00:00
28	07:32	18:28	10:56	04:22	07:52	18:08	10:16	05:08	08:03	18:09	10:06	01:00	07:54	18:25	10:31	06:50
29	07:33	18:27	10:54	00:00	07:53	18:08	10:15	02:03	08:03	18:10	10:07	09:18	07:53	18:26	10:33	06:51
30	07:34	18:20	10:46	10:46	07:53	18:07	10:14	00:00	08:03	18:10	10:07	08:17	07:52	18:26	10:34	10:02
31					07:54	18:07	10:13	05:06					07:52	18:27	10:35	08:28

Tabla 2.3: Continuación: Datos de heliofanía. HS: hora de la salida del sol; HP: hora de la puesta del sol; HA: heliofanía astronómica; HE: heliofanía efectiva.

Día/Mes	Agosto 2006						Septiembre 2006						Octubre 2006						Noviembre 2006					
	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE
1	07:51	18:28	10:37	07:57	07:19	18:47	11:28	00:00	06:40	19:05	12:25	10:33	06:05	19:28	13:23	12:42								
2	07:50	18:28	10:38	05:19	07:18	18:48	11:30	10:21	06:39	19:06	12:27	05:13	06:05	19:29	13:24	06:58								
3	07:49	18:29	10:40	09:04	07:16	18:48	11:32	09:13	06:38	19:06	12:28	04:21	06:04	19:30	13:26	02:41								
4	07:48	18:30	10:42	05:21	07:15	18:49	11:34	11:34	06:36	19:07	12:31	05:00	06:03	19:31	13:28	11:26								
5	07:48	18:30	10:42	04:16	07:14	18:49	11:35	09:50	06:35	19:08	12:33	11:17	06:02	19:31	13:29	01:20								
6	07:47	18:31	10:44	02:08	07:13	18:50	11:37	09:52	06:34	19:07	12:33	11:17	06:01	19:32	13:31	12:09								
7	07:46	18:32	10:46	01:04	07:11	18:50	11:39	05:49	06:33	19:09	12:36	10:42	06:00	19:33	13:33	12:11								
8	07:45	18:32	10:47	00:00	07:10	18:51	11:41	08:45	06:31	19:10	12:39	11:07	05:59	19:34	13:35	12:54								
9	07:44	18:33	10:49	01:04	07:09	18:52	11:43	07:43	06:30	19:10	12:40	09:30	05:58	19:35	13:37	06:07								
10	07:43	18:33	10:50	09:45	07:08	18:52	11:44	05:16	06:29	19:11	12:42	01:16	05:58	19:36	13:38	13:38								
11	07:42	18:34	10:52	06:31	07:06	18:53	11:47	04:07	06:28	19:12	12:44	09:55	05:57	19:37	13:40	12:59								
12	07:41	18:35	10:54	02:43	07:05	18:53	11:48	09:12	06:26	19:12	12:46	07:39	05:57	19:38	13:41	13:41								
13	07:40	18:35	10:55	07:05	07:04	18:54	11:50	05:55	06:25	19:13	12:48	09:36	05:57	19:38	13:41	13:41								
14	07:39	18:36	10:57	04:22	07:02	18:55	11:53	08:54	06:24	19:14	12:50	01:17	05:56	19:39	13:43	08:13								
15	07:38	18:37	10:59	01:05	07:01	18:55	11:54	11:54	06:23	19:15	12:52	12:52	05:55	19:40	13:45	06:19								
16	07:37	18:37	11:00	09:21	07:00	18:56	11:56	11:56	06:22	19:15	12:53	12:53	05:55	19:41	13:46	00:00								
17	07:36	18:38	11:02	01:06	06:58	18:56	11:58	11:22	06:21	19:16	12:55	06:12	05:54	19:42	13:48	00:00								
18	07:35	18:38	11:03	11:03	06:57	18:57	12:00	12:00	06:20	19:17	12:57	11:39	05:53	19:43	13:50	02:04								
19	07:34	18:39	11:05	10:31	06:56	18:58	12:02	01:12	06:18	19:18	13:00	13:00	05:53	19:44	13:51	13:51								
20	07:33	18:40	11:07	10:00	06:54	18:58	12:04	11:27	06:17	19:18	13:01	12:21	05:53	19:45	13:52	13:52								
21	07:32	18:40	11:08	11:08	06:53	18:59	12:06	07:51	06:16	19:19	13:03	13:03	05:53	19:46	13:53	11:06								
22	07:31	18:41	11:10	11:10	06:52	18:59	12:07	07:16	06:15	19:20	13:05	12:25	05:52	19:46	13:54	13:54								
23	07:30	18:42	11:12	11:12	06:51	19:00	12:09	10:56	06:14	19:21	13:07	11:48	05:52	19:47	13:55	11:49								
24	07:28	18:42	11:14	10:06	06:49	19:01	12:12	10:22	06:13	19:21	13:08	10:30	05:52	19:48	13:56	11:08								
25	07:27	18:43	11:16	02:15	06:48	19:01	12:13	09:46	06:12	19:22	13:10	03:57	05:51	19:49	13:58	05:35								
26	07:26	18:43	11:17	06:12	06:47	19:02	12:15	08:34	06:11	19:23	13:12	09:14	05:51	19:50	13:59	00:00								
27	07:25	18:44	11:19	09:57	06:45	19:03	12:18	03:26	06:10	19:24	13:14	02:38	05:51	19:51	14:00	01:24								
28	07:24	18:45	11:21	10:12	06:44	19:03	12:19	11:05	06:09	19:25	13:16	05:58	05:51	19:52	14:01	11:12								
29	07:23	18:45	11:22	10:47	06:43	19:04	12:21	12:21	06:08	19:25	13:17	02:23	05:51	19:52	14:01	14:01								
30	07:21	18:46	11:25	02:51	06:41	19:04	12:23	11:08	06:07	19:26	13:19	07:19	05:50	19:53	14:03	14:03								
31	07:20	18:46	11:26	09:08					06:06	19:27	13:21	11:20												

Tabla 2.3: Continuación: Datos de heliofania. HS: hora de la salida del sol; HP: hora de la puesta del sol; HA: heliofania astronómica; HE: heliofania efectiva.

Día/Mes	Diciembre 2006				Enero 2007				Febrero 2007				Marzo 2007			
	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE	HS	HP	HA	HE
1	05:50	19:54	14:04	09:59	06:01	20:11	14:10	13:27	06:28	20:04	13:36	13:36	06:52	19:37	12:45	00:00
2	05:50	19:55	14:05	00:00	06:02	20:12	14:10	04:57	06:29	20:04	13:35	13:35	06:53	19:36	12:43	01:54
3	05:50	19:56	14:06	07:03	06:02	20:12	14:10	03:32	06:30	20:03	13:33	12:11	06:54	19:35	12:41	00:00
4	05:50	19:57	14:07	13:24	06:03	20:12	14:09	10:36	06:31	20:02	13:31	08:06	06:55	19:34	12:39	12:39
5	05:50	19:57	14:07	00:00	06:04	20:12	14:08	09:11	06:32	20:01	13:29	04:02	06:56	19:33	12:37	05:40
6	05:50	19:58	14:08	13:17	06:05	20:12	14:07	14:07	06:33	20:01	13:28	06:44	06:57	19:32	12:35	01:15
7	05:50	19:59	14:09	11:19	06:05	20:12	14:07	00:42	06:34	20:00	13:26	13:26	06:57	19:30	12:33	01:52
8	05:51	20:00	14:09	12:44	06:06	20:12	14:06	12:41	06:34	19:59	13:25	13:25	06:58	19:28	12:30	06:30
9	05:51	20:00	14:09	14:09	06:07	20:12	14:05	10:33	06:35	19:58	13:23	08:01	06:59	19:27	12:28	06:51
10	05:51	20:01	14:10	12:02	06:08	20:12	14:04	02:48	06:36	19:57	13:21	12:00	07:00	19:26	12:26	12:26
11	05:51	20:02	14:11	07:31	06:09	20:12	14:03	09:07	06:37	19:57	13:20	12:40	07:00	19:25	12:25	12:25
12	05:51	20:03	14:12	06:23	06:10	20:12	14:02	11:55	06:38	19:56	13:18	07:18	07:01	19:23	12:22	12:22
13	05:52	20:03	14:11	09:13	06:11	20:12	14:01	13:18	06:39	19:55	13:16	11:56	07:02	19:22	12:20	12:20
14	05:52	20:04	14:12	07:06	06:11	20:12	14:01	09:48	06:40	19:54	13:14	07:56	07:02	19:21	12:19	03:04
15	05:52	20:05	14:13	14:13	06:12	20:12	14:00	09:06	06:41	19:53	13:12	05:16	07:03	19:20	12:17	05:31
16	05:53	20:05	14:12	11:13	06:13	20:11	13:58	04:53	06:42	19:52	13:10	01:19	07:04	19:18	12:14	04:53
17	05:53	20:06	14:13	00:00	06:14	20:11	13:57	01:23	06:42	19:51	13:09	01:58	07:04	19:17	12:13	10:59
18	05:53	20:06	14:13	02:07	06:15	20:11	13:56	11:50	06:43	19:50	13:07	13:07	07:05	19:16	12:11	12:11
19	05:54	20:07	14:13	01:42	06:16	20:10	13:54	02:46	06:44	19:49	13:05	13:05	07:06	19:15	12:09	11:25
20	05:54	20:07	14:13	03:16	06:17	20:10	13:53	13:11	06:45	19:48	13:03	08:28	07:06	19:13	12:07	11:30
21	05:55	20:08	14:13	13:30	06:18	20:10	13:52	13:52	06:46	19:47	13:01	04:04	07:07	19:12	12:05	10:52
22	05:55	20:08	14:13	13:30	06:19	20:09	13:50	13:50	06:47	19:46	12:59	11:41	07:08	19:11	12:03	09:38
23	05:56	20:09	14:13	12:05	06:20	20:09	13:49	03:27	06:47	19:45	12:58	03:53	07:09	19:10	12:01	01:12
24	05:56	20:09	14:13	08:48	06:21	20:09	13:48	00:00	06:48	19:44	12:56	09:42	07:09	19:08	11:59	05:23
25	05:57	20:10	14:13	08:14	06:22	20:08	13:46	05:30	06:49	19:43	12:54	09:01	07:10	19:07	11:57	01:11
26	05:57	20:10	14:13	14:13	06:22	20:08	13:46	07:34	06:50	19:41	12:51	00:00	07:11	19:06	11:55	00:00
27	05:58	20:10	14:12	14:12	06:23	20:07	13:44	01:22	06:51	19:40	12:49	04:29	07:12	19:05	11:53	00:00
28	05:59	20:11	14:12	12:04	06:24	20:07	13:43	08:13	06:51	19:39	12:48	01:55	07:13	19:04	11:51	00:00
29	05:59	20:11	14:12	12:46	06:25	20:06	13:41	06:50					07:13	19:02	11:49	00:00
30	06:00	20:11	14:11	08:30	06:26	20:06	13:40	10:56					07:14	19:01	11:47	00:00
31	06:01	20:11	14:10	14:10	06:27	20:05	13:38	13:38					07:14	18:59	11:45	02:21

3.1. Introducción

Los insectos contribuyen de forma significativa a la diversidad de invertebrados encontrados en los sistemas tropicales, siendo esenciales en diversos procesos como la polinización, depredación, herbivoría y descomposición de la materia orgánica (Didham *et al.*, 1996). Asimismo, los invertebrados herbívoros juegan un papel muy importante en la distribución y abundancia de las especies vegetales, tanto en los ambientes terrestres (Bruehlheide y Scheidel, 1999; Erneberg, 1999), marinos (Tamen, 1996; Duffy y Hay, 2000) y sistemas acuáticos continentales (Sheldon, 1987; Lodge *et al.*, 1998).

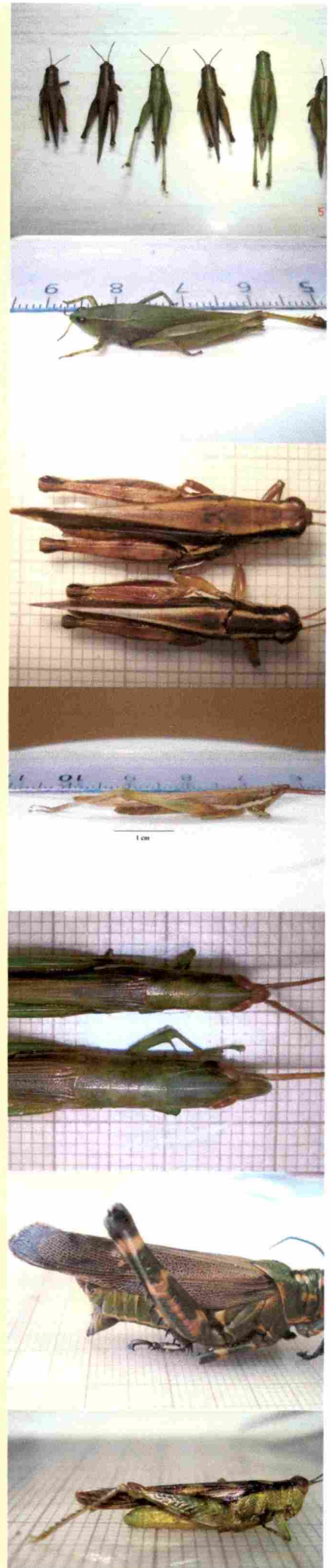
Hasta hace pocos años, la herbivoría en los ambientes acuáticos no era considerada muy importante comparada con la terrestre, y se pensaba que las macrófitas contribuían sustancialmente a las redes tróficas sólo a través de la vía detritívora (Wetzel, 1983). Esto posiblemente se debería a que la cuantificación del daño producido por los herbívoros en general ha sido poco estudiada (Newman, 1991), existiendo escasos trabajos en Sudamérica que incluyan las pérdidas por herbivoría en la productividad primaria de las macrófitas (Medeiros dos Santos y Esteves, 2002). Sin embargo, Lodge *et al.* (1998), registraron que la herbivoría acuática puede reducir hasta más del 30 % de la abundancia de las macrófitas y, Cyr y Pace (1993) puntualizan que los invertebrados herbívoros de ambientes acuáticos consumen más por unidad de biomasa que los herbívoros terrestres, reciclando más rápidamente los nutrientes para los productores primarios.

La mayoría de los representantes del orden Orthoptera son herbívoros, siendo considerados como consumidores primarios muy importantes en el reciclado de nutrientes y energía y, en años de explosiones demográficas, compiten con el ganado y la fauna silvestre por el forraje (Fielding y Brusven, 1995).

Como los ortópteros son poiquiloterms, las variables climáticas ejercen una gran influencia sobre numerosos aspectos de su ciclo de vida, tales como el tiempo de desarrollo, la fecundidad, la supervivencia, la alimentación, la duración y aparición de cada estadio ninfal, y a su vez generan particularidades en la estructura poblacional (Brener *et al.*, 2004; Gardner y Thompson, 2001; Goehring y Oberhauser, 2002).

Distintos autores (Smith y Holmes, 1977; Telfer y Hassall, 1999) indican al clima como el mayor factor de incidencia en la variación de las poblaciones de tucuras, y como consecuencia pueden desarrollarse diversos ecotipos en respuesta a las

CAPÍTULO I:
RIQUEZA DE ESPECIES,
ABUNDANCIA Y DENSIDAD DE
ORTHOPTERA ASOCIADOS A LOS
CAMALOTALES.



variaciones del ambiente. Además, porque la temperatura y las precipitaciones ejercen un efecto directo o indirecto sobre el desarrollo y supervivencia de los orthoptera (Edwards, 1960; Hewitt, 1979; Joern y Gaines, 1990), es probable que varios mecanismos funcionen simultáneamente influyendo en la dinámica poblacional de estos insectos. Al mismo tiempo, el clima puede actuar sinérgicamente con otros factores ecológicos como la característica del hábitat, produciendo un cambio en la distribución y abundancia de los insectos (Skinner y Child, 2000; Olfert y Weiss, 2006).

En relación a las poblaciones de ortópteros, Carter *et al.* (1998) establecen que existe una amplia gama de factores que influyen en las densidades de estos organismos, siendo los más importantes: la densidad de la población del año anterior, el éxito de hibernación de los huevos, el desarrollo ninfal, la longevidad de los adultos y la calidad y cantidad del alimento durante el desarrollo. Además, el tiempo y la magnitud de la oviposición pueden influir sobre la fenología y el tamaño de eclosión del siguiente año. Por lo tanto, la relación entre estos factores es muy compleja, pudiendo causar considerables variaciones en la densidad de las poblaciones de estos insectos de un año a otro.

Los ensambles locales de distintas especies de tucuras a menudo se consideran una función de la estructura física y de la composición de las comunidades vegetales (Joern, 1979, 1982). Las variaciones en la topografía es el principal factor que afecta a las comunidades de plantas (Abrams y Hulbert, 1987; Gibson y Hulbert, 1987), que alternadamente afectan a la diversidad local de ortópteros (Evans, 1988). Además de los factores antes mencionados para la selección de hábitat, Gavlas *et al.* (2007) mencionan otros atributos que determinan la estructura de ensambles de los Orthoptera, siendo los sitios de oviposición, las características del sustrato y factores bióticos (por ejemplo la presencia de depredadores o competidores) los más representativos.

La gran mayoría de los estudios poblacionales del orden Orthoptera están referidos a las especies que pueden ocasionar grandes daños en la vegetación terrestre y pérdidas en los cultivos (CORP, 1982; Sanchez y de Wysiecki, 1983; Sánchez y Onsager, 1988; Hunter, 1995; de Wysiecki *et al.*, 1997; Sánchez *et al.*, 1997 a y b; Bulacio *et al.*, 2005; Torrusio *et al.*, 2005; Messi *et al.*, 2006; Batáry *et al.*, 2007; Mariottini, 2009).

El estudio de las poblaciones de ortópteros de hábitos acuáticos ha recibido recientemente una considerable atención en aquellas especies de tucuras que están estrechamente asociadas a macrófitas que, por su alta tasa de productividad, pueden

llegar a ser invasivas (Nunes, 1989; Vieira, 1989; Amorim, 1992; Nunes y Adis, 1992; Nunes *et al.*, 1992; Vieira y Adis, 1992; Nunes y Adis, 1996; Lhano, 1999, 2002; Capello *et al.*, 2007; Franceschini *et al.*, 2007; Adis *et al.*, 2008; Franceschini, 2008).

En la Amazonia Central se llevaron a cabo estudios de las poblaciones de distintas especies de ortópteros tales como, *Phlugis teres* (Nunes, 1996; Nunes y Adis, 2005; Nunes *et al.*, 2005), *Paulinia acuminata* (Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992, 2000, 2002), *Stenacris fissicauda fissicauda* (Nunes, 1989; Nunes y Adis, 1992; Nunes *et al.*, 1992) *Tucayaca gracilis* (Nunes y Adis, 1996) y *Cornops aquaticum* (Adis y Junk, 2003; Adis *et al.*, 2004), los cuales mostraron que estas especies están estrechamente relacionadas a las poblaciones de la planta huésped, las que a su vez están notablemente influenciadas por el régimen del pulso de inundación/estiaje de los ríos.

En Uruguay también se han realizado estudios de tucuras asociadas a macrófitas, siendo *C. aquaticum* (Zolessi, 1956; Carbonell, 1980), *P. acuminata* y *Marellia remipes* (Carbonell, 1957, 1959, 1964, 2000) las especies más estudiadas desde un enfoque taxonómico y ecológico.

En nuestro país, solamente se han estudiado a los ortópteros a nivel de comunidad en sistemas terrestres (Zequín *et al.*, 1999; Cigliano *et al.*, 2000, 2002; de Wysiecki *et al.*, 2000, 2004; Beltrame *et al.*, 2000, 2004; Luiselli *et al.*, 2002; Torrusio *et al.*, 2002, Mariottini, 2009), no existiendo información sobre las asociaciones o ensambles de los distintos ortópteros asociados a plantas acuáticas.

A partir de lo anteriormente señalado en este capítulo se planteó esta investigación donde se formularon las siguientes hipótesis:

1. La riqueza de especies de ortópteros es máxima cuando mayor es la riqueza de hidrófitas registradas en ambos ambientes estudiados.
2. La abundancia de ortópteros es mayor en la laguna de conexión indirecta con el río durante la fase de estiaje que en la de conexión directa, debido a que permite la formación de grandes masas de macrófitas asegurando de esta manera un sustrato y/o alimento para los ortópteros.
3. Las asociaciones de ortópteros en las dos lagunas difieren en relación al pulso de inundación del río Paraná Medio.

Los objetivos planteados fueron los siguientes:

1. Identificar los ensambles de ortópteros asociados a las plantas acuáticas de diferentes ambientes leníticos.
2. Analizar la abundancia y riqueza de especies de ortópteros asociados a las macrófitas acuáticas en dos lagunas de distinto grado de conexión al río durante un hidroperíodo.
3. Determinar las relaciones entre la abundancia y la riqueza de ortópteros con las variables climáticas, el nivel hidrométrico del río y la cobertura vegetal de los ambientes estudiados.
4. Determinar estacionalmente la densidad de ortópteros en la laguna de conexión directa con el río.

3.2. Materiales y Métodos

Para estimar la riqueza, la diversidad y la abundancia de los ortópteros asociados a macrófitas acuáticas, se realizaron muestreos quincenales desde abril de 2006 hasta marzo de 2007, en los 2 ambientes leníticos ya detallados en el área de estudio. La periodicidad de los muestreos se decidió en base a estudios previos (febrero 2006) y con el fin de poder registrar cambios en el ciclo de vida de los insectos.

Para llevar a cabo los muestreos, se eligieron días similares en relación a las condiciones climáticas, evitando los días con vientos intensos y lluvias para cada muestreo a fin de no subestimar los resultados.

La recolección de los individuos se llevó a cabo desde una embarcación, mediante la utilización de una red entomológica de 70 cm de diámetro y 1 m de profundidad, la cual se agitaba sobre las plantas acuáticas (Fig. 3.1), por un lapso total de 15 minutos cronometrados.

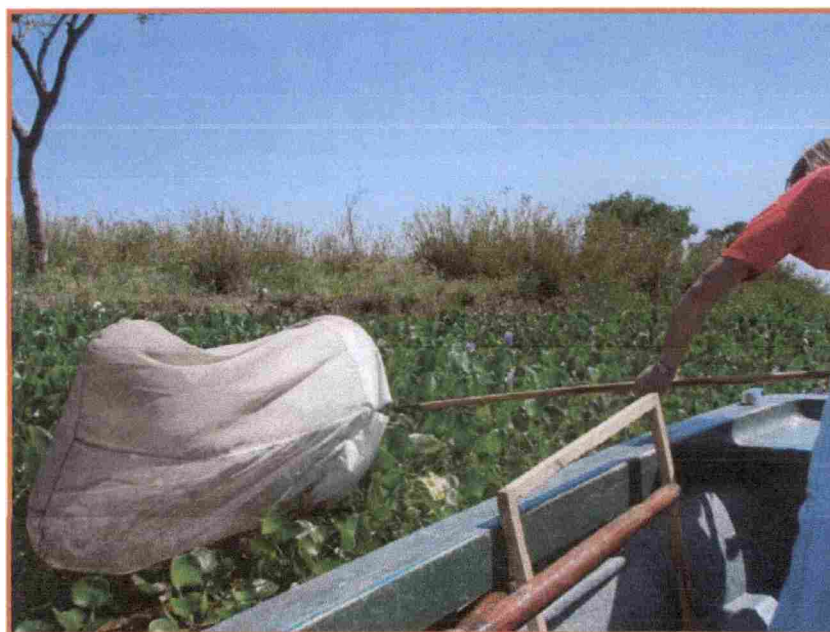


Fig. 3.1: Copo utilizado para las colectas de los ortópteros.

Los muestreos realizados durante el periodo de aguas bajas, tuvieron que ser hechos a pie por no poder ingresar con la embarcación. Se utilizó la misma forma de operar la red y el tiempo de muestreo.

A fin de conocer cuáles eran las especies vegetales dominantes y analizar posibles variaciones en la composición florística en cada laguna, se analizó la composición específica y cobertura vegetal de las macrófitas. Para ello se utilizó un cuadrado de madera de 70 cm de lado para delimitar el área a analizar. Para efectuar un análisis más detallado de la vegetación observada en las lagunas, se tomaron 10 fotografías de los cuadrados en forma paralela a la superficie cubierta con las plantas acuáticas. Esta metodología se utilizó en cada sitio de muestreo y en cada fecha que se recolectaron los ortópteros. Luego, en el laboratorio se analizaron dichas fotografías dividiendo, a cada una de ellas, en una grilla de 10 x 10 (Fig. 3.2). Posteriormente, se registró la proporción de cada macrófita encontrada y se obtuvo el valor promedio de cada especie vegetal y su desvío estándar (Zilli, *com. pers.*).



Fig. 3.2: Fotografías de dos cuadrados distintos mostrando cómo se analizó la vegetación acuática de las lagunas, mediante el conteo de las especies vegetales en la grilla.

Todos los ortópteros capturados se llevaron al laboratorio y se conservaron en el freezer para su posterior y correcta identificación a nivel taxonómico.

Para la identificación de las especies se utilizaron los siguientes trabajos y claves: Carbonell (1957, 2000); Amédégnato (1977); Roberts y Carbonell (1979); Montealegre Zapata (1997); Salto (1999) y Carbonell *et al.* (2006).

La **riqueza de especies** de Orthoptera en los diferentes sitios y en cada momento de muestreo se expresó como el número total de especies registradas. También se estimó la **riqueza de especies acumulada**, que expresa el total de especies registradas durante todo el período de estudio (2006 – 2007) (Morneau *et al.*, 1999).

La **abundancia total** de individuos fue calculada como el número total de individuos capturados / muestreo. La **abundancia relativa** de cada especie se estimó de acuerdo a Evans (1988) y se expresó como la proporción de individuos de una especie en relación al número total de ortópteros registrados en cada sitio de muestreo en cada momento.

Se analizó la **constancia** de las especies de Orthoptera (*c*) según Bodenheimer (1955), siendo *c* la expresión expresada en porcentaje:

$$c = p \times 100 / P$$

donde *p*, es el número de muestras donde aparece la especie *i* de ortóptero, y *P* es el número total de muestras. En función del valor *c* obtenido, los ortópteros fueron separados en las siguientes categorías:

- ⇒ Especies **constantes**: presentes en más del 50%
- ⇒ Especies **accesorias**: presentes entre el 25% y 50%
- ⇒ Especies **accidentales**: presentes en menos del 25%.

A fin de conocer la relación entre la riqueza de especies y las variables climáticas (temperatura máxima, temperatura media, temperatura mínima, heliofanía, humedad y precipitaciones), el nivel hidrométrico y la cobertura vegetal de cada sitio (expresada como riqueza vegetal), se realizaron regresiones lineales no paramétricas aplicando el índice de Spearman.

Para analizar si existen diferencias significativas entre las riquezas de especies y abundancias de los ortópteros entre las dos lagunas muestreadas se efectuó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

A fin de relacionar las especies con los ambientes estudiados y fechas de muestreo para determinar los ensambles de orthoptera más representativos de cada laguna, se realizó un Análisis de Correspondencia Detendenciado (DCA).

Todas estas pruebas estadísticas se llevaron a cabo mediante el software estadístico XLSTAT 7.5.3.

Para estimar la **densidad** de ortópteros se llevaron a cabo muestreos cuantitativos estacionales (otoño, invierno, primavera y verano), utilizando una trampa de 70 cm de diámetro y una red de 1,5 metros con malla de 3 mm de abertura (Fig. 3.3), confeccionada exclusivamente para estos muestreos. En cada momento se extrajeron 5 réplicas al azar. El material animal y vegetal colectado se llevó a laboratorio y se colocó en freezer hasta su separación. Los ortópteros encontrados entre el material vegetal fueron identificados a nivel específico, determinándose además el estado de desarrollo y sexo.



Fig. 3.3: Muestreador utilizado para determinar la densidad de Orthoptera estacionalmente.

Para calcular la biomasa vegetal, se separaron las distintas especies de macrófitas, se colocaron en estufa a 80 °C durante 48 horas hasta peso constante y se pesaron en una balanza de 0,1 g de precisión. *Eichhornia crassipes* se separó en parte aérea (hojas) y parte sumergida (rizomas y raíces).

Para conocer si existe relación entre la densidad de ortópteros y la vegetación de la laguna (la riqueza vegetal y la biomasa vegetal), se utilizaron índices de correlación de Spearman.

A fin de conocer si varió significativamente la densidad de los ortópteros en relación a la biomasa seca de macrófitas, a lo largo del año de muestreo, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

Estas pruebas estadísticas se llevaron a cabo mediante el software XLSTAT 7.5.3.

3.3. Resultados

3.3.1. Riqueza de especies.

La riqueza de especies acumulada a lo largo del estudio fue de 17 especies de ortópteros, de las cuales 13 pertenecen al suborden Caelifera y 4 al suborden Ensifera.

Las especies registradas fueron:

Suborden CAELIFERA

Superfamilia ACRIDOIDEA

Familia ACRIDIDAE

Subfamilia ACRIDINAE

Metaleptea adspersa (Blanchard 1843)

Subfamilia COPIOCERINAE

Aleuas lineatus Stål 1878

Subfamilia GOMPHOCERINAE

Dichromorpha australis Bruner 1900

Subfamilia LEPTISMINEAE

Leptysmia argentina Bruner 1906

Tucayaca gracilis (Giglio – Tos 1897)

Cornops aquaticum (Bruner 1906)

Haroldgrantia lignosa Carbonell, Ronderos, Mesa 1967

Subfamilia MELANOPLINAE

Dichroplus elongatus Giglio – Tos 1894

Subfamilia MARELLINAE

Marellia remipes Uvarov 1929

Subfamilia PAULINAE

Paulinia acuminata (De Geer 1773)

Familia ROMALEIDAE

Chromacris speciosa (Thunberg 1824)

Coryacris angustipennis (Bruner 1900)

Diponthus argentinus Pictet & Saussure 1887

Suborden ENSIFERA

Familia TETTIGONIDAE

Subfamilia CONOCEPHALINAE

Conocephalus sp. Brongniart, 1897

Subfamilia MECONEMATINAE

Phlugis sp. Stål, 1861

Subfamilia PHANEROPTERINAE

Scudderia sp. Stål, 1873

Familia GRILLIDAE*

* No se pudo llegar a identificar las especies pertenecientes a esta familia.

En la LCDi. se registraron las 17 especies de Orthoptera durante todo el período muestreado, mientras que en la LCInd. se colectaron 15 especies, no obteniéndose ningún individuo de las especies *Dicromorpha australis* y *Diponthus argentinus* (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Tabla de presencia y ausencia de las distintas especies de Orthoptera en cada laguna.

	Laguna de Conexión directa al río.	Laguna de conexión indirecta al río.
<i>Metaleptea adspersa</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Aleuas lineatus</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Dicromorpha australis</i>	<i>X</i>	
<i>Leptysmia argentina</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Tucayaca gracilis</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Cornops aquaticum</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Haroldgrantia lignosa</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Dichroplus elongatus</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Marellia remipes</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Paulinia acuminata</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Coryacris angustipennis</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Diponthus argentinus</i>	<i>X</i>	
<i>Chromacris speciosa</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Conocephalus sp.</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Phlugis sp.</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
<i>Scudderia sp.</i>	<i>X</i>	<i>X</i>
Gryllidae	<i>X</i>	<i>X</i>

En las dos lagunas muestreadas (L.C.Di. y L.C.Ind), la mayor riqueza de especies fue registrada a fines de verano (febrero y marzo de 2007) (Fig. 3.4), coincidiendo con los mayores niveles hidrométricos del río.

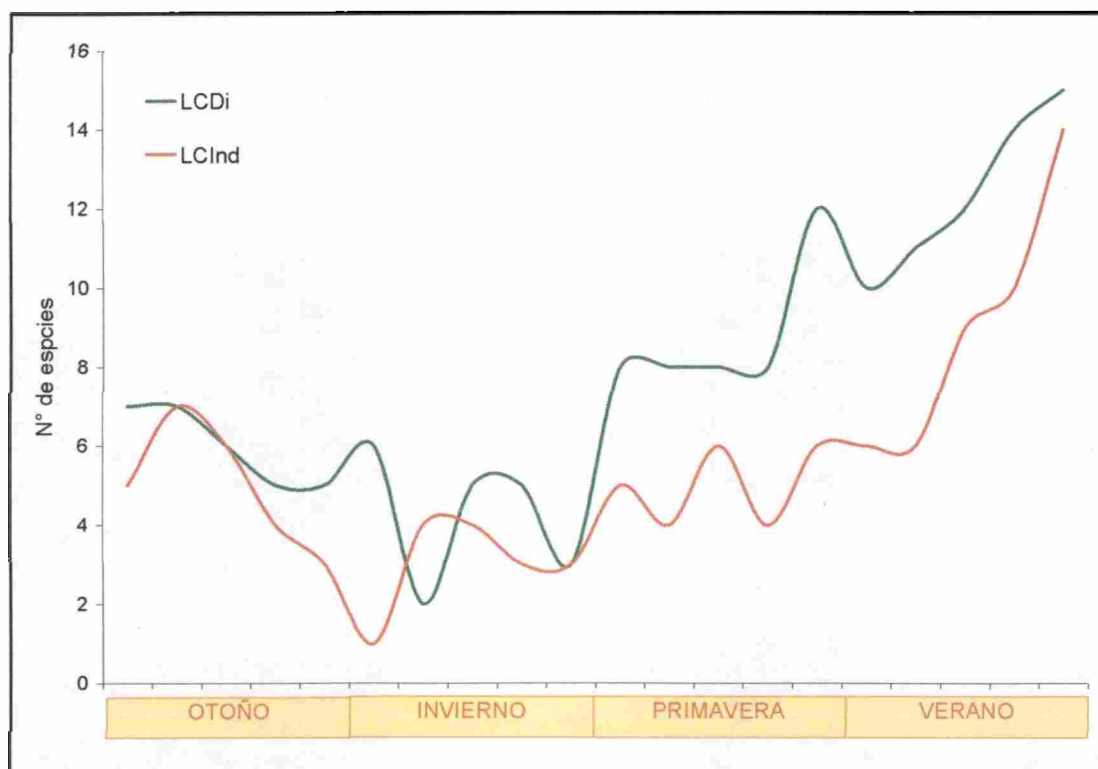


Fig. 3.4: Riqueza de especies de Orthoptera en las dos lagunas muestreadas.

En la laguna conectada con el río (L.C.Di), el valor máximo de riqueza de especies fue de 15 durante el verano, mientras que el valor más bajo se registró en invierno con 2 y 3 especies (Fig. 3.4).

En la laguna sin conexión permanente (L.C.Ind), también se obtuvieron los valores máximos y mínimos de riqueza de especies en verano e invierno, respectivamente; aunque se hallaron mayores variaciones en los valores de riqueza a lo largo del año (Fig. 3.4).

En relación a la riqueza de ortópteros de las dos lagunas, se obtuvo una relación altamente significativa con el nivel hidrométrico ($n = 40$; $r = 0,835$; $p < 0,0001$) y con las precipitaciones ($n = 40$; $r = 0,621$; $p < 0,001$). Además, se registró una relación significativa entre la riqueza de especies y la temperatura media y mínima del día de muestreo ($n = 40$; $r = 0,538$, $p < 0,001$ y $n = 40$; $r = 0,508$, $p < 0,001$). Asimismo se obtuvo una relación significativa con las medidas de humedad ($p < 0,05$). Contrariamente, no existió relación entre la riqueza de ortópteros y la cobertura vegetal

(expresada como proporción de camalote) y con la heterogeneidad del hábitat (medida como la cantidad de especies vegetales presentes durante los muestreos) no fueron significativas ($p > 0,05$) (Tabla 3.2).

Tabla 3.2: Valores obtenidos de las regresiones lineales entre las distintas variables analizadas y la riqueza de especies ($n = 40$).

<i>Riqueza de especies</i>	
Nivel Hidrométrico	r: 0,835 p: $\square 0,0001$
Precipitación	r: 0,621 p: $\square 0,0001$
Heliofanía Efectiva promedio	r: 0,305 p: 0,056
Temperatura máxima	r: 0,282 p: 0,077
Temperatura media	r: 0,538 p: 0,000
Temperatura mínima	r: 0,508 p: 0,001
Humedad máxima	r: 0,334 p: 0,035
Humedad media	r: 0,323 p: 0,042
Humedad mínima	r: 0,319 p: 0,045
Cobertura de <i>E. crassipes</i>	r: 0,225 p: 0,163
Heterogeneidad ambiental	r: 0,048 p: 0,767

La riqueza de especies de las dos lagunas fue significativamente diferentes (U de Mann-Whitney $Z = 2,355$; $p = 0,019$).

3.3.2. Abundancia de ortópteros.

El total de ortópteros encontrados en los dos sitios de muestreo durante todo el período estudiado fue de 5.236 individuos (Tablas 3.3 y 3.4).

Tabla3.3: Abundancias de las distintas especies de Orthoptera colectadas en la laguna de conexión directa (L.C.DI.) a lo largo de todo el período de estudio.

Especies Orthoptera	17/04/06	03/05/06	11/05/06	05/06/06	20/06/06	06/07/06	02/08/06	17/08/06	05/09/06	13/09/06	09/10/06	25/10/06	13/11/06	29/11/06	15/12/06	28/12/06	18/01/07	07/02/07	21/02/07	08/03/07	
Caelifera	Metaleptea adspersa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	3	3	0	1	0	
	Aleuas lineatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	1	18	8	1	
	Dichromorpha australis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	6	3	
	Leptysma argentina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	5	
	Tucayaca gracilis	7	22	32	4	3	12	2	4	0	7	8	21	19	13	15	14	12	36	124	107
	Cornops aquaticum	97	48	62	13	8	25	0	1	1	0	6	72	67	102	171	58	84	85	115	162
	Haroldgrantia lignosa	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	
	Dichroplus elongatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	15	1	
	Marellia remipes	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	6	2	0	0	1	1	0	2	0	10
	Paulinia acuminata	17	2	0	0	7	6	0	1	7	0	8	13	3	4	2	0	1	3	9	73
Ensifera	Coryacris angustipennis	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	5	18	86	46	116
	Diponthus argentinus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	Chromacris speciosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6
	Phlugis sp.	40	52	47	70	14	38	4	5	2	4	4	1	3	27	42	18	33	51	49	75
	Conocephalus sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	13	20	8	1	53	26	36	54	31	78
	Scudderia sp.	2	5	6	0	0	0	0	0	0	0	2	3	8	8	39	18	21	8	26	38
	Gryllidae	6	7	4	3	2	12	0	1	2	1	21	15	4	6	4	5	1	1	1	3

Tabla 3.4: Abundancias de las distintas especies de Orthoptera colectadas en la laguna de conexión indirecta (L. C.Ind.) a lo largo de todo el período de estudio.

	Especies Orthoptera	18/04/06	28/04/06	12/05/06	06/06/06	26/06/06	07/07/06	01/08/06	18/08/06	06/09/06	14/09/06	10/10/06	26/10/06	14/11/06	30/11/06	15/12/06	29/12/06	18/01/07	08/02/07	22/02/07	09/03/07
		18/04/06	28/04/06	12/05/06	06/06/06	26/06/06	07/07/06	01/08/06	18/08/06	06/09/06	14/09/06	10/10/06	26/10/06	14/11/06	30/11/06	15/12/06	29/12/06	18/01/07	08/02/07	22/02/07	09/03/07
Caelifera	<i>Metaleptea adpersa</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	<i>Aleuas lineatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
	<i>Leptysma argentina</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Tucayaca gracilis</i>	0	8	0	0	0	0	0	2	6	1	2	1	0	0	0	0	2	4	3	13
	<i>Cornops aquaticum</i>	35	49	120	23	27	14	0	13	2	12	8	29	28	36	104	52	73	95	70	64
	<i>Haroldgrantia lignosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	<i>Dichroplus elongatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	<i>Marellia remipes</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	3
	<i>Paulinia acuminata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	9	3	6
	<i>Coryacris angustipennis</i>	2	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	5	1	5
Ensifera	<i>Chromacris speciosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	<i>Phlugis sp.</i>	110	48	45	23	22	0	2	1	2	0	8	7	2	8	40	20	15	20	27	26
	<i>Conocephalus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	9	12	6	11	42	33	43
	<i>Scudderia sp.</i>	0	2	15	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	40	12	8	69	27	30
	Gryllidae	4	16	1	16	11	0	1	7	0	0	1	4	3	1	15	7	0	7	2	6

Del total de Orthoptera capturados, el 60,30% (3.158 individuos) pertenecen al suborden Caelifera, mientras que el 39,70% (2.078 individuos) forman parte del suborden Ensifera (Fig. 3.5).

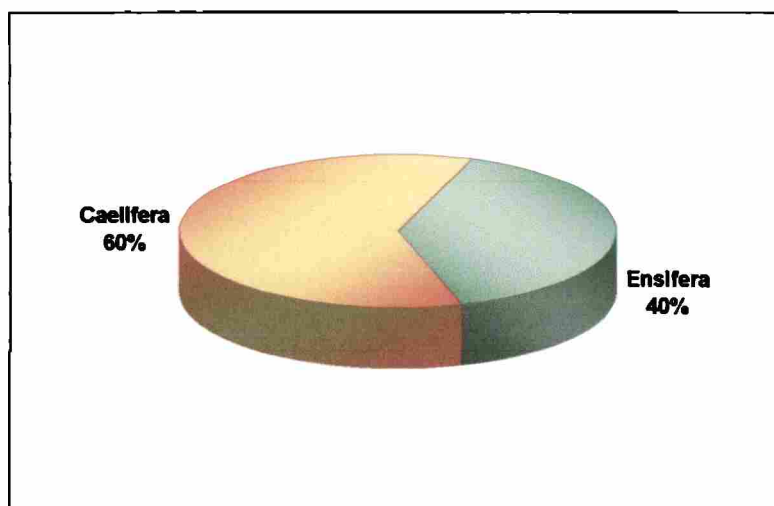


Fig. 3.5: Proporción de individuos de cada suborden de Orthoptera.

No se obtuvieron diferencias significativas entre las abundancias de los subórdenes de Orthoptera ($n = 40$; p Caelifera = 0,148; p Ensifera = 0,267), ni entre las abundancias totales de todos los ortópteros obtenidos en cada muestreo ($n = 40$; $p = 0,229$) entre las lagunas de diferente conectividad.

Con respecto a la distribución de cada suborden (Fig. 3.6), en la L.C.Ind., se obtuvieron con más frecuencias valores cercanos al 50% del suborden Ensifera, a excepción de dos muestreos donde solamente se pudieron recolectar individuos del suborden Caelifera.

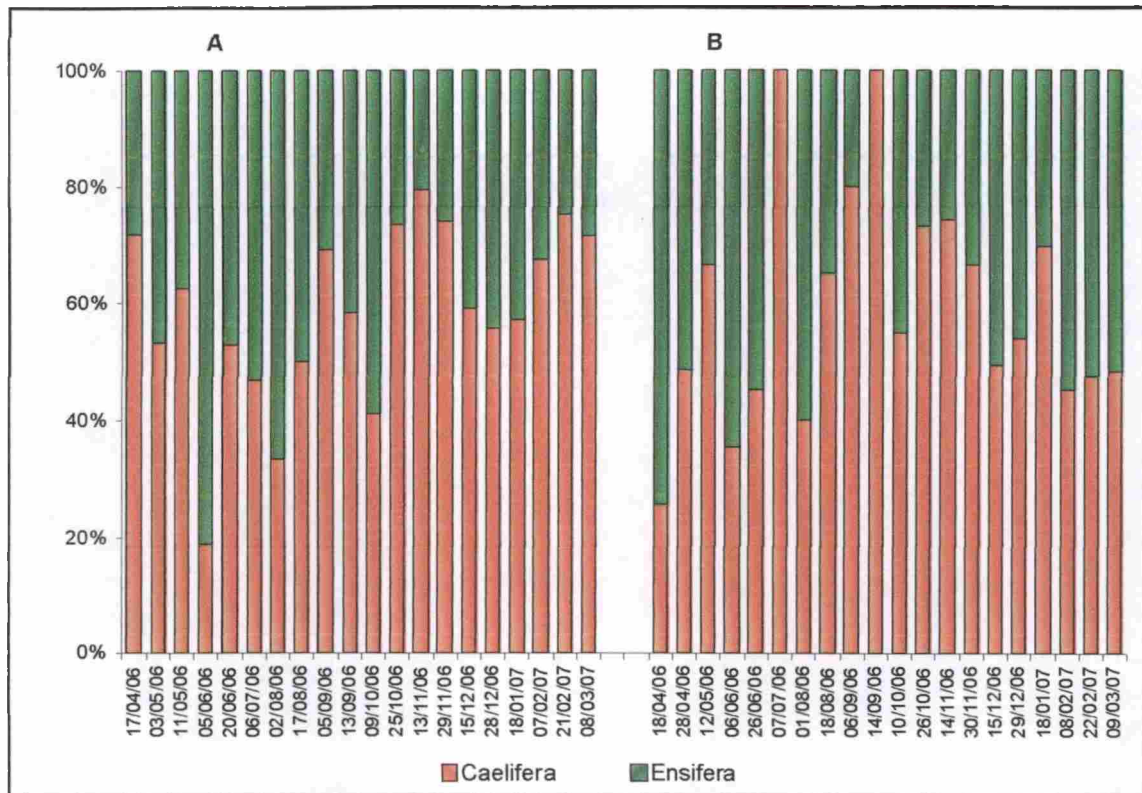


Fig. 3.6: Distribución temporal del suborden Caelifera y Ensifera en cada una de las lagunas estudiadas. A: laguna de conexión directa; B: laguna de conexión indirecta.

En la L.C.Di, la abundancia total de Orthoptera que se obtuvo fue de 3.377 insectos. Si se analiza cada muestreo, la mayor abundancia fue durante el mes de marzo del 2007 con 680 individuos/muestra, mientras que la mínima (6 individuos/muestra) se registró a principios de agosto de 2006 (Fig. 3.7).

Al igual que en el caso anterior, en la L.C.Ind., la mínima abundancia (5 individuos) se observó en agosto del 2006 mientras que la mayor (252 individuos) se registró a principios de febrero de 2007 (Fig. 3.8).

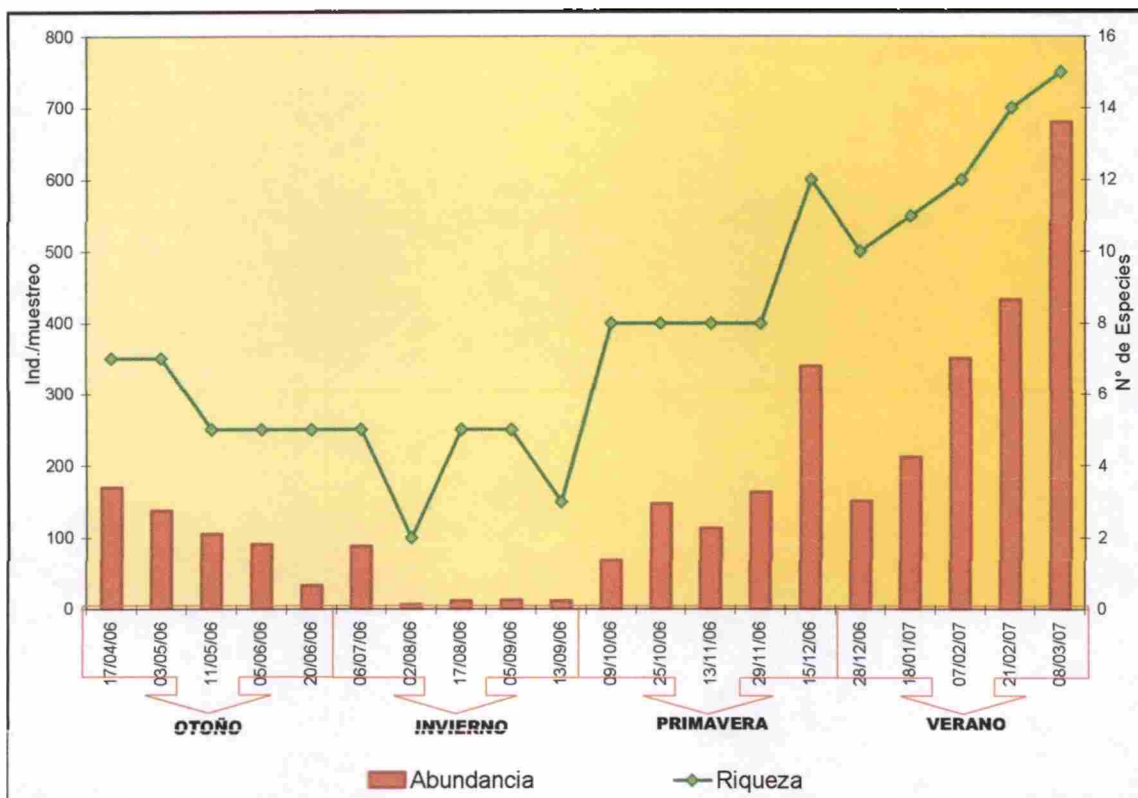


Fig. 3.7: Abundancia y riqueza de especies durante cada muestreo de la laguna con conexión permanente al río (L.C.Di).

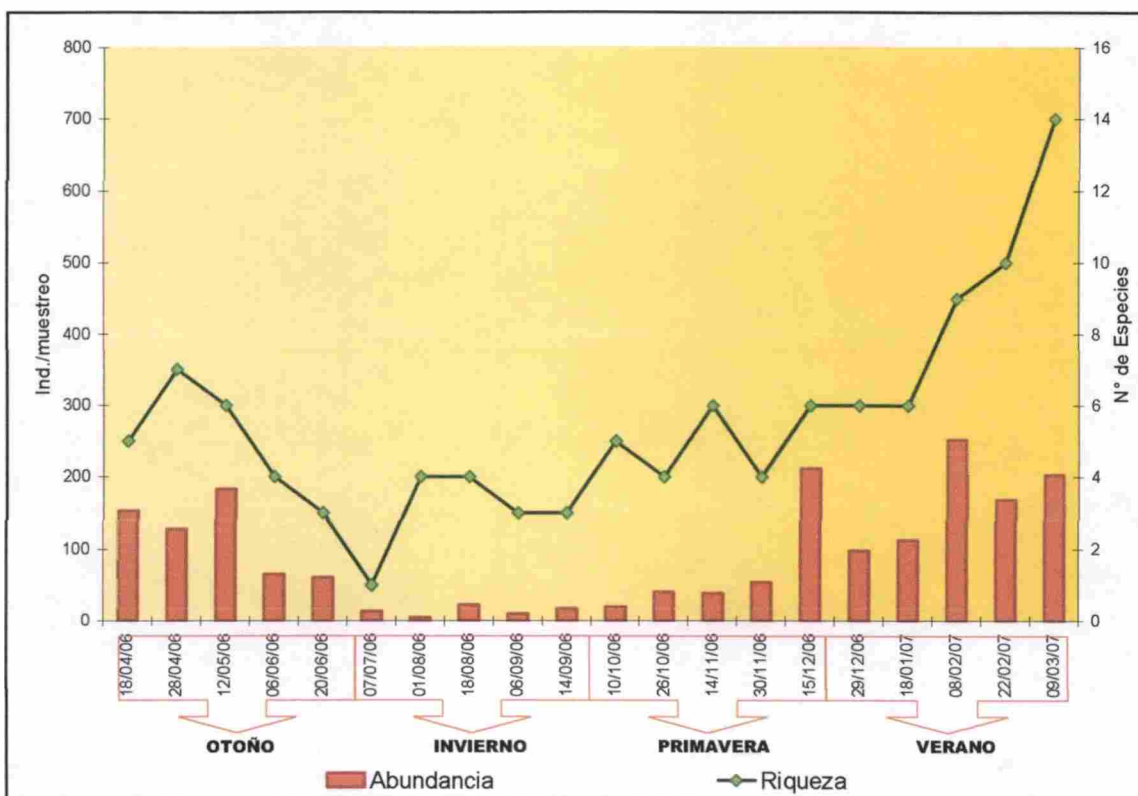


Fig. 3.8: Abundancia y riqueza de especies durante cada muestreo de la laguna sin conexión permanente al río (L.C.Ind).

En la Tabla 3.5 se muestra como se distribuyeron las abundancias de ortópteros en relación a cada estación del año. En la L.C.Di, durante los meses de bajas temperaturas (invierno), se registró una menor cantidad de individuos que en los meses de primavera y verano. Contrariamente, en la L.C.Ind., se obtuvieron las menores abundancias durante el invierno y la primavera. A pesar de esas diferencias expuestas, no se registraron diferencias significativas al comparar las abundancias entre ambas lagunas ($p > 0,05$).

Tabla 3.5: Abundancia de los ortópteros de las dos lagunas muestreadas durante cada uno de las estaciones del año.

	L.C.Di	L.C.Ind
OTOÑO	584	589
INVIERNO	137	69
PRIMAVERA	830	366
VERANO	1826	834
TOTAL	3377	1858

El nivel hidrométrico del río ($n = 40$; $r = 0,779$; $p < 0,0001$) fue la variable más relacionada con la abundancia de ortópteros de acuerdo a los resultados obtenidos de la aplicación de regresiones lineales. La precipitación fue la segunda variable más relacionada ($n = 40$; $r = 0,573$ y $p < 0,0001$). También se obtuvieron regresiones significativas con la temperatura media, mínima y la humedad. Contrariamente a lo esperado, no se registraron relaciones significativas entre las abundancias de los ortópteros con la cobertura de *E. crassipes*, ni con la riqueza vegetal del ambiente medida como heterogeneidad ambiental (Tabla 3.6).

Tabla 3.6: Valores obtenidos de las regresiones realizadas entre las variables analizadas y la abundancia de ortópteros.

Abundancia de Orthoptera	
Nivel Hidrométrico	r: 0,779 p: 0,0001
Precipitación	r: 0,573 p: 0,000
Heliofanía Efectiva promedio	r: 0,162 p: 0,319
Temperatura máxima	r: 0,263 p: 0,101
Temperatura media	r: 0,464 p: 0,003
Temperatura mínima	r: 0,417 p: 0,007
Humedad máxima	r: 0,350 p: 0,027
Humedad media	r: 0,494 p: 0,001
Humedad mínima	r: 0,483 p: 0,002
Cobertura de <i>E. crassipes</i>	r: 0,093 p: 0,570
Heterogeneidad ambiental	r: 0,176 p: 0,276

Se detectó que a medida que aumenta la abundancia de ortópteros, también aumenta la riqueza de especies ($n = 40$; $r: 0,855$; $p: < 0.0001$) (Fig. 3.9).

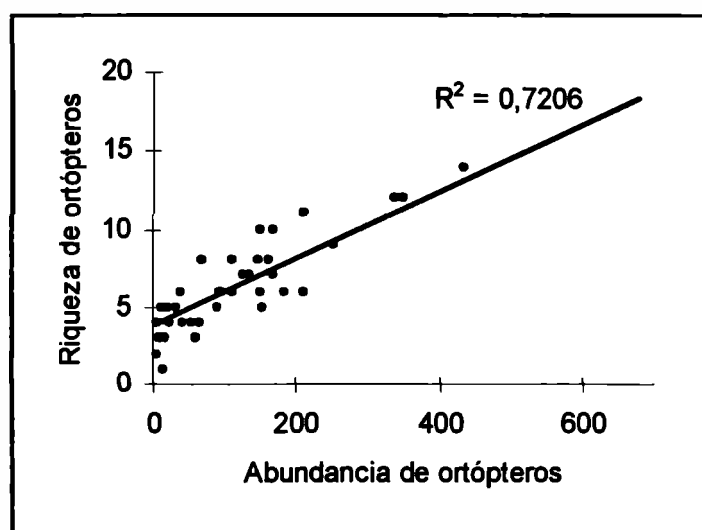


Fig. 3.9: Correlación entre la abundancia y riqueza de Orthoptera.

Al analizar las abundancias relativas acumuladas de cada especie de Orthoptera registradas a lo largo de todo el muestreo, se observa que en las dos lagunas estudiadas, los mayores valores corresponden a *Cornops aquaticum* y luego a *Phlugis* sp., aunque este valor fue mayor en la laguna sin conexión permanente (45,96 % y 22,93 % respectivamente para cada especie) que en la laguna de conexión permanente al río (34,85 % y 17,14 % respectivamente) (Fig. 3.10).

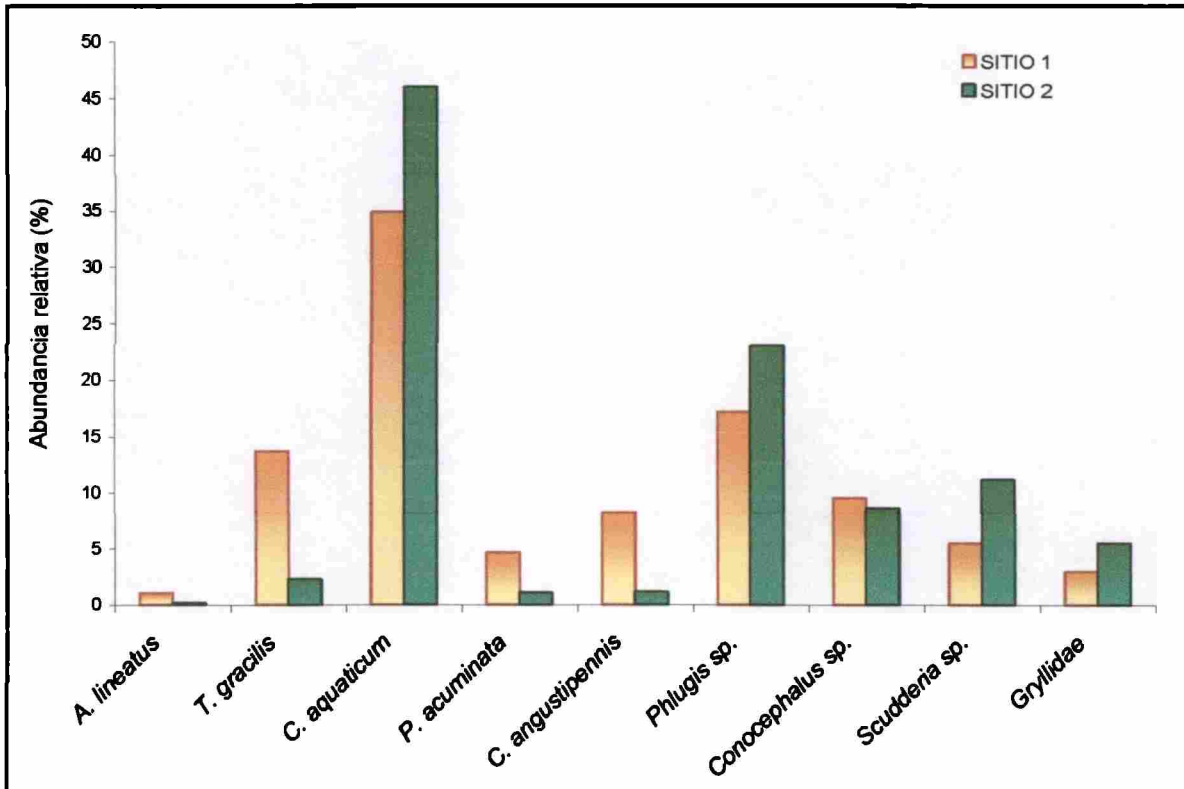


Fig. 3.10: Abundancia relativa de los ortópteros. Se excluyeron las especies donde el valor registrado fue menor a 1% en alguna de las dos lagunas.

Excluyendo las 2 especies antes mencionadas, de las restantes, *Tucayaca gracilis*, *Coryacris angustipennis* y *Paulinia acuminata* presentaron los valores más elevados en su abundancia relativa en la laguna conectada permanentemente al río. Contrariamente, los individuos del suborden Ensifera, *Phlugis* sp, *Scudderia* sp y Gryllidae fueron superiores en abundancia relativa en la L.C.Ind que en la L.C.Di, observándose una dominancia de este orden en dicha laguna (Tabla 3.7).

Tabla 3.7: Abundancia relativa acumulada de cada especie de ortóptero (en porcentaje). L.C.Di: laguna de conexión directa al río. L.C.Ind.: laguna de conexión indirecta al río.

		L.C.Di	L.C.Ind
Caelifera	<i>Metaleptea adspersa</i>	0,355	0,161
	<i>Aleuas lineatus</i>	1,036	0,161
	<i>Dichromorpha australis</i>	0,384	0
	<i>Leptysma argentina</i>	0,177	0,107
	<i>Tucayaca gracilis</i>	13,68	2,26
	<i>Cornops aquaticum</i>	34,853	45,963
	<i>Haroldgrantia lignosa</i>	0,118	0,376
	<i>Dichroplus elongatus</i>	0,621	0,107
	<i>Marellia remipes</i>	0,681	0,376
	<i>Paulinia acuminata</i>	4,619	1,076
	<i>Coryacris angustipennis</i>	8,232	1,13
	<i>Diponthus argentinus</i>	0,029	0
	<i>Chromacris speciosa</i>	0,177	0,107
Ensifera	<i>Phlugis</i> sp.	17,145	22,927
	<i>Conocephalus</i> sp.	9,505	8,611
	<i>Scudderia</i> sp.	5,448	11,141
	Gryllidae	2,931	5,489

A fin de conocer cuáles fueron las abundancias de tucuras, tetigónidos y grillos mas comúnmente registradas durante las colectas, se realizaron histogramas de frecuencias con las especies más abundantes. Como se observa en la figura 3.11, se obtuvieron 4 histogramas de frecuencia del orden Caelifera, pertenecientes a la familia Acrididae (*C. aquaticum*, *T. gracilis* y *P. acuminata*) y a la familia Romaleidae (*C. angustipennis*). En todos los casos, la mayor frecuencia de los datos se obtuvo en el primer rango, deduciéndose que en la mayoría de las colectas realizadas, la abundancia fue menor a 20 individuos por muestreo. No obstante, *C. aquaticum* fue la única especie de acridio que presentó un mayor rango de distribución de abundancias. Las otras 3 especies de tucuras citadas, sólo alcanzaron altas abundancias en muy pocos muestreos.

En los histogramas de frecuencias del suborden Ensifera, se observa una mayor variación en los valores de abundancia durante el periodo estudiado, obteniéndose muchas colectas de baja y mediana abundancia con excepción de *Phlugis* sp, un insecto depredador de ninfas de ortópteros que alcanzó mayor abundancia que los demás individuos (Fig. 3.11).

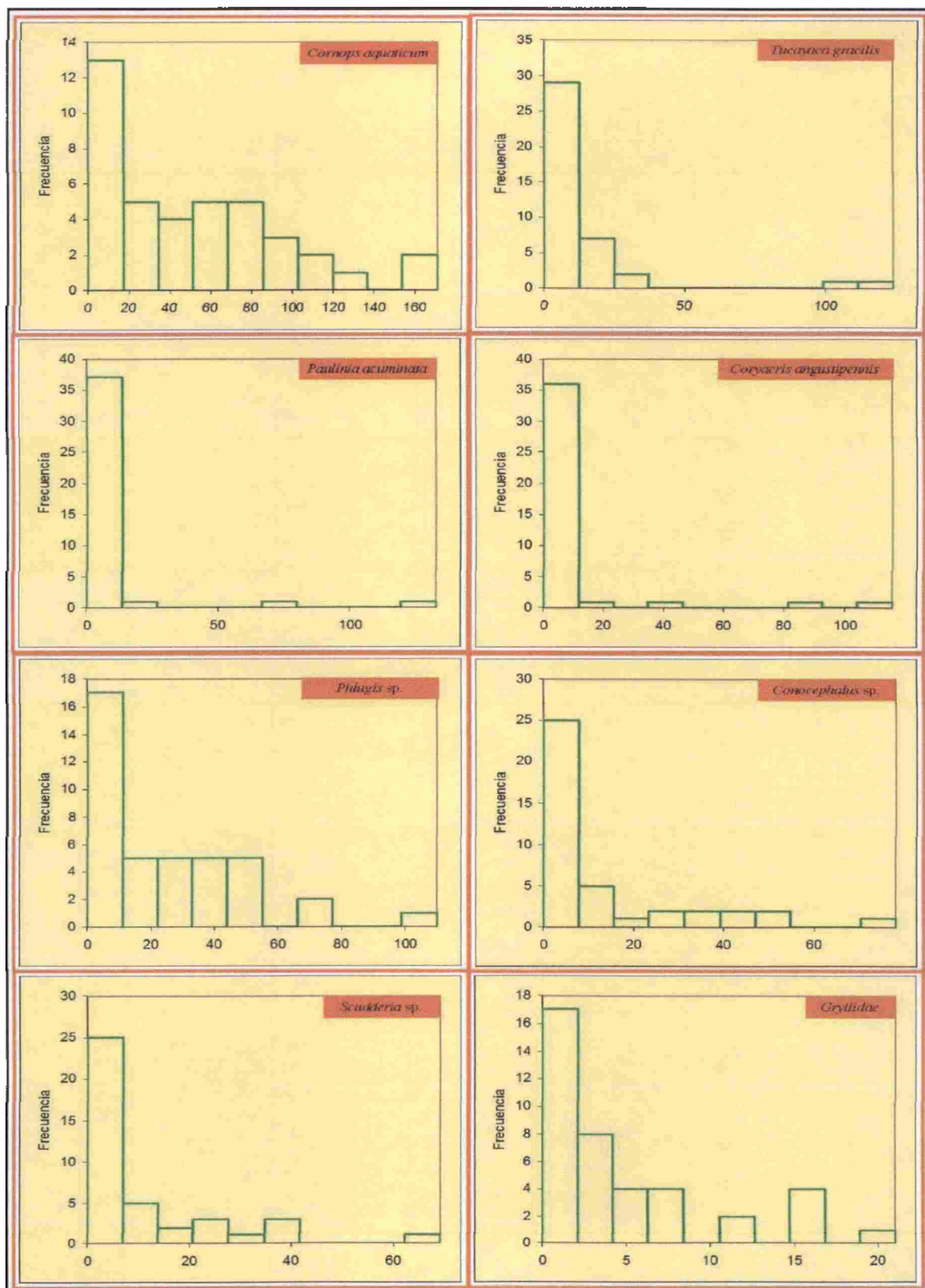


Fig. 3.11: Histogramas de frecuencias de las especies de ortópteros más representativas.

Si bien el ensamble de Orthoptera registrado a lo largo de todo el período de estudio es similar en las dos lagunas, en la L.C.Di, *T. gracilis*, *P. acuminata*, *C. angustipennis* y *Phlugis* sp. fueron más abundantes y frecuentes que en el sitio 2. Teniendo en cuenta todas las especies, *C. aquaticum* tuvo mayor frecuencia relativa en la L.C.Ind. que en la L.C.Di a lo largo de todo el año (Fig. 3.12).

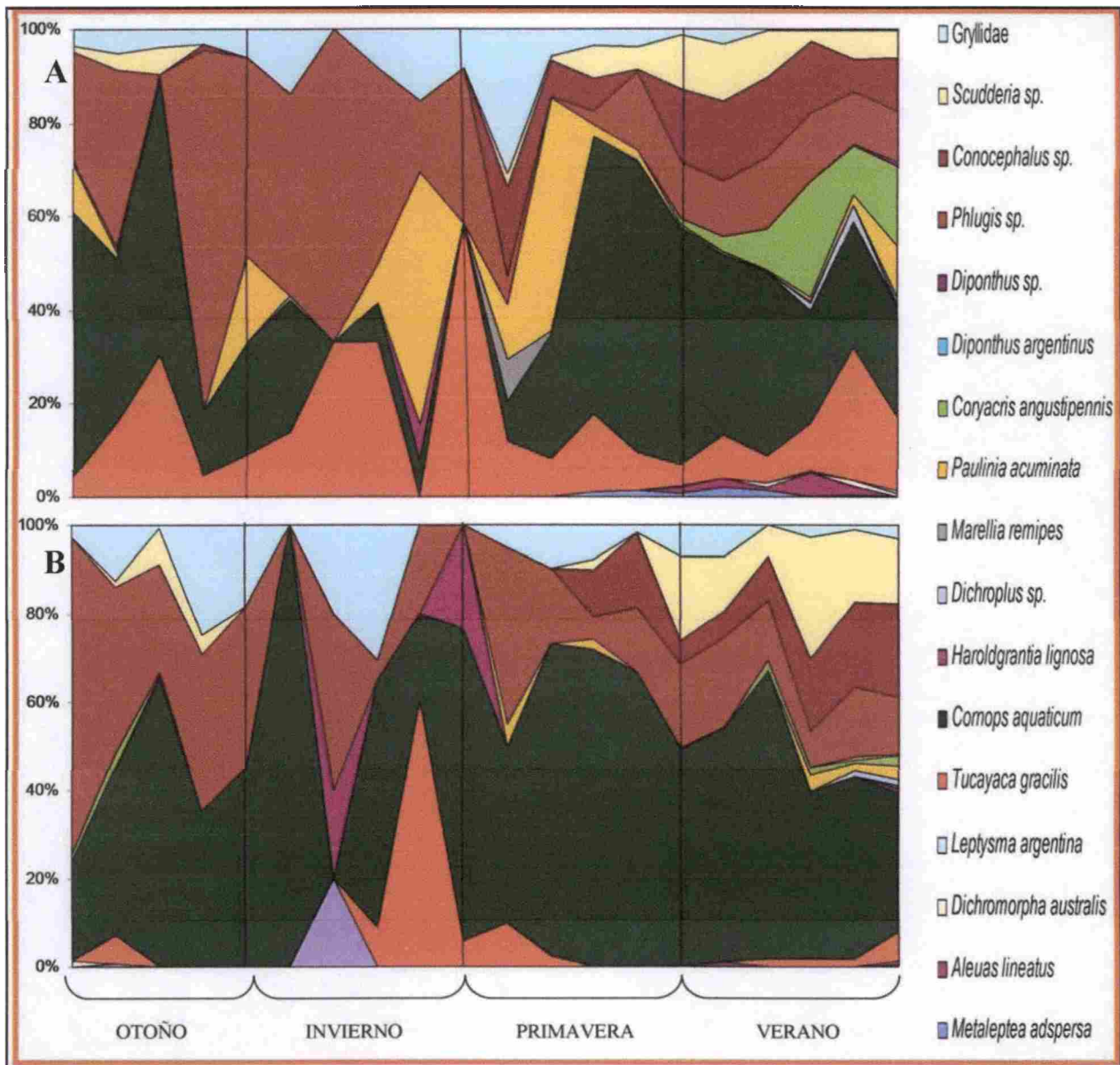


Fig. 3.12: Distribución temporal de las especies de ortópteros registrados durante el período de estudio. A: Laguna de conexión directa; B: Laguna de conexión indirecta.

Es interesante resaltar la relación que se observó entre los individuos de una tucura fitófaga (*C. aquaticum*) y una especie depredadora (*Phlugis* sp.). En la figura 3.12, se distingue claramente que cuando se encontró una mayor abundancia del depredador *Phlugis* sp., menor fue la abundancia registrada de *C. aquaticum* y viceversa. Esta tendencia fue mucho más notable en la laguna de conexión directa al río.

Los ejes resultantes de la aplicación del Análisis de Correspondencia Detendenciado explican el 61,86% (eje I=22,63 % y eje II= 39,23 %) de la varianza de los datos de abundancia de las especies de ortópteros en relación a las fechas y sitios de muestreo. En el gráfico resultante, se pueden delimitar tres grandes grupos en relación a las fechas de muestreo (Fig. 3.13). El grupo A, incluye a los muestreos de verano en ambas lagunas (L1v y L2v) y está relacionado con la mayor abundancia del acridio *C. angustipennis* y de los tetigónidos *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp. El grupo B, corresponde a las colectas de primavera (L1p y L2p) siendo la especie *M. remipes* la más representativa, y el grupo C, incluye a los muestreos de otoño e invierno (L1o, L2o, L1i y L2i) siendo las especies de mayor representatividad los acridios *C. aquaticum*, *T. gracilis* y la langosta *Phlugis* sp.

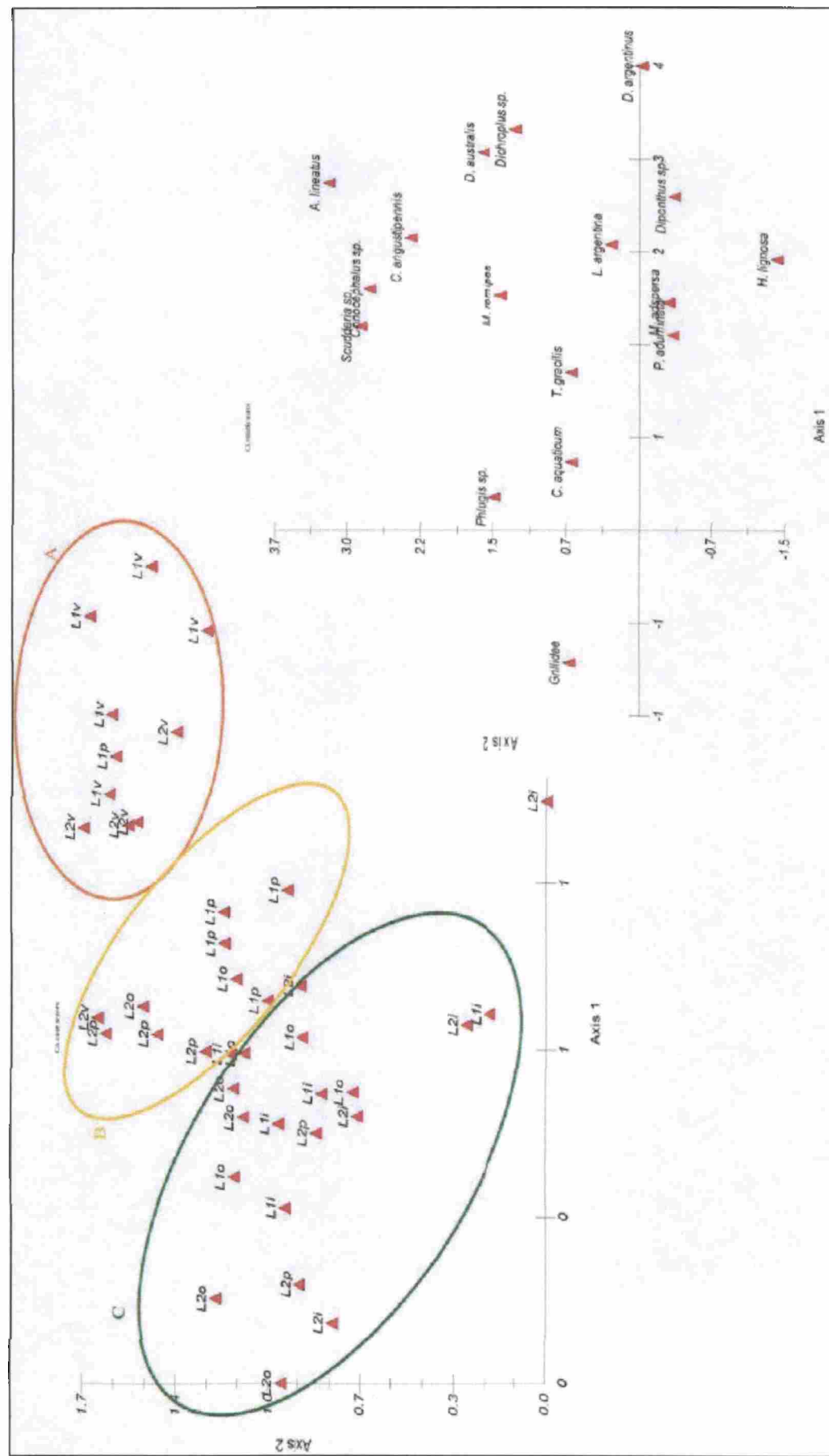


Fig. 3.13: Análisis de Correspondencia Detendenciado (DCA). A: muestreos pertenecientes al otoño e invierno; B: muestreos de primavera; C: muestreos de verano. L1: laguna de conexión directa; L2: laguna de conexión indirecta; o: otoño; i: invierno; p: primavera; v: verano.

3.3.3. Constancia de especies

Las distintas especies de ortópteros registrados quedaron distribuidos según su frecuencia de aparición en alguna de las categorías utilizadas: *constantes*, *accesorias* y *accidentales* (Tabla 3.8). Para aplicar el índice de constancia de Bodenheimer se decidió utilizar los datos obtenidos en la laguna de conexión directa al río debido a que la laguna sin conexión permanente, quedó durante un periodo totalmente aislada y casi seca, afectando la estructura de la comunidad. Además, otro criterio al aplicar este índice fue que en la L.C.Di la abundancia de Orthoptera fue mayor, registrándose menos datos nulos durante los muestreos.

Dentro de la categoría de especies constantes quedaron incluidas las especies consideradas acuáticas, por su estrecha relación con este medio. El mayor valor registrado en esta categoría fue para el tetigónido depredador *Phlugis* sp., con un

valor del 100%, apareciendo en todos los muestreos realizados en la laguna de conexión directa (en el Anexo se observan las fotografías de dichas especies de Orthoptera).

En relación a las especies accesorias hay que destacar que quedó incluida en esta categoría, una especie de acridio acuático: *M. remipes*. Si bien esta especie presenta adaptaciones al medio acuático y a la natación, su baja frecuencia de aparición se debe al tipo de muestreo realizado, ya que estas tucuras viven sobre plantas acuáticas pequeñas como *Azolla*, *Salvinia*, *Nymphoides*, las cuales se encuentran entre los camalotales siendo muy difícil llegar con el copo de captura hasta ellas. De las restantes

Tabla 3.8: Categorización de las especies de Orthoptera según su índice de frecuencia de aparición en la laguna de conexión directa.

CONSTANTES	Frecuencia (%)
<i>Phlugis</i> sp.	100
<i>Tucayaca gracilis</i>	95
<i>Gryllidae</i>	95
<i>Cornops aquaticum</i>	90
<i>Paulinia acuminata</i>	75
<i>Scudderia</i> sp.	65
<i>Conocephalus</i> sp.	55
ACCESORIAS	
<i>Coryacris angustipennis</i>	45
<i>Marellia remipes</i>	35
<i>Metaleptea adspersa</i>	30
<i>Aleuas lineatus</i>	30
ACCIDENTALES	
<i>Dichromorpha australis</i>	20
<i>Haroldgrantia lignosa</i>	15
<i>Dichroplus elongatus</i>	15
<i>Leptysma argentina</i>	10
<i>Diponthus argentinus</i>	5
<i>Chromacris speciosa</i>	5

especies que forman este grupo, la tucura *C. angustipennis* es la que presentó mayores valores de frecuencia (45%).

Dentro de las especies accidentales fueron incluidas 4 especies de acridios y 2 especies de romaleideos.

3.3.4. Cobertura vegetal

Las especies vegetales observadas en las dos lagunas durante todo el período de trabajo se detallan en la Tabla 3.9.

Tabla 3.9: Especies vegetales registradas en las dos lagunas a lo largo de todo el período de muestreo. Las cruces indican presencia de esa macrófita en la laguna. LCDi: laguna de conexión directa; LCInd: laguna de conexión indirecta.

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE VULGAR	LCDi	LCInd
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>	Camalote	X	X
Pontederiaceae	<i>Eichhornia azurea</i>	Jacinto de agua	X	
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i>	Lechuga de agua	X	X
Graminae	<i>Paspalum repens</i>	Canutillo	X	X
Hydrocaritaceae	<i>Limnobium spongia</i>	Cucharita de agua	X	X
Polygonaceae	<i>Poligonum sp.</i>	Catay	X	X
Onagraceae	<i>Ludwigia peploides</i>	Verdolaga	X	X
Compuesta	<i>Enhydra anagrallis</i>	Falsa Ludwigia		X
Araliaceae	<i>Hydrocotile sp.</i>	Paragûita	X	X
Gramineae	<i>Panicum prionites</i>	Canutillo	X	
Cyperaceae	<i>Oxycarium cubense</i>	Oxycarium	X	X
Azollaceae	<i>Azolla filiculoides</i>	Helechito de agua	X	X
Salviniaceae	<i>Salvinia sp.</i>	Acordeón de agua	X	X
Meniantaceae	<i>Nymphoides sp.</i>	Estrella de agua	X	X
Haloragaceae	<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Cola de zorro		X
Nimphaceae	<i>Victoria cruziana</i>	Irupé	X	X
Amarantaceae	<i>Althemantera philoxeroides</i>	Lagunilla	X	X
Limnocaritaceae	<i>Hydrocleis nymphoides</i>	Amapola de agua	X	X
Commelinaceae	<i>Commelina sp.</i>	Santa Lucía	X	X
Lemnaceae	<i>Lemna sp.</i>	Lentejas de agua	X	X

A partir del análisis de las fotografías se obtuvo la proporción de las diferentes especies vegetales, donde el camalote (*E. crassipes*) alcanzó el mayor valor en todas las fechas de muestreo (Fig. 3.14).

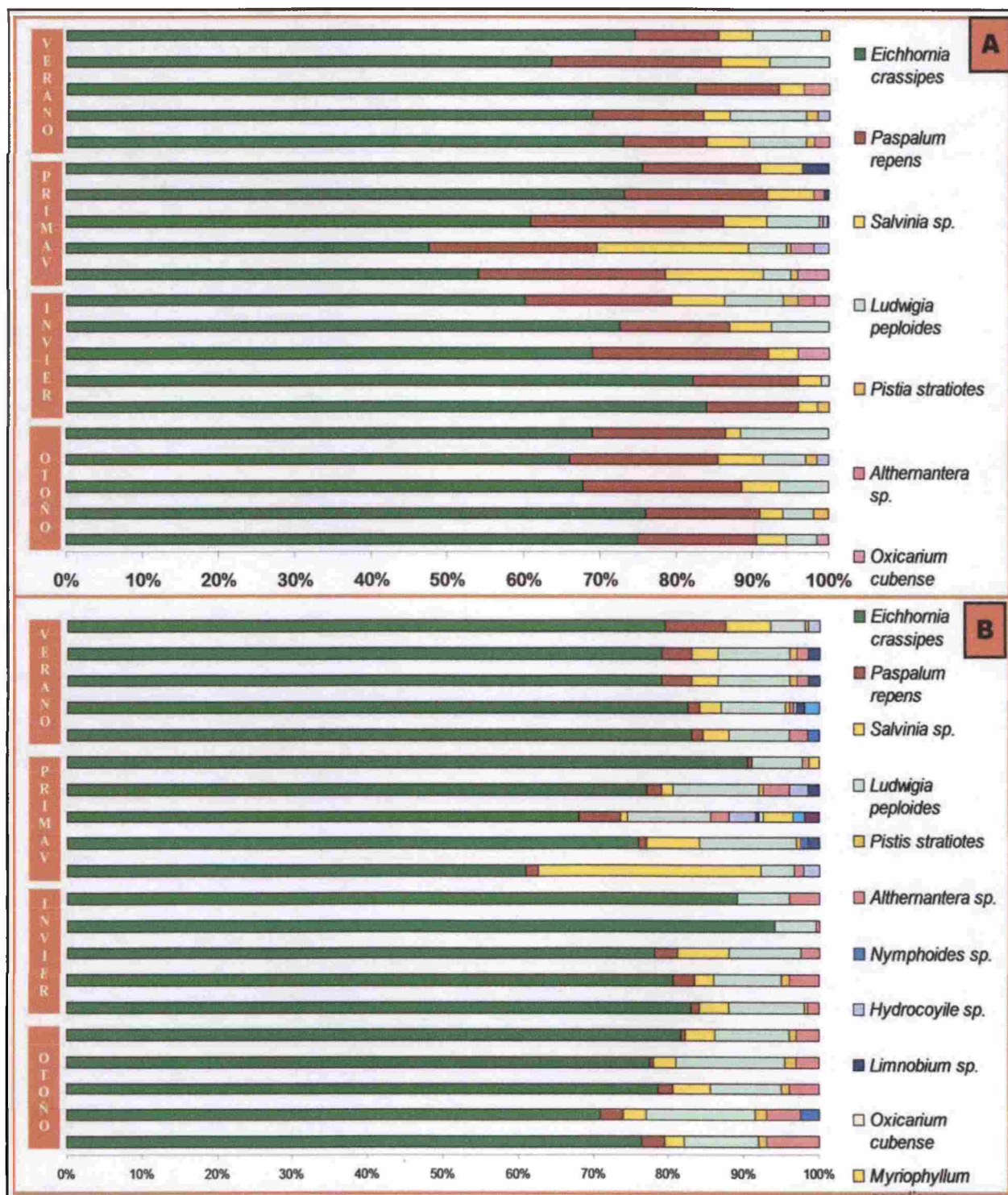


Fig. 3.14: Proporción de las macrófitas encontradas en cada fecha de muestreo y en las lagunas. A: laguna conectada permanentemente al río. B: laguna sin conexión permanente.

La riqueza vegetal fue significativamente diferente entre las dos lagunas (U de Mann-Whitney $Z = -1,984$; $p = 0,047$). También se registró una diferencia significativa en la proporción de *E. crassipes* entre los ambientes (U de Mann-Whitney $Z = -3,628$; $p \leq 0,0001$).

En la L.C.Ind, la riqueza vegetal se correlacionó positivamente con el nivel hidrométrico del río ($r = 0,630$ $p = 0,003$) y con la riqueza de Orthoptera ($r = 0,448$ $p = 0,048$). A diferencia de esto, en la laguna de conexión directa al río, no se registraron correlaciones significativas entre dichas variables.

Asimismo, en las dos lagunas, la riqueza vegetal de cada laguna se relacionó negativamente con la proporción de camalotes, (L.C.D: $r = -0,582$ $p = 0,007$ y en L.C.Ind.: $r = -0,553$ $p = 0,012$) (Fig. 3.15).

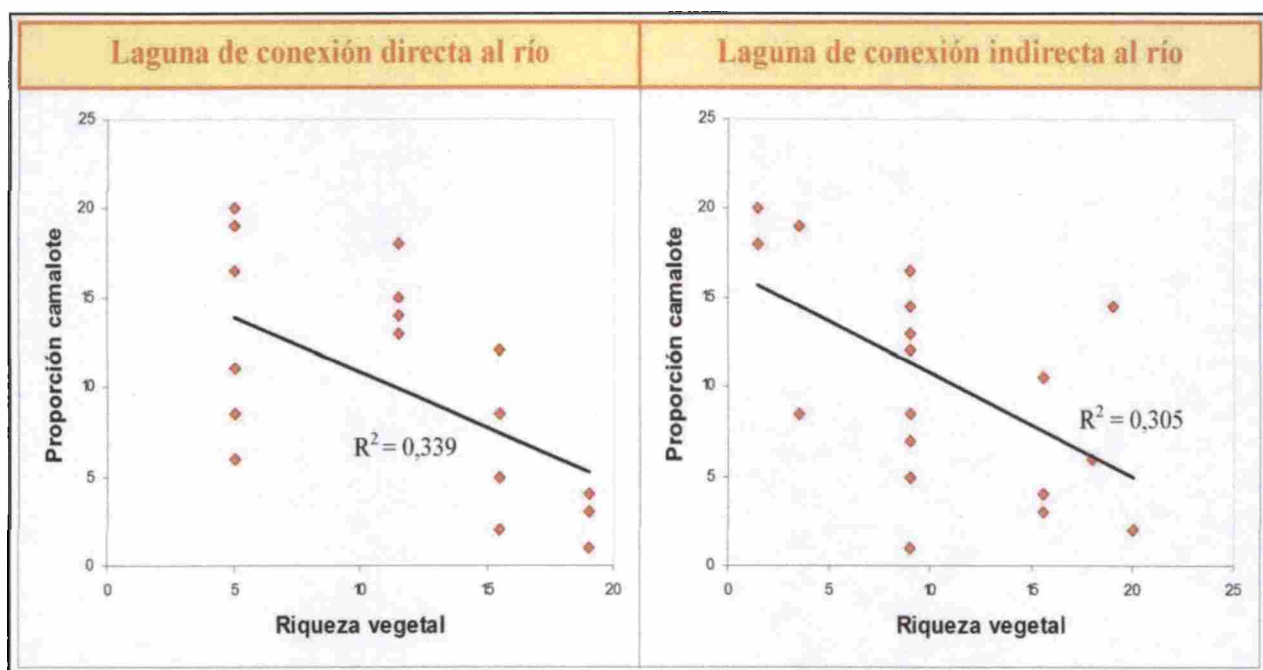


Fig. 3.15: Correlaciones entre la proporción de camalote y la riqueza vegetal de cada laguna. Se puede observar claramente la relación negativa entre ambos parámetros.

En ninguna de las dos lagunas se encontraron correlaciones significativas entre la riqueza vegetal y la abundancia de los ortópteros ($p > 0,05$).

3.3.5. Densidad de ortópteros.

En los muestreos cuantitativos obtenidos en la laguna de conexión directa, se registró la mayor densidad de Orthoptera en verano (11,8 ind/m²), luego en primavera (8 ind/m²), otoño (5,2 ind/m²) y por último en invierno (1,6 ind/m²) (Fig. 3.16).

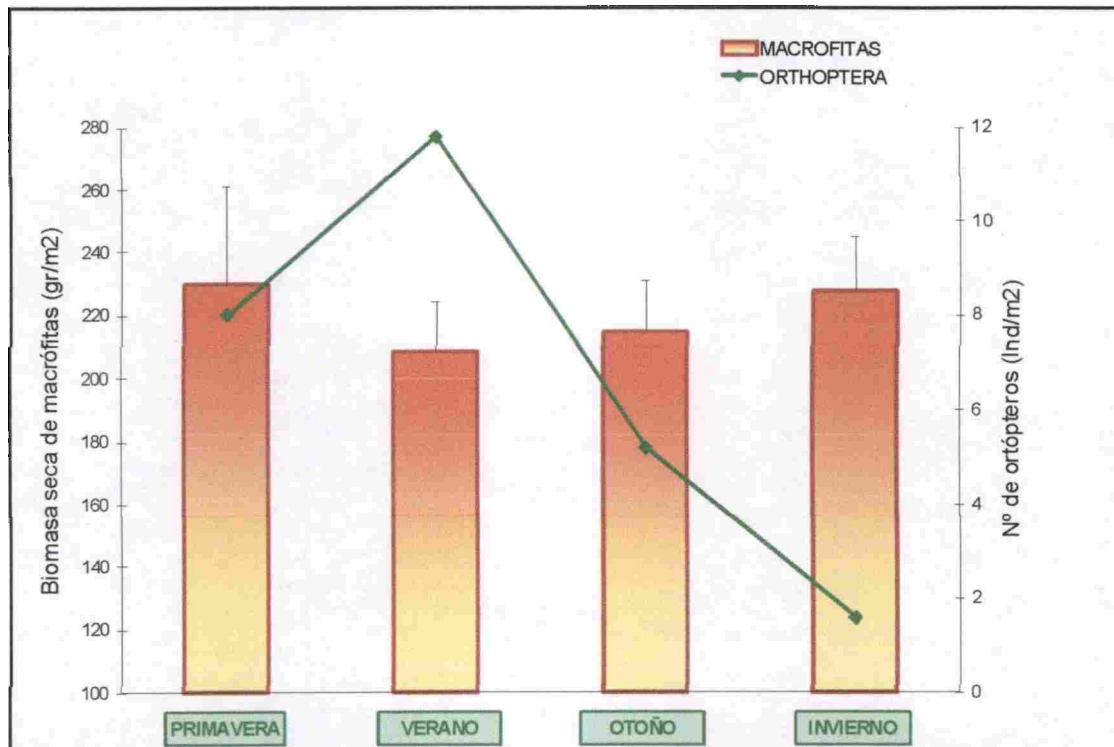


Fig. 3.16: Densidad de Orthoptera en las diferentes estaciones anuales y biomasa (en peso seco) de macrófitas.

No se registraron diferencias significativas en los valores de densidad de ortópteros entre cada estación del año. Asimismo, tampoco se obtuvieron diferencias entre la biomasa seca de macrófitas ($p > 0,05$).

No existió correlación entre el peso seco de las macrófitas (gramos de peso seco/m²) y la densidad de ortópteros en cada estación del año ($r = -0,125$; $p = 0,599$) observándose una tendencia negativa entre las dos variables analizadas (Fig. 3.17). Tampoco fue significativa la relación entre la densidad de estos insectos y la riqueza vegetal del área ($r = 0,095$; $p = 0,689$).

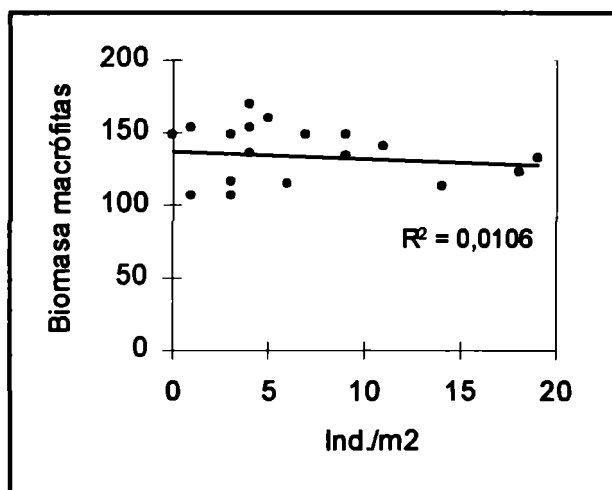


Fig. 3.17: Correlación entre la biomasa seca de macrófitas y la densidad de Orthoptera.

Se obtuvo una correlación altamente significativa entre la densidad y la riqueza de especies de individuos registrados durante los muestreos cuantitativos ($r = 0,817$; $p < 0,0001$), observándose que a medida que aumenta la riqueza de especies de ortópteros también se incrementa la densidad total.

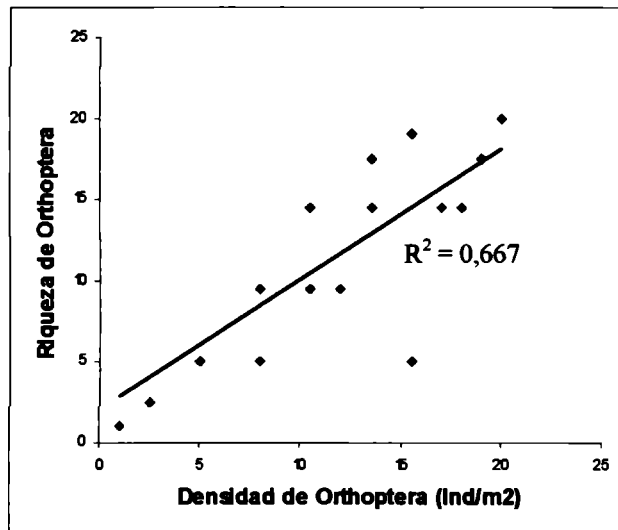


Fig. 3.18: Correlación entre la densidad y la riqueza de Orthoptera durante las distintas estaciones anuales.

3.4. Discusión

Los resultados del presente capítulo permitieron analizar en forma simultánea y comparativamente los ensambles de ortópteros de dos lagunas con distinto grado de conexión al río. Al presente, no se han registrados trabajos a nivel de comunidad para este grupo de insectos en los ambientes acuáticos de la Región Neotropical.

3.4.1. Riqueza de especies y abundancia de Orthoptera

La riqueza de especies o biodiversidad en los ortópteros está determinada por una compleja relación entre factores externos, como el clima y la vegetación, y factores internos como la dinámica poblacional (Joern, 2005; Zhong-Wei *et al.*, 2006).

Un total de 17 especies de Orthoptera fueron recolectadas a lo largo de todo el período de estudio en las dos lagunas, reconociéndose 2 familias del orden Caelifera: Acrididae y Romalieidae; y 2 familias del orden Ensifera: Tettigonidae y Gryllidae.

En base a los resultados obtenidos, solamente 7 de las 17 especies de Orthoptera encontradas sobre los camalotales se pueden considerar como especies constantes del hábitat acuático. Tres de ellas son acridios, *P. acuminata*, *C. aquaticum* y *T. gracilis*. Las dos primeras especies han sido ampliamente estudiadas para utilizarse como posibles agentes de control biológico de las malezas: *Salvinia auriculata* (Thomas, 1980; Sands y Kassulke, 1986; Vieira y Adis, 1992) y *Eichhornia crassipes* (Bennett y Zwolfer, 1969; Silveira Guido y Perkins, 1975; Hill y Oberholzer, 2000; Oberholzer y Hill, 2001; Adis y Junk, 2003), respectivamente. Por otra parte, dentro de los Ensifera, las tres especies de tetigónidos registradas: *Phlugis* sp., *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp., también fueron mencionados dentro de los insectos que habitan lugares húmedos y cercanos al agua (Nunes, 1996). Los Gryllidae registrados en este trabajo también forman parte de los ortópteros encontrados sobre plantas acuáticas flotantes junto a otros tetigónidos por otros autores (Carbonell, 1980; Albertoni *et al.*, 2007).

En relación a las comunidades de ortópteros terrestres, existen numerosos trabajos realizados al sudeste de la provincia de Buenos Aires (Cigliano *et al.*, 2000; Cigliano *et al.*, 2002; de Wysiecki *et al.*, 2004) y en el norte de la provincia de La Pampa (de Wysiecki *et al.*, 2000). Al noroeste de la provincia de Santa Fe, en Rafaela, también se cuantificó la riqueza de especies de tucuras terrestres en distintos lotes con diferentes grados de pastoreo (Beltrame *et al.*, 2004). En todos los trabajos

mencionados, la riqueza de especies de ortópteros fue mayor en comparación con este trabajo. Solamente en el estudio llevado a cabo por Torrusio *et al.* (2002) donde analizaron la diversidad, riqueza y abundancia de especies de tucuras en distintos campos con plantas nativas y exóticas, se encontró una riqueza de especies menor (15 especies) que la registrada en este estudio (17 especies).

Teniendo en cuenta lo mencionado en el párrafo anterior, y comparando la riqueza de especies encontrada en este trabajo con los datos obtenidos en distintos ambientes tanto mesofíticos y xerofíticos, se corrobora lo expuesto por Gavlas *et al.* (2007). Estos autores señalan que los ensambles de ortópteros están definidos por un gradiente de humedad, registrando los mayores valores de riqueza de especies en los ambientes con vegetación xerofítica y arbustos bajos (23 especies de ortópteros) y la menor riqueza de especies en las zonas húmedas y sistemas de charcas pequeñas con vegetación hidrófila (6 especies de ortópteros).

La riqueza de especies de insectos herbívoros está positivamente correlacionada con el área cubierta por sus plantas huéspedes (Strong, 1983). Esta idea es corroborada por Grez (1992) que encontró un menor número de insectos en los parches con menor número de especies, llegando a la conclusión de que el número de especies de insectos encontrados en un área es independiente de la heterogeneidad del hábitat.

En este trabajo, no se observó el mismo patrón general en las dos lagunas con respecto a la riqueza vegetal. En la laguna de conexión indirecta al río se obtuvo una correlación significativa entre la heterogeneidad de hábitat (riqueza vegetal) y riqueza de especies de ortópteros, situación que no se observó en la laguna de conexión directa al río, infiriendo la gran importancia de la conectividad de las lagunas con el cauce principal. Por lo expuesto anteriormente, se debe rechazar la primera hipótesis, en la cual se planteaba que a mayor riqueza vegetal mayor sería la riqueza de Orthoptera.

La relación positiva entre la riqueza específica de insectos herbívoros y la riqueza de plantas sugiere, que un aumento en la disponibilidad de alimento aumenta el número de especies que existen localmente. De la misma forma, es importante señalar que la calidad de las plantas también influye en la abundancia de las poblaciones (Otte, 1997; Evans, 1988; Joern, 2005; Branson y Sword, 2009).

Los resultados obtenidos por Mariottini (2009) en la dinámica poblacional de tucuras terrestres en el partido de Laprida (provincia de Buenos Aires), demostraron que los sitios con mayor riqueza vegetal soportaron una mayor riqueza de acridios. Esto puede deberse a que estos ambientes poseen una mayor heterogeneidad espacial,

incrementándose la cantidad y disponibilidad de nichos para las especies (Báldi y Kisbenedek, 1997; Zhang y Jiang, 1997).

La relación positiva entre el número de especies de plantas y especies de acridios también fue señalada en otras regiones. Evans (1988) reportó una correlación positiva entre la riqueza de plantas y la de acridios en pastizales de pastos altos en Kansas, USA. Fielding y Brusven (1995) también encontraron una correlación positiva entre la riqueza de plantas y la de acridios en el sur de Idaho, USA. No obstante, es importante destacar que la riqueza de plantas no sea la única variable para definir una comunidad vegetal, ya que diferentes sitios con valores similares de riqueza de plantas pero diferente composición, pueden representar diferentes comunidades vegetales y, por lo tanto, equivalen a diferentes recursos alimenticios para los insectos (Kemp *et al.*, 2002).

Las especies de Orthoptera que pueden desarrollarse y vivir sobre las plantas acuáticas, o aquellas que poseen un alto grado de dependencia con ellas, deben estar altamente adaptadas a vivir en condiciones de humedad elevada para evitar la mortalidad por hongos y bacterias y respirar el aire atmosférico retenido en las burbujas durante la inmersión (Bentos-Pereira y Lorier, 1991). Según los índices utilizados en el trabajo de dichas autoras (ensanchamiento de tibias posteriores, índice de achatamiento, etc), *C. aquaticum* y *P. acuminata* se pueden considerar como las especies “más acuáticas” registradas. Corroborando esta información, dichas especies de acridios fueron catalogadas en este trabajo como “*constantes*” sobre los camalotales del río Paraná Medio. Asimismo, Bentos-Pereira y Lorier (1991) mencionan que el leptismino *T. gracilis* es una especie que incursiona frecuentemente los ambientes acuáticos; pero en este trabajo se registró una gran abundancia de esta tucura, situándose dentro de las especies *constantes* que se encuentran entre la vegetación acuática del área estudiada.

Si bien podemos observar diferencias en el trabajo de Bentos-Pereira y Lorier (1991) en cuanto al “ranking” de especies acuáticas, semiacuáticas y terrestres, esto se debe a que el grado de adaptación al medio acuático se basa fundamentalmente en la flexibilidad de las escalas con que se trabaja; pero indudablemente las especies más adaptadas son *M. remipes*, *P. acuminata* y *C. aquaticum*. Además, mencionan otras especies de acridios como por ejemplo, *Tetrataenia surinama* y *Mastusia quadricarinata*, no registradas en nuestra área, que seguirían en orden decreciente en cuanto a las adaptaciones morfológicas y fisiológicas al medio acuático.

Un tema a destacar muy importante, fue la baja abundancia registrada de *M. remipes* en los ambientes estudiados. Si bien ya se mencionó que es una de las especies de ortóptero más adaptadas al medio acuático (Uvarov, 1929; Carbonell, 1957; Bentos-Pereira y Lorier, 1991), solamente se pudieron recolectar 30 individuos durante todo el trabajo de campo. Esta situación puede deberse a que este acridio se encuentra íntimamente relacionado con *Hydrocleis nymphoides* (Butomaceae), una planta acuática perenne, estolonífera y flotante, que crece en aguas tranquilas y limpias (Carbonell y Arrillaga, 1958), que no fue encontrada muy frecuentemente en los ambientes estudiados. Debido a la carga de sedimentos suspendidos, la exposición a los vientos y la dinámica hidrosedimentológica de las lagunas estudiadas, probablemente no sean un hábitat favorable para el desarrollo de *H. nymphoides*.

Los resultados de este trabajo en relación a las especies de Orthoptera dominantes coincide con lo planteado por Beltrame *et al.* (2002) en estudios realizados sobre tucuras terrestres del oeste de Santa Fe y centro este de Córdoba, donde plantea que las comunidades están compuestas por unas pocas especies dominantes y muchas poco frecuentes, representadas por escasos individuos. La estructura de las comunidades suele cambiar según las poblaciones aumenten o disminuyan en número, sin embargo generalmente, las especies dominantes tienden a no modificarse de un año a otro (Capinera, 1987).

Utilizando otra terminología, Hanski (1982) menciona que las especies pueden ser denominadas *especies núcleos* en contraposición de las *especies satélites*, siendo estas últimas las menos frecuentes. Tendiendo en cuenta esto, se podría decir que se registraron 7 “*especies núcleo*” de Orthoptera que se encuentran sobre los camalotales, y el resto de las tucuras y tetigónidos serían consideradas *especies satélites* del ambiente estudiado.

Existen dos hipótesis que mencionan que la riqueza de especies y la abundancia covarían positivamente. Una de ellas, la Hipótesis de Limitación de Energía (ELH), predice que la riqueza de especies aumenta en función de la abundancia, mientras que la Hipótesis de Limitación de Nicho (NLH) tiene una visión opuesta, asumiendo que la abundancia es limitada por el número de especies de un determinado hábitat. Siguiendo dichas teorías, Romanuk y Kolasa (2002) estudiaron las comunidades acuáticas que viven en pozones rocosos u hoyas y llegaron a la conclusión que solamente en bajas

abundancias se producían las predicciones de ELH y NLH; ya que en abundancias intermedias no hubo ninguna relación entre dichos parámetros, y a altas abundancias obtuvieron una relación negativa entre la riqueza de especies y la abundancia. Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente, en los resultados de esta tesis, se observó una altísima correlación entre la abundancia y riqueza de ortópteros ($r = 0,795$; $p < 0.0001$), afirmando que dichos parámetros covarían positivamente en las lagunas estudiadas. Esto demuestra que en los ambientes estudiados, no existiría una limitación ni del nicho (Hipótesis de Limitación de Nicho), ni de energía (Hipótesis de limitación de Energía).

El nivel hidrométrico del río fue la variable con mayor incidencia en las variaciones de abundancia y riqueza de especies de Orthoptera. En las dos lagunas estudiadas, se obtuvieron los valores más altos de riqueza y abundancia de Orthoptera cuando el nivel hidrométrico del río Paraná fue máximo.

El efecto del régimen de pulso ha sido mencionado también para otros Orthoptera de la Amazonia Central, en la planicie del río Amazonas-Solimões (Nunes, 1989, 1996; Nunes y Adis, 1992; Nunes *et al.*, 1992; Nunes *et al.*, 2005; Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992).

En poblaciones de *P. acuminata* (Pauliniidae) se observó que en aguas altas las proporciones de ninfas y adultos eran superiores que durante aguas bajas. Esto se debe a que las plantas huéspedes, *Pistia stratiotes* y *Salvinia auriculata*, dominantes en aguas altas, fueron desplazadas por *Paspalum repens* y *Echinochloa polystachya* en aguas bajas (Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992).

Otro acridio con una adaptación al nivel hidrométrico es *Stenacris fissicauda fissicauda*, donde los picos de mayor abundancia de ninfas coincide con el período de aguas altas donde hay mayor disponibilidad de la planta huésped, mientras que la mayor proporción de adultos, se da en el período de aguas bajas del río Solimões, cuando la planta huésped disminuye considerablemente su cobertura (Nunes *et al.*, 1992; Vieira y Adis, 1992).

En *P. teres*, el nivel del agua ejerció un efecto indirecto sobre la población debido a que también reguló la abundancia de las macrófitas, determinando de esta manera la abundancia de una gran variedad de poblaciones de herbívoros que son presas de este tetigónido (Nunes, 1996; Nunes *et al.*, 2005).

En relación al nivel hidrométrico del río Paraná, se observó que durante la fase de estiaje, no se encontró una mayor abundancia de ortópteros en la laguna de conexión

indirecta como se esperaba, por lo que se rechaza la segunda hipótesis, la cual planteaba que a menor valor del nivel hidrométrico, mayor sería la abundancia de estos insectos en la laguna sin conexión permanente debido a la formación de grandes masas vegetales, pudiendo favorecer el asentamiento de los ortópteros.

En relación a la tercera hipótesis formulada, se determinó que el ensamble de Orthoptera registrado a lo largo de todo el período de estudio fue similar en las dos lagunas aunque las diferentes especies presentaron distintas abundancias, por lo cual la hipótesis planteada no puede ser aceptada.

3.4.2. Densidad de Orthoptera

Los datos obtenidos en este trabajo permitieron conocer las densidades de Orthoptera que se encuentran asociadas a los camalotales, que hasta el momento no se conocían para la zona de estudio.

El mayor valor de densidad de los ortópteros se registró en el verano ($X: 11,8$ individuos/m²). Este valor es muy bajo en comparación con lo registrado en otras poblaciones de tucuras acuáticas estudiadas en Brasil, como por ejemplo *P. acuminata* con 22 ind/m² sobre *S. auriculata* y *P. stratiotes*; o para *C. aquaticum* con 33 ind/m² en plantas de *E. crassipes* (Viera y Adis, 1992, Adis y Junk, 2003). Mayores diferencias se registraron para el acridio *P. acuminata* en el río Zambezi (Zimbabwe) donde llegaron a capturar 45-54 ind/m² (Sand y Kassulke, 1986). Estas diferencias en las densidades podrían deberse a las diferencias en el clima, latitud y vegetación acuática presente en cada lugar.

No se registraron correlaciones significativas entre la densidad de Orthoptera con la biomasa de macrófitas acuáticas, ni con la riqueza específica de plantas. Una tendencia similar fue registrada por Mariottini (2009) en tucuras terrestres, donde observó una tendencia negativa entre la riqueza de plantas y la densidad de acridios en el partido de Laprida.

En relación a las tucuras terrestres, Kemp (1990) indica que la densidad de los insectos de un área específica es función de la topografía, del tipo de suelo y de la vegetación. Con respecto a este último factor, Fielding y Brusven (1995) indican que las comunidades de acridios de áreas dominadas por vegetación anual exhiben altas

densidades y baja diversidad, y los ensambles de acridios de áreas con mayor proporción de pastos perennes exhiben una mayor diversidad y una menor densidad.

En síntesis, las comunidades vegetales proveen la estructura sobre la cual los Orthoptera desarrollan sus actividades, y a su vez determinan la disponibilidad y distribución de los recursos requeridos por estos insectos (Joern *et al.*, 1996). Las alteraciones temporales de las comunidades vegetales (biomasa, estructura, diversidad) por algún disturbio afectan la distribución, densidad, abundancia y composición específica de las comunidades de tucuras y tetigónidos presentes (Evans, 1988; Kemp, 1992a, 1992b; Cigliano *et al.*, 1995a, Cigliano *et al.*, 2000; Branson, 2006; Branson y Sword, 2009).

3.4.3. Riqueza vegetal

La vegetación acuática del valle aluvial del río Paraná Medio es variada y abundante, destacándose las siguientes especies: *E. crassipes*, *P. stratiotes*, *Salvinia* sp., *Azolla* sp. y los “canutillos”, gramíneas de los géneros *Paspalum*, *Panicum* y *Echinochloa*, las que se encuentran en mayor o menor medida en casi la totalidad de los ambientes leníticos de la zona (Bayo *et al.*, 1981).

Los resultados de esta investigación revelaron que la mayor biomasa vegetal de las lagunas estudiadas mediante muestreos estacionales, correspondió a *E. crassipes*. Esto concuerda con los datos obtenidos por Marta (1977) y Bayo *et al.* (1981) donde mencionan a esta macrófitas, junto a los canutillos, como los dominantes en las lagunas del río Paraná Medio. También señalan que las demás especies de macrófitas, normalmente acompañan al camalotal, pero comparativamente representan una biomasa poco significativa al igual que su cobertura.

El régimen hidrométrico es el factor determinante de la vegetación en la planicie de inundación de los ríos Paraná (Casco, 2003; Neiff, 1979, 1990 a y b, 1999; Neiff *et al.*, 2001) y Amazonas (Junk, 1970; Junk y Piedade, 1993, 1997; Piedade y Junk, 2000; Parolin *et al.*, 2004), generando en las macrófitas adaptaciones morfológicas y anatómicas, ecofenos de fases de inundación o sequía, y regulando la abundancia y distribución de las mismas, las que a su vez constituyen el hábitat y el recurso alimenticio de los insectos herbívoros.

Casanova y Brock (2000) observaron que la frecuencia y duración de las inundaciones son atributos importantes que afectan a la comunidad vegetal. Estas variaciones en el nivel hidrométrico del agua pueden influir en el crecimiento y supervivencia de las plantas (Seabloom *et al.*, 2001). Por su parte, Maltchik *et al.* (2007) demostraron en estudios realizados en el sur de Brasil, que tanto la dominancia, composición y biomasa de las macrófitas registradas en el río Guari, fueron diferentes a pesar de haberse efectuado pequeños cambios en el nivel hidrométrico (40 cm).

El rango de variación del nivel del agua durante las distintas fases del nivel hidrométrico (inundación y sequía) determina la naturaleza del cambio que ocurre en la comunidad de plantas acuáticas. Van der Valk (2005) sugiere que pequeñas variaciones hidrológicas (menos de 50 cm) pueden cambiar las especies dominantes; mientras que variaciones hidrométricas mayores (más de 150 cm) modificarían la composición de especies vegetales de un determinado lugar. Contrariamente, en este trabajo el rango de variación del nivel hidrométrico (3,92 m) fue mayor a lo expuesto por dicho autor, pero no hubo un cambio en la dominancia vegetal, siendo *E. crassipes* la macrófita más abundante.

Acerca de la riqueza vegetal estudiada en las dos lagunas de distinta conectividad, se advirtió un cambio en la composición de macrófitas a lo largo del año. Se obtuvieron diferencias significativas en la riqueza de especies vegetales entre las dos lagunas estudiadas (p : 0,047). Es interesante resaltar que en la laguna conectada permanentemente con el río, se obtuvieron los mayores valores que riqueza vegetal cuando el nivel hidrométrico fue inferior a 2 metros (fase de estiaje). Contrariamente, en la laguna sin conexión permanente, se registraron los valores más bajos de riqueza vegetal durante dicho período. Por lo tanto, se puede inferir que las variaciones en el nivel hidrométrico (macrofactor) afecta de diferente manera a la riqueza de especies vegetales según la conectividad que tenga la laguna con el cauce del río.

ESPECIES CONSTANTES DE ORTÓPTEROS



Fig. 3.19: Adulto de *Cornops aquaticum* sobre la lámina (A) y en el pecíolo (B) de *Eichhornia crassipes*, posición frecuentemente utilizada durante los meses más fríos.



Fig. 3.20: Ninfa del cuarto estadio de *C. aquaticum*.



Fig. 2.21: Adultos con diferente coloración de *Tucayaca gracilis*.

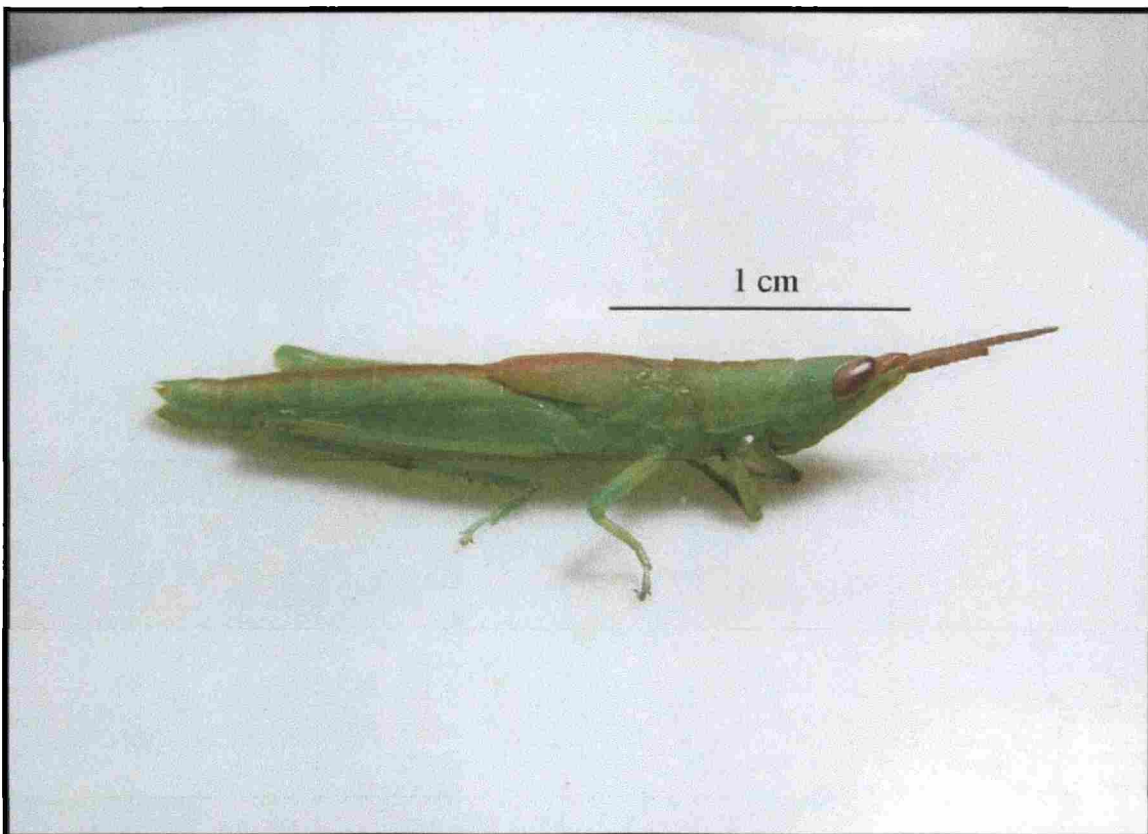


Fig. 3.22: Ninfa del 4° estadio de *T. gracilis*.



Fig. 3.23: Adulto macho de *Paulinia acuminata* (vista lateral).



Fig. 3.24: Adultos de *P. acuminata* (vista dorsal). A: macróptera; B: micróptera.

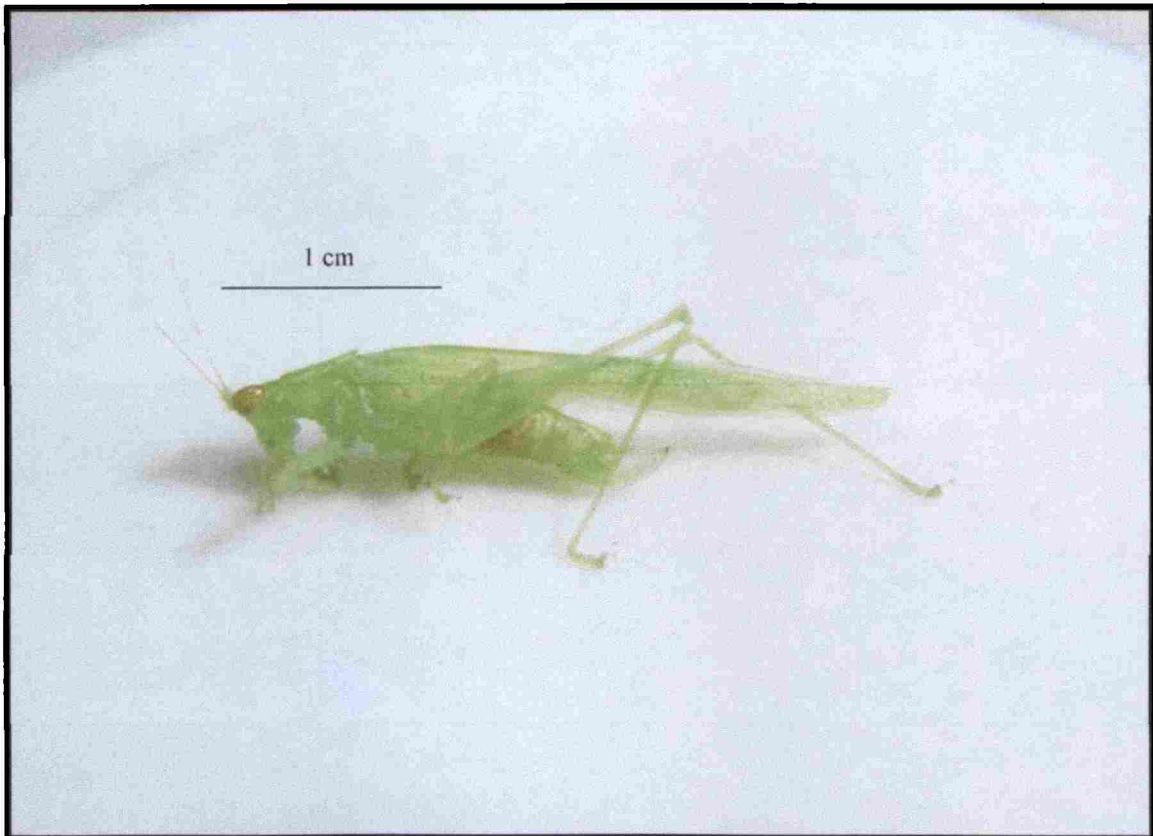


Fig. 3.25: Adulto hembra de *Phlugis* sp. (vista lateral).

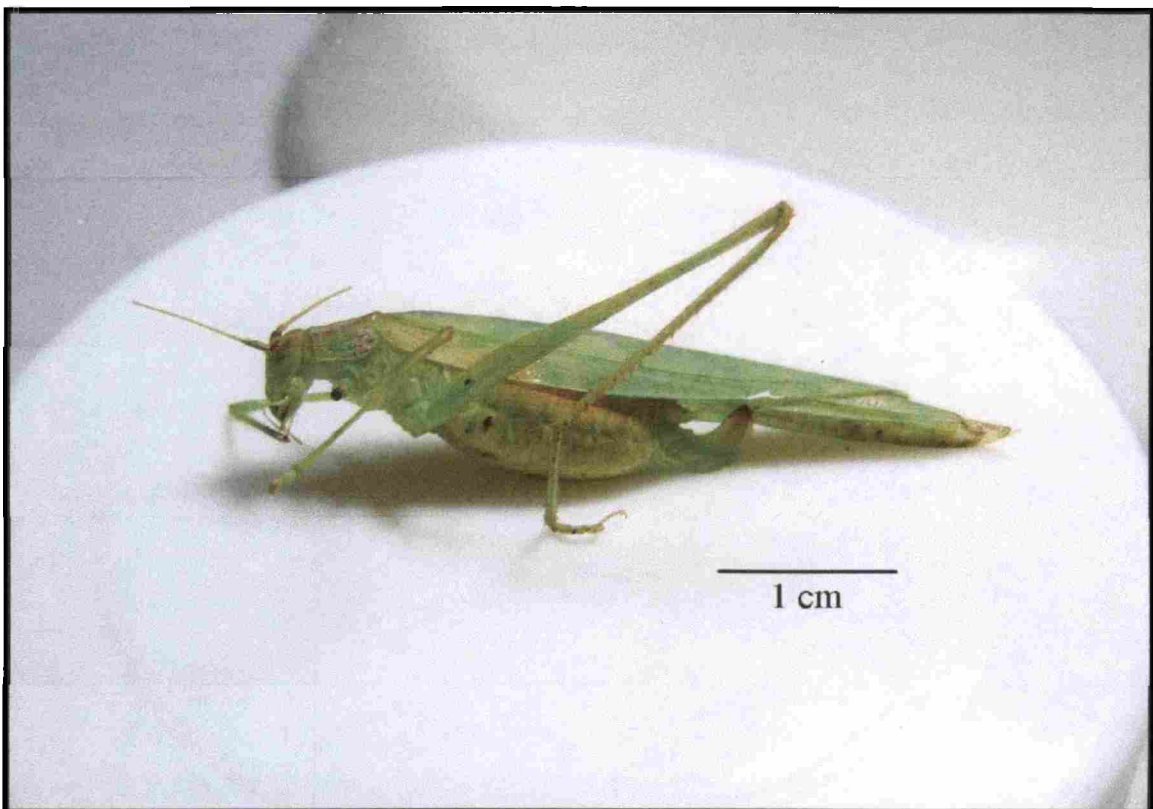


Fig. 2.26: Adulto hembra de *Scudderia* sp. (vista lateral)



Fig. 3.27: Adulto de *Scudderia* sp. evidenciando el mimetismo característico de los tetigónidos sobre las hojas de *Ludwigia peploides* (verdolaga)

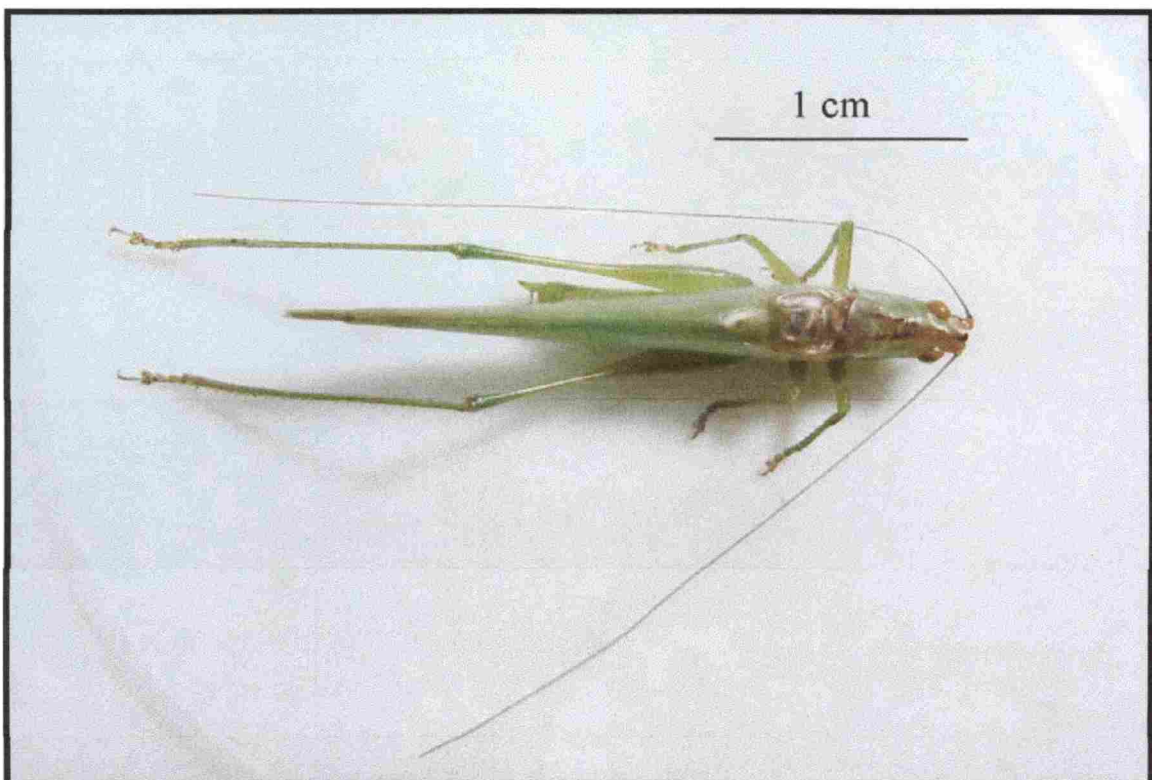


Fig. 3.28: Adulto macho de *Conocephalus* sp. (vista dorsal).

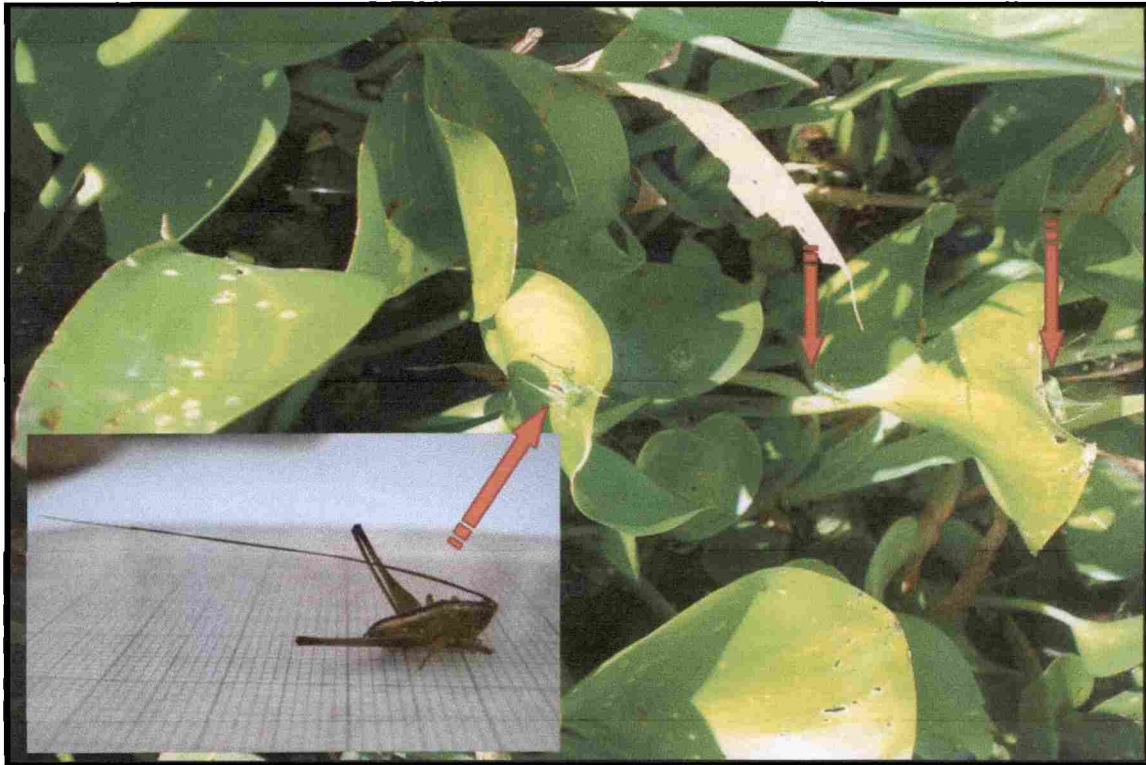


Fig. 3.29: Ninfas de *Conocephalus* sp. sobre las hojas de los camalotes (*E. crassipes*).

ESPECIES ACCESORIAS Y ACCIDENTALES DE ORTÓPTEROS



Fig. 3.30: Adultos macho y hembra de *Coryacris angustipennis* en cópula.

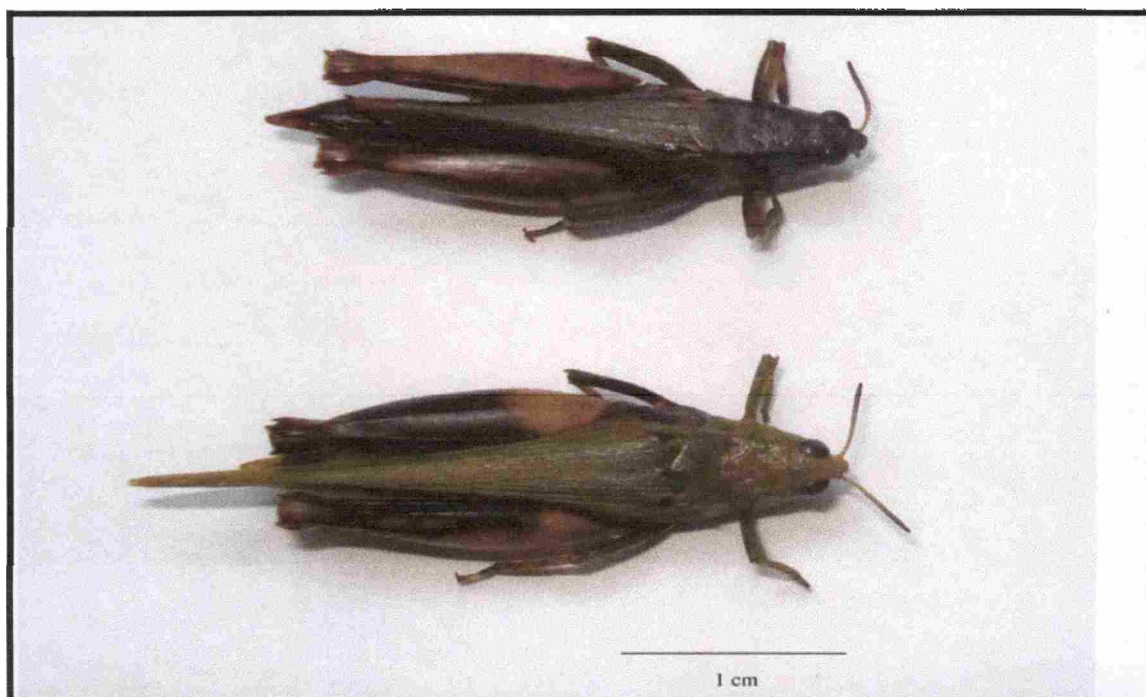


Fig. 3.31: Adultos micróptero y macróptero de *Marellia remipes* (vista dorsal). También se puede observar las diferentes coloraciones de esta especie.



Fig. 3.32: Adulto de *M. remipes* (vista lateral)



Fig. 3.33: Adultos de *Aleuas lineatus* (vista lateral).

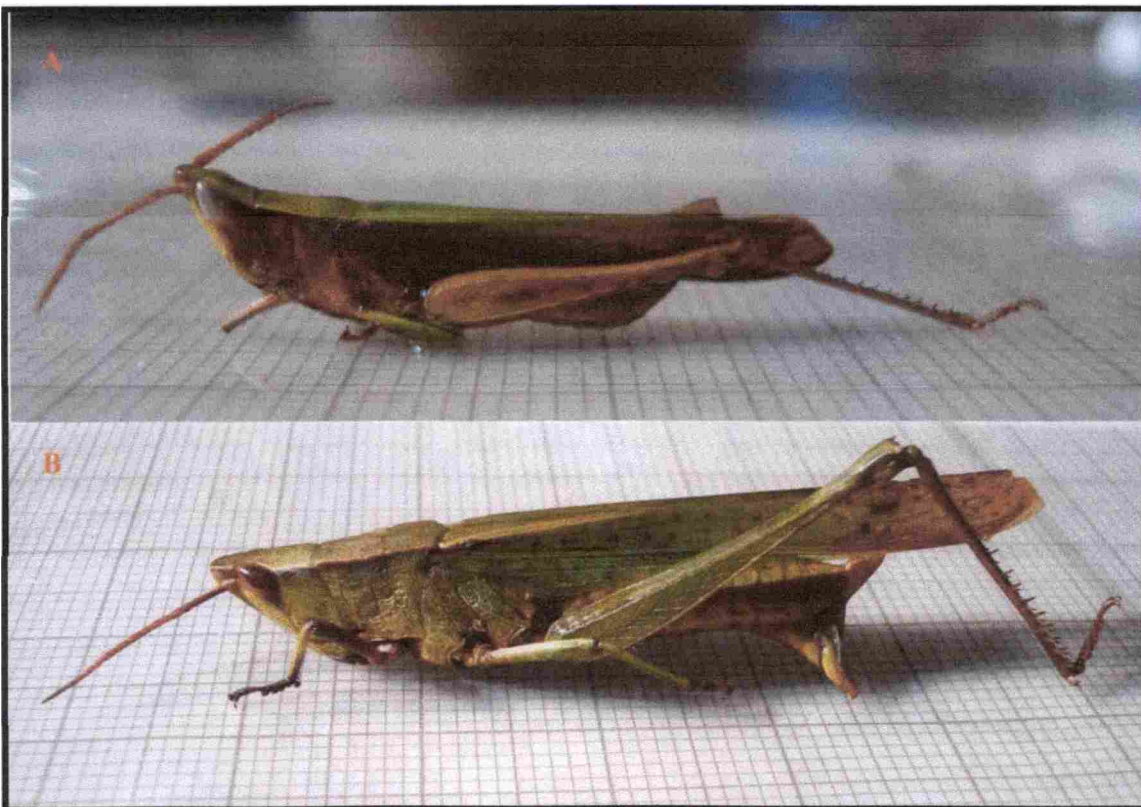


Fig. 3.34: Adultos de *Metaleptea adspersa* (vista lateral). A: macho, B: hembra.



Fig. 3.35: Adulto de *Haroldgrantia lignosa* entre las hojas secas de los camalotes de la laguna de conexión indirecta.



Fig. 3.36: Adulto de *Diponthus argentinus* (vista lateral).



Fig. 3.37: Hembra (derecha) y macho (izquierda) adultos de *Dichroplus elongatus*.



Fig. 4.38: Hembra (izquierda) y macho (derecha) adultos de *Chromacris speciosa*.

CAPÍTULO II:

ESTRUCTURA DE EDADES DE LA COMUNIDAD DE ORTHOPTERA ASOCIADOS A LOS CAMALOTALES.



4.1. Introducción

Las poblaciones de insectos son el producto del potencial biótico de sus individuos expresados en la medida que la resistencia ambiental lo permite (Chapman, 1931). Esta idea puede ser aceptada si reconocemos como componentes del ambiente a los indicados por Andrewartha y Birch (1954): clima, alimento, otros organismos (incluyendo a individuos de la misma y de otra especie y organismos capaces de producir enfermedades) y el lugar donde viven.

Las tucuras presentan ciertas características que facilitan los estudios poblacionales, que permiten comprender los patrones generales que regulan las poblaciones de los insectos herbívoros. Debido a que son hemimetábolos, estos insectos no sufren drásticos cambios de comportamiento durante la ontogenia, y por el tamaño del cuerpo son relativamente fáciles de observar y tomar mediciones; sumado a esto, sus poblaciones son abundantes y las densidades pueden variar considerablemente en tiempo y espacio (Belovsky y Joern, 1995).

La estructura poblacional de los ortópteros está condicionada por diversos factores, tanto bióticos como abióticos. Dentro de los factores bióticos se destacan la presencia de predadores, parasitoides y agentes entomopatógenos (De Santis, 1995; Lange 1998, 1999; Lange y Cigliano, 2005). Un ejemplo de esto se observa en el trabajo llevado a cabo por Luiselli *et al.* (2002) en la provincia de Santa Fe, donde obtuvieron que las ninfas menores (estadio I, II y III) se encontraban en mayor abundancia que las ninfas mayores (estadio IV, V y VI), comprobando el efecto negativo que tienen los depredadores durante el desarrollo del estadio ninfal.

En relación a los factores abióticos, existen varios factores externos que pueden influir en el tiempo de desarrollo y el número de estadios ninfales en los insectos. Entre los principales se encuentran la insolación anual, el fotoperíodo, la temperatura y la precipitación. Distintos trabajos mencionan que el fotoperíodo sería el factor que mayor incidencia tiene en los ciclos vitales estacionales (Nylin y Gotthard, 1998; Taniguchi y Tomioka, 2003). Sin embargo, para otros autores (Omkar 2002; Roy *et al.*, 2002, Piesik, 2006), la temperatura es el principal factor que influye en la tasa de desarrollo de los insectos y determina todas las funciones biológicas (Samietz *et al.*, 2005). Con respecto al acridio *C. aquaticum*, se encontró que existe variación en la cantidad de estadios y tiempo de desarrollo según la temperatura y/o fotoperíodo a las que son expuestas las ninfas (Lhano, 2002; Adis *et al.*, 2004; Franceschini, 2008).

Las variables climáticas que ejercen mayor influencia sobre las poblaciones de acridios pueden ser diferentes según la especie en cuestión; por ejemplo en poblaciones de Gomphocerinae, hay distintas variables climáticas relacionadas con cada especie. En *Euthystira bracyptera*, las de mayor incidencia son la radiación solar y las precipitaciones, en *Stenobothrus lineatus*, la temperatura promedio y las precipitaciones y en *Gomphocerus rufus* son importantes las tres variables mencionadas, siendo la estructura poblacional diferente en cada una de las especies (Köhler *et al.*, 1999).

Las fluctuaciones en el nivel hidrométrico de grandes ríos con llanura aluvial como el río Paraná, constituyen el macrofactor más importante para explicar la riqueza, distribución y abundancia de los organismos (Junk, 1970; Bonetto, 1975; Junk y Howard-Williams, 1984). Las oscilaciones en el nivel hidrométrico, las cuales son características de las zonas inundables, influyen de diferentes maneras sobre las poblaciones de ortópteros que las habitan. Estos insectos desarrollan estrategias de reproducción, oviposición y alimentación para poder sobrevivir a dichas fluctuaciones (Junk *et al.*, 1989).

Además de los factores bióticos y abióticos mencionados con anterioridad, existen factores intrínsecos de la población, que actúan de manera densodependiente, regulando el tamaño y los parámetros reproductivos de la misma (Belovsky y Joern, 1995; Capuchino, 1995; Myers y Rothman, 1995).

Por lo tanto, la dinámica de poblaciones se ocupa del estudio de los cambios que sufren las poblaciones biológicas en cuanto a tamaño, estructura de edad, sexo y otros parámetros que las definen, así como de los factores que causan esos cambios y los mecanismos por los que se producen (Scholwalter, 2006).

En la provincia de Santa Fe, son varias las especies de tucuras terrestres que coexisten y tienen distintos ciclos anuales, con diversos estados de desarrollo simultáneamente (Lieberman, 1963; Luiselli *et al.*, 2002). Campodónico (1971) relacionó el tipo de diapausa con la presencia simultánea de ninfas y adultos de especies de *Dichroplus*, clasificando a *D. conspersus* y *D. elongatus*, como insectos de diapausa embrionaria facultativa, que implica dos generaciones anuales (bivoltinas); mientras que *D. pratensis* y *D. vittatus* presentaron una diapausa embrionaria obligatoria, es decir con una sola generación anual (univoltinas) y aparición más tardía en la primavera. Esta última categoría incluyó también, en coincidencia con Liebermann (1961) a *Rhammatocerus pictus*, que ha provocado fuertes ataques en la zona de Rafaela, provincia de Santa Fe.

Analizando de un modo general el ciclo de vida de los Orthoptera, se puede observar un período de detenimiento en el desarrollo de los huevos cuando las condiciones climáticas son adversas, llamado diapausa, que se asocia con el período invernal o sequías estacionales (COPR, 1982). Cuando se revierten dichas condiciones emergen las ninfas. El conocimiento de la duración del período embrionario, ninfal e imaginal de las distintas especies permite planificar medidas de control de la plaga (Campodónico, 1971).

Existen distintos patrones de historia de vida entre los ortópteros dependiendo de la región donde se encuentran. La mayoría de las tucuras de Norteamérica pasan el invierno en fase de huevo, eclosionan en la primavera siguiente, y crecen y se reproducen en el verano y principios de otoño. En este modelo expuesto, la etapa del huevo exhibe una diapausa prolongada, y es típica de los climas templados o continentales (Uvarov, 1977).

Squietier y Capinera (2002) mencionan que existirían por lo menos 3 variantes de este modelo que propone una diapausa en el huevo. La primera variante se da cuando el calor no es suficiente para completar el desarrollo durante el primer año de los ortópteros, y las ninfas hibernan durante el primer invierno, requiriendo así dos años para completar el ciclo de vida. Este patrón se observa a altas latitudes en la hemisferio Norte. La segunda variante ocurre cuando los huevos no eclosionan después del primer invierno, eclosionando en la segunda primavera. La tercera variante se da en las latitudes meridionales, donde la duración del tiempo cálido permite a los ortópteros completar dos o más generaciones cada año, con una diapausa que ocurre solamente en el invierno.

En contraste con el modelo anteriormente expuesto, hay ciertas especies de Orthoptera que pasan el invierno como ninfas mayores o como adultos jóvenes, madurando en primavera y reproduciéndose durante el verano. Los huevos de tales tucuras carecen de diapausa, eclosionando el mismo año que son depositados. Tales especies ocurren en distintas latitudes, no siendo un componente frecuente de la mayoría de los ensambles de tucuras norteamericanas. En la región pampeana *Laplatacris dispar* presenta este tipo de diapausa (Sánchez y Liljesthröm, 1986).

Según Capuchino (1995) y Hunter (1995), los insectos herbívoros que no exhiben explosiones demográficas (“outbreak”) son los más abundantes, sin embargo en general existen pocos estudios ecológicos sobre estas poblaciones; asimismo, Lockwood (1997) advierte la complejidad que implica el concepto de explosión

demográfica y poder definir si una especie presenta o no esa condición. De acuerdo a Lockwood (1998) y Samways y Lockwood (1998) una población es considerada plaga si la densidad de sus individuos es suficiente como para poner en riesgo y causar un daño apreciable en la vegetación; la importancia del daño está dada por el valor económico, estético, cultural, etc. que tiene dicho recurso para el sistema que está siendo estudiado.

En este trabajo se estudiaron y compararon las estructuras de edades de Orthoptera asociados a macrófitas en las dos lagunas ya descritas en el apartado de área de estudio. En la bibliografía consultada no se ha encontrado ningún antecedente que mencione este tipo de estudio de manera simultánea en los Orthoptera, tanto Caelifera y Ensifera, que se asocian a las plantas acuáticas.

Retomando la clasificación realizada en el capítulo 1, donde las distintas especies de Orthoptera se catalogaron por su constancia, se analizará la estructura de edades de las especies constantes (más del 50%). Además, se realizará un análisis poblacional de las especies accesorias solamente cuando los datos sean suficientes. En cuanto a las especies accidentales, únicamente se mencionan algunos datos referentes a su aparición, por poseer poca información de las mismas.

A fin de evaluar si existe movilidad de los ortópteros acuáticos y los de tierra firme, se realizaron muestreos terrestres en la zona circundante de las lagunas en estudio.

Finalmente, teniendo en cuenta que *Cornops aquaticum* es el acridio de mayor abundancia, se realizaron experimentalmente crías a distintos fotoperíodos y temperaturas a fin de observar la incidencia de dichas variables en el desarrollo ninfal del mismo.

En base a todo lo expuesto anteriormente, en este capítulo se plantearon las siguientes hipótesis:

1. La estructura de edades de las poblaciones de Orthoptera asociadas a macrófitas acuáticas son similares en las dos lagunas de distinto grado de conectividad.
2. La estructura de edades y la dinámica poblacional de las especies dominantes de Orthoptera asociadas a los camalotales están íntimamente relacionados con el nivel hidrométrico del río.

Para contrastar las hipótesis se han planteado los siguientes objetivos:

1. Estudiar comparativamente la estructura de edades de cada una de las poblaciones de Orthoptera registradas en las dos lagunas pertenecientes a la llanura aluvial de río Paraná Medio.
2. Analizar las estructuras de edades de los diferentes Orthoptera y su relación con las variables climáticas de la zona de estudio.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Metodología de campo.

Para llevar a cabo el estudio poblacional de los ortópteros asociados a macrófitas se utilizó la misma metodología descrita en el capítulo 1. Además de los muestreos acuáticos, se llevaron a cabo muestreos terrestres en las orillas de las dos lagunas. Para ello, se realizaron 100 golpes de red y se capturaron los individuos colectados.

Las muestras obtenidas se llevaron al laboratorio donde fueron colocadas en un freezer y posteriormente se determinó el número de individuos de cada especie de ortópteros, el estado de desarrollo en el que se encontraban y el peso fresco. Las ninfas se categorizaron en dos grupos: ninfas menores (estadio I al III) y ninfas mayores (estadio IV al VI). El número de individuos de cada clase de edades de la población fue expresado como individuos/muestra.

Para determinar el estado de maduración de las hembras se realizaron disecciones. El mismo se determinó en base al estado de maduración de los ovarios de acuerdo a Franceschini (2008) (Fig. 4.1):

-Inmaduros o de tipo I: se presentan como una serie de filamentos delgados, y no se distingue el límite entre los oocitos.

-Parcialmente maduros o de tipo II: el límite entre los oocitos se hace evidente, la estructura se asemeja a un rosario.

-Completamente maduros o de tipo III: los oocitos, a diferencia de los de tipo I y II, se ubican en posición oblicua casi paralelos en relación al eje principal del abdomen. Los oocitos son alargados longitudinalmente, están bien delimitados entre sí y por el gran tamaño de los mismos, este tipo de ovario ocupa la mayor parte de la cavidad abdominal de la hembra, e incluso parte de la cavidad torácica. Las hembras con este tipo de ovario presentan el abdomen turgente y de mayor tamaño comparado con el abdomen de las hembras inmaduras.

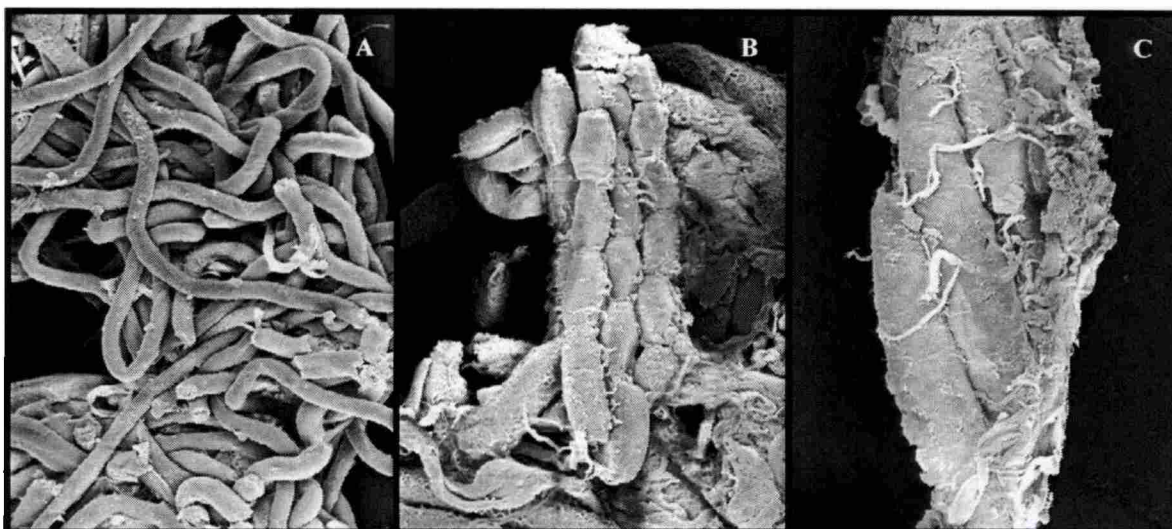


Fig. 4.1: Estados de maduración de los ovarios en hembras de *C. aquaticum*; A Ovarios inmaduros o de tipo I (X140); B Ovarios en maduración o de tipo II (X 100); C Ovarios maduros o de tipo III (X 23). Tomado de Franceschini (2008).

Para analizar las poblaciones de los ortópteros en las dos lagunas estudiadas se aplicó la prueba no paramétrica Mann-Withney ($\alpha = 0,05$).

Teniendo en cuenta la influencia que ejercen los factores abióticos sobre las poblaciones de los insectos, y a fin de conocer si existen posibles relaciones entre las diferentes variables climáticas y las variables poblacionales, se llevó a cabo la prueba no paramétrica de Friedman ($\alpha = 0,05$) en cada especie de Orthoptera. Las **variables climáticas** consideradas fueron: temperaturas (máxima, media y mínima), heliofanía absoluta (cantidad de horas luz), heliofanía efectiva (cantidad de horas sol), heliofanía efectiva promedio del mes, precipitaciones, humedad: mínima, máxima y media y nivel hidrométrico), mientras que las **variables poblacionales** analizadas fueron: abundancia de ninfas menores, abundancia de ninfas mayores, abundancia de machos adultos y abundancia de hembras.

Asimismo, para analizar si existe una relación entre las diferentes edades de cada especie de ortóptero con el nivel hidrométrico del río Paraná, se realizaron correlaciones de Spearman. La selección de esta variable se debe a la gran influencia de esta variable en las especies de ortópteros acuáticos propuestos por otros autores (Nunes, 1989, 1996; Nunes y Adis, 1992; Nunes *et al.*, 1992; Nunes *et al.*, 2005; Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992, Franceschini, 2008).

Todas estas pruebas estadísticas se llevaron a cabo mediante el software estadístico XLSTAT 7.5.3.

4.2.2. Metodología experimental para la cría de *Cornops aquaticum*

Se realizaron crías de *C. aquaticum* a distintas temperaturas y fotoperíodos (con luz día de 60W):

- Cría I: 36/3 °C y 14/10 h día/noche (condiciones naturales)
- Cría II: 27 °C y 14/10 h luz/noche
- Cría III: 27 °C y 24 h luz
- Cría IV: 36/4,5 °C y 24 h luz
- Cría V: 21 °C y 14/10 h luz/noche

Las ninfas del primer estadio fueron recolectadas sobre plantas de *E. crassipes* durante enero y febrero de 2005 en lagunas ubicadas en la llanura aluvial del río Paraná Medio, Santa Fe, Argentina (31° 40' -31° 44' S y 60° 33' -60° 40' N). Para identificarlas se utilizó la medida del fémur posterior (de 3-4 mm de longitud) de acuerdo a Franceschini *et al.* (2005a). Las ninfas fueron colocadas individualmente en recipientes de aproximadamente 250 ml, con algodón humedecido en la base junto con hojas de *E. crassipes* y tapados con film transparente (Fig. 4.2).



Fig. 4.2: Cría de ninfas de *C. aquaticum*.

La cantidad de individuos en cada una de las crías fue:

- Crías I y III: 26 individuos.
- Crías II, IV y V: 25 individuos.

Cada dos días se renovaron las hojas de *E. crassipes* y se registraron los datos para obtener la supervivencia, la duración de cada estadio y el número de estadios por sexo.

Solamente fueron considerados los datos de las ninfas que alcanzaron el estado adulto. Para efectuar las mediciones, los individuos fueron manipulados con tul, a fin de no dañarlos; las exuvias fueron etiquetadas y conservadas en alcohol al 90 %.

Para determinar si había diferencias significativas entre los atributos medidos de las diferentes crías, se aplicó GLM (General Lineal Model) con ANOVA ($\alpha = 0,05$) y homogeneidad avalada por el test de Levene utilizando el programa SPSS 7.5, previa transformación de los datos a $\log_{10}$. Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar las diferentes crías y la prueba de Mann-Whitney para comparar pares de crías, utilizando el programa estadístico XLSTAT 7.5.3.

4.3. Resultados

4.3.1 Estructura y dinámica poblacional de las especies de ortópteros constantes.

Teniendo en cuenta el índice de constancia de las especies de Orthoptera utilizado en el capítulo 1, se analizó la estructura y la dinámica poblacional de 3 especies pertenecientes al suborden Caelifera (*Cornops aquaticum*, *Paulinia acuminata* y *Tucayaca gracilis*) y 3 especies que corresponden al suborden Ensifera (*Phlugis* sp., *Scudderia* sp. y *Conocephalus* sp.).

Cabe aclarar que los individuos recolectados de la familia Gryllidae no fueron considerados ya que los mismos no pudieron ser determinados a nivel de género.

4.3.1.1. *Cornops aquaticum*

Esta especie pertenece a la familia Acrididae, subfamilia Leptysminae, tribu Tetrataeniini. Se recolectaron 2031 individuos en total, siendo la especie de mayor abundancia.

No se detectaron diferencias significativas entre los dos sitios muestreados ($p > 0,05$) evidenciando un comportamiento similar a lo largo del año. A pesar de ello, se observó una mayor abundancia (57 %) en la laguna conectada al río (Fig. 4.3).

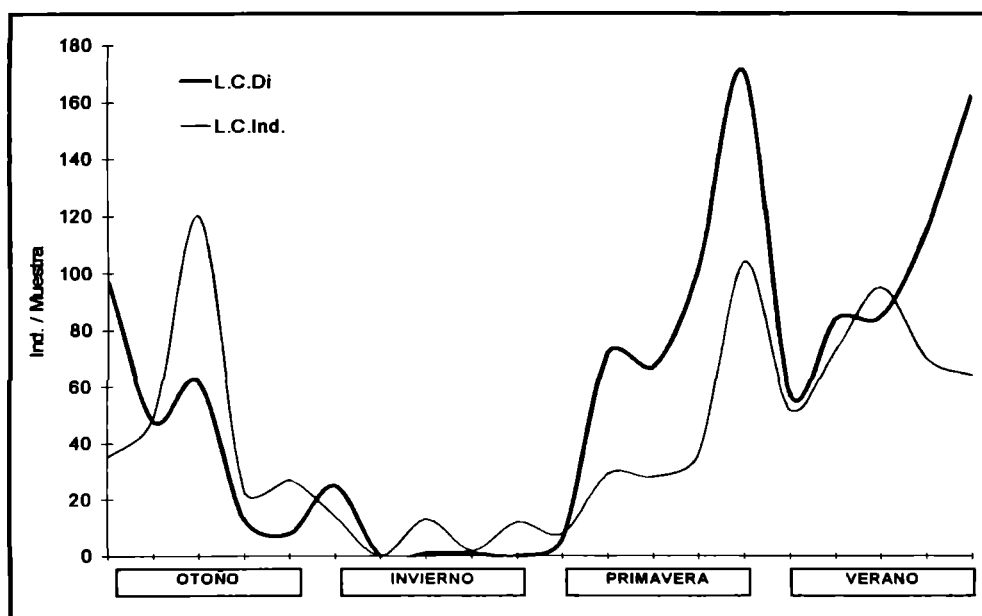


Fig. 4.3: Dinámica poblacional de *Cornops aquaticum* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

Al analizar la estructura de edades de este acridio, se observó que las ninfas dominaron en casi todos los muestreos realizados, a excepción de los meses mas fríos (junio, julio, agosto y el primer muestreo de setiembre), donde hubo predominio de adultos. Teniendo en cuenta solamente las ninfas, las correspondientes a los estadios menores (I, II y III) fueron dominantes con respecto a las ninfas mayores (estadios IV, V y VI) en la gran mayoría de los muestreos (Fig. 4.4). Esto podría indicar que durante los meses más cálidos, se producen nacimientos continuos.

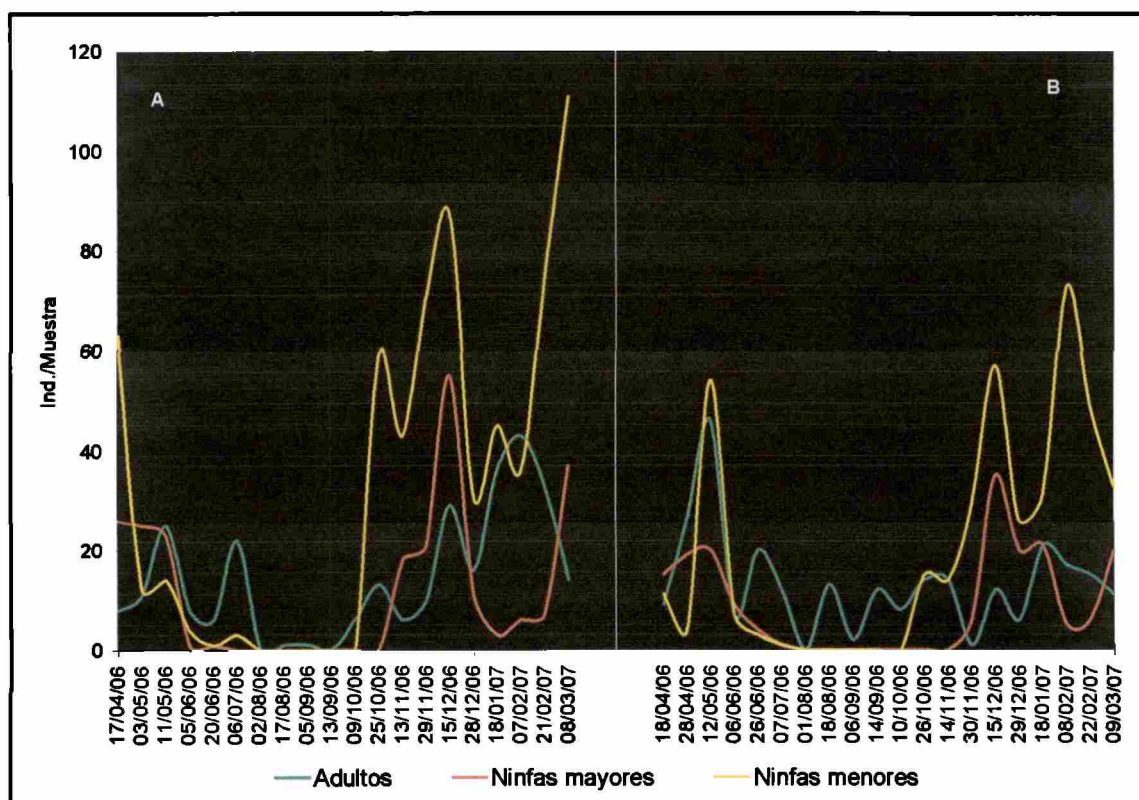


Fig. 4.4: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Cornops aquaticum*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

Con respecto a las hembras, la mayor proporción de ovarios inmaduros se observó durante los meses de mayo y junio. En el mes de julio comenzaron a registrarse ovarios maduros, siendo los muestreos de setiembre y octubre del 2006 y febrero de 2007 los meses donde se obtuvo el 100% de los ovarios tipo III (Fig. 4.5).

Es interesante destacar que en las dos lagunas, se registraron ovarios tipo III en agosto; y recién a fines de octubre, se colectaron las primeras ninfas del primer estadio. De acuerdo a las proporciones de las ninfas pequeñas y el estado de maduración de los ovarios, se puede pensar que esta especie de acridio tiene más de una generación anual.

En el mismo tipo de ovario se pudieron observar oocitos en distinto grado de desarrollo, deduciendo que la maduración de los mismos es gradual. En las disecciones donde se observaron diferentes estados de los oocitos, siempre se tomó el estado de mayor desarrollo.

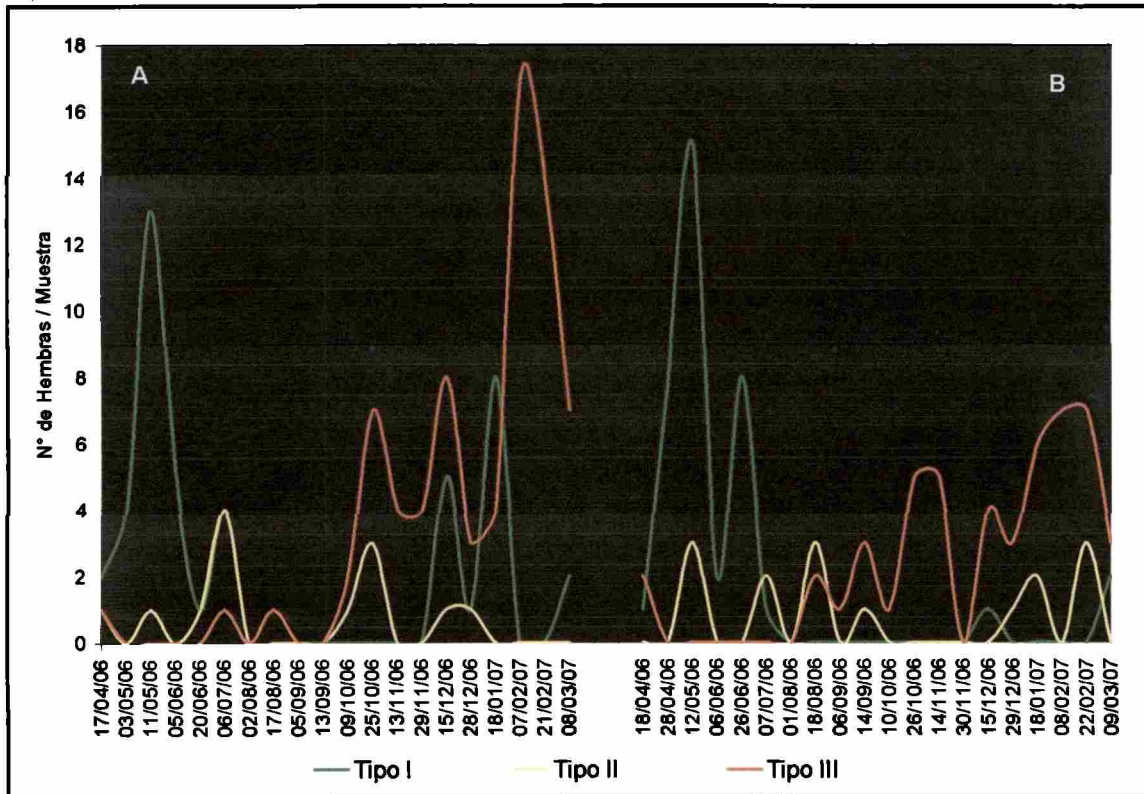


Fig. 4.5: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Cornops aquaticum*. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

Con respecto al efecto de las variables ambientales y las poblaciones se obtuvo una diferencia significativa entre algunas de ellas ($p < 0,0001$) (Tabla 4.1). Hay que resaltar que ninguna de las variables poblaciones tuvo diferencias significativas con el nivel hidrométrico del río. A diferencia de eso y según las correlaciones de Spearman sí se registraron diferencias significativas entre los adultos y las ninfas con el nivel del río (Fig. 4.6).

Tabla4.1: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Cornops aquaticum* y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
<i>Mes de muestreo</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Tipo de laguna</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Precipitación</i>	x	x	x	x
<i>Humedad Min.</i>	x	x	x	x
<i>Humedad Max.</i>	x	x	x	x
<i>Humedad Media</i>	x	x	x	x
<i>Temperatura Min.</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Temperatura Max.</i>	x	x	x	NS
<i>Temperatura Media</i>	x	x	x	NS
<i>Nivel Hidrométrico</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Heliofania Absoluta</i>	NS	NS	NS	x
<i>Heliofania Efectiva</i>	x	x	NS	x
<i>Heliofania Efectiva promedio</i>	x	x	x	x

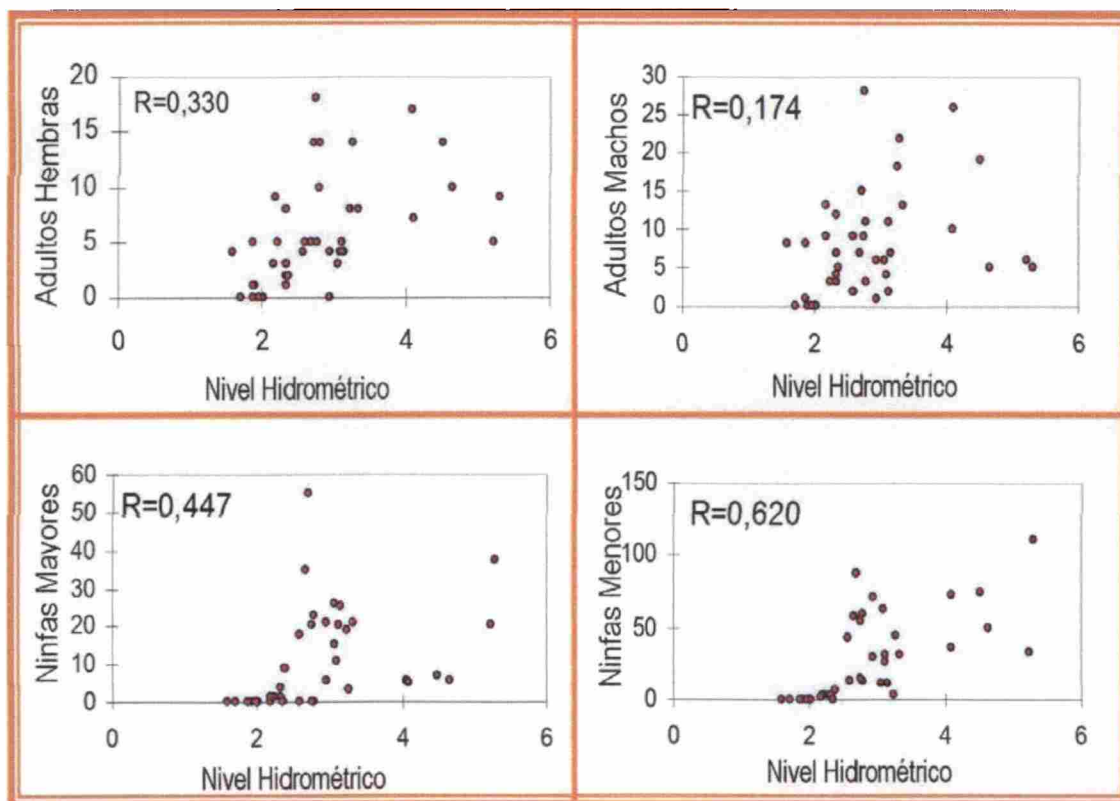


Fig. 4.6: Gráfico de dispersión de los datos de *Cornops aquaticum* obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.1.2. *Paulinia acuminata*

Este acridio pertenece a la familia Acrididae, subfamilia Pauliinae. Se recolectaron 176 individuos, donde el 86% de los mismos se registró en la laguna con conexión directa con el río (Fig. 4.7).

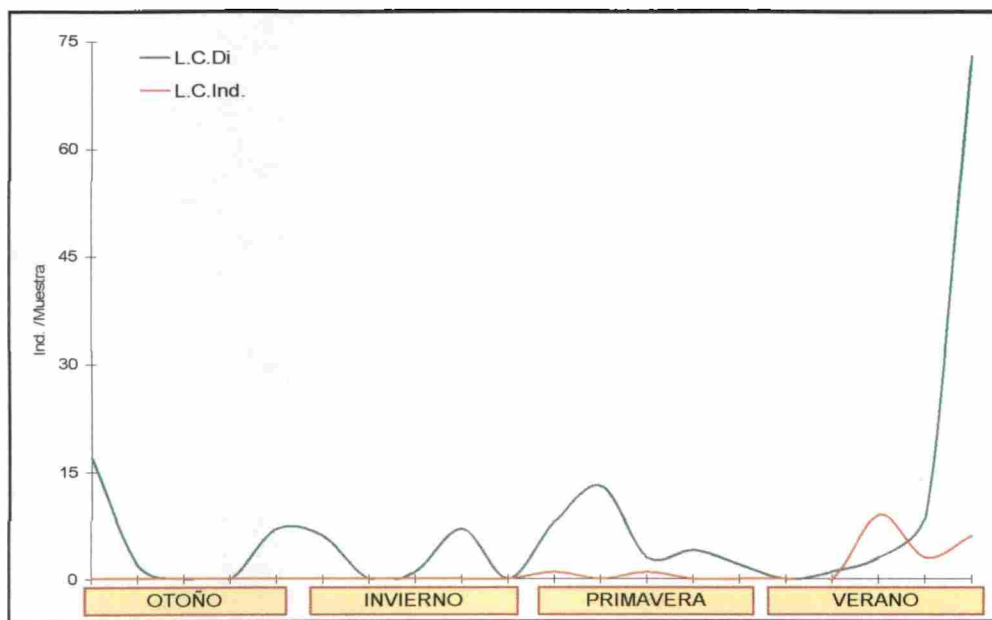


Fig. 4.7: Dinámica poblacional de *Paulinia acuminata* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

Al comparar las abundancias de cada categoría en las poblaciones de *P. acuminata* de cada laguna se registraron diferencias significativas entre los adultos hembras (U de Mann Whitney Z: 2,669; p : 0,008), los adultos machos (U de Mann Whitney Z: 2,664; p : 0,008) y las ninfas menores (U de Mann Whitney Z: 2,862; p : 0,004). A diferencia de esto, las ninfas mayores no evidenciaron diferencias entre los dos ambientes.

Si se observa como fue la distribución de los individuos en cuanto a su estructura poblacional, se reconoce con facilidad que en esta especie de acridio hubo predominio de adultos durante todos los muestreos. Sin embargo, es importante destacar que en el sitio 1 (L.C.Di), se colectaron ninfas pequeñas en tres de los cinco muestreos realizados en invierno, demostrando que este acridio puede pasar los meses más fríos del año en estado ninfal (Fig. 4.8).

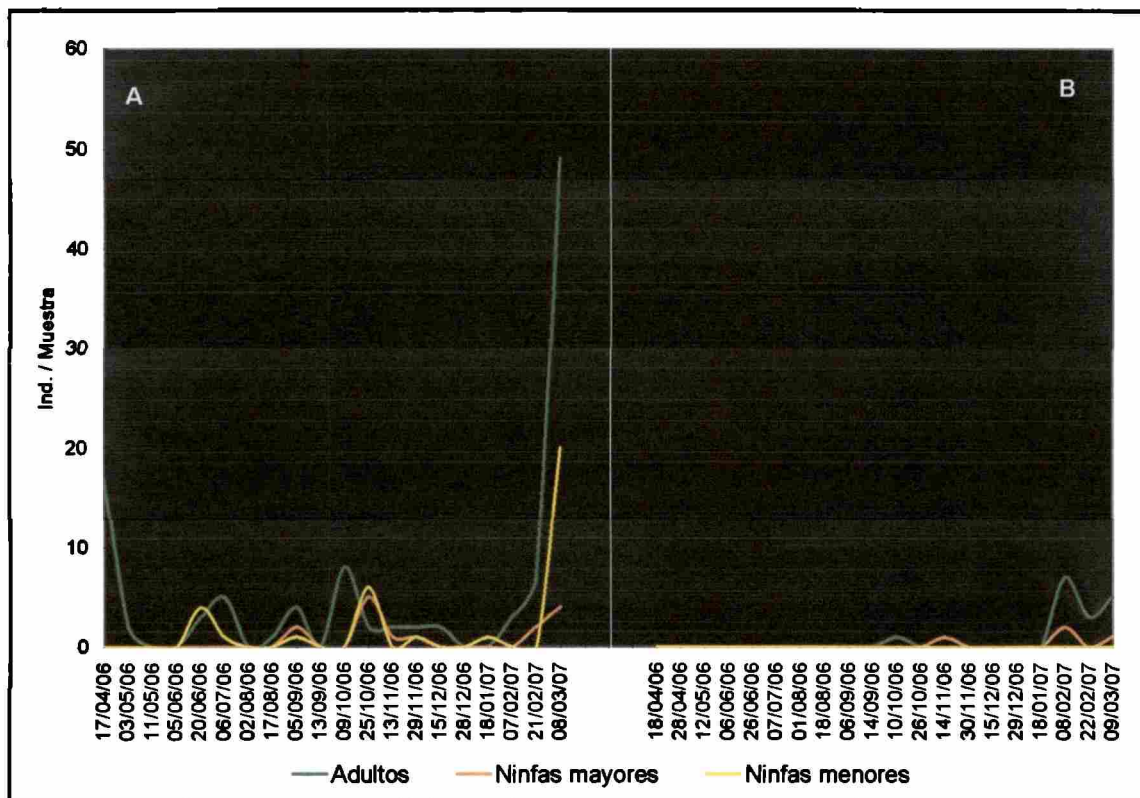


Fig. 4.8: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Paulinia acuminata*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

A pesar de no poseer datos de maduración de los ovarios de *P. acuminata* durante todos los meses, se observó que en esta especie sólo se registraron ovarios inmaduros durante los meses de abril y mayo de 2006 (Fig. 4.9)

Las disecciones realizadas en las hembras recolectadas durante el invierno y primavera dejaron en claro un predominio de ovarios maduros (Fig. 4.9). Si a esta información se la vincula con las ninfas menores encontradas durante los meses fríos, se puede advertir que *P. acuminata* es una especie de reproducción continua.

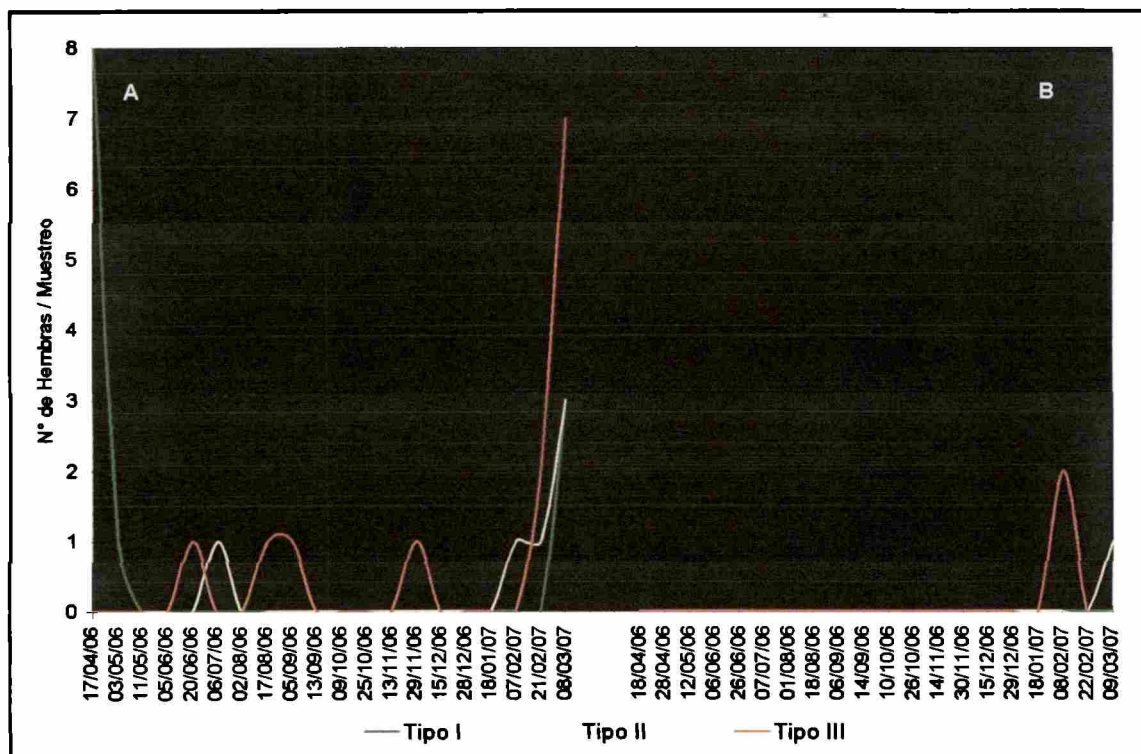


Fig. 4.9: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Paulinia acuminata*. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

Los resultados obtenidos entre las variables ambientales y poblacionales revelaron que esta especie de acridio presentó diferencias significativas con casi todas las variables ambientales analizadas a excepción de la heliofanía (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Paulinia acuminata* y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
Mes de muestreo	x	x	x	x
Tipo de laguna	NS	NS	x	x
Precipitación	x	x	x	x
Humedad Min.	x	x	x	x
Humedad Max.	x	x	x	x
Humedad Media	x	x	x	x
Temperatura Min.	x	x	x	x
Temperatura Max.	x	x	x	x
Temperatura Media	x	x	x	x
Nivel Hidrométrico	x	NS	x	x
Heliofanía Absoluta	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Efectiva	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Efectiva promedio	NS	NS	NS	NS

Solamente los adultos, tanto hembras como machos, presentaron una correlación entre su abundancia y el nivel hidrométrico del río (Fig. 4.10). Contrariamente, las ninfas no presentaron correlación con dicha variable.

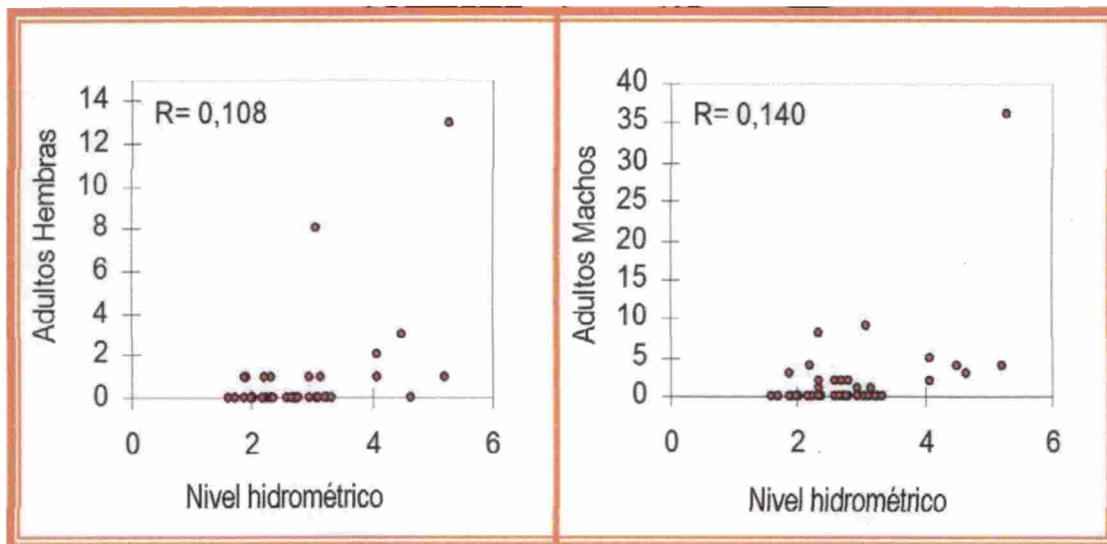


Fig. 4.10: Gráfico de dispersión de los datos de *Paulinia acuminata* obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.1.3. *Tucayaca gracilis*

Esta especie pertenece a la familia Acrididae, subfamilia Leptysminae, tribu Leptysmini. Se recolectaron 501 individuos, de los cuáles aproximadamente el 91% se recolectaron en la laguna conectada al río (L.C.Di.). En la figura 4.11, se puede observar la gran diferencia en las abundancias entre las dos lagunas estudiadas. Las mayores abundancias de este leptismino se registraron en otoño del 2006 y en el verano del 2007.

Comparando las abundancias de *T. gracilis* en las dos lagunas muestreadas, se obtuvieron diferencias altamente significativas entre los adultos hembras (U de Mann Whitney Z: 3,495; p : 0,000), los adultos machos (U de Mann Whitney Z: 3,729; p : 0,000), las ninfas mayores (U de Mann Whitney Z: 4,218; p < 0,0001) y las ninfas menores (U de Mann Whitney Z: 3,793; p < 0,000).

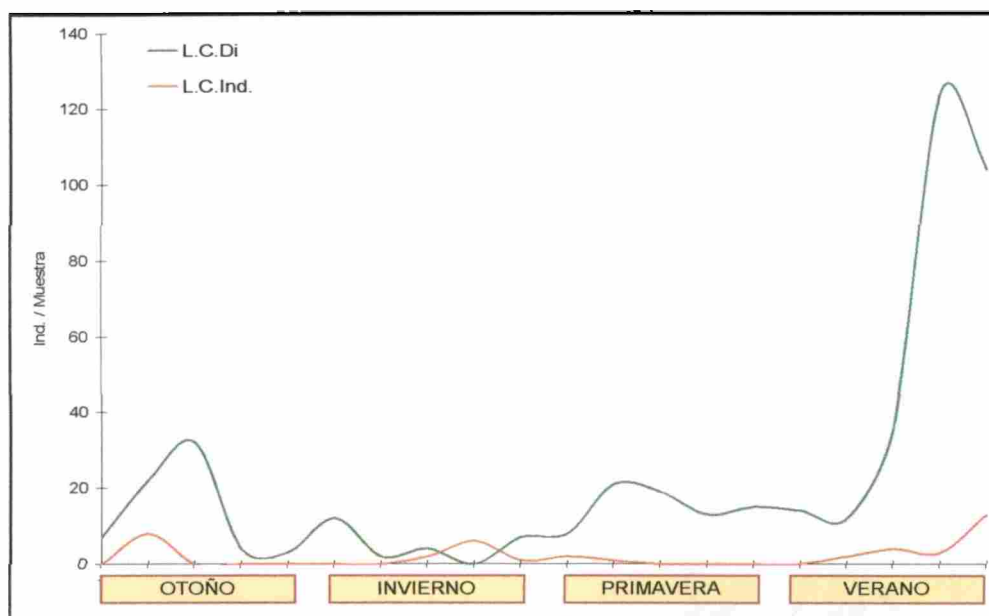


Fig. 4.11: Dinámica poblacional de *Tucayaca gracilis* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

Analizando la estructura y dinámica de edades de *T. gracilis*, se registró una dominancia del estado adulto durante los meses de invierno y primavera. Luego, esta situación se invierte en los meses más cálidos, observándose una gran cantidad de ninfas de diferentes estadios de desarrollo. Hay que destacar la presencia de ninfas (aunque en muy baja abundancia) durante los meses julio, agosto y principios de setiembre (Fig. 4.12).

Si bien hay una marcada diferencia en las abundancias de este acridio entre las dos lagunas estudiadas, se observó una diferencia en la aparición de las ninfas entre dichos ambientes. En la L.C.Di., en agosto aparecieron las primeras ninfas pequeñas, mientras que en la L.C.Ind. recién se pudieron capturar estas ninfas en febrero de 2007 (Fig. 4.12).

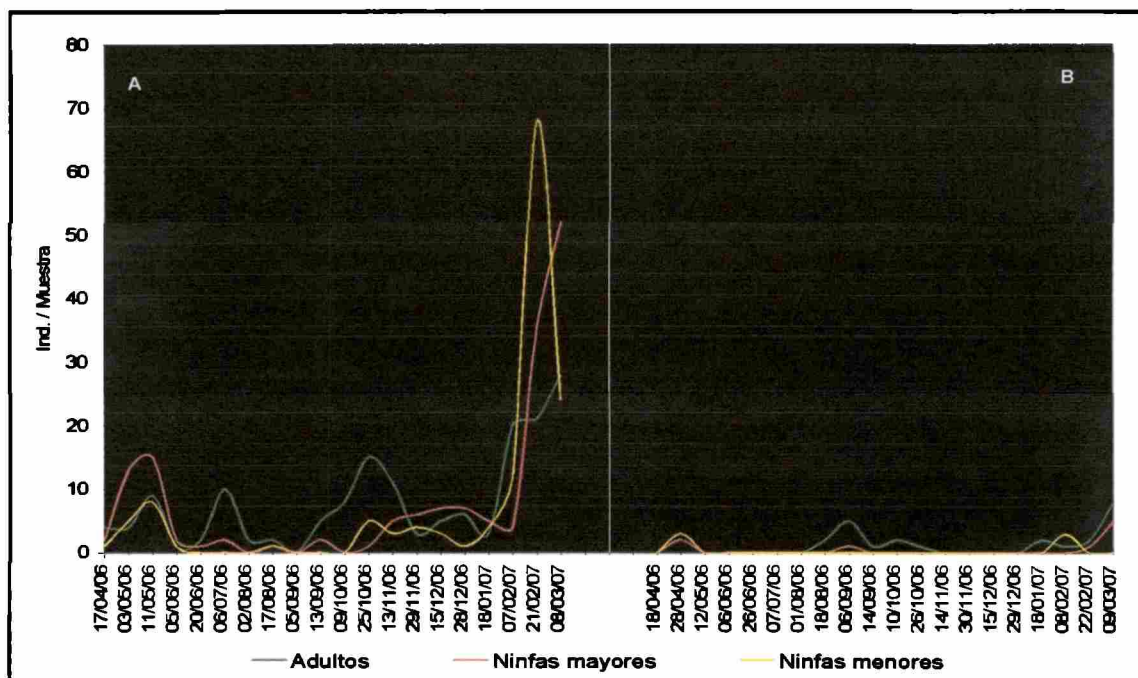


Fig. 4.12: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Tucayaca gracilis*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

Para el análisis de los ovarios de esta especie sólo se tuvieron en cuenta los datos de la L.C.Di debido a los pocos individuos colectados en la L.C.Ind. Como se observa en la Fig. 4.13, los ovarios inmaduros son dominantes en los meses de mayo, junio y julio. A partir del mes de agosto se registraron ovarios maduros.

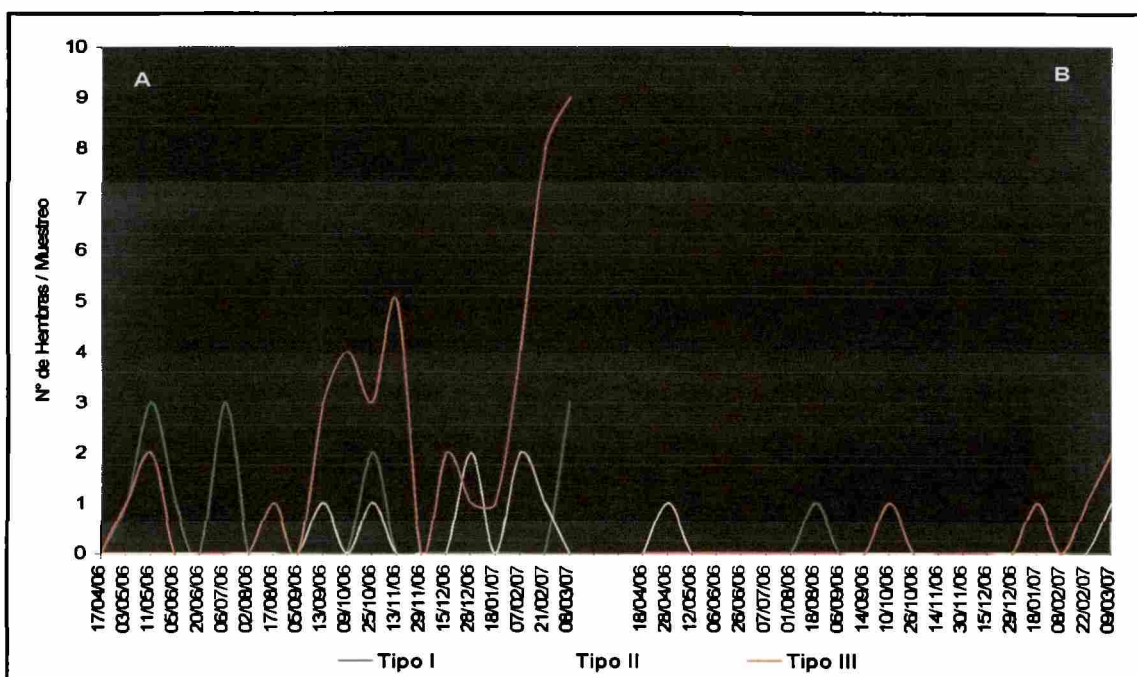


Fig. 4.13: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Tucayaca gracilis*. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

No se obtuvieron diferencias significativas entre las variables poblaciones y el nivel hidrométrico, ni con el tipo de laguna (es decir, la conexión de la laguna) (Tabla 4.3).

Tabla 4.3: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Tucayaca gracilis* y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo.

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
Mes de muestreo	x	NS	x	x
Tipo de laguna	NS	NS	NS	NS
Precipitación	x	x	x	x
Humedad Min.	x	x	x	x
Humedad Max.	x	x	x	x
Humedad Media	x	x	x	x
Temperatura Min.	x	x	x	x
Temperatura Max.	x	x	x	x
Temperatura Media	x	x	x	x
Nivel Hidrométrico	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Absoluta	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Efectiva	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Efectiva promedio	NS	NS	NS	NS

Contrariamente a los resultados obtenidos por Friedman, todas las variables poblacionales de *T. gracilis* se mostraron significativas con el nivel hidrométrico, mediante las correlaciones de Spearman (Fig. 4.14).

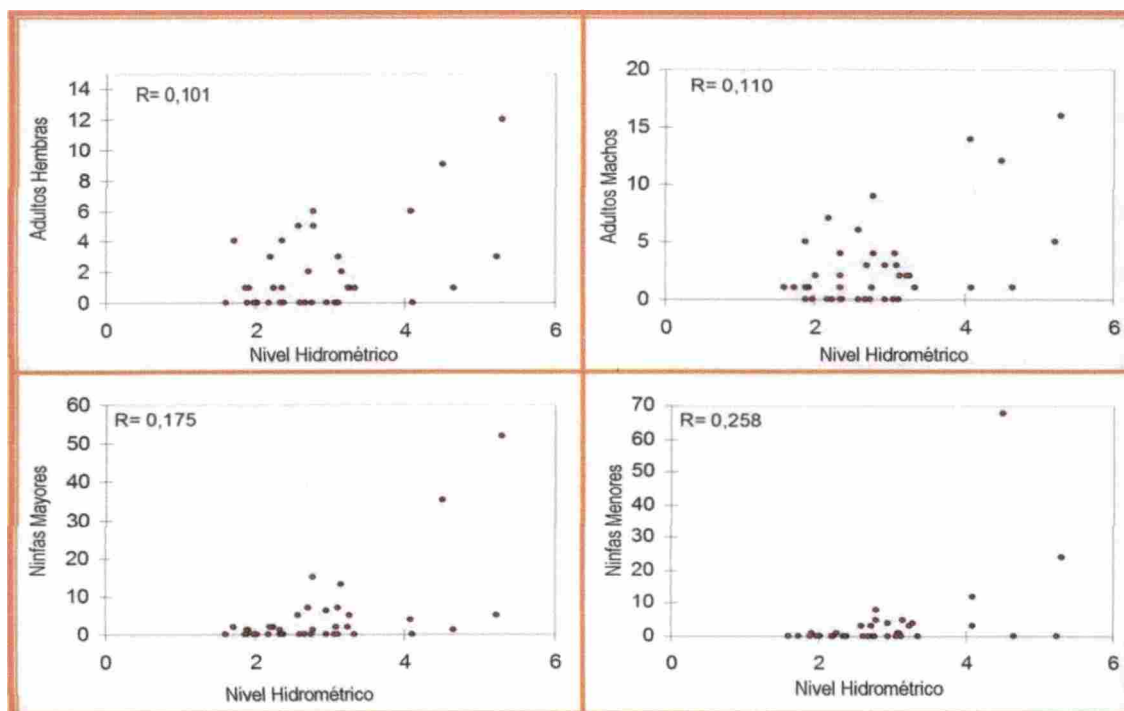


Fig. 4.14: Gráficos de dispersión de los datos de *Tucayaca gracilis* obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.1.4. *Phlugis sp.*

Esta especie pertenece a la familia Tettigonidae, subfamilia Meconematinae. Durante todo el año se colectaron 1003 individuos en ambas lagunas estudiadas. Al igual que las tres especies de acridios mencionados con anterioridad, la mayor abundancia se obtuvo en la L.C.Di. (55,45%), aunque esta diferencia no fue tan amplia como la mencionada en *P. acuminata* y *T. gracilis*. La mayor diferencia de abundancia entre las lagunas se detectó durante el invierno, en donde se recolectaron 53 individuos en la L.C.Ind. y solamente 5 individuos en la L.C.Di (Fig. 4.15).

Las poblaciones de este tetigónidos se comportaron de manera similar entre las lagunas ya que no presentaron diferencias significativas entre ambas poblaciones ($p > 0,05$) (Fig. 4.15).

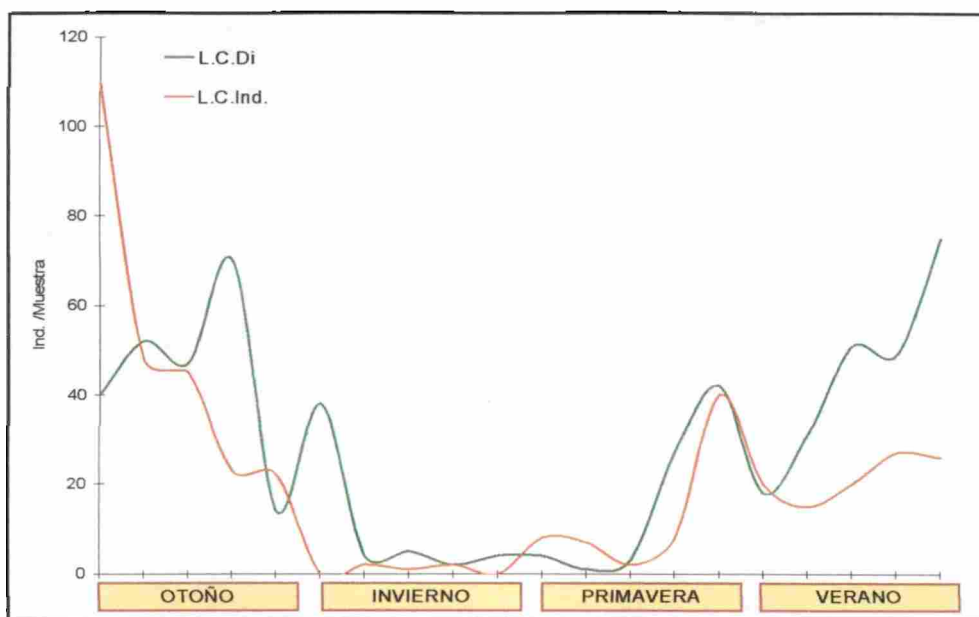


Fig. 4.15: Dinámica poblacional de *Phlugis sp.* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind.: laguna de conexión indirecta.

Analizando la dinámica y estructura de la población de *Phlugis sp.* de la L.C.Di, se observó que los adultos y las ninfas estuvieron presentes durante todos los meses del año. Contrariamente, en la L.C.Ind., se capturaron adultos durante los meses de agosto, setiembre, octubre y principios de noviembre, apareciendo las primeras ninfas a fin de noviembre de 2006 (Fig. 4.16).

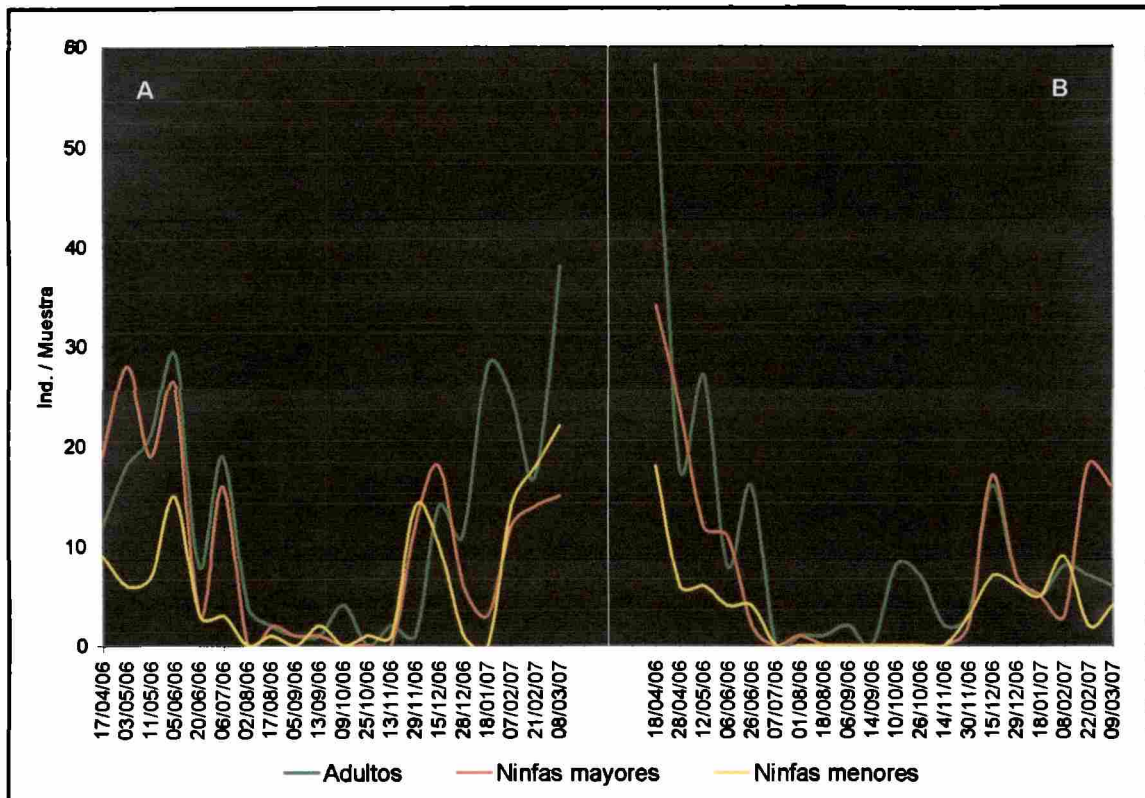


Fig. 4.16: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Phlugis* sp. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

Con respecto a las hembras, en las disecciones realizadas, se registró un claro predominio de ovarios maduros durante todo el año, a excepción de los muestreos llevados a cabo a fin de agosto y principios de setiembre (Fig. 4.17).

Analizando conjuntamente la información de la estructura poblacional y la maduración de los ovarios de *Phlugis* sp., se deduce que esta especie de tetigónido tendría reproducción continua en la laguna de conexión directa.

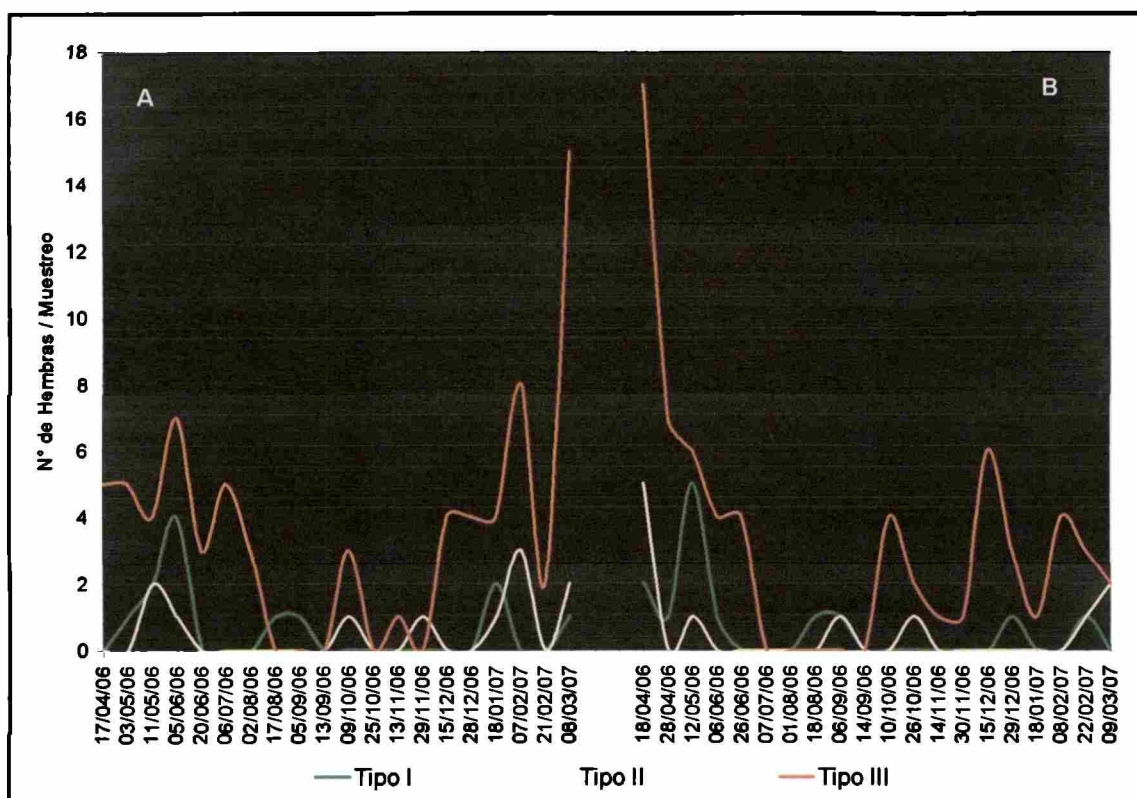


Fig. 4.17: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Phlugis* sp. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

Las poblaciones de *Phugis* sp. no presentaron diferencias significativas con el mes de muestreo, tipo de laguna, nivel hidrométrico, ni con la heliofanía absoluta según los resultados obtenidos del test no paramétrico Friedman (Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Phlugis* sp. y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
Mes de muestreo	NS	NS	NS	NS
Tipo de laguna	NS	NS	NS	NS
Precipitación	x	x	x	x
Humedad Min.	x	x	x	x
Humedad Max.	x	x	x	x
Humedad Media	x	x	x	x
Temperatura Min.	NS	NS	NS	x
Temperatura Max.	x	x	x	x
Temperatura Media	x	x	x	x
Nivel Hidrométrico	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Absoluta	NS	NS	NS	NS
Heliofanía Efectiva	x	x	x	NS
Heliofanía Efectiva promedio	x	x	x	NS

A diferencia de los resultados mencionados anteriormente, se obtuvieron valores altamente significativos en las correlaciones de Spearman entre las diferentes edades de la población de este tetigónido y el nivel hidrométrico (Fig. 4.18), evidenciando una clara relación positiva.

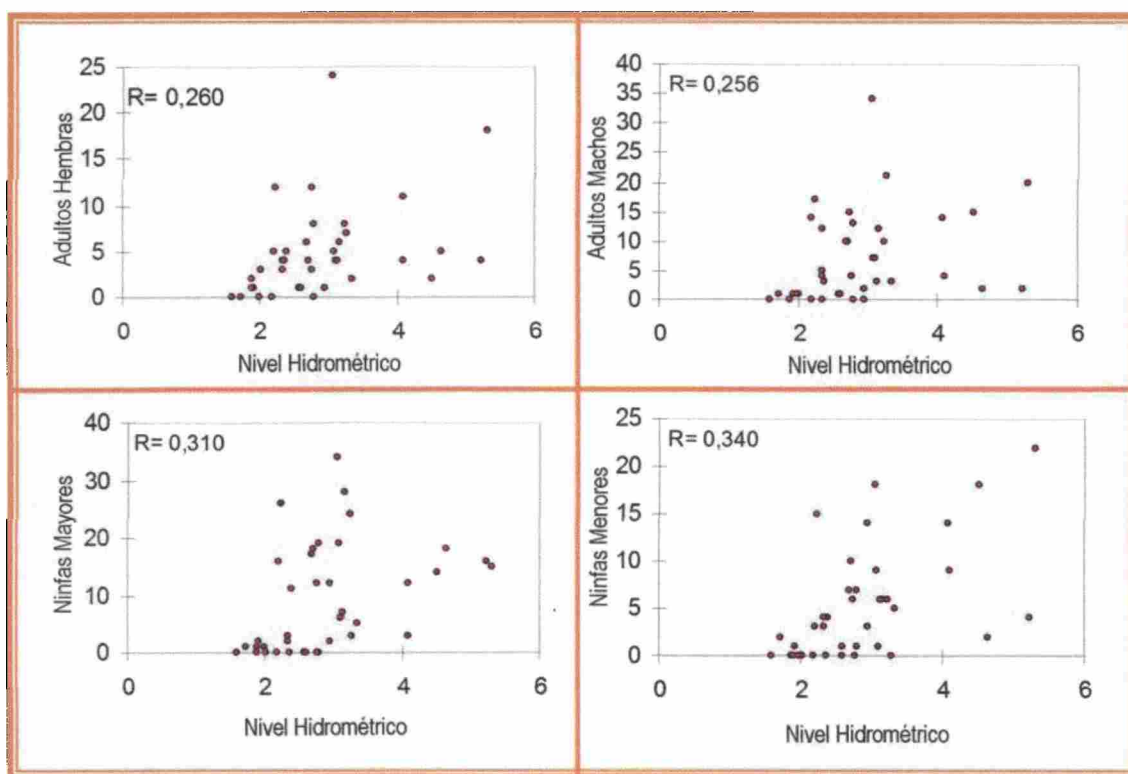


Fig. 4.18: Gráficos de dispersión de los datos de *Phlugis* sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.1.5. *Scudderia* sp.

Este insecto pertenece a la familia Tettigonidae, subfamilia Phaneropterinae. Durante todo el trabajo de campo se colectaron 391 individuos distribuyéndose de la siguiente manera: el 47% fueron recolectados en la laguna de conexión permanente con el río y el 53% se recolectaron en la laguna sin conexión permanente; es decir que la mayor abundancia se obtuvo en el sitio 2, siendo la primer especie de ortóptero más abundante en dicha laguna (Fig. 4.19).

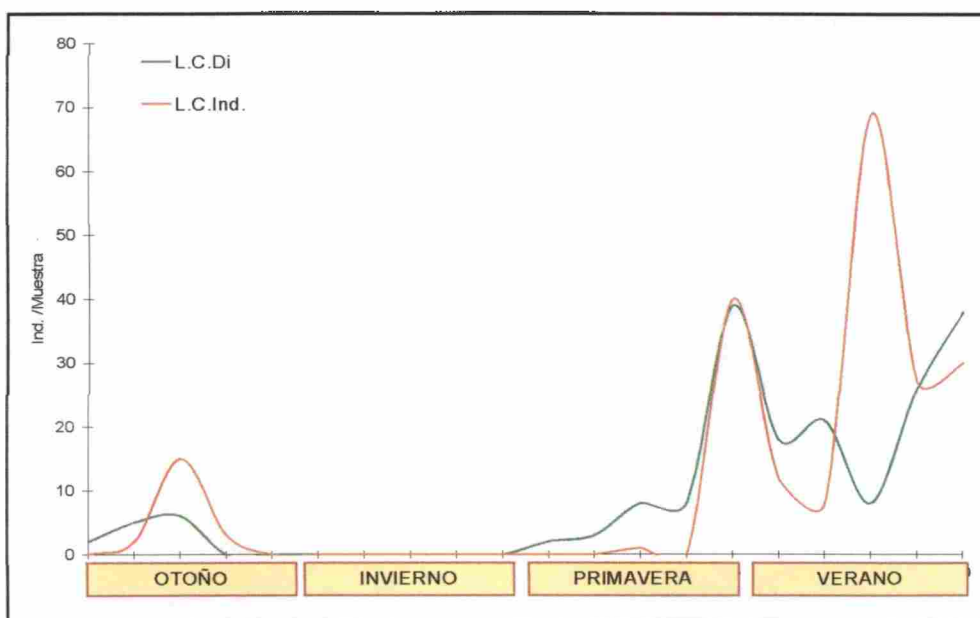


Fig. 4.19: Dinámica poblacional de *Scudderia* sp. en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

Comparando las poblaciones de *Scudderia* sp. de las lagunas estudiadas, solamente se obtuvieron diferencias significativas entre las ninfas menores (U de Mann Whitney Z: 2,287; p : 0,022).

La figura 4.20 muestra que estos tetigónidos estuvieron ausentes durante todo el invierno. A mediados de la primavera (octubre) aparecieron las ninfas en la L.C.Di, mientras que en la L.C.Ind. tuvieron un retardo de 2 meses en su aparición, capturándose las primeras ninfas en diciembre del 2006.

En las dos lagunas, las ninfas fueron dominantes durante la primavera y el primer muestreo del verano, luego esta situación se invirtió siendo dominantes los adultos (Fig. 4.20).

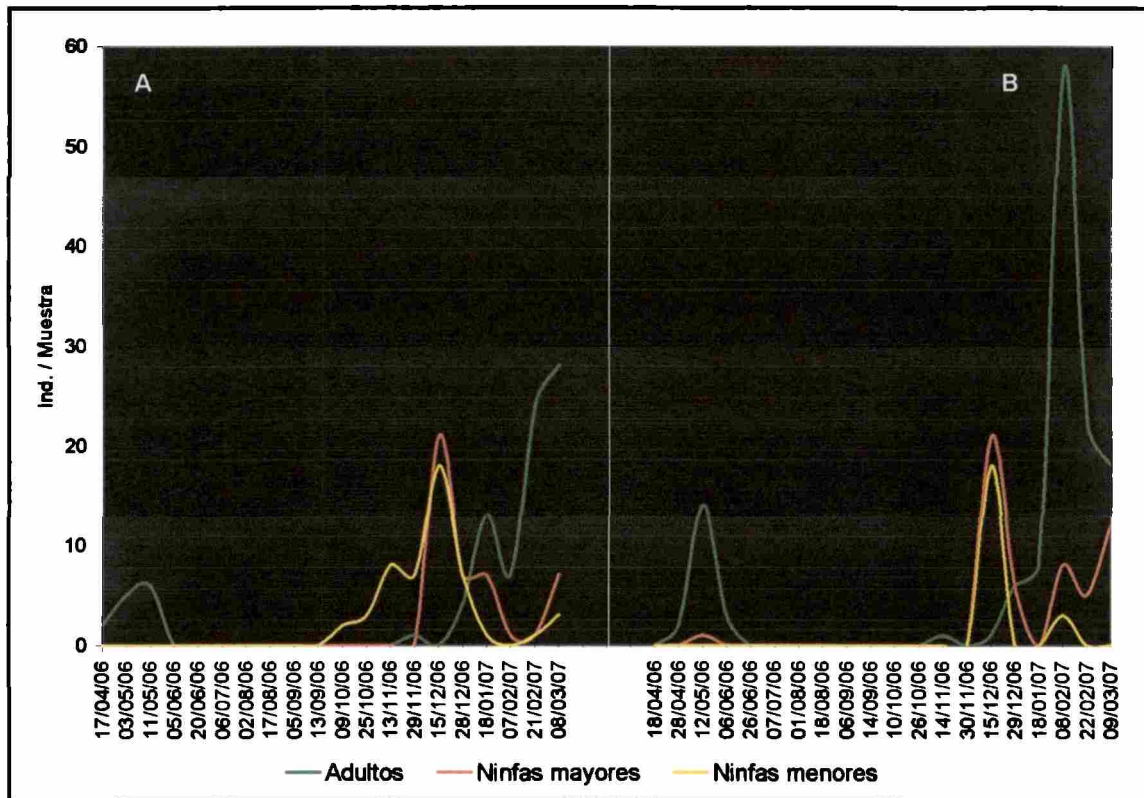


Fig. 4.20: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Scudderia* sp. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

Al analizar la maduración de los ovarios, se observó una marcada época de reproducción estival de *Scudderia* sp. Si bien no hay datos durante los meses más fríos, por no haberse recolectado esta especie de tetigonidos sobre los camalotales, se puede observar que los ovarios están totalmente inmaduros en otoño (abril, mayo y junio). En primavera y verano esta situación es totalmente diferente, encontrando ovarios tipo II y III en gran dominancia (Fig. 4.21).

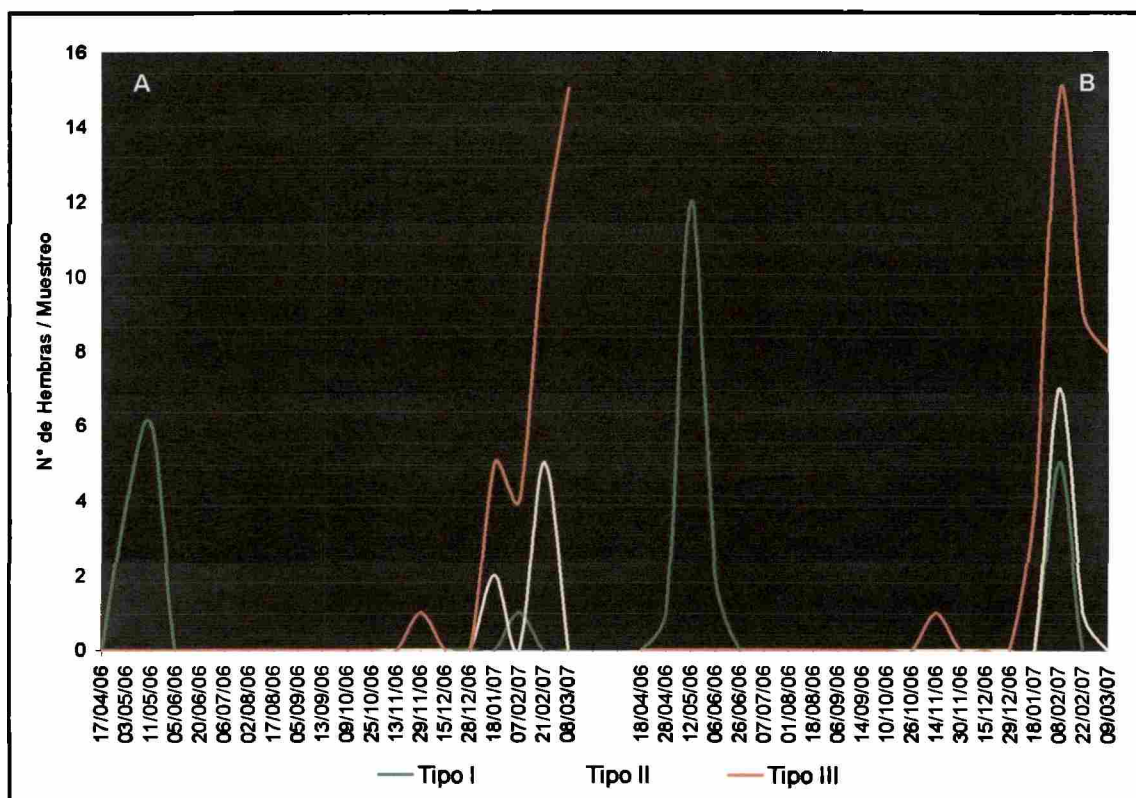


Fig. 4.21: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Scudderia* sp. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

Con respecto al efecto que ejercen las variables climáticas sobre las distintas edades de la población de *Scudderia* sp., se obtuvo que los meses de muestreo fue significativo entre las cuatro categorías poblacionales (Tabla 4.5). Esto corrobora la información ya descrita anteriormente donde se podía observar que no hubo ningún individuo durante los meses de junio, julio, agosto, setiembre y octubre (Fig. 4.21).

Además, no se obtuvieron diferencias significativas entre las categorías poblacionales con las heliofanias propuestas para estos análisis. Asimismo, solamente las ninfas obtuvieron valores significativos con el nivel hidrométrico, no así los adultos (Tabla 4.5).

Los adultos (hembras y machos) y las ninfas mayores tuvieron correlaciones altamente significativas con el nivel hidrométrico (Fig. 4.22).

Tabla 4.5: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Scudderia* sp. y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo.

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
Mes de muestreo	x	x	x	x
Tipo de laguna	NS	NS	NS	NS
Precipitación	x	x	x	x
Humedad Min.	x	x	x	x
Humedad Max.	x	x	x	x
Humedad Media	x	x	x	x
Temperatura Min.	x	x	x	x
Temperatura Max.	x	x	x	x
Temperatura Media	x	x	x	x
Nivel Hidrométrico	NS	NS	x	x
Heliofania Absoluta	NS	NS	NS	NS
Heliofania Efectiva	NS	NS	NS	NS
Heliofania Efectiva promedio	NS	NS	NS	NS

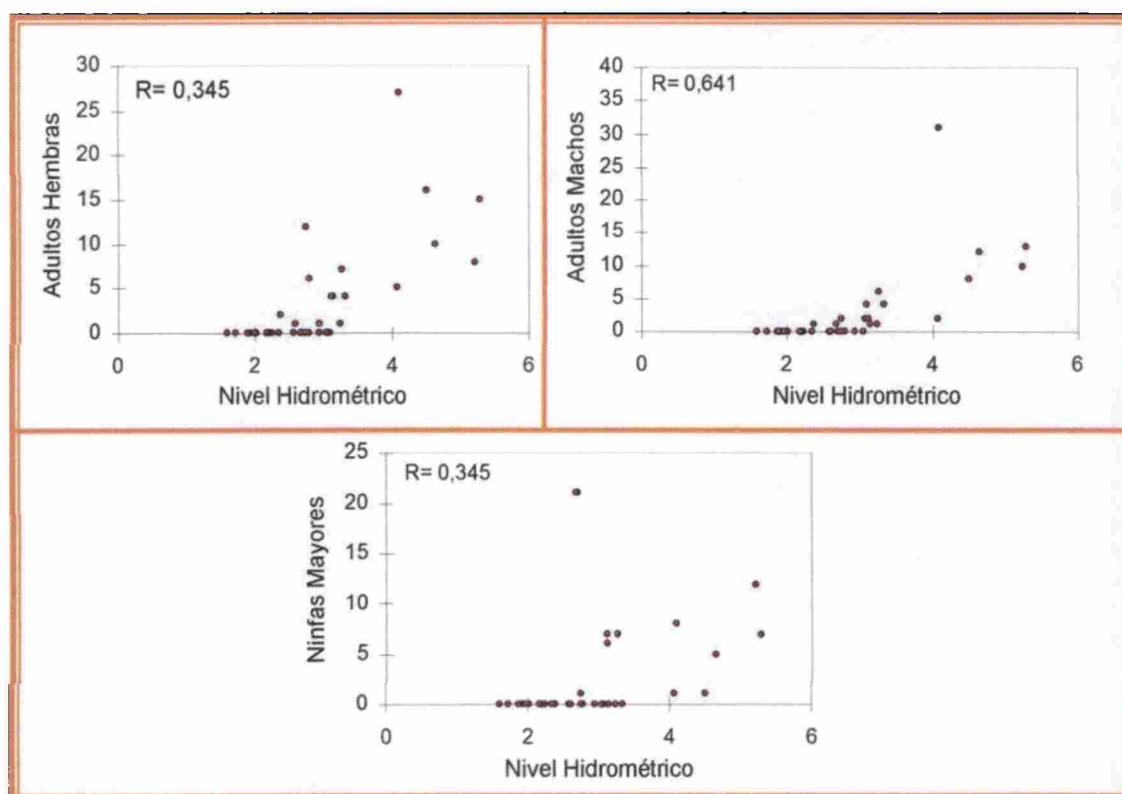


Fig. 4.22: Gráficos de dispersión de los datos de *Scudderia* sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.1.6. *Conocephalus sp.*

Pertenecen a la familia Tettigonidae, subfamilia Conocephalinae. Se capturaron 497 tetigónidos durante todo el trabajo de campo. Como en la mayoría de las especies hasta aquí mencionadas, la mayor abundancia (68%) se registró en la laguna de conexión directa al río.

No se registraron diferencias significativas en las abundancias de las dos lagunas ($p > 0,05$) demostrando un comportamiento similar de estos tetigónidos, con ausencia de individuos durante el invierno (Fig. 4.23).

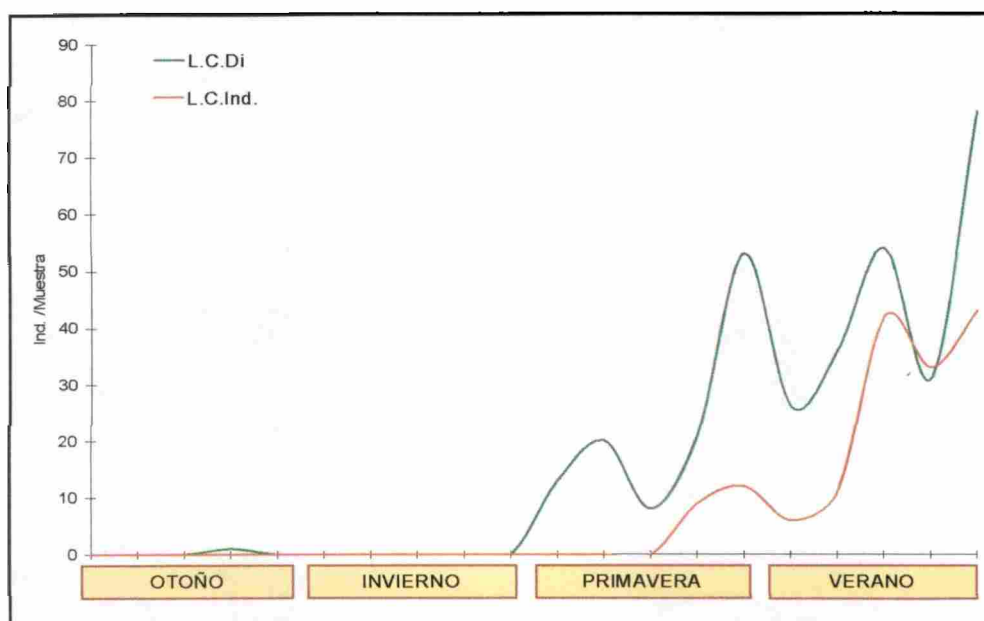


Fig. 4.23: Dinámica poblacional de *Conocephalus sp.* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind.: laguna de conexión indirecta.

A pesar de que las ninfas fueron dominantes en casi todos los muestreos, la aparición de las mismas fue muy diferente entre los sitios muestreados (Fig. 4.24). En la L.C.Di, las ninfas pequeñas aparecieron en setiembre y fueron dominantes hasta noviembre. Contrariamente, en la L.C.Ind. se capturaron las primeras ninfas pequeñas de *Conocephalus* en noviembre, siendo dominantes solamente en ese mes. Luego, las ninfas mayores fueron mucho más abundantes.

Hay que destacar la ausencia de adultos en la laguna de conexión indirecta, ya que solamente se recolectaron ninfas en diferentes estados de desarrollos (Fig. 4.24).

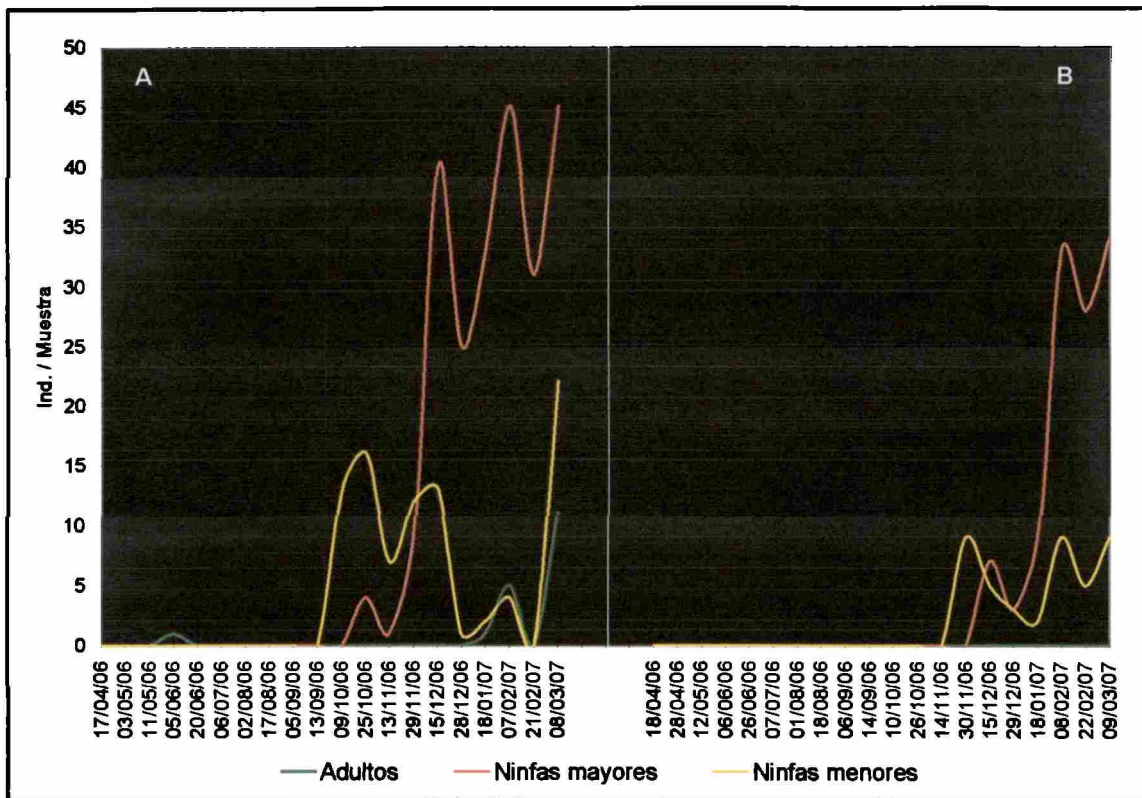


Fig. 4.24: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Conocephalus* sp. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

El estado de desarrollo de las hembras demostró un predominio absoluto de ovarios maduros (Fig. 4.25).

Por lo tanto, teniendo en cuenta la maduración de los ovarios, la escasez de adultos y la dominancia de las ninfas sobre los camalotales, se puede deducir que esta especie de tetigónido utilizaría al camalotal como lugar de oviposición, y que las hembras, una vez que pusieron los huevos, vuelan hacia otros ambientes en busca de distintos recursos.

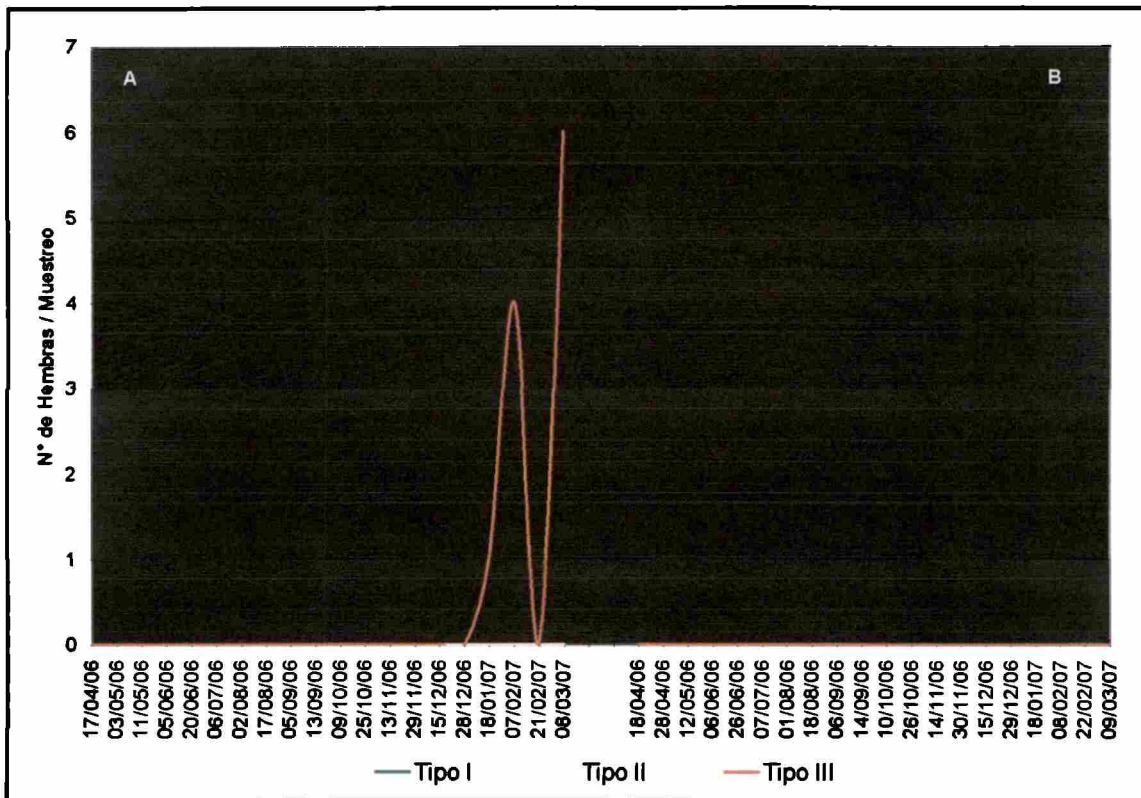


Fig. 4.25: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de *Conocephalus* sp. Tipo I: ovarios inmaduros, Tipo II: ovarios parcialmente maduros y Tipo III: ovarios maduros. A: Laguna de conexión directa al río. B: laguna de conexión indirecta al río.

Los adultos hembras y machos, junto con las ninfas menores presentaron diferencias significativas con los meses de muestreos. Esto se puede observar claramente en la Fig. 4.24 donde solamente se encontraron estos tetigonidos durante los meses cálidos.

Ninguna de las variables poblacionales presentó diferencias significativas con las distintas heliofanías (absoluta, efectiva y promedio).

En relación al nivel hidrométrico, se observa una diferencia entre los resultados obtenidos de la prueba no paramétrica de Friedman y las correlaciones de Spearman. Con la primera prueba estadística, solamente se obtuvieron diferencias significativas en los adultos. Contrariamente, mediante las correlaciones de Spearman también mostró ser significativa la relación entre las ninfas menores y el nivel hidrométrico (Tabla 4.6; Fig. 4.26).

Tabla 4.6: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de *Conocephalus* sp. y las variables ambientales. x: diferencia significativa ; NS: no significativo.

	Adultos Hembras	Adultos Machos	Ninfas Mayores	Ninfas Menores
Mes de muestreo	x	x	NS	x
Tipo de laguna	x	x	NS	NS
Precipitación	x	x	x	x
Humedad Min.	x	x	x	x
Humedad Max.	x	x	x	x
Humedad Media	x	x	x	x
Temperatura Min.	x	x	x	x
Temperatura Max.	x	x	x	x
Temperatura Media	x	x	x	x
Nivel Hidrométrico	x	x	NS	NS
Heliofania Absoluta	NS	NS	NS	NS
Heliofania Efectiva	NS	NS	NS	NS
Heliofania Efectiva promedio	NS	NS	NS	NS

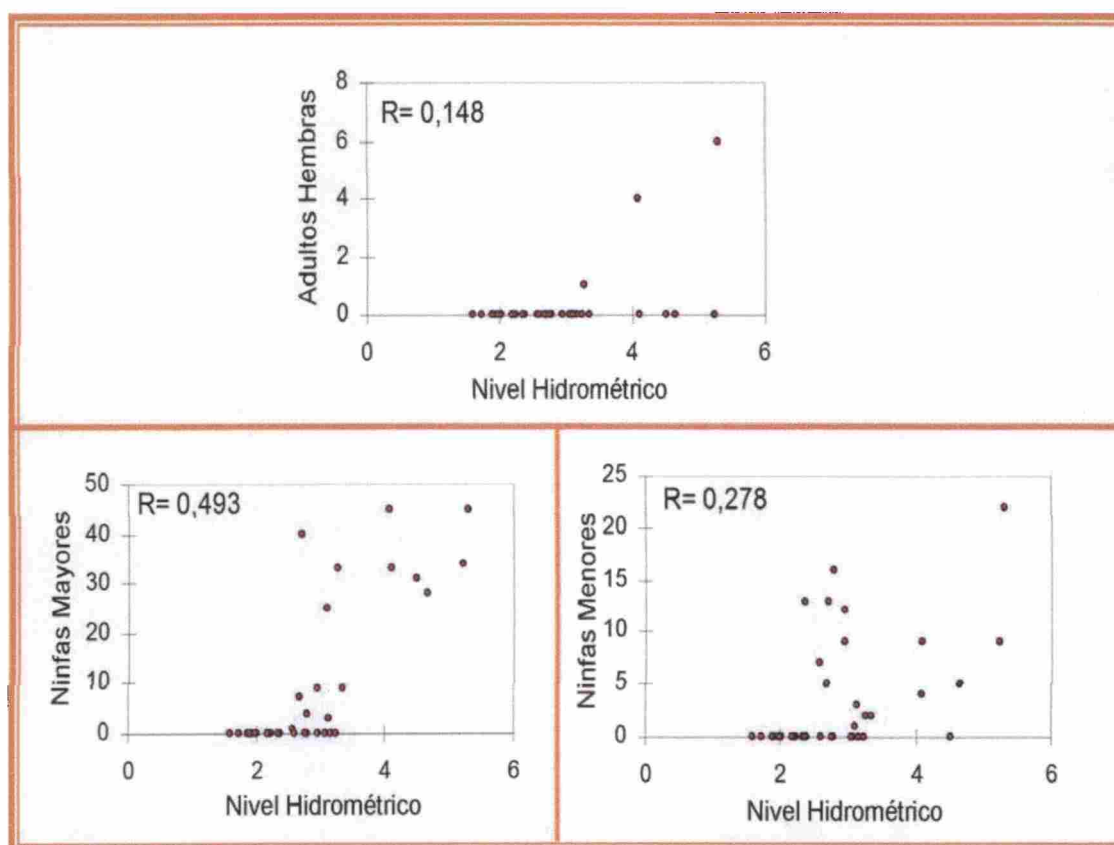


Fig. 4.26: Gráficos de dispersión de los datos de *Conocephalus* sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.

4.3.2. Ortópteros accesorios.

4.3.2.1. *Coryacris angustipennis*

Es un acridio que pertenece a la familia Romaleidae, subfamilia Romaleinae. Se recolectaron 299 individuos, aproximadamente el 93% de estos insectos se registró en la L.C.Di.

En la figura 4.27 se observa que las dos poblaciones presentaron fluctuaciones similares durante el año. Se registraron muy pocos organismos en otoño y no hubo presencia de este acridio en el invierno. Se obtuvieron dos picos de abundancias durante el verano, uno de ellos en el primer muestreo de febrero y el otro pico durante los primeros días de marzo del 2007.

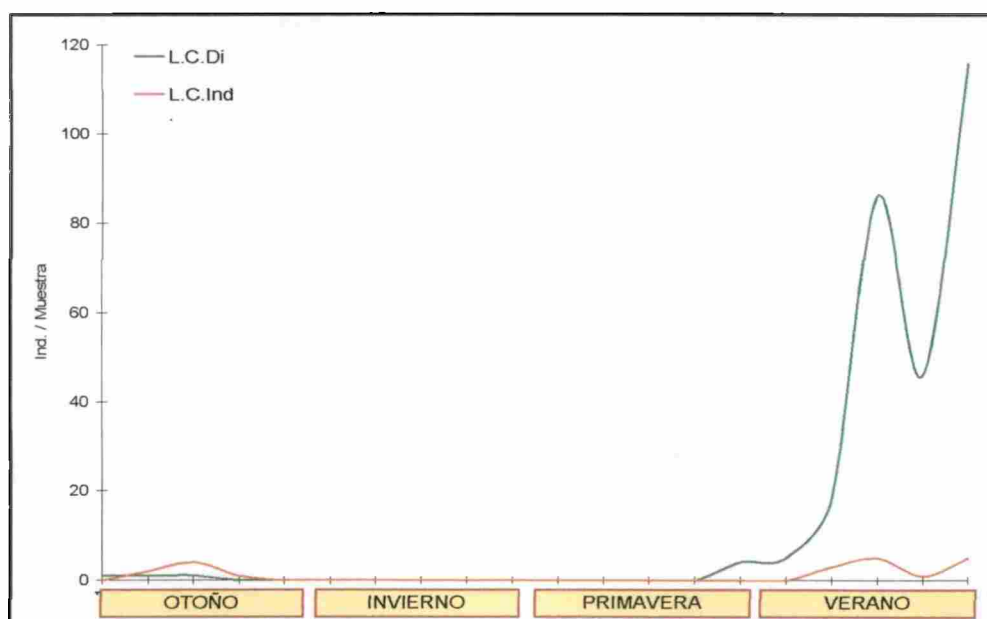


Fig. 4.27: Dinámica poblacional de *Coryacris angustipennis* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

No se obtuvieron diferencias significativas en las abundancias de *C. angustipennis* entre las dos lagunas ($p > 0,05$).

Con respecto a la estructura de edades, en la L.C.Di., se pudieron reconocer ninfas pequeñas en diciembre de 2006 y ninfas mayores desde diciembre hasta febrero 2007. Contrariamente, en la L.C.Ind., no se registraron ninfas durante los muestreos. En

las dos lagunas se observó la ausencia de *C. angustipennis* desde mayo hasta diciembre (Fig. 4.28).

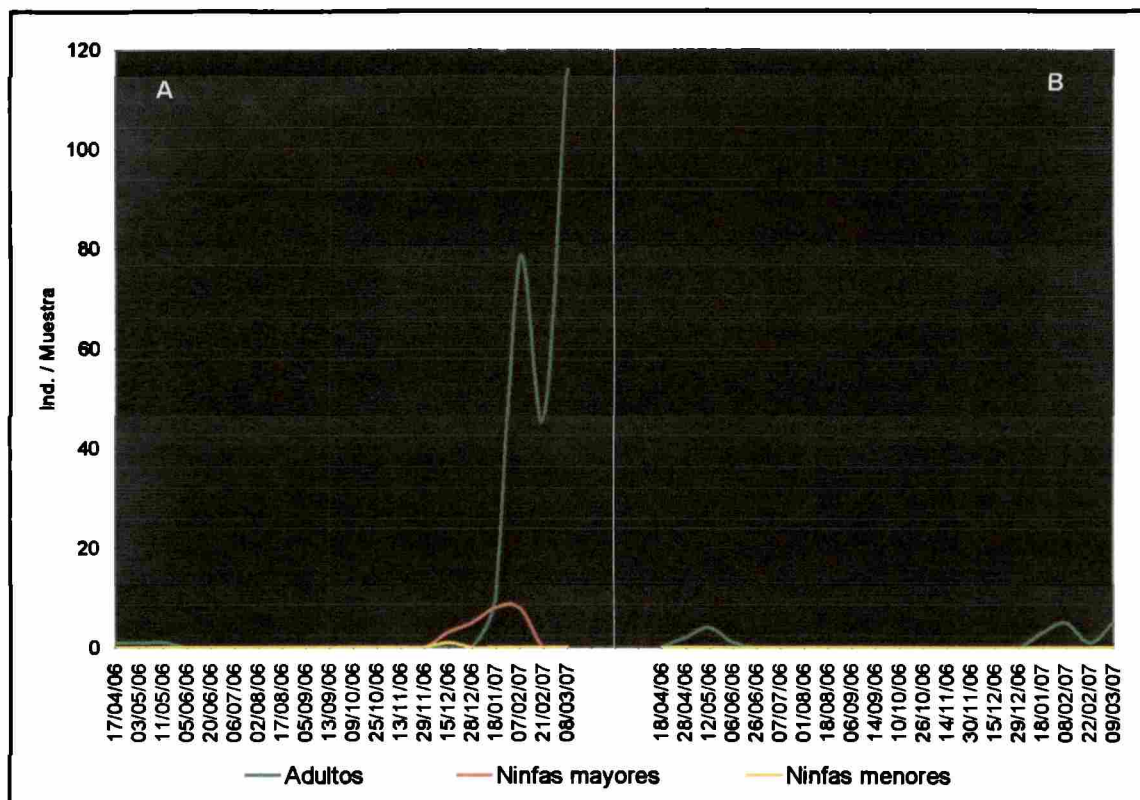


Fig. 4.28: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Coryacris angustipennis*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

4.3.2.2. *Marellia remipes*

Corresponde a la familia Acrididae, subfamilia Mareliinae. Durante todo el trabajo de campo realizado, sólo se capturaron 30 individuos de esta especie, siendo la primavera y el verano las estaciones con mayores abundancias (Fig. 4.29).

Al comparar las abundancias de este acridio, no se obtuvieron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre las dos lagunas estudiadas.

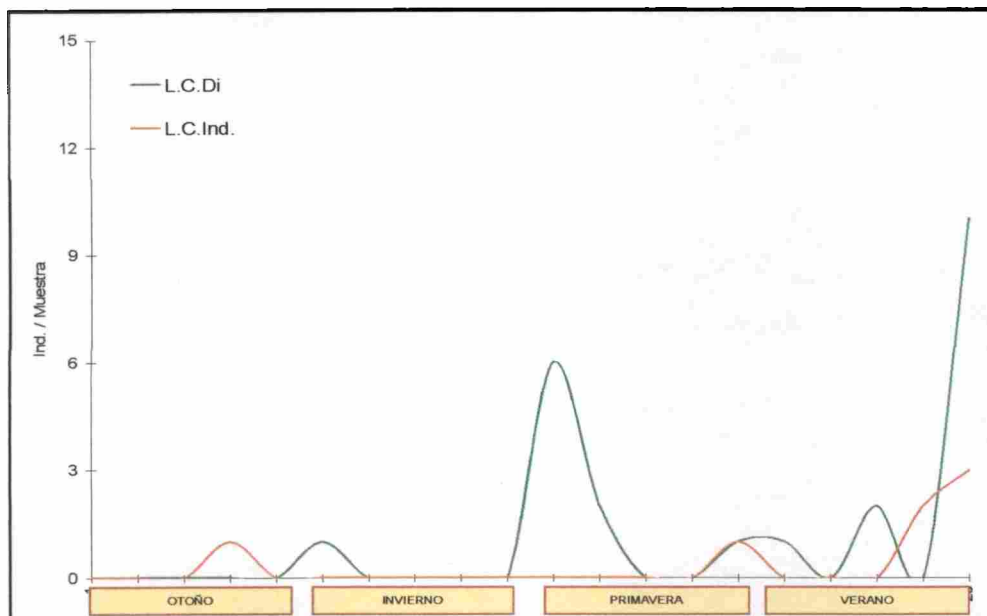


Fig. 4.29: Dinámica poblacional de *Marellia remipes* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

Debido a los pocos individuos colectados, no se puede hacer un análisis de la estructura de edad de esta especie. En la Fig. 4.30 se observa cómo se distribuyen los individuos de *M. remipes* a lo largo del periodo estudiado, siendo en su gran mayoría adultos. Estos individuos se capturaron durante los meses más cálidos.

Hay que destacar que durante el mes de julio de 2006, en la laguna de conexión directa al río, se recolectó 1 ninfa mayor. Si bien esta información es muy escasa, esto indicaría que esta especie de acridio podría pasar los meses más fríos del año en estado inmaduro (Fig. 4.30).

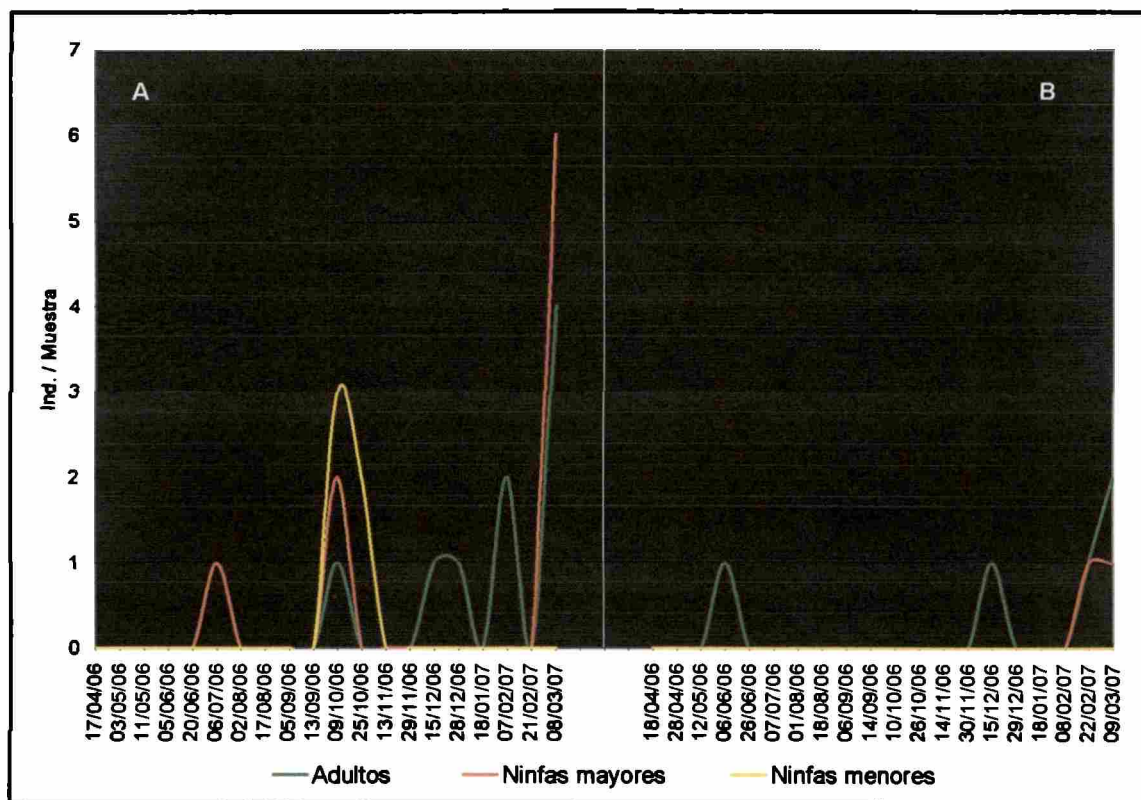


Fig. 4.30: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Marellia remipes*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

4.3.2.3. *Metaleptea adspersa*

Este acridio pertenece a la familia Acrididae, subfamilia Acridinae.

Se recolectaron 15 acridios adultos a lo largo de todos los muestreos en las dos lagunas de diferente conexión. Como en la mayoría de las especies anteriormente citadas, la mayor abundancia se registró a la L.C.Di con 12 individuos, mientras que solamente 3 tucuras se colectaron entre las macrófitas de la L.C.Ind.

En la L.C.Di., estas tucuras solamente aparecieron durante la primavera y verano, mientras que en la L.C.Ind. y a pesar de su bajísima abundancia (1 individuo en cada muestreo), se encontraron en abril, octubre y marzo (Fig. 4.31).

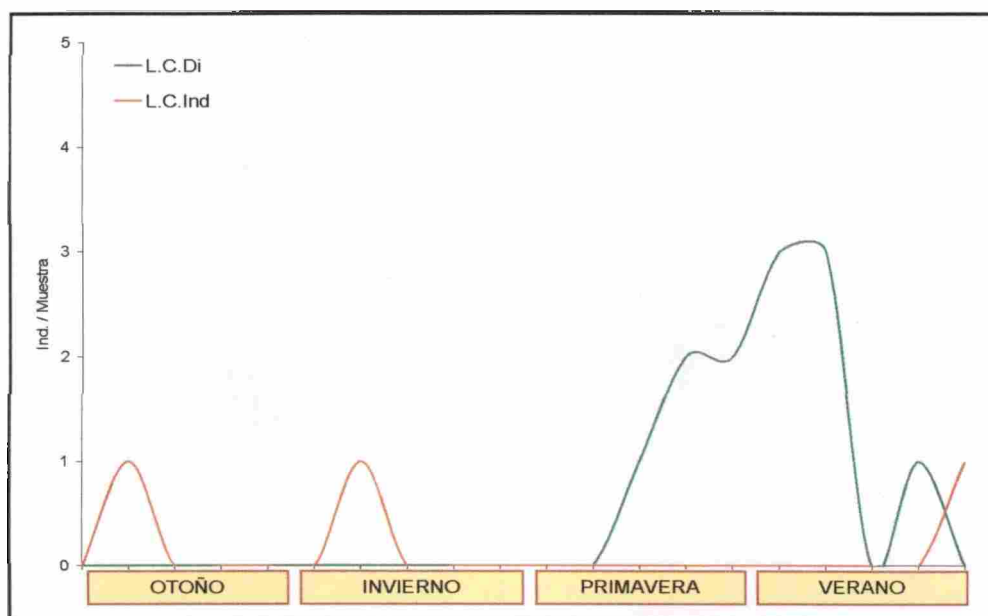


Fig. 4.31: Dinámica poblacional de *Metaleptea adspersa* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

4.3.2.4. *Aleuas lineatus*

Este acridio pertenece a la familia Acrididae, subfamilia Copiocerinae, tribu Aleuasini. En total se recolectaron 38 individuos, siendo en la laguna de conexión directa en la que se encontraron en mayor abundancia (35 acridos).

Aunque es muy poca la información disponible, se puede observar que estas tucuras se capturaron entre los camalotales a partir de los últimos muestreos de primavera y en verano (Fig. 4.32), cuando el nivel hidrométrico comenzaba a subir e inundar las islas, produciendo una mezcla de vegetación acuática y terrestre, favoreciendo el acceso de esta tucura a los camalotales.

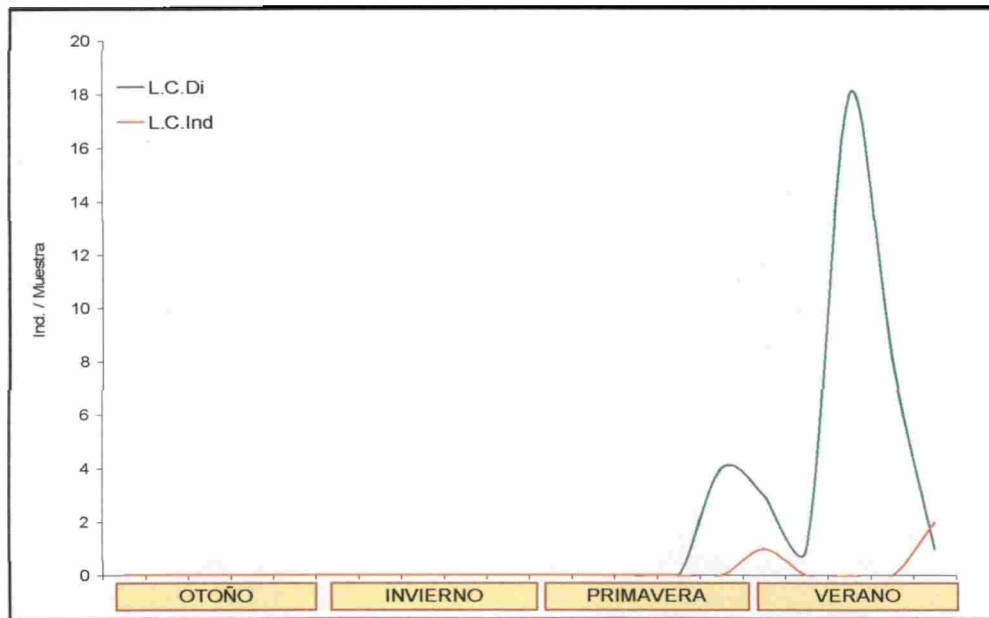


Fig.4.32: Dinámica poblacional de *Aleuas lineatus* en las dos lagunas muestreadas. L.C.Di.: laguna de conexión directa. L.C.Ind: laguna de conexión indirecta.

A excepción de 2 ninfas mayores recolectadas en la L.C.Di durante el mes de diciembre, todos los individuos capturados fueron adultos (Fig. 4.33).

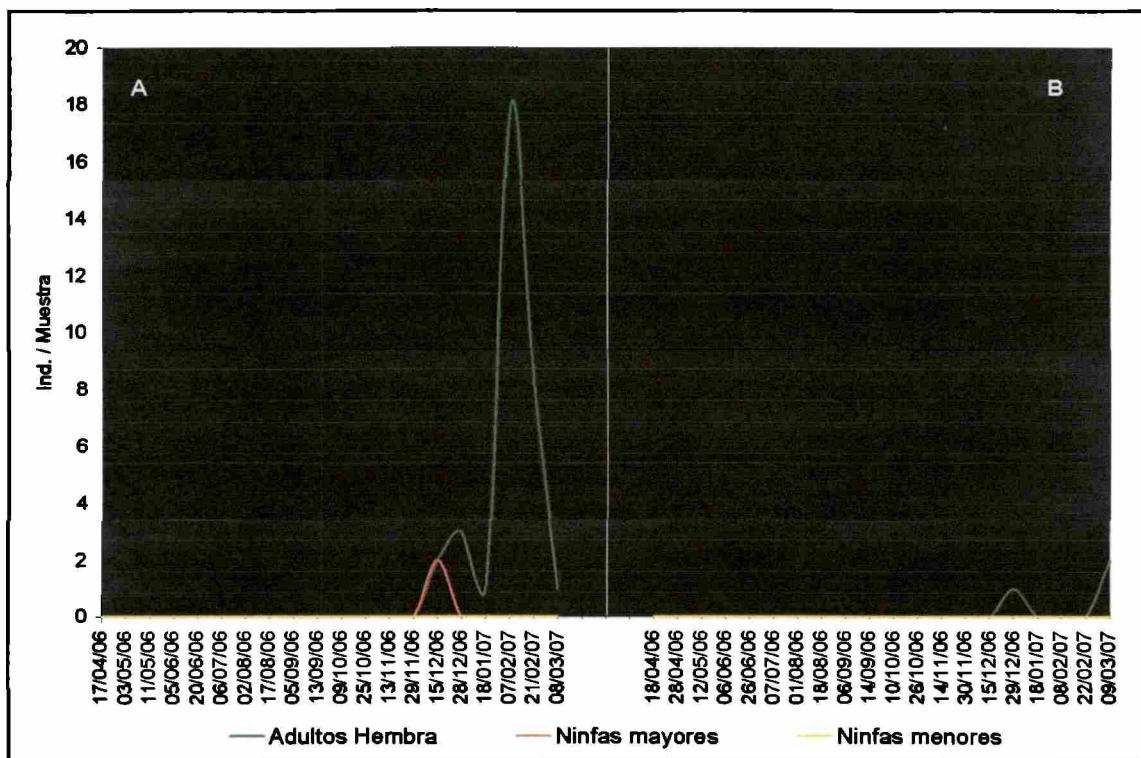


Fig. 4.33: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de *Aleuas lineatus*. A: Laguna de conexión directa al río. B: Laguna de conexión indirecta al río.

4.3.3. Ortópteros accidentales.

Se identificaron 6 especies de tucuras dentro de esta categoría (con una frecuencia de aparición menor al 25 % durante todos los muestreos). Las especies correspondientes a la familia Acrididae fueron: *Dicromorpha australis* (Gomphocerinae), *Leptysma argentina* y *Haroldgrantia lignosa* (Leptysminae) y *Dichroplus elongatus* (Melanoplinae). Además se identificaron individuos pertenecientes a la familia Romaleidae, siendo ellos: *Diponthus argentinus* y *Chromacris speciosa*.

La mayoría de las especies accidentales se capturaron durante los meses de febrero y marzo del 2007 (Fig. 4.34), momento en que, el nivel hidrométrico del río Paraná alcanzó su altura máxima inundando las áreas cercanas a las lagunas y por ende, se produjo una mezcla de los ortópteros acuáticos y los terrestres.

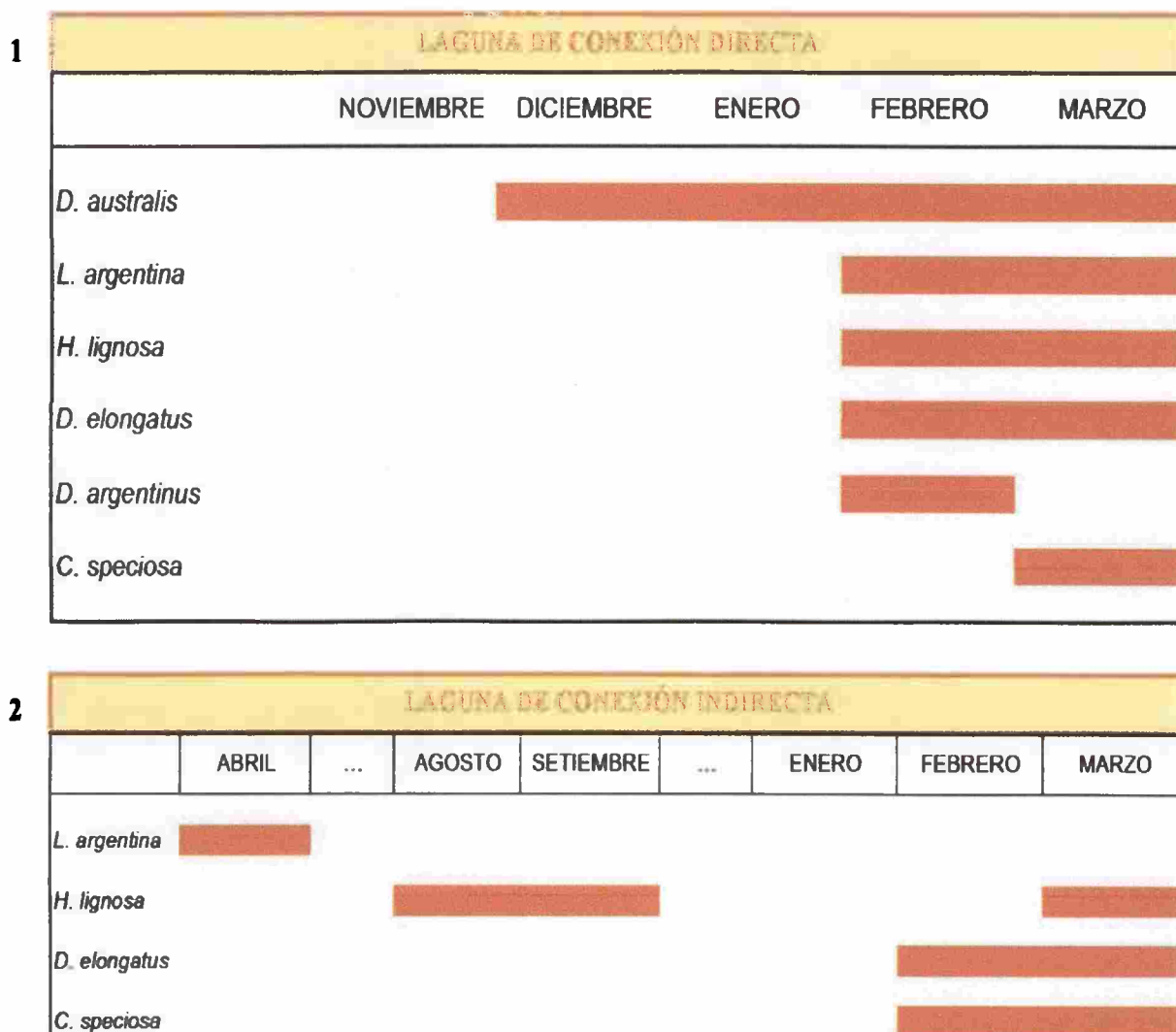


Fig. 4.34: Registro de aparición de las especies accidentales de los ortópteros. 1: Especies accidentales que se capturaron en la L:C:Di.; 2: Especies accidentales capturadas en la L.C.Ind.

A excepción del acridio *Leptysma argentina* en los que se pudieron reconocer ninfas y adultos, las demás especies sólo se capturaron en estado adulto. Esta situación podría deberse a que los adultos de las especies de ortópteros accidentales utilizarían a los camalotales como posible recurso alimenticio o como lugar de refugio contra los depredadores del ambiente terrestre.

En la Tabla 4.7 se muestran las abundancias totales de cada especie de tucura.

Tabla 4.7: Abundancias totales de las especies accidentales.

	L.C.Di	L.C.Ind.
<i>D. australis</i>	13	0
<i>L. argentina</i>	6	2
<i>H. lignosa</i>	3	7
<i>D. elongatus</i>	21	2
<i>D. argentinus</i>	1	0
<i>C. speciosa</i>	6	2

4.3.4. Muestreos terrestres

El objetivo de estos muestreos fue analizar un posible intercambio de tucuras y tetigónidos entre el sistema acuático y el sistema terrestre. Los ortópteros que se recolectaron se presentan en la Tabla 4.8:

Tabla 4.8: Especies de Orthoptera capturados mediante los muestreos terrestres realizados a la orillas de las lagunas.

CAELIFERA	ENSIFERA
Familia Acrididae	Familia Tettigoniidae
Subfamilia Acridinae <i>Allotruxalis gracilis</i> <i>Eutryxalis filata</i> <i>Metaleptea adspersa</i>	Subfamilia Conocephalinae <i>Conocephalus</i> sp.
Subfamilia Copiocerinae <i>Aleuas lineatus</i>	Subfamilia Phaneropterinae <i>Scudderia</i> sp.
Subfamilia Gomphocerinae <i>Amblytropidia australis</i> <i>Staurorhectus longicornis longicornis</i> <i>Dichromorpha australis</i> <i>Orphulella punctata</i>	
Sufamilia Leptysminae <i>Tucayaca gracilis</i> <i>Haroldgrantia lignosa</i> <i>Stenopola bohlsii</i>	
Subfamilia Melanoplinae <i>Dichroplus elongatus</i> <i>Dichroplus patruelis</i>	
Subfamilia Romaleinae <i>Chromacris speciosa</i> <i>Coryacris angustipennis</i>	

Fueron 7 las especies de ortópteros que solamente se colectaron en tierra firme, todos pertenecientes a la familia Acrididae: *Allotruxalis gracilis*, *Eutryxalis filata*, *Amblytropidia australis*, *Staurorhectus longicornis longicornis*, *Orphulella punctata*, *Stenopola bohlsii* y *Dichroplus patruelis*.

Los resultados obtenidos revelaron que tres especies de ortópteros dominantes, según el índice de frecuencia obtenido en el capítulo 1 (*T. gracilis*, *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp.), también se encontraron sobre las plantas terrestres que crecen a orillas de las lagunas estudiadas, demostrando que se produce una mezcla entre las especies terrestres y acuáticas.

No se recolectaron individuos de las especies mejor adaptadas al medio acuático: *C. aquaticum*, *P. acuminata* ni *M. remipes*.

4.3.5. Crías en laboratorio de *C. aquaticum* a diferentes condiciones ambientales.

La mayor supervivencia de las ninfas (72 %), se registró en la Cría III con temperatura (27 °C) y fotoperíodo constante (24h luz). En la Cría V (21 °C, 14/10 h luz/noche), sólo 2 ninfas llegaron hasta el tercer estadio (Fig. 4.35; Tabla. 4.9).

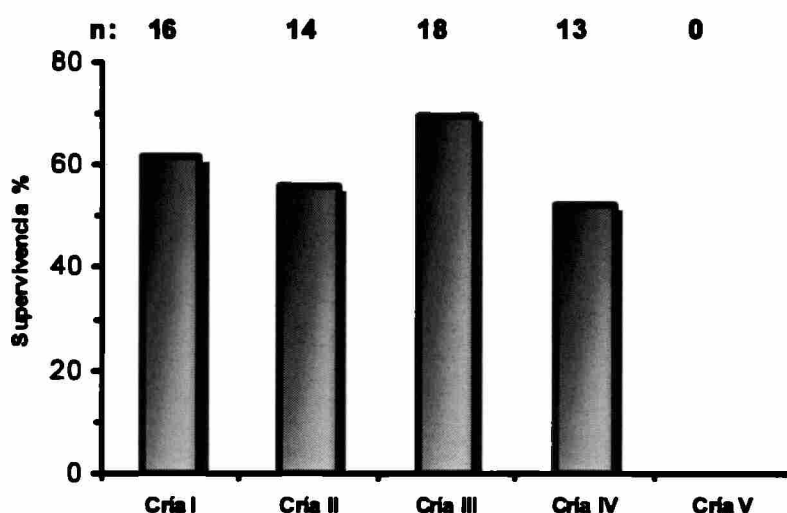
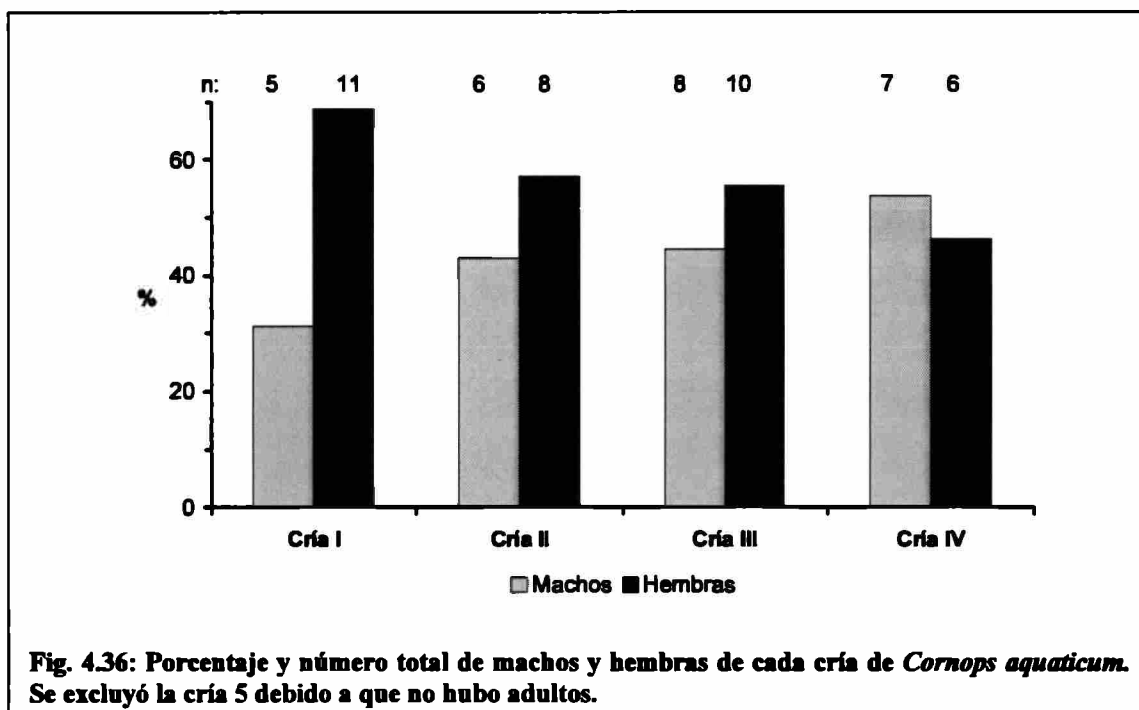


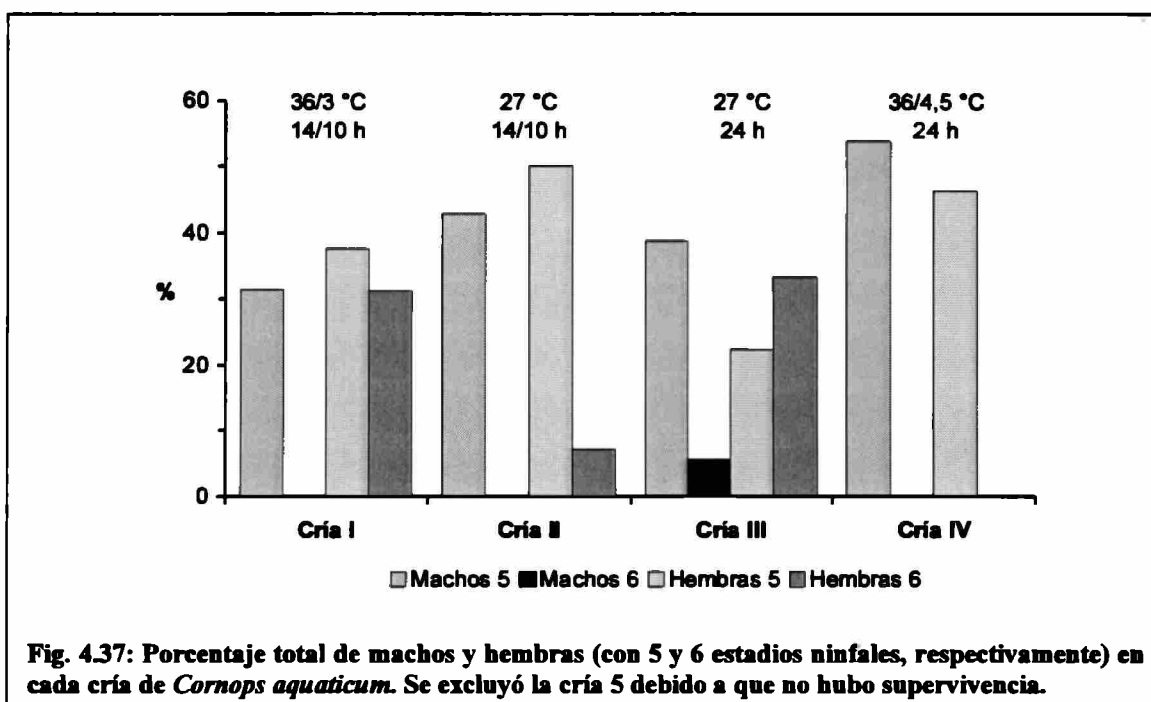
Fig. 4.35: Supervivencia (porcentaje y número total) de ninfas de *Cornops aquaticum* que alcanzaron la etapa adulta en cada cría.

En la Cría I (condiciones naturales: 36/3 °C, 14/10 día/noche), 16 individuos (5 machos y 11 hembras), alcanzaron el estado adulto. La duración media fue de $43,0 \pm 13,2$ días. Los machos representaron el 31,3 % del total de ninfas y tuvieron 5 estadios ninfales. De las hembras (68,7 %), seis (37,5 %) tuvieron 5 estadios ninfales y cinco (31,2 %) 6 estadios ninfales (Figs. 4.36 y 4.38; Tabla 4.9).

En la Cría II (27 °C, 14/10 h luz/noche), 14 individuos (6 machos y 8 hembras) alcanzaron el estado adulto, con una duración media de $36,1 \pm 5,3$ días. Los machos representaron el 42,9 % del total de ninfas y tuvieron 5 estadios ninfales. De las hembras (57,1 %), siete (50,0 %) tuvieron 5 estadios ninfales y una (7,1 %) tuvo 6 estadios ninfales (Figs. 4.36 y 4.38; Tabla 4.9).



En la Cría III (27 °C, 24 h luz), 18 individuos (8 machos y 10 hembras) llegaron a adultos en $32,7 \pm 4,9$ días. Los machos representaron el 44,4 % del total de ninfas, siete (38,8 %) tuvieron 5 estadios ninfales y uno (5,6 %) tuvo 6 estadios. De las hembras (55,6 %), cuatro (22,3 %) tuvieron 5 estadios ninfales y seis (33,3 %) 6 estadios ninfales (Figs. 4.36 y 4.37; Tabla 4.9).



En la Cría IV (36/4,5 °C, 24 h luz), 13 individuos (7 machos y 6 hembras) llegaron a adultos en $74,9 \pm 14,6$ días. Los machos representaron el 53,8 % y tuvieron 5 estadios ninfales. Las hembras (46,2 %) tuvieron 5 estadios ninfales. En este tratamiento se registró el estado ninfal más largo, ya que, aunque se observaron 5 estadios tanto en hembras como en machos, el tiempo promedio de cada estadio fue el mayor que en las restantes crías (Figs. 4.36 y 4.37; Tabla 4.9).

Comparando el tiempo promedio de duración de cada estadio entre las diferentes crías, hubo diferencias significativas entre las cuatro crías (Kruskal-Wallis $p < 0,0001$), y fue la cría IV, donde se observó la mayor duración del ciclo (Tabla 4.9).

Analizando los resultados de las crías con igual temperatura (Cría II y Cría III), no existieron diferencias significativas en la duración del estadio ninfal (Kruskal-Wallis: $p = 0,098$). En la Cría III se registró 1 macho con 6 estadios ninfales y la proporción de hembras con 6 estadios fue mayor que en la Cría II (33,3 % y 7,1 % respectivamente), registrándose diferencias significativas en la cantidad de estadios ninfales (Mann-Whitney: $p = 0,043$).

Los resultados de las crías con igual fotoperíodo, se dividieron en dos grupos para el análisis: las Crías I y II con un fotoperíodo de 14 horas de luz y las Crías III y IV con 24 horas de luz. En el primer grupo las ninfas fueron sometidas 14 horas de luz y 10 horas de noche. Se observó que las ninfas de la Cría II tardaron, en promedio, menos tiempo en llegar al estado adulto que la Cría I, pero la cantidad de estadios ninfales fue similar (Mann-Whitney: $p = 0,105$). En cambio, cuando la luz fue constante (Cría III y IV), se observaron diferencias significativas tanto en la cantidad de estadios ninfales ($p = 0,012$) como en el tiempo de desarrollo de las ninfas ($p < 0,001$) (Tabla 4.9). La cantidad de días que tardaron las ninfas en llegar al estado adulto no fue significativamente diferente para el sexo ($F = 0,03$; $p = 0,866$) pero sí para las diferentes crías realizadas ($F = 47,2$; $p < 0,001$).

Tabla4.9: Tiempo mínimo y máximo (A) y tiempo medio con desvío estándar (B) de días por estadio para el desarrollo ninfal completo en las distintas crías de *Cornops aquaticum*.

		Cria I	Cría II	Cria III	Cria IV	Cria V
<i>Temperatura</i>		36/3 °C	27 °C	27 °C	36/4,5 °C	21 °C
<i>Fotoperíodo</i>		14/10 h	14/10 h	24 h	24 h	14/10 h
<i>Supervivencia (%)</i>		61,5	56,0	72,0	54,2	0
<i>Estadio 2</i>	A	6 - 10	6 - 10	4 - 11	6 - 16	-
	B	7,6 ± 1,4	7,3 ± 1,3	6,3 ± 2,5	8,2 ± 3,0	-
<i>Estadio 3</i>	A	4 - 17	4 - 9	4 - 7	9 - 18	-
	B	9,0 ± 3,0	7,3 ± 1,5	6,1 ± 1,5	13,2 ± 2,7	-
<i>Estadio 4</i>	A	5 - 14	7 - 13	3 - 12	14 - 23	-
	B	11,0 ± 2,5	8,9 ± 1,8	7,1 ± 1,9	13,3 ± 2,7	-
<i>Estadio 5</i>	A	9 - 20	8 - 16	6 - 14	25 - 58	-
	B	15,0 ± 2,9	11,8 ± 2,1	8,5 ± 1,0	37,6 ± 9,7	-
<i>Estadio 6</i>	A	13 - 33	12	8 - 11	-	-
	B	22,0 ± 9,1	12,0	9,8 ± 1,1	-	-
<i>TOTAL</i>	A	28 - 71	28 - 47	25 - 41	58 - 107	-
	B	43,0 ± 13,2	36,1 ± 5,3	32,7 ± 4,9	74,9 ± 14,6	-

4.4. Discusión

Los resultados obtenidos en este capítulo permitieron conocer de manera simultánea la estructura de edades y la dinámica poblacional de los ortópteros asociados a plantas acuáticas. Hasta el momento no se habían realizado estudios a nivel de comunidad de estas tucuras y tetigónidos acuáticos. Solamente, han recibido considerable atención, el estudio de algunas poblaciones de los ortópteros de hábitos acuáticos que están estrechamente asociadas a macrófitas que, por su alta tasa de productividad, pueden llegar a ser invasivas (Amorim, 1992; Capello *et al.*, 2004; Franceschini *et al.*, 2007; Lhano, 1999; Lhano, 2002; Nunes 1989; Nunes y Adis, 1992, 1996; Nunes *et al.*, 1992; Vieira, 1989; Vieira y Adis, 1992, Franceschini, 2008).

4.4.1. Dinámica poblacional y estructura de edades de los ortópteros.

La dinámica de poblaciones se ocupa del estudio de los cambios que sufren las poblaciones biológicas en cuanto a tamaño, estructura de edad y otros parámetros que las definen, así como de los factores que causan esos cambios y los mecanismos por los que se producen (Scholwalter, 2006).

4.4.1.1. *Cornops aquaticum*

Los resultados obtenidos evidenciaron que las poblaciones de *C. aquaticum* en las dos lagunas ubicadas en la llanura aluvial del río Paraná Medio, presentaron adultos durante todo el año, mientras que las ninfas estuvieron ausentes sólo en los meses más fríos, lo que estaría indicando la presencia de diferentes períodos de reproducción. Esto concuerda con los datos obtenidos por Franceschini (2008) en poblaciones de este acridio en el nordeste de la Argentina.

Las ninfas pequeñas (I, II y III) fueron dominantes en la población en primavera, verano y comienzos del otoño, con tres picos de mayor importancia en cada ciclo anual estudiado, en cada una de las lagunas. Esto difiere de lo encontrado por Franceschini (2008) donde solamente las ninfas pequeñas dominaron en primavera y verano con dos picos en su abundancia máxima. En otras poblaciones de *C. aquaticum*, en el Centro Este de Argentina y en Uruguay (Zolessi, 1956; Silveira Guido y Perkins, 1975) y en

Brasil (Adis y Junk, 2003; Medeiros, 1984), la presencia de ninfas y desoves también fueron mencionados para el período de primavera y verano.

La mayor proporción de ninfas con respecto a los adultos en primavera y verano observada en la población de *C. aquaticum*, coincide con lo encontrado por Lecoq y Pierrozzi (1996) y Squitier y Capinera (2002 a), quienes señalan que esta característica es común en Orthoptera. Sin embargo, también se conocen casos en los cuales las ninfas dominan respecto a los adultos en los meses de invierno, como ocurre en las poblaciones de *Arphia granulata*, *Chlorotophaga australior* y *Psinidia fenestralis* (Squitier y Capinera, 2002 a).

En otras especies de *Cornops* también se observa que el periodo reproductivo ocurre en primavera y en verano, con presencia de adultos en invierno. Turk y Aquino (1996) mencionan que las poblaciones de *C. paraguayense* (Br.) del Norte de Argentina tienen oviposiciones endofíticas primaverales-estivales en *Thypha* sp., y adultos invernales que presentan una diapausa reproductiva de aproximadamente 8 meses.

En la Amazonia Central, Braga *et al.* (2007), observaron ninfas de primeros estadios de *C. frenatum frenatum* en verano, durante el mes de diciembre. A diferencia de lo encontrado en *C. paraguayense* (Turk y Aquino, 1996) y *C. frenatum frenatum* (Braga *et al.*, 2007), Braga y Adis (2007) observaron ninfas de estadio I y adultos en cópula de *Cornops brevipenne* en el invierno (agosto) en los camalotales de *Pontederia rotundifolia* de la Amazonia Central.

Hay que destacar la gran reducción en el pasaje de las ninfas menores a las ninfas mayores. Al observar los gráficos de la dinámica poblacional de las dos lagunas estudiadas, las ninfas mayores siempre fueron menores en abundancia con respecto a las ninfas de los primeros estadios, a excepción de dos muestreos realizados en el mes de mayo de 2006 en la laguna conectada permanentemente al río. Esto estaría indicando una gran mortalidad de las ninfas mayores, siendo la depredación por parte de otros invertebrados o vertebrados que viven entre los camalotales, una de las posibles explicaciones de este fenómeno. Esta situación de gran mortalidad de las ninfas pequeñas no fue registrada en los trabajos encontradas para esta especie (Adis y Junk, 2003; Franceschini, 2008).

Las relaciones entre los insectos herbívoros y las plantas no son simples, involucrando siempre un tercer nivel trófico compuesto por los predadores, parasitoides y múltiples interacciones con otros insectos o inclusive con otros herbívoros de los que difieren taxonómicamente y eco-morfológicamente (Zamora *et al.*, 1999). La

depredación del género *Cornops* fue citada por distintos autores. Dentro de los enemigos naturales, se mencionan a *Ludovix fasciatus* (Curculionidae) y *Phlugis teres* (Tettigionidae), los cuales se alimentan de los huevos y ninfas de este acridio, respectivamente (Bennett y Zwölfer, 1968; Morrone y O' Brien, 1999; Zwölfer y Bennett, 1969). Las aves como el chingolo, *Zonotrichia capensis* (Alessio *et al.*, 2005); el pirincho *Guira guira* (Beltzer, 1995) y el gallito de agua, *Jacana jacana* (Beltzer y Paporello, 1984) también constituyen importantes predadores de *C. aquaticum*. Asimismo, los anfibios también han sido mencionados como predadores de Orthoptera (Duré y Kehr, 2001 y 2004; Duré *et al.*, 2004). Aunque no fue medida la depredación en este trabajo, *L. fasciatus* y *P. teres*, los anfibios, *G. guira* y *J. jacana*, fueron muy comúnmente observados en los camalotales de las lagunas estudiadas durante todo el período de muestreo.

El estado de maduración de los ovarios constituye una importante información para determinar el inicio y la duración del período reproductivo de las poblaciones de insectos (Adis *et al.*, 1986; Adis *et al.*, 1997; Lecoq y Pierrozi, 1996).

Teniendo en cuenta las altas proporciones de las ninfas pequeñas durante la primavera, verano y principios de otoño, y en base al estado de maduración de los ovarios analizados, se puede inferir que esta especie de acridio tiene más de una generación al año. Esto concuerda con lo expuesto por Silveira Guido y Perkins (1975), quienes mencionan que las poblaciones de *C. aquaticum* del centro de Argentina y Uruguay son bivoltinas.

4.4.1.2. *Paulinia acuminata*

Este acridio presentó grandes diferencias en su abundancia entre las lagunas, siendo mucho más abundante en la laguna de conexión permanente. En la laguna de conexión indirecta, la mayor cantidad de individuos se registró durante los meses de mayor cantidad de agua, demostrando la influencia del nivel hidrométrico. La relación entre la abundancia de este acrido y el nivel hidrométrico también fue confirmada por Viera y Adis (1992).

Los resultados obtenidos en esta tesis demostraron un predominio de adultos en casi todos los muestreos realizados. En la laguna de conexión directa al río, se colectaron ninfas pequeñas en tres de los cinco muestreos de invierno, manifestando que este acridio puede pasar los meses más fríos del año en estado ninfal. Contrariamente,

en las poblaciones de *P. acuminata* de Brasil estudiadas por Viera y Adis (1992), registraron que las ninfas siempre fueron dominantes a lo largo de año.

A partir de los datos obtenidos de las disecciones realizadas en las hembras, se observó un predominio de ovarios maduros, a excepción del mes de abril y mayo de 2006. Si a esta información se la vincula con las ninfas menores encontradas durante los meses fríos, se puede advertir que las poblaciones de *P. acuminata* que viven entre los camalotales del río Paraná Medio, tiene reproducción continua. Una situación similar, fue registrada en Brasil (Vieira y Adis, 1992), donde determinaron que esta especie de ortóptero tiene más de 5 ciclos reproductivos en el año produciéndose una superposición de ciclos vitales.

4.4.1.3. Tucayaca gracilis

Los acridios pueden pasar el invierno en forma de huevo, ninfa o como adultos (Squiter y Capinera, 2002a). En la zona de estudio, *T. gracilis* presentó adultos y ninfas a lo largo de todo el año. Los adultos dominaron durante el invierno y la primavera y luego se invirtió dicha situación, dominando las ninfas. El mismo comportamiento fue registrado por Nunes y Adis (1994) en el Lago Camaleon en Manaus (Brasil), aunque las abundancias registradas en Santa Fe fueron superiores.

El análisis de los ovarios reveló que esta especie presenta una reproducción continua; situación que ya fue propuesto para las poblaciones de Brasil (Nunes y Adis, 1994).

Este acrido ha sido mencionado por Luiselli *et al.* (1999) como integrante de los campos del centro oeste de Santa Fe y del centro este de Córdoba.

4.4.1.4. Phlugis sp.

En la laguna de conexión directa, se registraron adultos y ninfas todo el año, dominando las ninfas en los meses de abril hasta julio del 2006, mientras que en la laguna sin conexión, solamente los adultos fueron observados en todos los muestreos, siendo dominantes en el verano, mientras que las ninfas desaparecieron durante los meses de setiembre y octubre.

Del análisis de la maduración de los ovarios y en base a la información antes mencionada, se puede inferir que esta especie tiene reproducción continua. Esta misma

situación fue registrada en Brasil por Nunes (1996), pero solamente en los muestreos realizados entre las plantas acuáticas *Paspalum repens* y *Echinochloa polystachya* ya que *Eicchornia crassipes* desaparece durante un período del año.

Los huevos de esta especie de tetigónido son blanco-amarillentos y con el correr de los días se tornan naranja-amarronado. Tienen forma oblonga y un poco recurvada, siendo depositados individualmente sobre las macrófitas acuáticas (Nunes, 1996). Durante los muestreos realizados se han podido observar las oviposiciones endofíticas de *Phlugis* sp., en los pecíolos de *E. crassipes*.

Según Nunes (1996), *Phlugis* sp. parece estar bien adaptado a vivir en ambientes inestables, ya que utiliza los recursos de una forma generalista, afirmando que este tetigónido puede oviponer en *E. crassipes*, *P. repens* y *E. polystachya*, y alimentándose de una gran variedad de presas que se encuentran asociadas a dichas macrófitas.

A diferencia de la baja abundancia registrada en Brasil por Nunes (1996), con respecto a los otros ortópteros acuáticos; en este trabajo, las abundancias de este insecto fueron elevadas en comparación con las demás especies, siendo la segunda especie de mayor abundancia total (1.003 individuos).

4.4.1.5. Scudderia sp. y Conocephalus sp.

Es la primera vez que se citan a estas especies como integrantes de la comunidad de ortópteros asociados a plantas acuáticas para la zona en estudio. Si bien existe poca información respecto a estas especies, estos tetigónidos han sido mencionados por su relación con lugares húmedos y cercanos a distintos cuerpos de agua (Montealegre Zapata, 1997).

Los tetigónidos, son insectos nocturnos en su mayoría, permaneciendo ocultos durante el día y saliendo de noche para alimentarse y para formar pareja. Las hembras copulan y oviponen únicamente de noche. Al amanecer cambian fuertemente su comportamiento y pasan a un modo más reposado (Nickle, 1992; Montealegre Zapata, 1997).

En las dos especies de ortóptero estudiadas, se observó la ausencia de adultos y ninfas durante el invierno. Con respecto a *Scudderia* sp., las ninfas fueron dominantes durante la primavera y el primer muestreo del verano, luego esta situación se invirtió siendo dominantes los adultos durante los meses más calurosos. En base a dichos resultados y a la maduración de los ovarios, los cuales estuvieron totalmente inmaduros

en otoño (abril, mayo y junio), se puede deducir que *Scudderia* sp. presenta una marcada época de reproducción estival. Por otra parte, en *Conocephalus* sp., hay que destacar la gran dominancia de ninfas, registrándose muy pocos adultos, solamente en la laguna de conexión directa. A pesar de la baja abundancia de los adultos, las hembras colectadas siempre presentaron ovarios totalmente maduros. Esto podría indicar que las hembras utilizan a las plantas acuáticas para oviponer, situación que Nickle (1992) registró para distintas especies de tetigónidos.

4.4.1.6. Ortópteros accesorios y accidentales

En la categoría de especies *accesorias* quedó incluida *C. angustipennis*. Esta especie ya fue citada por Amédégno y Devriese (2008) como un ortóptero “oportunist” ya que pertenece a una familia terrestre, pero que se lo encuentra frecuentemente sobre las plantas acuáticas. En esta tesis se capturaron ninfas y adultos (estos últimos en mayor proporción), durante los meses más cálidos.

La baja abundancia registrada de *M. remipes* en los ambientes estudiados, se podría deber a dos causas diferentes. Una de ellas, es que este acridio se encuentra íntimamente relacionado con *Hydrocleis nymphoides* (Butomaceae), una planta acuática perenne, estolonífera y flotante, que crece en aguas tranquilas y limpias (Carbonell y Arrillaga, 1958), que no fue encontrada muy frecuentemente en los ambientes estudiados. Otra de las causas podría deberse a la metodología empleada, ya que se pasaba la red entre la cobertura vegetal, y en los lugares donde los camalotes tenían largos pecíolos se dificultaba poder llegar hasta las plantas más bajas, como es el caso de su planta huésped *H. nymphoides*.

Dentro de la especies *accesorias* también quedaron incluidas: *Metaleptea adspersa* y *Aleuas lineatus*. Es la primera vez que se registran estas especies entre los camalotales, aunque *M. adspersa* puede habitar terrenos bajo y húmedos (Carbonell *et al.*, 2006). Contrariamente, *A. lineatus* solamente fue registrada como una plaga ocasional de importancia local para gramíneas silvestres, maíz y alfalfa (Carbonell *et al.*, 2006), siendo en Santa Fe, una de las cinco especies más abundantes y con una sola generación anual (Zequín *et al.*, 1999).

La mayoría de las especies *accidentales* se capturaron durante los meses de febrero y marzo del 2007, momento en que el nivel hidrométrico del río Paraná alcanzó su altura máxima, inundando las áreas cercanas a las lagunas y por ende, produciéndose

una mezcla de los ortópteros acuáticos y los terrestres. Como consecuencia de los ingresos periódicos del agua a la planicie de inundación, las especies han generado una serie de estrategias que les permite realizar migraciones hacia zonas no inundadas o troncos, efectuar vuelos hacia otros ambientes, entrar en dormancia, o permanecer activos en las partes de las plantas que están sobre el nivel del agua (Adis, 1997).

Los resultados obtenidos mediante la realización de los muestreos terrestres, revelaron que tres especies de ortópteros dominantes de los camalotales (*T. gracilis*, *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp.), se colectaron sobre las plantas terrestres que crecen a orillas de las lagunas estudiadas, demostrando que se produce una mezcla entre las especies terrestres y acuáticas. Hay que destacar que nunca se recolectaron individuos de las especies mejor adaptadas al medio acuático: *C. aquaticum*, *P. acuminata* ni *M. remipes*, demostrando su gran afinidad por las plantas acuáticas.

Al comparar las abundancias de las categorías poblacionales (adultos hembras, adultos machos, ninfas mayores y ninfas menores), entre las dos lagunas de diferente conexión, se obtuvieron diferencias significativas en algunas especies de ortópteros constantes. En *C. aquaticum*, *Phlugis* sp. y *Conocephalus* sp. no se registraron diferencias significativas entre las dos poblaciones estudiadas, concluyendo que su comportamiento fue similar en las dos lagunas de diferente conexión. Contrariamente, *T. gracilis* fue la especie donde se registraron las mayores diferencias entre todas las categorías de edades entre los dos sitios. Por otra parte, *Scudderia* sp. presentó diferencias en los adultos y las ninfas mayores, mientras que en *Conocephalus* sp., los adultos hembras, y ninfas mostraron diferencias en las abundancias de las dos lagunas. Por lo expuesto anteriormente, se rechaza la primera hipótesis donde se planteaba que las estructuras de edades de los ortópteros asociados a macrófitas acuáticas eran similares en las dos lagunas de distinto grado de conectividad, ya que esto solamente ocurrió en *C. aquaticum*, *Phlugis* sp. y *Conocephalus* sp.

4.4.2. Variables ambientales y su relación con la comunidad de ortópteros acuáticos

Las variables climáticas que ejercen mayor influencia sobre la población de ortópteros pueden ser diferentes según la especie en cuestión; por ejemplo en

poblaciones de Gomphocerinae, hay distintas variables climáticas relacionadas con cada especie: en *Euthystira bracyptera* es la radiación solar y las precipitaciones, en *Stenobothrus lineatus* la temperatura promedio y las precipitaciones y en *Gomphocerus rufus* son importantes las tres variables mencionadas, siendo la estructura poblacional diferente en cada una de las especie (Köhler *et al.*, 1999).

Logan *et al.*, (2006) y Joern *et al.* (2006), encontraron que la temperatura diaria, diferencia de temperaturas promedio y radiación fueron las variables que ejercieron mayor influencia sobre poblaciones de tucuras. En base a los datos obtenidos en esta tesis, las diferentes temperaturas registradas (temperatura mínima, temperatura máxima y temperatura media), demostraron influir a todas las poblaciones de ortópteros estudiados, ya que se obtuvieron diferencias significativas en todas las especies. Esto es coincidente con lo encontrado para otras especies de Orthoptera (Lactin y Johnson, 1998 a y b; Akman Gündüz y Gülel, 2002; Karpakakunjaram *et al.*, 2002; Logan *et al.*, 2006). En este estudio se demostró que en general, la temperatura tiene una relación directa con la proporción de ninfas e inversa con la proporción de adultos, lo cual es coincidente con la estacionalidad que presentan los picos de cada categoría poblacional de los ortópteros estudiados.

Las precipitaciones también estuvieron estrechamente relacionadas con las diferentes variables poblaciones de todos los ortópteros analizados. Esta variable también tiene influencia en las poblaciones de varias especies de Acrididae (Sánchez y Liljestrom, 1986; Lecoq y Pierrozi, 1996; Messi *et al.*, 2006; Karpakakunjaram *et al.*, 2002) y en poblaciones de otros grupos de insectos asociados a la planicie de inundación (Adis, 1981, 1984, 1997; Adis *et al.*, 1986; Adis *et al.*, 1997).

La humedad estuvo altamente relacionada con todas las especies estudiadas. Esta variable climática ha sido señalada como un factor importante para las poblaciones de insectos (Kennedy, 1937; Dreux, 1972; Adis, 1984; Prange y Hamilton, 1992; Karpakakunjaram *et al.*, 2002) y para la fisiología de sus individuos (Uvarov, 1966; Bernays, 1972). Asimismo, para las poblaciones de tucuras terrestre Fisher *et al.* (1996), menciona que los factores determinantes para la eclosión de los huevos son la temperatura del suelo y la humedad.

Por otra parte, la variación del nivel del agua del río es el factor físico más importante en las áreas inundables, ejerciendo una influencia continua sobre sus comunidades (Irmeler, 1977; Junk *et al.*, 1989). Todas las especies de ortópteros estudiadas en esta tesis, estuvieron relacionados con el nivel hidrométrico del río Paraná

Medio. En la especies *C. aquaticum*, *T. gracilis* y *Phlugis* sp., se obtuvieron correlaciones significativas entre todas las variables poblaciones (adultos hembras, adultos machos, ninfas mayores y ninfas menores) con el nivel hidrométrico, evidenciando su influencia en la dinámica poblacional de dichas especies. Una situación similar fue citada para las tres especies de ortópteros antes mencionados en la Amazonia Central, en la planicie del río Amazonas-Solimões (Nunes, 1989; Nunes, 1996; Nunes y Adis, 1992; Nunes *et al.* 1992; Nunes *et al.*, 2005). Con respecto a *C. aquaticum*, también se demostró su interrelación con el nivel hidrométrico en el Madrejón El Puente, en Corrientes (Franceschini, 2008).

Por lo expuesto en el párrafo anterior, se acepta la segunda hipótesis donde se plantea, que la estructura de edades y la dinámica poblacional de los ortópteros acuáticos están íntimamente relacionadas con el nivel hidrométrico del río Paraná Medio.

Es importante destacar que ningún factor ambiental por si sólo explicaría la estructura poblacional de los ortópteros que viven sobre los camalotales del río Paraná Medio, habiendo siempre más de una variable que ejerce efecto sobre las poblaciones. Esto también ha sido mencionado por Köhler *et al.* (1999), para poblaciones de Gomphocerinae. Los factores reguladores de las poblaciones de Acrididae y otros insectos herbívoros no necesariamente son puramente climáticos, también están los factores bióticos referidos a las plantas huéspedes (Bernays, 1989; Bernays y Chapman, 1994; Belovsky y Joern, 1995; Belovsky y Slade, 1995; Joern y Behmer, 1997; Papaj, 2000) y a otros organismos que actúan como predadores (Belovsky y Joern, 1995; Reeve *et al.*, 1995; Pitt, 1999 y 2000; Joern *et al.*, 2006; Logan *et al.*, 2006;), parásitos (Myers y Rothman, 1995; Roland y Taylor, 1995; Chikwenhere y Vestergaard, 2001; Lange, 2004; Lange y de Wysiecki, 2005) y competidores (Ritchie y Tilman, 1992, 1993; Beckerman, 2000).

Además de los factores bióticos y abióticos, existen factores intrínsecos de la población, que actúan de manera densodependiente, regulando el tamaño y los parámetros reproductivos de la misma (Belovsky y Joern, 1995; Capuchino, 1995; Myers y Rothman, 1995).

Posiblemente haya más factores que no se han incluido en este análisis, sobre todo factores inherentes a la vegetación, y por lo tanto estos resultados constituyen el punto de partida para encarar futuros estudios sobre la comunidad de Orthoptera que se

encuentran sobre los camalotales, y su relación con la abundancia y la estructura poblacional de las diferentes especies que la conforman.

4.4.3. Cría de *C. aquaticum* a diferentes condiciones

La mayor supervivencia (72 %) se observó cuando la temperatura y fotoperíodo fueron constantes (Cría III: 27 °C, 24 h luz), coincidiendo con lo obtenido por Amorim & Adis (1994) para *Stenacris fissicauda fissicauda* (Orthoptera: Acrididae) en Amazonia Central. Una temperatura constante más baja (21 °C) junto con la luz oscilante (Cría V: 21 °C, 14 h luz, 10 h noche), aparentemente representa una situación desfavorable para las ninfas jóvenes resultando en una mortalidad total.

En *Stenacris fissicauda fissicauda* la variación del número de estadios ninfales encontrada primeramente por Nunes (1989) y Nunes *et al.* (1992), es confirmada por Amorim (1992) y Amorim y Adis (1994), quienes encuentran que el fotoperíodo sería el factor responsable de esta variación; en esta especie se registran 5 estadios ninfales en machos y 6 en hembras en condiciones de alta insolación y bajas precipitaciones, mientras que bajo condiciones de baja insolación y altas precipitaciones se registran 6 estadios ninfales en machos y 7 en hembras. Este tipo de respuesta es inversa a la que se observa en *C. aquaticum* (Adis *et al.*, 2004), donde el estadio ninfal adicional se da en condiciones de alta insolación y fotoperíodo.

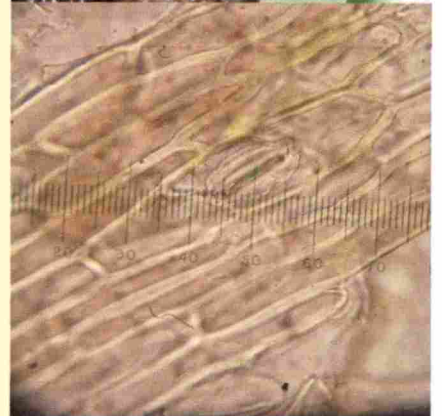
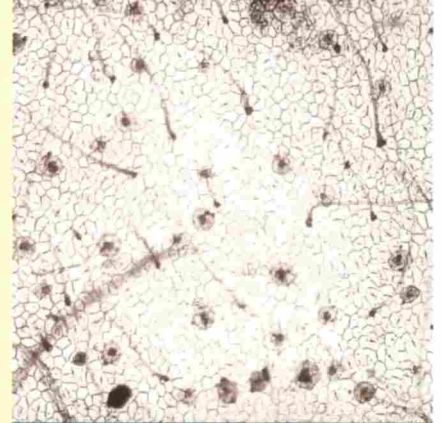
Los resultados de esta tesis para *C. aquaticum* demostraron que, ante una temperatura óptima (Cría II y III: 27 °C) hay una influencia del fotoperíodo sobre el desarrollo de *C. aquaticum*. Cuando el fotoperíodo fue constante y extremo (Cría III: 24 h), apareció un estadio ninfal adicional (6° estadio) en los machos, aunque en muy bajo porcentaje (7,1 %) y aumentó la proporción de hembras con 6 estadios. Además, en esta cría se registró la mayor supervivencia y el menor tiempo de desarrollo. Adis *et al.* (2004), encontró un efecto del fotoperíodo sobre la cantidad de estadios en *C. aquaticum* en Amazonia Central solo en hembras. Contrariamente, Lhano (2002) no registró ninguna diferencia entre el fotoperíodo y el sexo de los individuos.

En las Crías III y IV se observó que la diferencia de estadios fue consecuencia de la temperatura, debido a que ambas crías fueron sometidas al mismo fotoperíodo. Estos resultados contradicen la idea tradicional de que la temperatura afecta principalmente al tiempo de desarrollo, mientras que el fotoperíodo influye en la cantidad de estadios (Capello *et al.*, 2007).

Se puede concluir que, para el desarrollo de ninfas de *C. aquaticum* es fundamental el efecto de la temperatura para completar exitosamente toda la fase. Si la temperatura de cría es óptima, el fotoperíodo comienza a cobrar importancia dependiendo si éste es variable o constante, pero no siempre actúa sobre la cantidad de estadios, demostrando que las variables ambientales actúan sinérgicamente.

CAPÍTULO III:

COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE LAS ESPECIES DE ORTHOPTERA ASOCIADOS A LOS CAMALOTALES.



5.1. Introducción

La información de la dieta de los animales es un componente importante para la comprensión de su autoecología, dado que permite entender las relaciones tróficas entre las especies (Bar *et al.*, 1984; Krebs, 1989), entre los individuos y su ambiente (Kronfeld y Dayan, 1998) y las estrategias de historia de vida y el papel ecológico de los organismos (Bar *et al.*, 1984; Krebs, 1989; Rosenberg y Cooper, 1990; Kronfeld y Dayan, 1998).

El análisis de la variación dietaria de las especies y sus consecuencias sobre los requerimientos nutricionales y asignación de recursos para el crecimiento y la reproducción, han sido utilizados para entender los patrones de la dinámica poblacional, las interacciones interespecíficas, las estrategias de forrajeo, así como variaciones en el nicho ecológico de los herbívoros en distintas localidades y ambientes (Pyke, 1984; Stephens, 1990; McNab, 2002; Akani *et al.*, 2003; Vázquez *et al.*, 2004).

El consumo de un herbívoro o herbivoría ha sido definido como la interacción que resulta cuando un animal se alimenta de los tejidos vivos de las plantas. La relación herbívoro/planta huésped puede tener mayor o menor grado de especificidad, llegando a constituir consorcios especializados, en los que la presencia de uno determina la existencia del otro (Zamora *et al.*, 1999).

El consumo de alimento, es uno de los aspectos más importantes en la vida de un organismo; por esta razón, los investigadores se han dedicado a estudiar, desde diversos puntos de vista, los hábitos alimentarios de los individuos. En este sentido, se propuso el concepto de **amplitud de nicho trófico** para definir y evaluar la capacidad de uso del recurso alimento por un individuo o especie, que en muchos casos se ve favorecido cuando el tipo de alimento es variado (Rabinovich, 1980; Magurran, 1989; Ramírez, 1999, Espinoza *et al.*, 2004).

Numerosos métodos y técnicas han sido utilizados para determinar los ítemes alimenticios que consumen y/o seleccionan los animales herbívoros, dentro de los que se incluyen las observaciones de campo (Davison y Graetz, 1957; Holechek *et al.*, 1982a) e identificación de los ítemes alimenticios consumidos a partir del análisis de contenidos estomacales e intestinales y de las heces (Isely y Alexander, 1949; Mulkern y Anderson, 1959; Brusven y Mulkern, 1960; Mulkern, 1967; Gangwere y Ronderos, 1975; Ferreira y Vascocellos Neto, 2001; entre otros.). El análisis de las heces para el

estudio de dieta en animales herbívoros ha sido ampliamente utilizado (Turk, 1984; de Wysiecki, 1986; de Wysiecki y Sánchez, 1992). Esta técnica permite el reconocimiento microhistológico de los tejidos vegetales contenidos en las heces (Arriaga, 1981 a y b, 1986). La ventaja principal de este método es que permite coleccionar numerosas muestras tomadas en diferentes hábitats y fechas, y que las mismas pueden ser fácilmente preservadas (Uvarov, 1977; Hurst, 1992).

Los herbívoros consumen alimentos en alta abundancia, pero de baja calidad, que a menudo carecen de los nutrientes esenciales (Westoby, 1978), de modo que requieren la ingestión complementaria de diferentes ítemes alimenticios para mantener el balance nutricional (Belovsky, 1978, 1984). Además, los herbívoros frecuentemente pueden consumir plantas que contienen compuestos tóxicos, los cuales pueden limitar el grado de selección de sus dietas (Harborne, 1982; Crawley, 1983).

Algunos herbívoros pueden consumir el alimento en una proporción similar a la que se encuentra en el ambiente. Es decir, tienen un comportamiento de consumo oportunista, o pueden alimentarse en forma selectiva y consumir algún tipo de alimento, o parte del mismo en una proporción mayor a su disponibilidad en el ambiente (Ellis *et al.*, 1976; Jacks, 1989). Ciertos herbívoros son más selectivos en el consumo cuando los recursos vegetales son abundantes y de alta calidad, e incorporan los de menor calidad cuando estos se hacen escasos (*Hipótesis de abundancia*) (Pyke, 1984; Stephens y Krebs, 1986). Sin embargo, otros herbívoros son más selectivos cuando el alimento es escaso, debido a que pocas especies son palatables o de alta calidad (*Hipótesis de calidad*) (Weckerly y Kennedy, 1992; Branch *et al.*, 1994).

Según Chapman (1990), los órdenes de insectos con mayor número de especies fitófagas son los Orthoptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera y Hemiptera. Dentro de los Orthoptera, las especies de Acrididae han sido estudiadas por el daño que ocasionan a los cultivos y a las pasturas naturales (Ronderos *et al.*, 1981; de Wysiecki, 1986; Cigliano y Lange, 1998; Torrusio *et al.*, 2005). Según Ronderos *et al.* (1981), los acridios de pastizales tienen especial interés para el manejo de estos ambientes debido a que basan su dieta en las especies de gramíneas que son palatables para el ganado, por lo que estos insectos constituyen un serio problema de competencia para estos grandes herbívoros. Torrusio *et al.* (2005), mencionan que con una densidad de 20 a 40 ind/m², los acridios producen importantes daños en los cultivos de soja, con disminuciones en el número de chauchas y semillas, altura de las plantas y rendimiento por hectárea.

Los acridios pueden tener distinto grado de especificidad de acuerdo a las especies de plantas que incluyan en la dieta (Mulkern, 1967; Chapman, 1990; Chapman y Sword, 1997).

Según Basset (1992) y Coley y Barone (1996) existirían 4 factores que determinan el grado de especificidad de los insectos herbívoros: las sustancias químicas de los tejidos vegetales (defensas y nutrientes), la fenología de las plantas, la predación y la diversidad de hábitat. Coley y Barone (1996) señalan que las defensas químicas requieren una enorme cantidad de energía por parte del insecto para atenuarlas o para desintoxicarse de ellas, y en este sentido los insectos especializados en un grupo de plantas son más eficientes en metabolizar los compuestos químicos en comparación con los insectos que se alimentan de un mayor número de especies de plantas. Asimismo, la localización de los herbívoros por parte de sus predadores es más azarosa si éstos son capaces de concentrarse en aquellas especies de plantas, donde pueden estar libres de sus enemigos (Basset, 1992; Coley y Barone, 1996).

Los insectos se pueden clasificar en tres categorías: monófagos, oligófagos y polífagos, según la taxonomía de las plantas que los herbívoros incluyen en su dieta (Chapman, 1990; Bernays y Chapman, 1994). Los insectos **monófagos** son aquellos que se alimentan de sólo una especie de planta, como por ejemplo el acridio *Boottettix argentatus* que se alimenta exclusivamente de *Larrea tridentata* (Schowalter y Whitford, 1979; Rivera García, 2006), y también se aplica cuando las especies de plantas pertenecen a un mismo género. Las especies **oligófagas** son aquellas que se alimentan de plantas que pertenecen a diferentes géneros, pero siempre dentro de una misma familia, como el caso de *C. aquaticum* que se alimenta en condiciones naturales de *Eichhornia* y *Pontederia*, ambas Pontederiaceae (Silveira Guido y Perkins, 1975; Ferreira y Vasconcellos Neto, 2001; Center *et al.*, 2002; Adis *et al.*, 2004). Dentro de esta categoría, Bernays y Chapman (1994), utilizan el término “oligófagos disyuntos” (**disjunct oligophagy**) para las especies de herbívoros que pueden consumir una pequeña cantidad de plantas de diferentes familias sin llegar a comprenderse la conexión entre dichos vegetales. Por último, las especies **polífagas** son las que se alimentan de un gran número de plantas que pertenecen a diferentes familias, como por ejemplo el acridio *Dichroplus pratensis* que se alimenta de diferentes especies de monocotiledóneas y dicotiledóneas (de Wysiecki, 1986; de Wysiecki y Sánchez, 1992). Bernays y Chapman (1994) mencionan que cerca del 60 % de los Orthoptera son

polífagos, un poco más del 30 % oligófagos y el resto son monófagos, a diferencia de los Hymenoptera y Lepidoptera, en los cuales dominan las especies monófagas.

Otra terminología comúnmente empleada es la de insectos **especialistas** y **generalistas** según consuman unas pocas o numerosas especies de plantas (Feeny, 1975). Novotny y Basset (2005) advierten que no existe un criterio uniforme en la literatura para distinguir los términos generalistas y especialistas, y a menudo el término especialista se ha utilizado para insectos herbívoros que se alimentan de una especie, un género o una familia de plantas.

Según Mulkern (1967) los acridios tienen adaptaciones morfológicas del sistema digestivo, particularmente en las mandíbulas, las cuales pueden ser un indicativo de los hábitos alimentarios de una especie. Con respecto a las mandíbulas de Acrididae, Uvarov (1977) distingue tres tipos básicos, el tipo **graminívoro**, que poseen las especies que se alimentan de Poaceae, presenta “dientes” incisivos a modo de cincel y la superficie de los molares con una serie de crestas. El tipo **herbívoro o forbívoro**, especializado para la alimentación de plantas con hojas anchas, tiene dientes incisivos a modo de punta y los molares en forma subcónica; un tercer tipo sería el **ambívoro** que tiene características intermedias y está presente en los acridios que se alimentan de gramíneas y de plantas de hojas anchas.

Además de las mandíbulas, la estructura de la antena también estaría relacionada con el tipo de dieta, y los acridios que se alimentan de Poaceae tendrían un mayor número de sensilla respecto a los que se alimentan de otras familias de plantas (Chen *et al.*, 2003).

Uno de los aspectos fundamentales para conocer la alimentación de los acridios es el estudio del consumo y la preferencia de estos insectos, y la determinación del grado de aceptación que tienen las plantas que éstos consumen o potencialmente pueden consumir.

Los términos aceptación y preferencia a menudo no han sido correctamente aplicados en la literatura, lo que genera frecuentemente confusiones; Singer (2000), en su trabajo cita varios ejemplos al respecto y redefine ambos términos. Según este autor, la **aceptación** es un carácter que hace referencia a la planta y no al insecto, y es la probabilidad de que dicha planta sea utilizada para la alimentación o para la oviposición cuando es encontrada por un determinado herbívoro. Este mismo autor define la **preferencia** de un insecto hacia una planta A sobre otra planta B, cuando el encuentro

con la planta A tiene más probabilidad de que resulte en alimentación u oviposición respecto al encuentro con la planta B. Si dos insectos tienen el mismo estado de motivación y difieren en la probabilidad de alimentarse u oviponer en las mismas plantas, entonces se dice que tienen diferente preferencia, siendo ésta una característica referida al insecto.

La aceptación de las plantas es estudiada mediante las pruebas de aceptación (“no-choice tests” o “starvation tests”), en las cuales los herbívoros son obligados a alimentarse de una única especie de planta (Sheppard y Raghu, 2005). Estas pruebas han sido frecuentemente realizadas en Orthoptera de hábito semiacuático para analizar la aceptación de las plantas respecto a la alimentación (Silveira Guido y Perkins, 1975; Ferreira y Vascocellos Neto, 2001; Lhano, 2002; Vieira y Santos, 2003; Lhano *et al.*, 2005), y la oviposición (DeLoach, 1976; DeLoach *et al.*, 1979; Vieira y Adis, 2000; Franceschini y Capello, 2006; Franceschini, 2008). Según Sheppard y Raghu (2005), estas pruebas además del número de especies de plantas que el insecto puede aceptar, proporcionan información sobre la potencialidad que tiene la planta para incidir en el desarrollo, supervivencia y longevidad de los estadios ninfales y los adultos.

Finalmente, teniendo en cuenta que *Cornops aquaticum* es el acridio de mayor abundancia entre las macrófitas acuáticas, se realizaron pruebas de aceptación y de consumo de *E. crassipes*.

A partir de los aspectos mencionados anteriormente, se han planteado las siguientes hipótesis:

1. Los ortópteros acuáticos se alimentan exclusivamente de plantas acuáticas.
2. Existe una superposición en la dieta entre los orthoptera herbívoros que se encuentran asociados a los camalotales.
3. Las tasas de consumo de los adultos de *Cornops aquaticum* presentan diferencias según el sexo, siendo mayor en las hembras.
4. La aceptación alimentaria por *C. aquaticum* difiere según las especies de plantas y las categorías de edades que se considere, siendo mayor el rango de aceptación en los adultos.

Para validar estas hipótesis se plantean los siguientes objetivos:

1. Determinar la composición botánica de la dieta de los ortópteros asociados a los camalotales.
2. Determinar la amplitud de dieta y el tipo de alimentación (monófago, oligófago y polífago) en los ortópteros herbívoros dominantes.
3. Evaluar el consumo y aspectos relacionados (crecimiento y eficiencia) en los adultos de *C. aquaticum*.
4. Analizar la aceptación alimentaria de diferentes macrófitas y cultivos por *C. aquaticum*

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Metodología de análisis de la dieta de los ortópteros

El estudio de la composición botánica de la dieta de los distintos ortópteros se llevó a cabo mediante el microanálisis de las heces (Arriaga, 1981 a y b, 1986), analizando los restos de tejidos vegetales (epidérmicos y no epidérmicos) presentes en las mismas. Estos tejidos pasan por el tracto digestivo sin sufrir grandes modificaciones debido al contenido de lignina de las cutículas de las células epidérmicas (Holechek *et al.*, 1982a) y permite la identificación de los restos vegetales.

Las heces se obtuvieron mediante la recolección quincenal de los individuos (ninfas y adultos) durante 2006 – 2007, con una red entomológica, y fueron colocadas individualmente en un tubo de papel, durante 24 horas.

En el laboratorio, las heces fueron tratadas con hidróxido de potasio (KOH) al 10% y montadas para su observación en el microscopio óptico a 400x. En cada muestra (las heces de 1 individuo) se observaron 20 campos al azar, en los cuales debía haber al menos una partícula de tejido epidérmico (Sheldom y Rogers, 1978). Los resultados obtenidos se expresaron en porcentaje promedio de cada planta registrado en la dieta de los distintos ortópteros.

Previamente, se realizaron descripciones anatómico foliares de todas las macrófitas acuáticas encontradas en las lagunas, siguiendo la metodología sugerida en Arriaga (1981 a y b, 1986). Para ello se analizó la forma de las células epidérmicas, los estomas y la forma de los cuerpos silíceos, entre otros caracteres anatómicos. Para poder identificar las especies vegetales consumidas por estos insectos, se cotejaron los caracteres histofoliares de los restos vegetales encontrados en las heces con las descripciones anatómico foliares de las diferentes especies. No se realizaron los análisis microhistológicos para las especies vegetales terrestres, las cuales fueron agrupadas dentro de la categoría de “plantas terrestres”. A modo de ejemplo, en la figura 5.1, se observa como se ven los diferentes tejidos vegetales encontrados en las heces de los ortópteros.

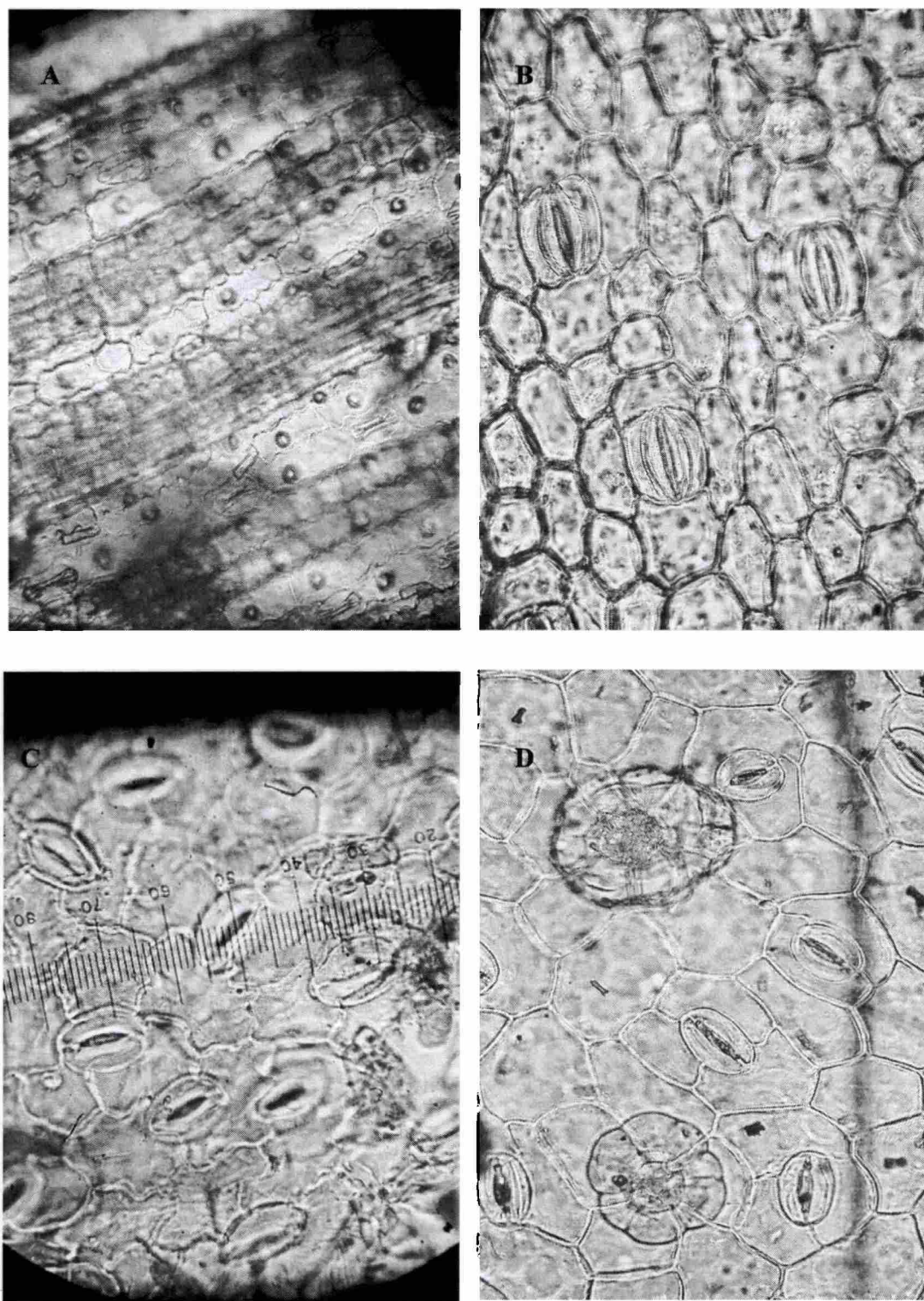


Fig. 5.1: Fotografías de distintas macrófitas obtenidas de las heces de los ortópteros, donde se observan las diferencias en los estomas y forma de las células epidérmicas según la clase botánica a la cual corresponde. A: *Paspalum repens*; B: *Eichhornia crassipes*; C: *Ludwigia peploides* y D: *Polygonum* sp.

Se comparó la composición de las dietas de los ortópteros dominantes, de acuerdo al consumo de plantas acuáticas y/o terrestres, mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

A fin de constatar una asociación entre cada especie de ortóptero y los ítemes que conforman su dieta, se realizó un análisis estadístico entre la proporción de macrófitas consumidas en el campo con distintas variables (sexo, fecha de muestreo y estadio de desarrollo), mediante el análisis no paramétrico de Friedman.

Para conocer si existe el mismo uso del recurso alimentario, y por ende una superposición de nicho entre los ortópteros, se utilizó el índice propuesto por Pianka (1973) sobre superposición de nicho, utilizando el programa estadístico EcoSim 7.72. Cabe destacar que este índice es derivado de las Ecuaciones de Lotka- Volterra; es simétrico y asume valores entre 0 y 1, sugiriendo el “0”, que el recurso es utilizado por una sola especie, y el valor “1” indica un completo solapamiento en el consumo de cierto recurso o en toda la dieta. Valores superiores a 0,60 determinan un cierto grado de solapamiento entre las especies.

$$\frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

Para saber si existieron conexiones entre las distintas especies de ortópteros y las plantas consumidas, se realizó un análisis factorial de correspondencia (AFC).

Todas estas pruebas estadísticas se llevaron a cabo mediante el software estadístico XLSTAT 7.5.3.

5.2.2. Metodología experimental de aceptación y consumo de *C. aquaticum*

5.2.2.1. Pruebas de Aceptación

Se recolectaron en campo ninfas y adultos. Las ninfas se separaron en categoría A: que incluyen los estadios I y II; y categoría B: que abarca los estadios III, IV, V y VI. Los adultos fueron separados en machos y hembras.

Para realizar las experiencias de especificidad alimenticia, se colocaron separadamente 10 ninfas de categoría A (<12 mm), 10 de categoría B (>12 mm), 10

machos y 10 hembras en jaulas de tul de aproximadamente 50 cm³. En cada jaula se colocaron hojas de distintas especies de macrófitas, y vegetales de interés económico, mantenidas en un recipiente plástico con agua. Cada experiencia duró 12 días registrándose la mortalidad de los individuos. La frecuencia de observación de cada ensayo fue cada tres días, momento en que se cambiaba el alimento y se retiraban los animales muertos. Se realizaron 3 réplicas de cada ensayo (según Vieira y Santos, 2003; Lhano *et al.*, 2005).

Cada insecto fue utilizado sólo una vez y luego liberado para evitar errores metodológicos que pueden ocurrir debido a conductas de experiencia y aprendizaje que desarrolla el insecto en respuesta a un estímulo que se presenta repetitivamente (Bernays, 1989, 1998; Bernays y Chapman, 1994; Singer, 2000) y que generan falsas interpretaciones de los resultados obtenidos (Sheppard y Roghu, 2005).

Las especies vegetales que se utilizaron fueron: *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), *Polygonum* sp. (Polygonaceae), *Nymphoides humboldtianum* (Menyanthaceae), *Echinochloa* sp. (Poaceae), *Ludwigia* sp. (Onagraceae), *Commelina* sp. (Commelinaceae), *Thalia multiflora* (Marantaceae), *Glycine max* (Fabaceae), *Musa paradisiaca* (Musaceae).

Se comparó la aceptación de las plantas por las diferentes categorías de *C. aquaticum*, mediante la prueba de ANOVA con Prueba de Fisher (LSD), utilizando los valores de supervivencia. Los valores de las variables de supervivencia fueron transformadas a $\log_{10}(x+1)$. El software estadístico utilizado fue XLSTAT 7.5.3.

5.2.2.2. Prueba de Consumo

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en la experiencia de aceptación, se seleccionó la especie vegetal consumida en mayor proporción. A fin de evaluar el consumo, se prepararon raciones semejantes de las cuales una elegida al azar, se ofreció a los individuos, sometidos a un ayuno previo y confinados en una jaula de alambre tejido. Las restantes (raciones testigo) se secaron a estufa a 60° C hasta peso constante, y se consideró el peso seco promedio de las mismas como el equivalente al de la ración ofrecida. Estas pruebas de consumo se realizaron con adultos en estado reproductivo. El alimento consumido se calculó como la diferencia de peso seco entre la ración ofrecida y la remanente.

Los valores de consumo fueron expresados como gramo de alimento/individuo/día, y a fin de conocer el consumo relativo, crecimiento y eficiencia de alimentación se utilizaron los siguientes índices nutricionales (Pereyra *et al.*, 1996):

Tasa de consumo relativo (TCoR): alimento ingerido / peso promedio de individuo/día

Tasa de crecimiento relativo (TCrR): biomasa ganada / peso promedio de individuo/día

Eficiencia de conversión de alimento ingerido (ECI): (biomasa ganada/alimento ingerido) x 100.

5.3. Resultados

5.3.1. Análisis de la dieta de los ortópteros dominantes asociados a camalotales

Se analizaron microscópicamente las heces de 5 acridios (*C. aquaticum*, *P. acuminata*, *M. remipes*, *T. gracilis* y *C. angustipennis*) y 2 tetigónidos (*Scudderia* sp. y *Conocephalus* sp.) a fin de conocer la composición de sus dietas en campo. En todas las especies mencionadas, hubo gran predominio en el consumo de plantas acuáticas, aunque en diferentes proporciones (Fig. 5.2).

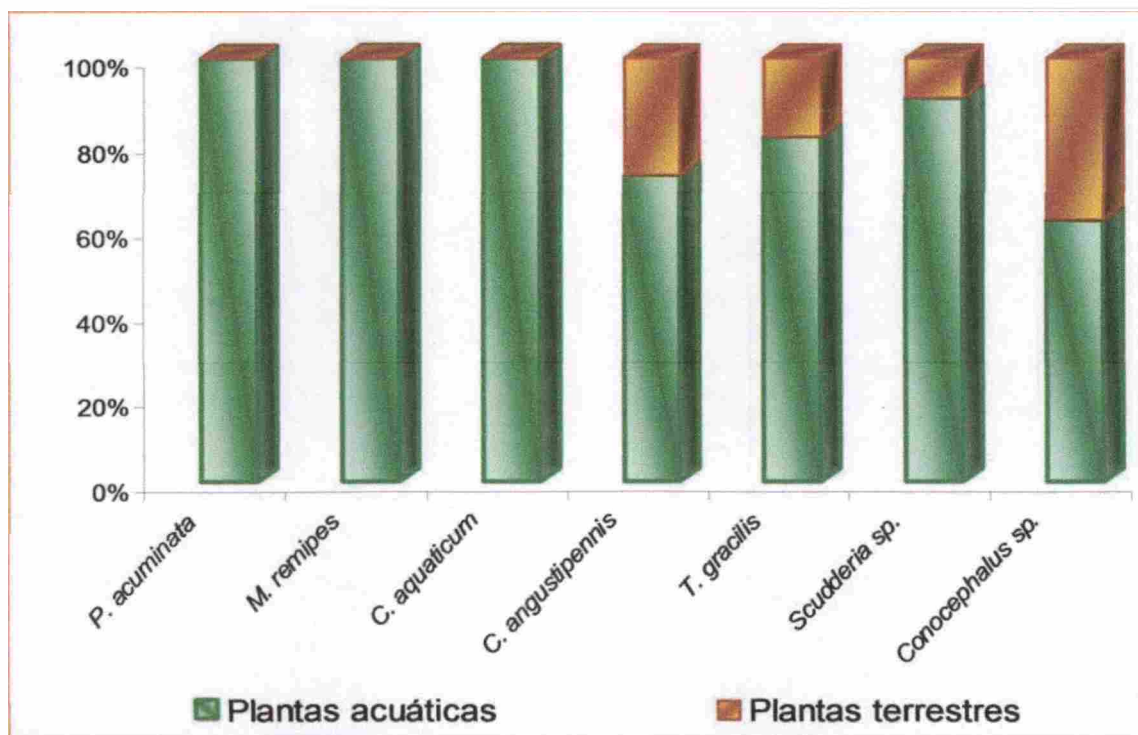


Fig. 5.2: Consumo de plantas acuáticas y terrestres (en porcentaje) de las distintas especies de Orthoptera analizadas.

Como se observa en la figura 5.2, las tres especies de acridios con mayores adaptaciones al ambiente acuático (*C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*), consumieron exclusivamente macrófitas acuáticas. Las especies que consumieron mayores porcentajes de plantas terrestres fueron *Conocephalus* sp. (38,30%) y el acridio *C. angustipennis* (27,84%).

No se registraron diferencias significativas en el consumo de plantas acuáticas y terrestres entre las diferentes especies de ortópteros según la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ($p > 0,05$).

Del análisis histológico de las heces se deduce que todas las especies de ortópteros recolectados sobre los camalotales, utilizan a las plantas acuáticas como principal recurso alimenticio.

5.3.1.1. *Cornops aquaticum*

Los resultados obtenidos de las observaciones de las heces de 361 individuos (152 ninfas y 209 adultos) evidenciaron que *E. crassipes* (camalote) fue la macrófita más consumida por estos acridios (92% aproximadamente) (Fig. 5.3).

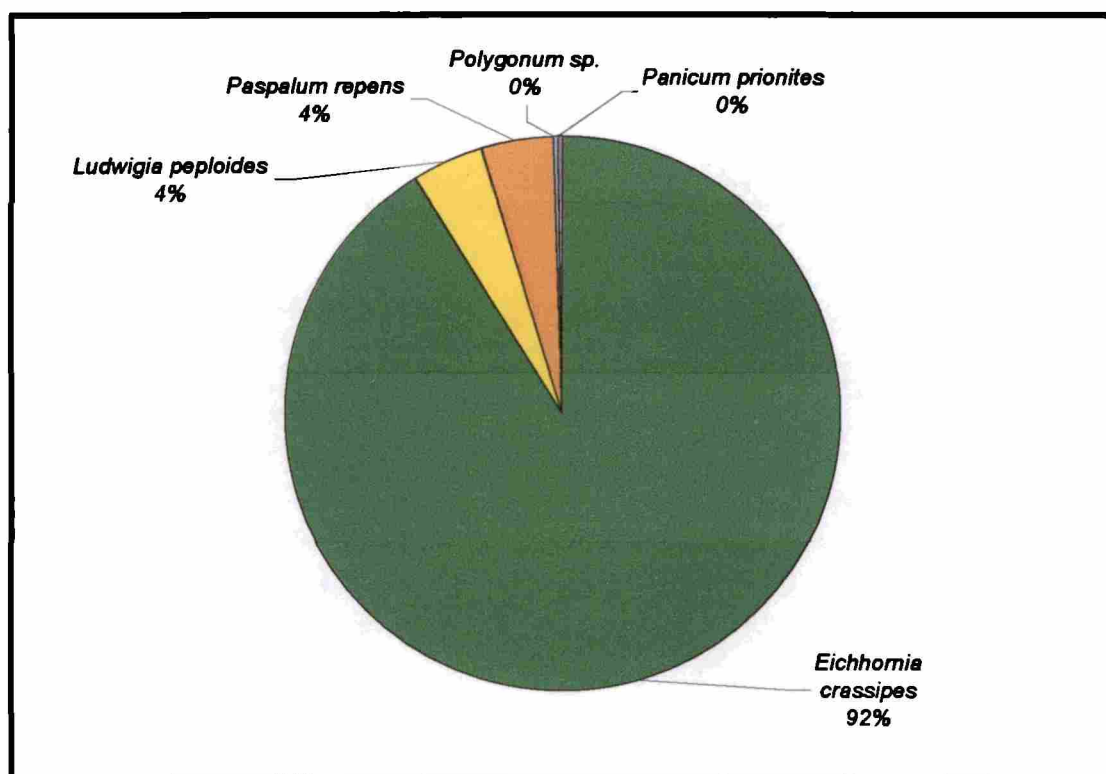


Fig. 5.3: Proporciones de las diferentes macrófitas consumidas por *Cornops aquaticum* durante todo el período de estudio.

Se registró que el 21% de las hembras y el 18% de los machos adultos consumieron otras especies vegetales además del camalote, entre ellas *Paspalum repens* (canutillo) y *Ludwigia peploides* (verdolaga), aunque en muy baja proporción.

Del microanálisis de las heces, se pudo observar que esta especie consumió la lámina de la hoja de *E. crassipes*, aunque el 7% de los individuos también consumió el pecíolo de esta macrófita, especialmente durante los meses invernales.

Al analizar las especies vegetales consumidas por *C. aquaticum*, se observa que este acridio eligió en su gran mayoría (96%) plantas acuáticas pertenecientes a las Monocotiledóneas (*E. crassipes*, *P. repens* y *P. prionites*), aunque de diferentes características anatómicas en sus hojas; como por ejemplo, hojas anchas y redondeadas como las del camalote; a diferencia de las hojas de los canutillos, con lámina delgada y alargada y poco parénquima.

La amplitud de la dieta de *C. aquaticum* se compuso por 5 macrófitas acuáticas. La totalidad de dichas plantas sólo fueron consumidas por los adultos hembras, mientras que las ninfas pequeñas solamente consumieron *E. crassipes*, demostrando la importancia de esta macrófitas para el desarrollo ninfal de la especie (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Amplitud de la dieta de *Cornops aquaticum*. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente. Ninfas menores: estadios I, II y III. Ninfas mayores: del IV al VI estadio.

	Ninfas menores	Ninfas mayores	Adultos hembras	Adultos machos
<i>E. crassipes</i>	X	X	X	X
<i>P. repens</i>		X	X	X
<i>L. peploides</i>		X	X	X
<i>Polygonum sp.</i>			X	
<i>P. prionites</i>			X	X

Teniendo en cuenta la cantidad de plantas consumidas por individuo, la mayoría de estos acridios son monoespecíficos (74,23%).

Los resultados obtenidos demuestran que *C. aquaticum* es una especie polífaga, presentando una alta preferencia por *E. crassipes*.

Se registraron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre el consumo de las distintas macrófitas acuáticas con el estadio de desarrollo, el sexo de los individuos y los meses de muestreos.

5.3.1.2. *Paulinia acuminata*

Se analizaron las heces de 80 individuos adultos. Las macrófitas dominantes en la composición de la dieta fueron *Azolla filiculoides* y *Salvinia* sp., mientras que *Nymphoides* sp. y *Ludwigia peploides* fueron las especies menos ingeridas por estas tucuras (Fig. 5.4).

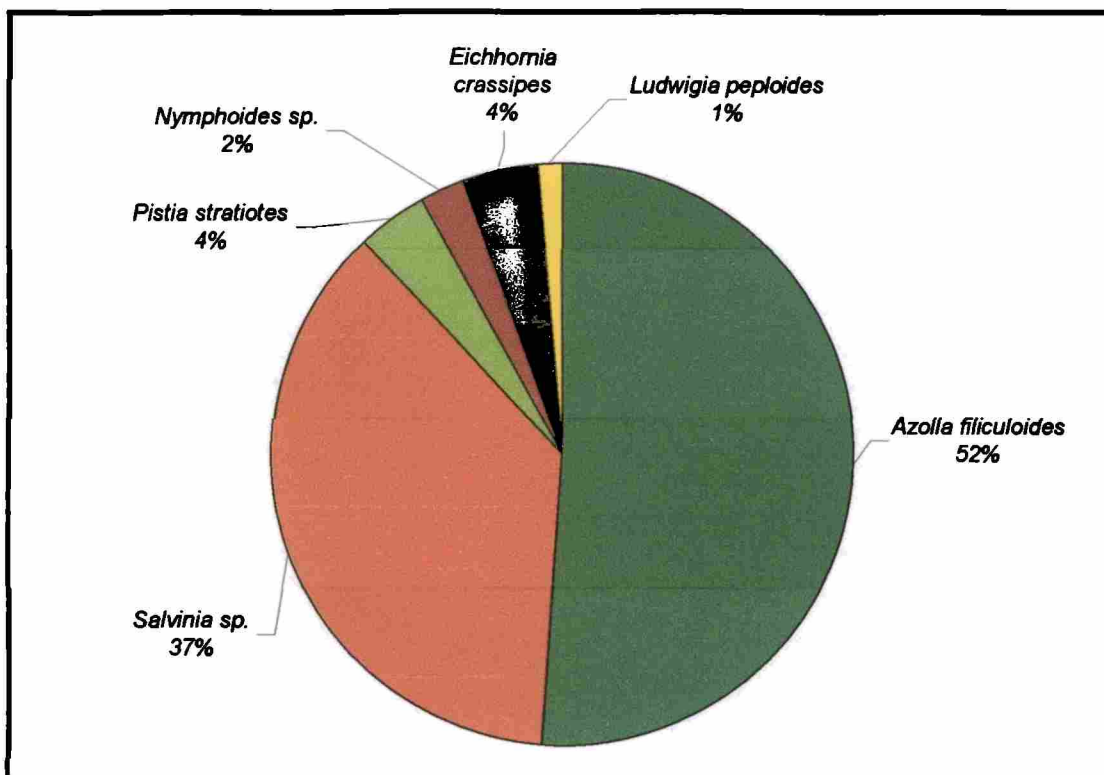


Fig. 5.4: Porcentajes de las macrófitas consumidas por *Paulinia acuminata* durante todo el período de estudio.

Desde un análisis botánico, este acridio seleccionó para su dieta distintas clases de plantas. Dominantemente (87%), optó por macrófitas que pertenecen a las Pteridofitas o helechos: *A. filiculoides* y *Salvinia* sp.. Luego, y con un bajo porcentaje total (8%), consumió plantas acuáticas de la clase monocotiledóneas, y por último vegetales pertenecientes a las dicotiledóneas aunque en muy baja proporción (3%).

Analizando la cantidad de especies vegetales consumidas por *P. acuminata*, se advierte que la amplitud de dieta esta formada por 6 especies de macrófitas. Los adultos hembras consumieron todos los ítemes, mientras en que los adultos machos no se registró ningún fragmento de *Nymphoides* sp. (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Amplitud de la dieta de *Paulinia acuminata*. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Adultos hembras	Adultos machos
<i>A. filiculoides</i>	X	X
<i>Salvinia</i> sp.	X	X
<i>P. stratiotes</i>	X	X
<i>Nymphoides</i> sp.	X	
<i>E. crassipes</i>	X	X
<i>L. peploides</i>	X	X

Teniendo en cuenta la cantidad de plantas consumidas por individuo, la proporción de acridios monoespecíficos, biespecíficos e individuos que consumieron 3 y 4 plantas acuáticas, fue muy similar (32,5%, 37,5% y 30% respectivamente), siendo esta especie polífaga.

No se registraron diferencias entre el consumo de *A. filiculoides* y *Salvinia* sp. con el sexo de los individuos, ni con las distintas fechas de muestreo; demostrando que dichas macrófitas son consumidas por las hembras y los machos, a lo largo de todo el año de manera homogénea. Contrariamente, sí se registraron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre el porcentaje de consumo de las demás macrófitas con el sexo de los individuos y meses del año.

5.3.1.3. *Marellia remipes*

Se analizaron las heces de 30 individuos adultos, siendo *Hydrocleis nymphoides* (77%) la macrófita más ingerida (Fig. 5.5).

Teniendo en cuenta la clase botánica a que pertenecen las macrófitas consumidas, se observa una gran ingesta de monocotiledóneas (96%). También se alimentó, aunque en bajo porcentaje (4%), de los helechos acuáticos de los géneros *Salvinia* y *Pistia*.

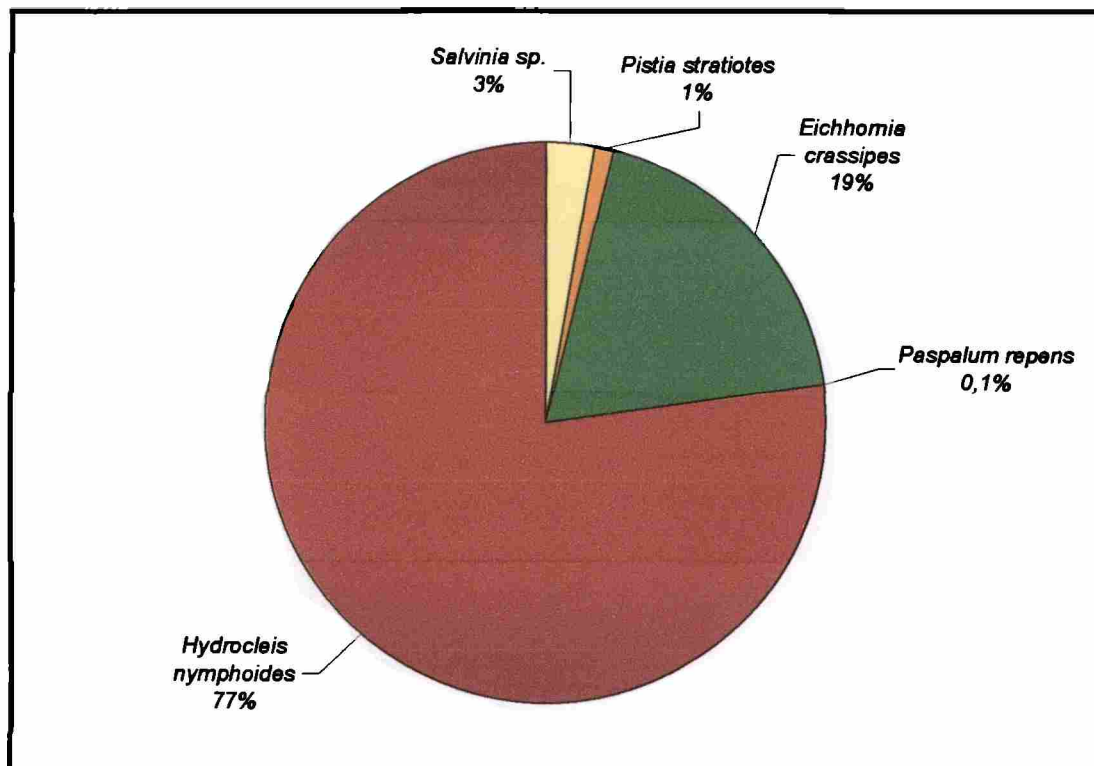


Fig.5.5: Proporción de las diferentes plantas consumidas por *Marellia remipes* durante todo el período de estudio.

Se observó una diferencia en la amplitud de la dieta según el sexo de estos individuos, siendo las hembras las que consumieron una mayor cantidad de especies vegetales (5) con respecto a los machos (3 macrófitas) (Tabla 5.3).

Tabla 5.3: Amplitud de la dieta de *Marellia remipes*. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Adultos hembras	Adultos machos
<i>H. nymphoides</i>	X	X
<i>E. crassipes</i>	X	X
<i>Salvinia sp.</i>	X	X
<i>P. stratiotes</i>	X	
<i>P. repens</i>	X	

La mayoría de los acridios estudiados fueron monoespecíficos (63,33%). Es importante destacar que solamente en 1 individuo se encontraron fragmentos de tres macrófitas simultáneamente.

Por los resultados obtenidos, se considera a *M. remipes* como una especie polífaga, presentando gran selectividad por *H. nymphoides*.

No se registraron diferencias en el consumo de *H. nymphoides* y las fechas de muestreo, reflejando que esta especie de acridio, consume dicha macrófita todo el año. Tampoco se obtuvieron diferencias entre el sexo de los individuos y *E. crassipes*, no existiendo una diferencia en el consumo del camalote por parte de las hembras y los machos.

El consumo de *Salvinia* sp., *P. stratiotes* y *P. repens* presentó diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre las hembras y machos de *M. remipes* y entre los diferentes meses del año.

5.3.1.4. *Tucayaca gracilis*

Los resultados obtenidos en 150 individuos (100 adultos y 50 ninfas) evidenciaron que este acridio se alimenta solamente de dos macrófitas acuáticas: *P. repens* y *E. crassipes*, siendo la primera de ellas la más abundante (65 % y 16 % respectivamente) (Fig. 5.6).

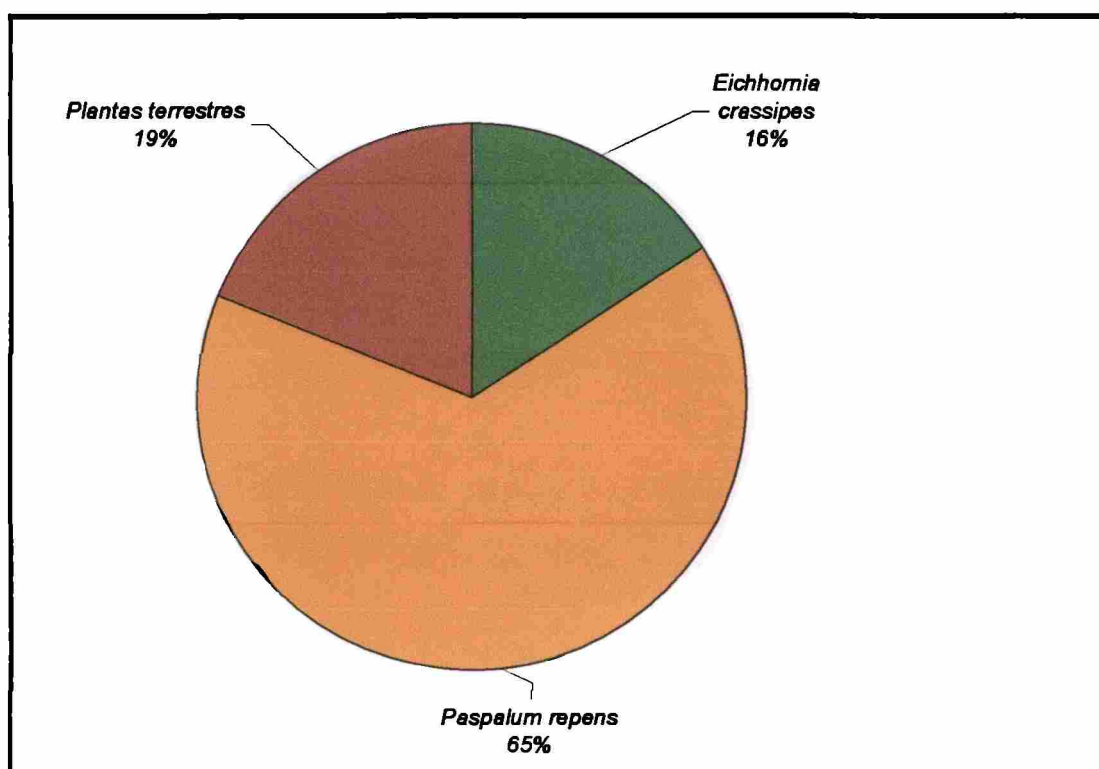


Fig.5.6: Proporción consumidas de las macrófitas y las plantas terrestres por *Tucayaca gracilis*.

En relación a las plantas terrestres se pudieron reconocer 3 morfoespecies. Las mismas se incluyen dentro de la categoría de “plantas terrestres” sin determinarse la especie, por no pertenecer al ambiente acuático.

Excluyendo las morfoespecies terrestres que consumió *T. gracilis*, se observó que este acridio solamente eligió plantas acuáticas que pertenecen a la clase monocotiledóneas, de diferentes estructuras epidermicas, ya que *P. repens* pertenece al grupo de las Poaceae, con una típica estructura graminoide del patrón fotosintético C₄.

La amplitud de dieta de esta especie, está conformada por 5 especies vegetales, de las cuales dos de ellas son macrófitas acuáticas. Las hembras y los machos presentaron la misma cantidad de especies consumidas (Tabla 5.4).

Tabla 5.4: Amplitud de la dieta de *Tucayaca gracilis*. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Ninfas mayores	Adultos hembras	Adultos machos
<i>E. crassipes</i>	X	X	X
<i>P. repens</i>	X	X	X
Morfoespecie terrestre 1		X	X
Morfoespecie terrestre 2	X	X	X
Morfoespecie terrestre 3		X	X

La mayoría de los individuos analizados consumieron 2 plantas (52%), seguido de los que consumieron una (36%).

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en el análisis de las heces, *T. gracilis* se considera una especie polífaga.

Solamente se obtuvieron diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre el estado de desarrollo, el sexo de los individuos y las distintas fechas de muestreo con el consumo de *P. repens*, indicando que es la única macrófita que estos leptisminos consumen de manera diferente, según sean ninfas o adultos y a lo largo del año.

5.3.1.5. *Coryacris angustipennis*

Se analizó la composición botánica de 64 individuos adultos. Los resultados evidenciaron que *C. angustipennis* ingirió 8 especies de macrófitas acuáticas y 19

morfoespecies vegetales terrestres durante todo el período estudiado. La principal macrófita acuática fue *E. crassipes* (46%) (Fig. 5.7).

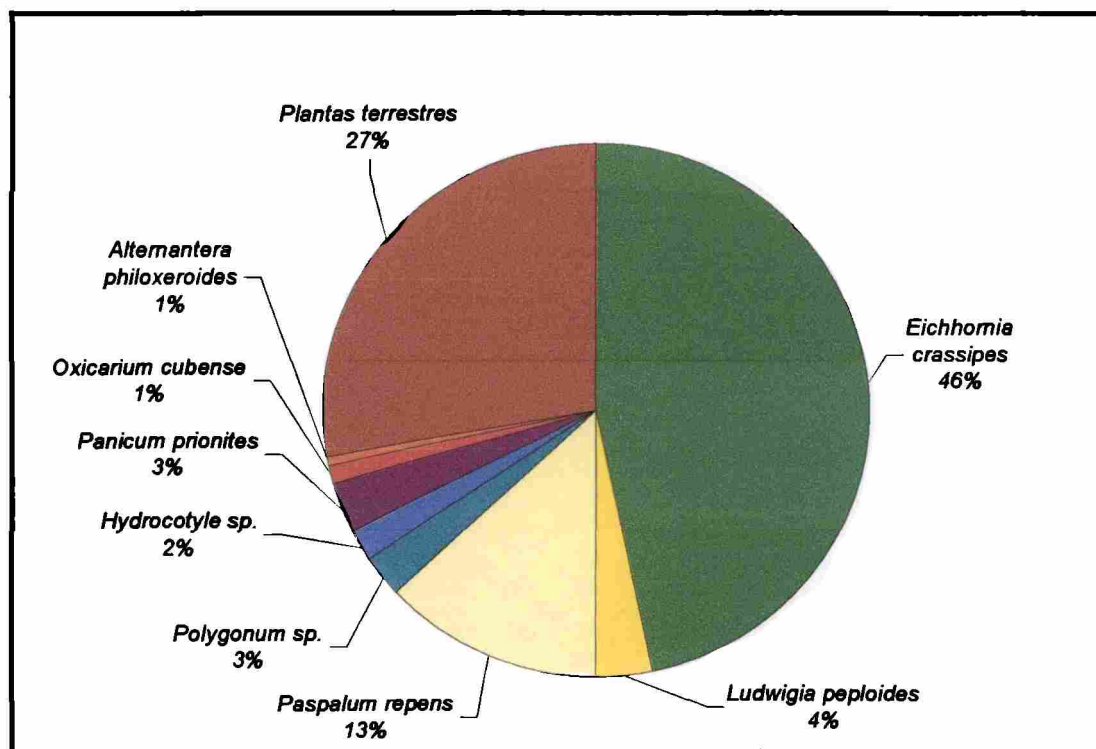


Fig. 5.7: Proporciones de las distintas plantas acuáticas y terrestres consumidas por *Coryacris angustipennis*.

Del total de los individuos, 34 de ellos consumieron solamente macrófitas acuáticas, 8 eligieron plantas terrestres y 19 acridios ambos tipos de vegetales.

Si bien la dieta fue la más amplia (27 especies vegetales) de todos los ortópteros estudiados, la mayoría de estos acridios fueron monoespecíficos en su alimentación (65,62%). Esto demuestra que la dieta puede ser muy diferente entre los individuos de esta especie (Tabla 5.5).

Tabla 5.5: Amplitud de la dieta de *Coryacris angustipennis*. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Adultos hembras	Adultos machos
<i>E. crassipes</i>	X	X
<i>P. repens</i>	X	X
<i>L. peploides</i>		X
<i>A. philoxeroides</i>		X
<i>Polygonum</i> sp.	X	X
<i>Hydrocotyle</i> sp.		X
<i>P. prionites</i>	X	X
<i>O. cubense</i>		X
Morfoespecie terrestre 1		X
Morfoespecie terrestre 2	X	X
Morfoespecie terrestre 3		X
Morfoespecie terrestre 4	X	X
Morfoespecie terrestre 5	X	X
Morfoespecie terrestre 6	X	X
Morfoespecie terrestre 7	X	
Morfoespecie terrestre 8	X	
Morfoespecie terrestre 9	X	
Morfoespecie terrestre 10		X
Morfoespecie terrestre 11	X	
Morfoespecie terrestre 12	X	
Morfoespecie terrestre 13	X	X
Morfoespecie terrestre 14	X	
Morfoespecie terrestre 15	X	
Morfoespecie terrestre 16	X	
Morfoespecie terrestre 17	X	
Morfoespecie terrestre 18		X
Morfoespecie terrestre 19	X	

En consumo de plantas acuáticas presentó diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre las hembras y los machos de estas tucuras, como así también según los meses del año. Contrariamente, las plantas terrestres no presentaron diferencias en el consumo, es decir, que tanto las hembras como los machos consumieron dichas plantas todo el año.

5.3.1.6. *Conocephalus* sp.

Se analizaron las heces de 60 tetigónidos adultos. La macrófita acuática

dominante en la dieta fue *L. peploides* (42%) (Fig. 5.8).

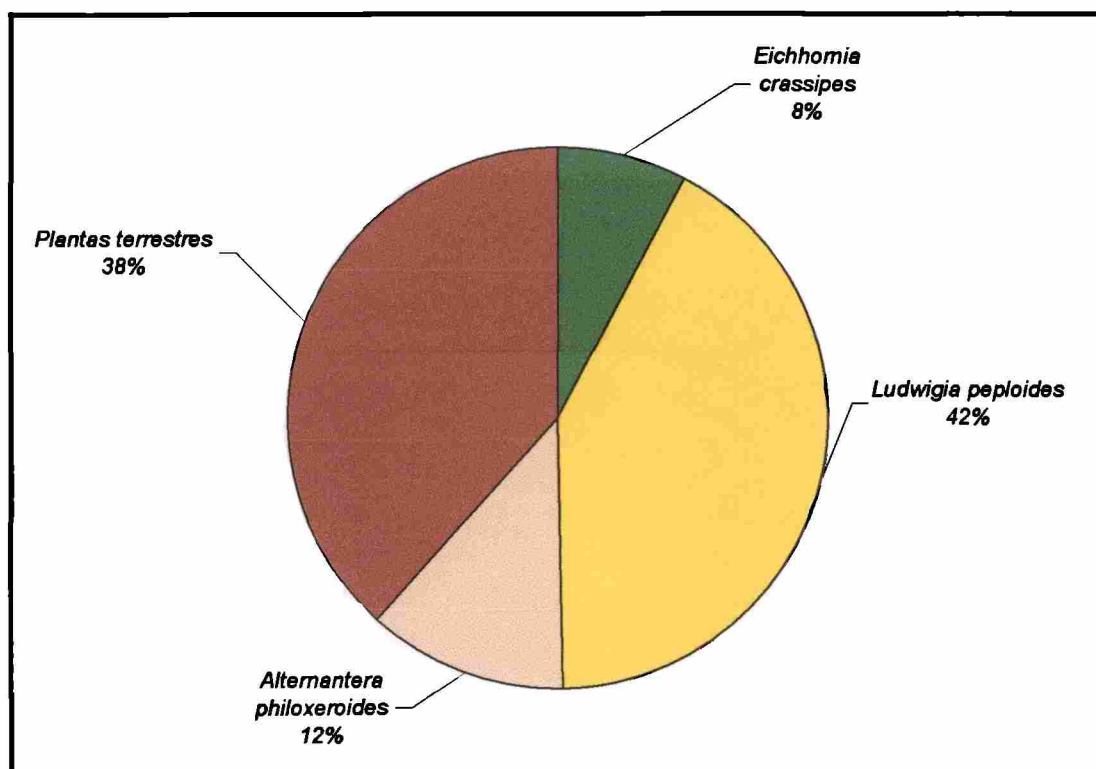


Fig. 5.8: Proporciones de los distintos vegetales consumidos por *Conocephalus* sp. a lo largo de todo el periodo de estudio.

Teniendo en cuenta la composición botánica de los fragmentos encontrados en las heces, hubo gran dominancia de plantas Dicotiledóneas (92%).

La amplitud de dieta de *Conocephalus* sp. está determinada por 7 especies vegetales, de las cuales 3 son macrófitas acuáticas y aportan el mayor porcentaje en su constitución (62%).

Teniendo en cuenta solamente las macrófitas, las hembras y los machos consumieron las mismas especies. Contrariamente, las hembras consumieron más plantas terrestres que los machos (Tabla 5.6).

Tabla 3.6: Amplitud de la dieta de *Conocephalus* sp. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Adultos hembras	Adultos machos
<i>L. peploides</i>	X	X
<i>A. philoxeroides</i>	X	X
<i>E. crassipes</i>	X	X
Morfoespecie terrestre 1	X	X
Morfoespecie terrestre 2	X	
Morfoespecie terrestre 3	X	X
Morfoespecie terrestre 4	X	X

En relación a la cantidad de plantas consumidas, se obtuvieron valores similares de individuos monoespecíficos (35%), biespecíficos (33,33%) y los que consumieron 3 ó más tipos de macrófitas (31,67%).

En base a los resultados expuestos, *Conocephalus* sp, es una especie polífaga.

Solamente se obtuvo una diferencia significativa entre el sexo de los individuos y el consumo de *L. peploides*. Esto demuestra que el consumo de las demás especies vegetales no difiere entre las hembras y los machos.

5.3.1.7. Scudderia sp.

Se analizaron las heces de 65 tetigónidos adultos. En base a este análisis se registró que el 50% de su dieta esta compuesta por *L. peploides* (54%) y luego por *A. philoxeroides* (23%) (Fig. 5.19).

Los resultados de las heces demostraron que *Scudderia* sp. tiene una dieta basada exclusivamente en plantas de la clase Dicotiledónea, ya que los vegetales terrestres también pertenecieron a dicha clase.

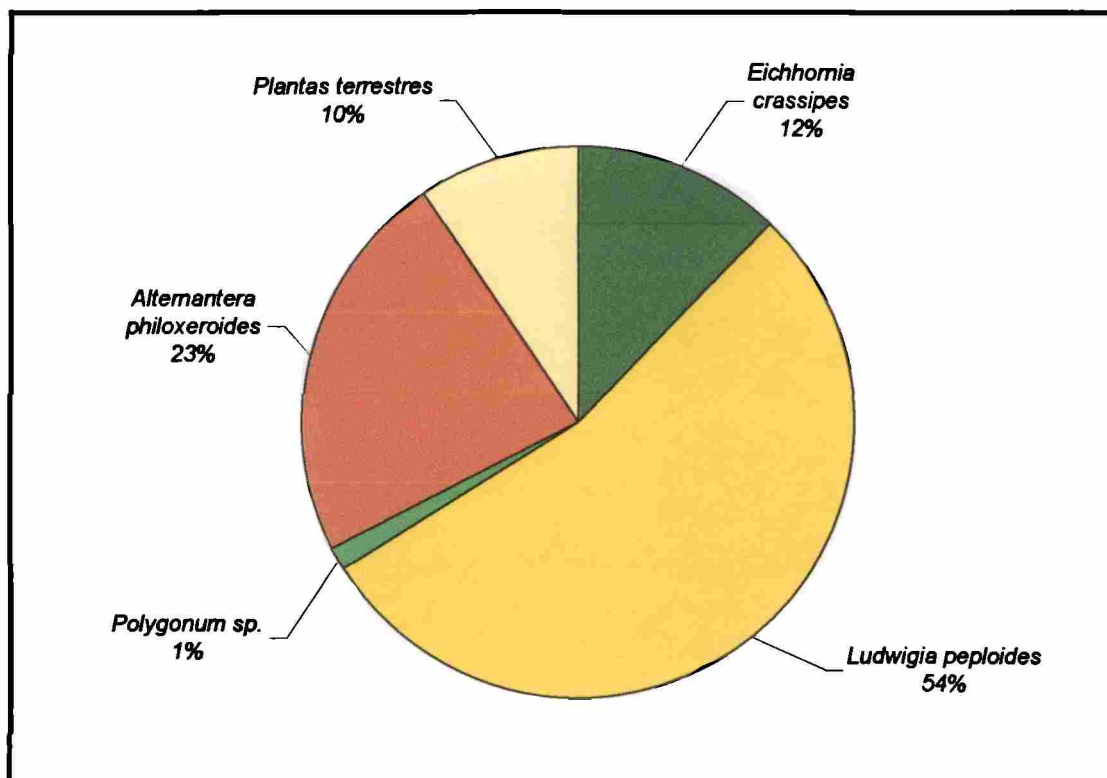


Fig. 5.9: Proporción de las plantas acuáticas y terrestres consumidas por *Scudderia* sp.

La amplitud de la dieta de estos tetigónidos estuvo compuesta por 7 especies vegetales. Los machos consumieron todas las plantas, mientras que las hembras consumieron 6 plantas tanto acuáticas como terrestres (Tabla 5.7).

Tabla 5.7: Amplitud de la dieta de *Scudderia* sp. Las cruces indican el consumo de la planta por parte de la categoría correspondiente.

	Adultos hembras	Adultos machos
<i>L. peploides</i>	X	X
<i>A. philoxeroides</i>	X	X
<i>E. crassipes</i>	X	X
<i>Polygonum</i> sp.	X	X
Morfoespecie terrestre 1		X
Morfoespecie terrestre 2	X	X
Morfoespecie terrestre 3	X	X

La menor proporción de estos ortópteros ingirió una sola macrófita (16,9%). Contrariamente, la mayoría consumió 3 o más plantas (53,53%), de muy diferentes órdenes botánicos por lo que es una especie polífaga.

De todas las plantas consumidas, solamente se obtuvo una diferencia significativa en el consumo de *L. peloides* y el sexo de estos tetigónidos, mostrando que existe un consumo desigual entre las hembras y machos adultos.

5.3.2. Superposición de nicho

Los resultados obtenidos del análisis de la dieta de las especies dominantes, demostraron que existe una superposición de nichos entre algunas de ellas. En la tabla 5.8 se detallan los valores medios de consumo de cada especie vegetal ingerida por cada especie de ortóptero.

Tabla 5.8: Proporción de cada macrófita consumida por cada una de las especies de Orthoptera analizada.

	<i>P. acuminata</i>	<i>M. remipes</i>	<i>C. aquaticum</i>	<i>C. angustipennis</i>	<i>T. gracilis</i>	<i>Scudderia</i> sp.	<i>Conocephalus</i> sp.
<i>Azolla filiculoides</i>	51.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Salvinia</i> sp.	37.06	2.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pistia stratiotes</i>	3.75	1.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nymphoides</i> sp.	2.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Eichhornia crassipes</i>	4.31	18.65	91.21	46.54	15.90	12.20	7.90
<i>Ludwigia peploides</i>	1.38	0.00	4.08	3.53	0.00	54.00	41.80
<i>Paspalum repens</i>	0.00	0.17	4.23	12.85	65.30	0.00	0.00
<i>Hydrocleis nymphoides</i>	0.00	77.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Polygonum</i> sp.	0.00	0.00	0.15	2.54	0.00	1.30	0.00
<i>Hydrocotyle</i> sp.	0.00	0.00	0.00	1.98	0.00	0.00	0.00
<i>Panicum prionites</i>	0.00	0.00	0.33	3.13	0.00	0.00	0.00
<i>Oxycarium cubense</i>	0.00	0.00	0.00	1.02	0.00	0.00	0.00
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0.00	0.00	0.00	0.59	0.00	23.00	12.00
Plantas terrestres	0.00	0.00	0.00	27.84	18.80	9.50	38.30

El acridio *C. aquaticum* junto con *C. angustipennis* presentan el mayor índice de Pianka (0,84229), indicando un alto solapamiento en la composición de sus dietas y por consiguiente una superposición de nichos. Asimismo, también quedó demostrada la superposición de nichos entre *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp. (0,84161). Las especies que presentaron menor solapamiento de dieta fueron el acridio *P. acuminata* con el leptismino *T. gracilis* (0,01561) (Tabla 5.9).

Tabla 5.9: Valores obtenidos del índice de solapamiento de nichos de Pianka por el programa EcoSim 7.72. Los valores marcados en verde hacen referencia a la superposición de nicho entre las especies correspondientes.

	<i>P. acuminata</i>	<i>M. remipes</i>	<i>C. angustipennis</i>	<i>T. gracilis</i>	<i>Scudderia</i> sp.	<i>Conocephalus</i> sp.
<i>C. aquaticum</i>	0,06937	0,23432	0,84229	0,27066	0,24027	0,15164
<i>P. acuminata</i>		0,03635	0,05830	0,01561	0,03328	0,02393
<i>M. remipes</i>			0,19542	0,05547	0,04716	0,02814
<i>C. angustipennis</i>				0,53762	0,30562	0,47285
<i>T. gracilis</i>					0,08793	0,20408
<i>Scudderia</i> sp.						0,84161

Los resultados obtenidos mediante el análisis factorial de correspondencia (AFC), establecieron 4 grandes grupos, separando a las especies de acridios más acuáticas (*C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*), y agrupando a las demás en un único grupo. Esto evidencia que la dieta de los acridios acuáticos tiene una clara composición específica, mientras que *T. gracilis*, *C. angustipennis*, *Conocephalus* sp y *Scudderia* sp. comparten mayores proporciones de especies vegetales comunes (Fig. 5.10)

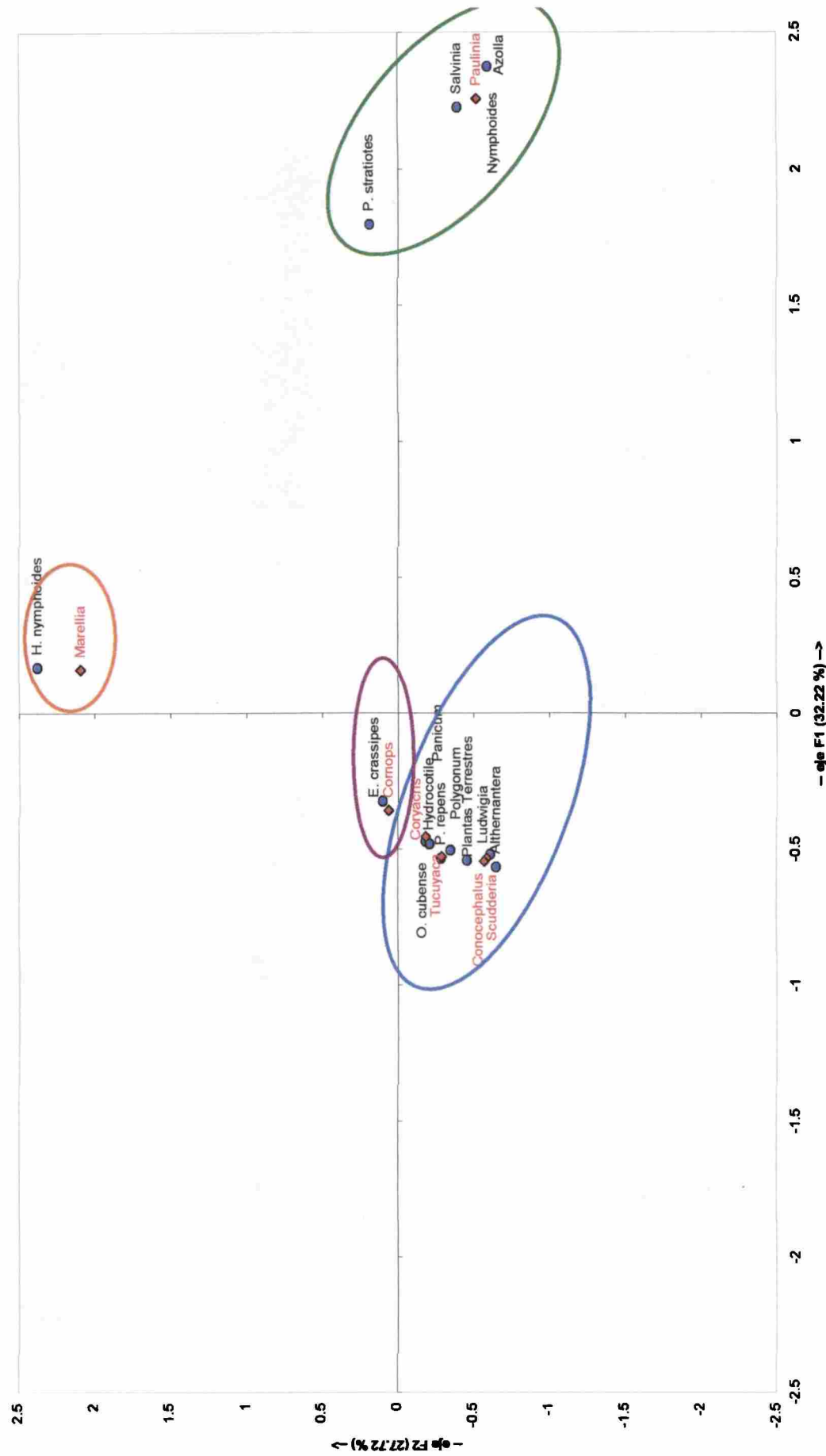


Fig. 5.10: Gráfica resultante del análisis factorial de correspondencia (AFC). Se determinaron 4 grupos bien definidos entre las especies de ortópteros (en rojo) y las plantas consumidas (en azul).

5.3.3. Aceptación de macrófitas por *C. aquaticum*

***Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae):** La supervivencia promedio fue alta durante toda la experiencia, siendo equivalente en las hembras ($X= 9,33$; $SD= 0,57$) y en los machos ($X= 9,33$; $SD= 0,57$). Las ninfas también presentaron altos valores en su supervivencia final (X Ninfas mayores: $8,67 \pm 0,57$; X Ninfas menores: $8,0 \pm 1,0$) (Fig. 5.11).

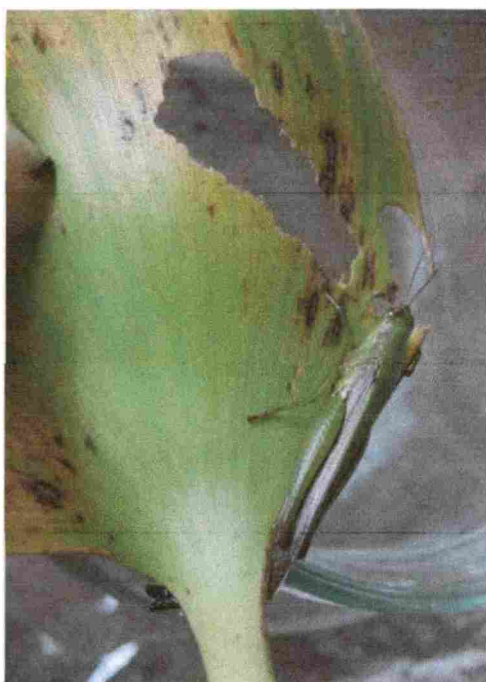


Fig. 5.11: Adulto hembra de *Cornops aquaticum* consumiendo la lámina de la hoja del camalote.

***Commelina* sp. (Commelinaceae):** La mayor supervivencia final se registró en las hembras adultas ($X=7,0$ $DS= 1,0$) y luego en los machos adultos ($X= 6,66$ $DS= 1,15$). Solamente las ninfas mayores ($X= 2,0$ $DS=1,0$) pudieron llegar hasta el final de la experiencia. Con respecto a las ninfas menores, ninguna sobrevivió más de 9 días (Fig. 5.12)

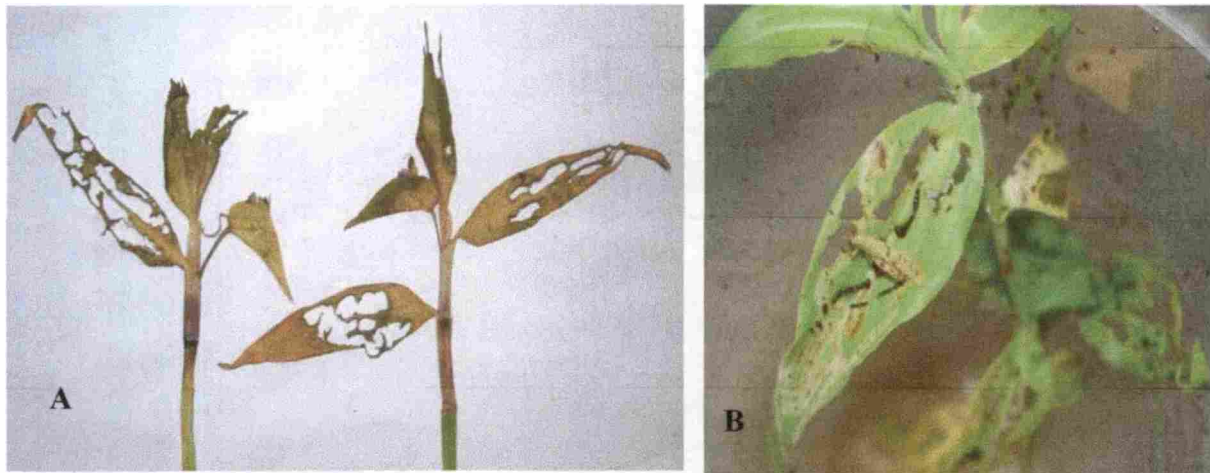


Fig. 5.12: Plantas herborizadas de *Commelina* sp que fueron consumidas por adultos de este acridio (A). Ninfa del primer estadio de *Cornops aquaticum* alimentándose de hojas de *Commelina* sp. (B)

***Ludwigia peploides* (Onagraceae):** La supervivencia final fue alta en las hembras adultas ($X = 8,66$ $DS = 0,57$) y en los machos adultos ($X = 7,33$ $DS = 0,57$). Con respecto a las ninfas mayores, se observó una baja supervivencia ($X = 2,0$ $DS = 1,0$). Las ninfas menores no llegaron hasta el final de la experiencia, registrándose la mortalidad total a los 9 días.

Se observaron mudas de las ninfas sobre las hojas de esta macrófita (Fig. 5.13).



Fig. 5.13: Ninfa mayor consumiendo el peciolo de *Ludwigia peploides* y detalle de la exuvia (A). Detalle del consumo de adultos de *Cornops aquaticum* sobre la lámina de la hoja de *L. peploides* (B).

***Musa paradisiaca* (Musaceae):** en ninguno de los tratamientos realizados, hubo supervivencia de *C. aquaticum* al finalizar las pruebas de aceptación con esta planta. A los 9 días ya no quedaba ningún acridio vivo, a pesar de la gran cantidad de material vegetal que consumieron (Fig. 5.14 A y B). Es interesante destacar que las hembras ovipusieron sobre las láminas de esta plantas (Fig. 5.14 C).

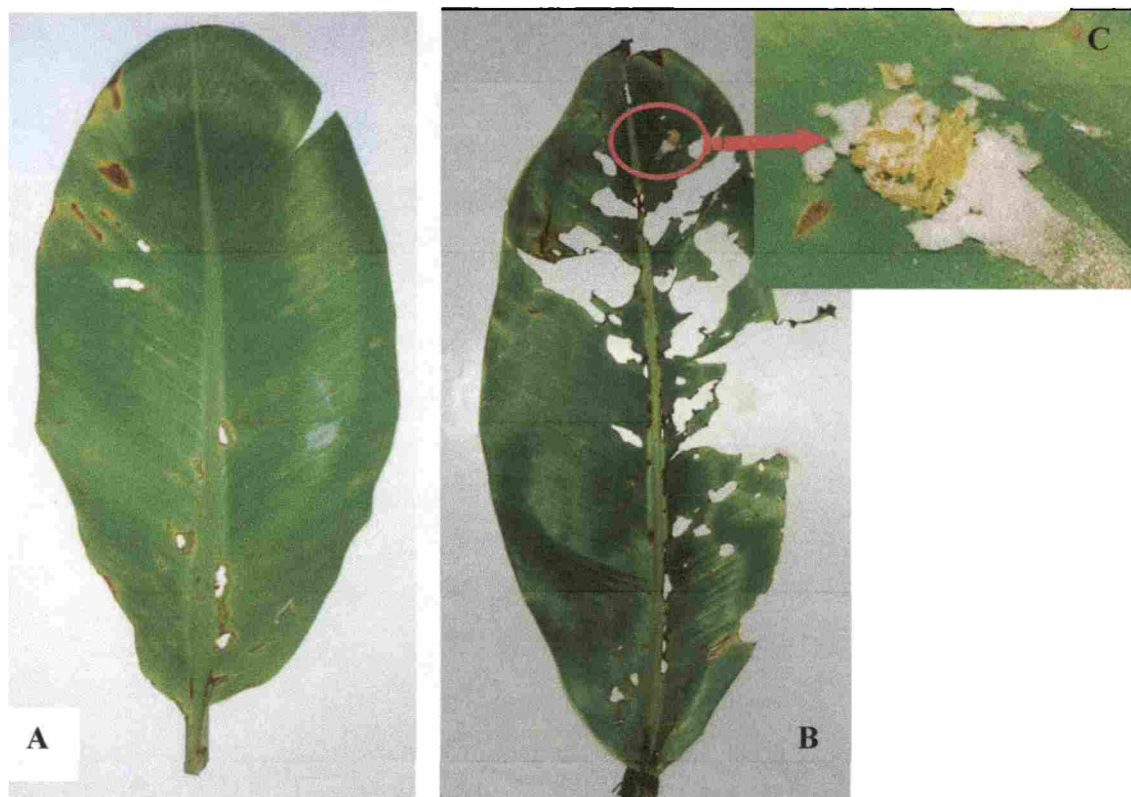


Fig. 5.14: Hoja de *Musa paradisiaca* expuesta a las ninfas menores de *Cornops aquaticum* (A). Hoja consumida por hembras adultas donde se observan los huevos sobre el ápice (B). Detalle de la puesta de huevo (C).

***Paspalum repens* (Poaceae):** se registró una baja supervivencia final tanto en hembras ($X = 2,0$ $DS = 1,73$) como machos adultos ($X = 1,66$ $DS = 1,15$). No hubo supervivencia de ninfas cuando se utilizó esta macrófita como alimento, obteniéndose el 100% de mortalidad a los 6 días.

***Polygonum* sp. (Polygonaceae) (Catay):** No hubo supervivencia de *C. aquaticum* en relación a esta macrófita. No consumieron ningún fragmento de esta especie.

Glycine max (Fabaceae) (Soja): no se registró supervivencia de *C. aquaticum* cuando se le ofreció esta planta. En los adultos, a los 6 días de haber comenzado la experiencia todos habían muerto, mientras que en las ninfas esto se registró a los 3 días.

Thalia multiflora (Marantaceae): La supervivencia final fue similar entre adultos, ($X=7,66$ $DS=0,57$) siendo las hembras las que presentaron un mayor valor. Analizando las ninfas, solamente las mayores sobrevivieron hasta final de la experiencia con un valor medio de 5 individuos ($DS=2,0$), observándose individuos que mudaron a adultos durante la experiencia (Fig. 6.15 A). Se pudo comprobar que las ninfas menores consumieron la epidermis de esta planta aunque no hubo supervivencia final (Fig. 5.15 A).



Fig. 5.15: Ninfa menor consumiendo *Thalia multiflora* (A). Prueba de aceptación con ninfas mayores, donde uno de los individuos mudó a adulto (B).

Nymphoides humboldtianum (Menyanthaceae): La supervivencia total fue muy baja cuando se les ofreció esta planta acuática. Las hembras adultas ($X=2,0$ $DS=1,0$) alcanzaron mayores valores que los machos adultos ($X=1,0$ $DS=1,0$). Sólo se registró un valor muy bajo de supervivencia para las ninfas mayores ($X=0,66$ $DS=0,57$) (Fig. 5.16).



Fig. 5.16: Hoja de *Nymphoides humboldtianum* comida por adultos hembras al finalizar la experiencia.

Concluyendo con lo anteriormente expuesto, hay que destacar que las hembras adultas presentaron los valores más altos de supervivencia total en todas las experiencias llevadas a cabo con las distintas plantas (Tabla 5.10).

Tabla 5.10: Parámetros evaluados en los test de aceptación con las distintas categorías de *Cornops aquaticum* en las especies de macrófitas y cultivos. Sf: supervivencia final en porcentaje; SD: desvío estándar; A: ocurrencia (+) o no ocurrencia (-) de alimentación.

Especies vegetales	Porcentaje de Supervivencia a los 12 días											
	Ninfas Menores			Ninfas mayores			Adultos Machos			Adultos Hembras		
	Sf	DS	A	Sf	SD	A	Sf	SD	A	Sf	SD	A
<i>E. crassipes</i>	80%	1	+	86,70%	0,57	+	93,30%	0,57	+	93,30%	0,57	+
<i>M. paradisiaca</i>	0		-	0		-	0		-	0		-
<i>Polygonum sp.</i>	0		-	0		-	0		-	0		-
<i>N. humboldtianum</i>	0		-	6,67%	0,57	+	10%	1	+	20%	1	+
<i>P. repens</i>	0		-	0		-	16,67%	1,15	+	20%	1,73	+
<i>L. peploides</i>	0	0	-	20%	1	+	73,3%	0,5	+	86,6%	0,57	+
<i>Commelina sp.</i>	0		-	20%	1	+	73%	0,58	+	87%	0,58	+
<i>T. multiflora</i>	0		-	50%	2	+	73,33%	2,08	+	76,67%	0,58	+
<i>G. max</i>	0		-	0		-	0		-	0		-

Los datos obtenidos a partir de las experiencias de aceptación, revelaron que las ninfas menores (I, II y III), de *C. aquaticum* no aceptaron ninguno de los vegetales ofrecidos, a excepción de su planta huésped *E. crassipes* (camalote), demostrando la importancia de esta macrófita en el desarrollo y supervivencia de este acridio durante los primeros estadios.

Se obtuvieron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) en la supervivencia de *C. aquaticum* entre las diferentes categorías y las plantas ofrecidas durante las pruebas de aceptación. El test de Fisher (LSD) agrupó los distintos vegetales según su aceptación por parte de *C. aquaticum*, en 5 categorías diferentes. El primer grupo corresponde a *E. crassipes*, siendo la macrófita más aceptada. El segundo grupo hace referencia a *T. multiflora*, planta terrestre que presentó valores altos tanto en adultos (hembras y machos) como en ninfas mayores. El tercer grupo esta compuesto por *L. peploides* y *Commelina* sp., ambas macrófitas con valores similares en su aceptación. El cuarto grupo estuvo compuesto por *P. repens* y *Nymphoides* sp., dos vegetales acuáticos con bajos valores de aceptación. Por ultimo, el quinto grupo fue para las plantas *M. paradisiaca*, *Polygonum* sp. y *Glycine max*, que no registraron supervivencia final de *C. aquaticum* en ningún estadio de desarrollo.

En cuanto a las categorías utilizadas en estas pruebas estadísticas, el test de Fisher (LSD) agrupó a los adultos hembras y machos como un solo grupo; mientras que en las ninfas hubo diferencias, generando un grupo para las ninfas mayores y otro para las ninfas menores.

5.3.4. Consumo de *C. aquaticum*

El consumo diario de *C. aquaticum* fue mayor en las hembras (0,127 g de alimento/individuo/día $\pm$ 0,051) que en los machos (0,060 g de alimento/individuo/día $\pm$ 0,025). Promediando los valores entre ambos sexos, se obtuvo que un individuo adulto consume 0,093 g de alimento/día.

Los valores promedios de la tasa de consumo relativo (TCoR), tasa de crecimiento relativo (TCrR) y eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) obtenidos para *C. aquaticum* se muestran en la Tabla 5.11.

Las hembras presentaron los valores más altos en todos los índices nutricionales, obtenidos en las pruebas de consumo de su planta huésped (Tabla 5.11)

Tabla 5.11: Índices nutricionales obtenidos de las pruebas de consumo de *Cornops aquaticum* con su planta huésped *Eichhornia crassipes*. TCoR: tasa de consumo relativo; TRcR: tasa de crecimiento relativo; ECI: eficiencia de conversión. Los resultados están expresado en gramos.

	MACHOS	HEMBRAS
<i>Consumo diario (g planta / individuo/día)</i>	0,060 ± 0,025	0,127 ± 0,051
<i>Peso promedio por individuo (g)</i>	0,049 ± 0,005	0,087 ± 0,008
<i>Incremento de peso diario por individuo (g)</i>	0,002 ± 0,001	0,006 ± 0,004
<i>TCoR (g de alimento ingerido / g de tucura / día)</i>	1,241 ± 0,489	1,462 ± 0,556
<i>TCrC (g de biomasa ganada / g de tucura / día)</i>	0,049 ± 0,024	0,071 ± 0,044
<i>ECI (%) (g de biomasa ganada / g de alimento ingerido)</i>	5,074 ± 2,535	7,448 ± 4,831

5. 4. Discusión

5.4.1. Composición de la dieta de los ortópteros dominantes.

La determinación de las especies ingeridas por un herbívoro brinda información importante respecto al espectro de la dieta, permitiendo comprender el comportamiento alimentario, la selectividad de las especies consideradas, y el daño causado a la vegetación (Arriaga, 1986).

En este trabajo se analizaron las heces de 810 tucuras y tetigónidos mediante el análisis microhistológico, lo que permitió conocer en detalle la composición botánica de la dieta de los ortópteros herbívoros que habitan sobre los camalotales. Si bien esta técnica es ampliamente utilizada en ortópteros terrestres de distintas regiones, junto con el análisis estomacal (Rogers y Uresk, 1974; Sheldon y Rogers, 1978; de Wysiecki, 1986; Ronderos *et al.*, 1981; Rivera García, 1990; Mariottini, 2009, entre otros), no se ha registrado bibliografía referente a las especies de Orthoptera estudiadas en esta tesis.

Los resultados obtenidos mostraron que las tres especies de acridios mejor adaptados al medio acuático (*C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*), consumieron exclusivamente macrófitas acuáticas. En cuanto a las otras especies, consumieron plantas acuáticas y plantas terrestres, aunque estas últimas en muy baja proporción; por ejemplo, la dieta del acridio *T. gracilis* se compuso de un 81% de plantas acuáticas mientras que en *C. angustipennis* fue del 73%. Con respecto a *Conocephalus* sp., fue la especie que consumió menos plantas acuáticas (62%), mientras que *Scudderia* sp. seleccionó un 90% de distintas macrófitas acuáticas.

Estudios del contenido estomacal del acridio *C. aquaticum* realizados en el Pantanal de Poconé (Brasil), mostraron que el 97 % de los individuos contenían tejidos de Pontederiaceae (*Eichhornia azurea* y *Pontederia cordata*), mientras que una fracción menor presentó también tejidos de *Eleocharis* sp. y *Echinodorus* sp. (Ferreira y Vasconcellos Neto, 2001). Los resultados obtenidos en este trabajo fueron similares a los registrados por dichos autores, siendo *E. crassipes* (92%) la macrófita dominante en la dieta de *C. aquaticum*.

En base a los resultados mencionados, se acepta parcialmente la primera hipótesis planteada, ya que sólo las especies de ortópteros con mayores caracteres

acuáticos (*C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*), consumen únicamente macrófitas acuáticas en su dieta.

Existen estudios que demuestran que los herbívoros tienden a evitar las plantas C₄ debido a que éstas representan un recurso de menor calidad respecto a las especies con patrón fotosintético C₃ (Caswell *et al.*, 1973; Pinder y Kroch, 1987; Scheirs *et al.*, 2001). Estos autores mencionan tres posibles causas para explicar dicho comportamiento: los herbívoros evitan las plantas C₄ porque las mismas presentan menor cantidad de nutrientes, o la cantidad de nutrientes es igual en plantas C₄ y C₃ pero en las primeras están menos accesibles porque se almacenan en las células de la vaina de la estructura Krans, que resultan difíciles de digerir; otra de las causas sería que las hojas de las plantas C₄ tienen menor distancia entre las venas, lo que implica mayor cantidad de defensas estructurales de los tejidos de conducción. A pesar de ello, distintos trabajos que estudiaron la dieta de tucuras en diferentes regiones de Estados Unidos (Mulkern *et al.*, 1969; Boutton *et al.*, 1978; Joern, 1979, 1982), demostraron que la mayoría de los ortópteros se alimentaron en mayor medida de plantas C₄ que de C₃.

Según el patrón fotosintético de las macrófitas acuáticas contenidas en las heces, en este trabajo se registró que *T. gracilis* obtiene el carbono de plantas C₄ como *Paspalum repens* (canutillo); mientras que las demás especies prefieren las plantas C₃. Esto concuerda con lo planteado por Adis y Victoria (2001) que demostraron que *C. aquaticum* y *P. acuminata* obtienen el carbono específicamente de las macrófitas C₃, mientras que *Stenacris fissicauda fissicauda* y *T. gracilis* lo adquieren de macrófitas C₄.

Existen muchos factores que influyen en la preferencia de los Orthoptera, siendo los más importantes: el contenido de nitrógeno, aminoácidos, proteínas, carbohidratos y otros nutrientes (Sanjayan y Ananthakrishnan, 1987; Bernays y Simpson, 1990; Price, 1991; Carignan y Neiff, 1994) y el contenido de agua (Gangwere, 1961; Dadd, 1963; Sheldon y Rogers, 1978; Sanjayan y Ananthakrishnan, 1987; Pereyra *et al.*, 1996). La preferencia puede estar dada por un balance entre las sustancias inhibidoras y los fagoestimulantes que tienen las plantas. Sin embargo, se ha demostrado que la mayor preferencia de los ortópteros hacia ciertas especies de plantas está básicamente determinada por las sustancias inhibidoras (Jermy, 1966; Sanjayan y Ananthakrishnan, 1987; Bernays y Chapman, 1994). Asimismo, la superficie de la hoja tiene un rol clave debido a que el insecto percibe estas sustancias y los atributos de la planta por palpación

en la etapa inicial de la alimentación (Bernays y Simpson, 1990; Bernays y Chapman, 1994).

Por lo tanto, como señala Chapman (1990) son muchos los factores que determinan la preferencia, entre ellos está el comportamiento del insecto, los estímulos visuales y olfatorios, las propiedades físicas y químicas de las plantas, el contenido de agua y la calidad y cantidad del alimento.

La preferencia de acridios de pastizales del centro de Argentina en condiciones naturales fue analizada mediante el estudio de los hábitos alimentarios de distintas especies (Ronderos *et al.*, 1981; De Wysiecki, 1986). Ronderos *et al.* (1981) estudiaron los hábitos alimentarios de tres acridios (*Laplatacris dispar*, *Amblytropidia australis* y *Sinipta dalmani*) mediante el análisis de las heces y los resultados muestran que todas las especies son graminívoras, y entre ellas *L. dispar* presenta el rango de plantas más amplio debido a que consume cerca de 10 especies de gramíneas. Estos autores mencionan que puede haber diferencias estacionales de tipo cualitativas (especies de gramíneas consumidas) y cuantitativas (porcentaje de ingestión de cada gramínea) en el hábito alimentario.

El 60% de las especies de acridios son consideradas polífagas (Picaud *et al.*, 2003). Sin embargo, pueden tener diferentes grados de especificidad de acuerdo a las plantas que incluyan en su dieta (Chapman, 1990). En relación a esto, los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que *M. remipes* tiene una marcada preferencia por *Hydrocleis nymphoides* (77% de su dieta), macrófita tiene una baja cobertura en los ambientes estudiados como ya se mencionó en el capítulo 1. Además, *C. aquaticum* mostró una alta especificidad debido a que basó su dieta casi exclusivamente en *E. crassipes*.

Todos los ortópteros estudiados en la presente tesis son *polifagos* ya que consumieron plantas de distintos géneros. Según Bernays y Chapman (1994) y Bernays y Minkenberg (1997), la mezcla de plantas en la dieta les permite mejorar el balance de los nutrientes. Por ejemplo, en *Chorthippus parallelus* (Acrididae) encontraron que la supervivencia y fecundidad de esta especie era mayor cuando le ofrecieron una mezcla de 8 plantas que cuando se alimentaban de monocultivos (Unsicker *et al.*, 2008).

Smith y Capinera (2005), señalan que la constancia de un tipo de mandíbula dentro de una subfamilia indica que evolucionó como un factor estructural, determinado por los hábitos alimenticios de las diferentes especies de ortópteros. Squitier y Capinera

(2002 b) analizaron la preferencia de 6 especies de acridios semiacuáticos de Florida (USA) respecto a 9 especies de macrófitas. Según estos autores dos de las especies de acridios tuvieron una dieta graminívora y 4 de las restantes, graminívora forbívora. Asimismo, cuando compararon los resultados obtenidos en las pruebas de opción múltiple con el tipo de mandíbula que presentó cada especie, constataron que no siempre este carácter predice el tipo de dieta.

Los ortópteros estudiados consumieron plantas con muy diferentes características anatómicas a pesar de ser Monocotiledóneas. Por ejemplo, *C. aquaticum*, *C. angustipennis* y *T. gracilis* consumieron *E. crassipes* (Pontederiaceae) y *Paspalum repens* (Poaceae). Según Aliscioni (2000) el género *Paspalum* se caracteriza por poseer menor aerénquima y abundante tejido esclerenquimático en posición subepidérmica, formando casquetes o trabas asociados a los haces de conducción; mientras que *E. crassipes* presenta abundante tejido aerenquimático y escaso tejido de sostén, con unos pocos elementos lignificados de los haces vasculares debido a que el sostén mecánico depende básicamente de la turgencia celular (González, 2002; Boeger y Adis, 2007).

Hay que destacar que en casi todos los ortópteros estudiados, los adultos hembras consumieron mayor cantidad de especies vegetales que los machos, demostrando una mayor amplitud de dieta. Una situación similar, registró Rivera García (1990) en los acridios *Opeia obscura* y *Paropomala virgata* donde las hembras presentaron mayores amplitud en sus dietas. Esta situación también fue observada en las hembras de *Tetrix subulata* (Tetrigidae) en la región de Bremen (Alemania) por Hochkirch *et al.* (2000).

Los resultados obtenidos del análisis de la dieta de los ortópteros fitófagos demostraron que existe una superposición de nicho entre *C. aquaticum* y *C. angustipennis*; y entre los tetigónidos *Conocephalus* sp y *Scudderia* sp. Esto lleva a aceptar la segunda hipótesis planteada en este capítulo donde se menciona la existencia de la superposición de nicho entre las especies de ortópteros que habitan los camalotales.

Las interconexiones entre los ambientes acuáticos y terrestres son muy importantes en las cuencas de los ríos (Jackson y Fisher, 1986; Gray, 1989, 1993). Reafirmando la idea propuesta anteriormente, es importante destacar el consumo de macrófitas acuáticas realizado por *C. angustipennis*, *Scudderia* sp. y *Conocephalus*. Estas especies de ortópteros fueron recolectadas entre las plantas acuáticas y en los

muestreos terrestres (capítulo 2), representando un nexo de flujo de materia y energía entre el sistema acuático y el terrestre. Asimismo, y reafirmando que el río puede proveer de recursos a los consumidores terrestres, Bastow *et al.* (2002) estudiaron la obtención de carbono que consumen los ortópteros *Paratettix aztecus* y *P. mexicanus* (Orthoptera: Tettigidae); especies pequeñas y que generalmente se encuentran cerca de los márgenes de los ríos (Milne y Milne 1980). Estos autores demostraron que entre 88–100% del carbono proviene de recursos del río, más específicamente del alga *Cladophora glomerata*, afirmando de esta manera la importancia de intercambio energético entre los sistemas acuáticos y terrestres.

5.4.2. Consumo de *E. crassipes* y aceptación de distintas plantas.

El consumo diario por individuo en *C. aquaticum* fue mayor en las hembras, coincidiendo con los resultados obtenidos en distintos trabajos donde se evaluó el consumo diario en acridios acuáticos (Amorim y Adis 1994, Franceschini 2008) y acridios de pastizales (Gangwere, 1959; de Wysiecki, 1986; Sánchez y de Wysiecki, 1990; Mariottini, 2009).

Comparando los adultos, se puede observar que la tasa de consumo relativo (TCoR) de *C. aquaticum* es levemente mayor en las hembras que en los machos (1,462 g de alimento/g de tucura/día y 1,2421 g de alimento/g de tucura/día, respectivamente). Franceschini (2008) obtuvo valores casi iguales entre los machos y hembras de *C. aquaticum* estudiados en Corrientes (1,263 g de alimento/g de tucura/día y 1,260 g de alimento/g de tucura/día, respectivamente). En tucuras terrestres, diferentes autores también obtuvieron mayores tasas de consumo en las hembras con respecto a los machos (Kaufmann, 1965; Pereyra *et al.*, 1996; Sanchez y de Wysiecki, 1990; entre otros). Sin embargo Gangwere (1959), registró que los machos de *Melanoplus scudderi* tienen una mayor tasa de consumo que las hembras, atribuyendo esto a la mayor actividad de los machos con respecto a las hembras. Según este autor, la menor tasa de consumo en las hembras, por gramo de animal por día, encontrado en Acrididae podría deberse a que las mismas están morfológica y fisiológicamente adaptadas a la producción de huevos, son menos activas y por lo tanto requieren menor alimento que los machos.

Las poblaciones de *C. aquaticum* de Amazonia Central, presentan una tasa de consumo relativo (TCoR) de 0,9 g de alimento/g de animal/día con *E. crassipes* como planta huésped, mientras que el consumo por individuo por día sería de 0,0522 g en machos y 0,0837 g en hembras (Adis y Junk, 2003). Estos valores son inferiores a los registrados en este trabajo.

Amorim y Adis (1994) estudiaron el consumo del acridio semi-acuático *Stenacris fissicauda fissicauda*, registrando una menor tasa de consumo relativo en adultos machos (0,135 g de alimento/g de tucura/día) que hembras (0,229 g de alimento/g de tucura/día). Como el peso seco de *C. aquaticum* es mayor que el de *S. fissicauda fissicauda*, se puede inferir que *C. aquaticum* tiene mayor consumo.

Comparando los valores obtenidos en la tasa de consumo relativo (TCoR) de *C. aquaticum* y *S. fissicauda fissicauda* con los registrados en *Dichroplus pratensis* obtenidos por Pereyra *et al.* (1996), se infiere que los acridios acuáticos consumen mayor cantidad de alimento que los acridios terrestres de pastizales. Esto coincide con las ideas de Cyr y Pace (1993), quienes encuentran que los herbívoros acuáticos consumen mayor cantidad de biomasa que los herbívoros terrestres.

La eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI) de *C. aquaticum* fue mayor en hembras que en los machos, coincidiendo con los datos obtenidos para *D. pratensis* (de Wysiecki, 1986; Sánchez y de Wysiecki, 1990).

Al comparar la eficiencia de conversión (ECI) obtenidos en esta tesis, con los datos de los individuos de *C. aquaticum* en Corrientes (Hembras: 3,607 g de biomasa ganada / g de alimento ingerido; Machos: 0,030 g de biomasa ganada / g de alimento ingerido), registrados por Franceschini (2008), se observa que este índice es mucho mayor en Santa Fe (Hembras: 7,448 g de biomasa ganada / g de alimento ingerido; Machos: 5,074 g de biomasa ganada / g de alimento ingerido). Estas grandes diferencias podría deberse a que los adultos de ambos sitios, estuvieran en distintos estados fisiológicos (prerrepreativo o reproductivo); de acuerdo a los valores registrados para *Dichroplus pratensis* por Sanchez y de Wysiecki (1990), donde se produce un abrupto descenso en la eficiencia de conversión (ECI), en el pasaje de los adultos prerrepreativos a los adultos reproductivos.

Por todo lo expuesto en relación al consumo de *C. aquaticum*, se acepta la tercera hipótesis donde se menciona que existe una diferencia en la tasa de consumo entre los sexos, siendo mayor en las hembras como quedó señalado en este trabajo.

CONCLUSIONES FINALES



Se analizó la aceptación de 9 plantas (Monocotyledonae y Dicotyledonae), en los individuos de *C. aquaticum* que habitan los camalotales del río Paraná Medio. De acuerdo a los resultados obtenidos, los valores más altos de aceptación se obtuvieron en su planta huésped, *E. crassipes*.

En general, la mayoría de las plantas fueron consumidas por los adultos, a excepción de *M. paradisiaca*, *Polygonum* sp y *Glycine max* las cuales no fueron aceptadas por ninguna de las categorías de este acridio. Las ninfas menores solamente consumieron su planta huésped, evidenciando la importancia de la misma para el desarrollo de los acridios en las primeras etapas ninfales.

La aceptación de macrófitas y cultivos también fue evaluada en poblaciones de *C. aquaticum* del centro de Argentina y Uruguay (Silveira Guido y Perkins, 1975), en el Pantanal de Poconé, Brasil (Ferreira y Vasconcellos, Neto 2001; Lhano, 2002; Lhano *et al.*, 2005), en la Amazonia Central (Vieira y Santos, 2003), en Pretoria, Sudáfrica (Hill y Oberholzer, 2000) y en Corrientes (Franceschini, 2008). Los trabajos citados anteriormente realizaron distintas pruebas de aceptación con diferentes plantas, encontrando una gran variedad de resultados para *C. aquaticum*. Lo más importante, es que las ninfas pequeñas de las poblaciones de *C. aquaticum* de Argentina y Uruguay (Silveira Guido y Perkins, 1975), sólo aceptaron sus plantas huéspedes, *E. crassipes*, *E. azurea* y en menor grado *Pontederia cordata* (que también pertenece a la familia Pontederiaceae). Esta situación es similar a la registrada en este trabajo, donde sólo aceptaron a *E. crassipes*.

Los resultados obtenidos con la supervivencia final y la supervivencia observada en el transcurso de las experiencias demuestran que la aceptación es diferente en las distintas categorías de edades de *C. aquaticum*, aceptando la cuarta hipótesis planteada en este trabajo. Los resultados demostraron que los adultos de ambos sexos, y las ninfas mayores aceptaron la mayor cantidad de plantas (6 y 5 respectivamente), mientras que las ninfas menores sólo aceptaron a su planta huésped, *E. crassipes*.

Los estudios de campo y laboratorio realizados en esta tesis permitieron generar un conocimiento integral de la comunidad de Orthoptera que habita sobre los camalotales del río Paraná Medio, aportando información valiosa de las distintas especies de ortópteros, la cual se encuentra pobremente estudiada.

A continuación se detallan los aportes y resultados más relevantes obtenidos de este trabajo:



La riqueza acumulada de ortópteros fue de 17 especies. En la laguna de conexión directa se registró la totalidad de las especies de ortópteros, mientras que en la laguna de conexión indirecta, la riqueza fue de 15. Del total de Orthoptera capturados, el 60,30% (3.158 individuos) pertenecen al suborden Caelifera, mientras que el 39,70% (2.078 individuos) forman parte del suborden Ensifera. No se registraron diferencias significativas en los porcentajes de cada suborden entre las dos lagunas estudiadas.



En las dos lagunas, la mayor abundancia se registró durante el verano (1.826 y 834 ind./muestreo, respectivamente), mientras que las menores abundancia correspondieron a los muestreos del invierno del 2006 (137 y 69 ind./ muestreo, respectivamente).



Los resultados determinaron que de las 17 especies de ortópteros que se recolectaron sobre los camalotales, 7 especies son **constantes**: *Phlugis* sp., *Tucayaca gracilis*, Gryllidae, *Cornops aquaticum*, *Paulinia acuminata*, *Scudderia* sp. y *Conocephalus* sp.; 4 especies son **accesorias**: *Coryacris angustipennis*, *Marellia remipes*, *Metaleptea adspersa* y *Aleuas lineatus*; y 6 especies son **accidentales**: *Dichromorpha australis*, *Haroldgrantia lignosa*, *Dichroplus elongatus*, *Leptysmia argentina*, *Diponthus argentinus* y *Chromacris speciosa*.



Las especies de ortópteros consideradas acuáticas son las especies que se clasificaron como constantes: *Phlugis* sp., *T. gracilis*, Gryllidae, *C. aquaticum*, *P. acuminata*, *Scudderia* sp. y *Conocephalus* sp.



La riqueza vegetal fue significativamente diferente entre las dos lagunas. Asimismo, la riqueza vegetal de cada laguna se relacionó negativamente con la proporción de camalotes registrada. La macrófita más abundante durante todos los muestreos fue *Eicchornia crassipes*.



El nivel hidrométrico fue la variable más relacionada con la riqueza de especies ($r = 0,835$; $p < 0,0001$) y abundancia de Orthoptera ($r = 0,779$; $p < 0,0001$), concluyendo que durante la fase de aguas altas, se registraron los mayores valores de los parámetros antes mencionados.



Se obtuvo una altísima correlación entre la riqueza y abundancia de Orthoptera ($r = 0,795$; $p < 0,0001$), demostrando que los parámetros covarían positivamente en las lagunas estudiadas, y que no existiría una limitación de recursos alimenticios, ni de espacio.



La riqueza vegetal solamente se relacionó con el nivel hidrométrico del río ($r = 0,630$ $p = 0,003$) y con la riqueza de Orthoptera ($r = 0,448$ $p = 0,048$) en la laguna de conexión indirecta al río (L.C.Ind).



La mayor densidad de Orthoptera se obtuvo en verano (11,8 ind/m²), luego en primavera (8 ind/m²), otoño (5,2 ind/m²) y por último en invierno (1,6 ind/m²). La biomasa vegetal no presentó diferencias entre las estaciones del año, siendo su rango de variación 208,2 gr/m² y 230 gr./m². No se registró una correlación significativa entre el peso seco de las macrófitas y la densidad de los ortópteros en cada estación del año, pero sí fue altamente significativa entre la densidad y la riqueza de los ortópteros ($r = 0,817$; $p < 0,0001$).



Al comparar las abundancias de las dos lagunas muestreadas, se obtuvieron diferencias significativas en algunas especies de ortópteros *constant*es. *C. aquaticum*, *Phlugis* sp. y *Conocephalus* sp. no presentaron diferencias entre las dos poblaciones estudiadas, concluyendo que su comportamiento fue similar en las dos

lagunas de diferente conexión. Contrariamente, *T. gracilis* fue la especie donde se registró las mayores diferencias entre todas las categorías de edades entre los dos sitios. Por otra parte, *Scudderia* sp. presentó diferencias en los adultos y las ninfas mayores, mientras que en *Conocephalus* sp., los adultos hembras y ninfas mostraron diferencias en las abundancias de las dos lagunas.



Analizando la **estructura de edades** y la **dinámica poblacional** de los ortópteros estudiados, se concluye que los acridios *P. acuminata*, *T. gracilis* y el tetigónido *Phlugis* sp. presentan reproducción continua a lo largo del año. Esto se deduce por la presencia de ninfas y de adultos todo el año, como así también por la maduración de los ovarios, siendo los de tipo III (totalmente maduros) los que se registraron en casi todos los muestreos.



En las poblaciones estudiadas de *C. aquaticum*, se obtuvieron altas proporciones de ninfas pequeñas casi todo el año, a excepción de los meses mas fríos. También se registraron ovarios maduros desde setiembre de 2006 hasta marzo 2007. Toda esta información indicaría que esta especie de acridio tendría más de una generación al año.



En las 6 especies que se estudió la dinámica poblacional, se encontró una correlación entre las categorías de edades de los individuos (hembras adultas, machos adultos, ninfas mayores y ninfas menores) con el nivel hidrométrico, siendo una relación positiva en todos los casos. *C. aquaticum*, *T. gracilis* y *Phlugis* sp. fueron los ortópteros que presentaron una correlación entre todas las variables poblaciones y el nivel de agua del río Paraná Medio. Por otra parte, en *P. acuminata* solo se registró esta correlación con los adultos de ambos sexos, no así con las ninfas. Además, en *Scudderia* sp., tanto los adultos como las ninfas mayores, presentaron una correlación con el nivel hidrométrico; mientras que en *Conocephalus* sp., sólo las hembras adultas y las ninfas de ambas categorías mostraron dicha correlación. Toda esta información demuestra que el nivel hidrométrico del río influye directamente sobre la estructura y la dinámica poblacional de los ortópteros considerados como fauna constante de los camalotales del río Paraná Medio.



La mayoría de las especies accidentales se capturaron durante los meses de febrero y marzo del 2007, momento en que el nivel hidrométrico del río Paraná alcanzó su altura máxima inundando las áreas cercanas a las lagunas, produciendo una mezcla de los ortópteros acuáticos y los terrestres.



Los resultados obtenidos de los muestreos terrestres, demostraron que tres especies de ortópteros dominantes (*T. gracilis*, *Conocephalus* sp. y *Scudderia* sp.) también se encontraron sobre las plantas terrestres que crecen a orillas de las lagunas estudiadas, demostrando que se produce una mezcla entre las especies de ortópteros terrestres y acuáticos. Asimismo, es importante destacar que en ninguno de los muestreos terrestres, se recolectaron individuos de las especies acuáticas: *C. aquaticum*, *P. acuminata* ni *M. remipes*.



De las crías de *C. aquaticum* realizadas en laboratorio a distintas temperaturas y fotoperíodos, se pudo observar que la mayor supervivencia (72 %) se registró cuando la temperatura y fotoperíodo fueron constantes (Cría III: 27 °C, 24 h luz). Además, los resultados demostraron que, ante una temperatura óptima (Cría II y III: 27 °C) hay una influencia del fotoperíodo sobre el desarrollo de *C. aquaticum*, ya que cuando el fotoperíodo fue constante y extremo (Cría III: 24 h), apareció un estadio ninfal adicional (6° estadio) en los machos y aumentó la proporción de hembras con 6 estadios. Por todo lo expuesto anteriormente, se pudo concluir que, para el desarrollo de ninfas de *C. aquaticum* es fundamental el efecto de la temperatura para completar exitosamente toda la fase. Si la temperatura de cría es óptima, el fotoperíodo comienza a cobrar importancia dependiendo si éste es variable o constante, pero no siempre actúa sobre la cantidad de estadios, demostrando que las variables ambientales actúan sinérgicamente.



La dieta de *C. aquaticum*, *P. acuminata* y *M. remipes*, especies con mayores adaptaciones al ambiente acuático, se basó exclusivamente en macrófitas acuáticas. Por otra parte, *Conocephalus* sp. y *C. angustipennis* consumieron, además de

plantas acuáticas, los mayores porcentajes de plantas terrestres (38,30% y 27,84% respectivamente).



Todos los ortópteros estudiados en la presente tesis son *polípagos* ya que consumieron plantas de distintos géneros, concluyendo que la mezcla de plantas en la dieta les permite mejorar el balance de los nutrientes. Asimismo, el acridio *M. remipes* manifestó una marcada preferencia por *Hydrocleis nymphoides* (77% de su dieta), ya que dicha macrófita tiene una baja cobertura en los ambientes estudiados, y *C. aquaticum* mostró una alta especificidad debido a que basó su dieta casi exclusivamente en *E. crassipes* (92%).



Según el patrón fotosintético de los fragmento de macrófitas acuáticas registradas en las heces, *T. gracilis* fue la única especie que obtuvo mayoritariamente el carbono de plantas C_4 como *Paspalum repens* (canutillo); mientras que las demás especies prefieren las plantas C_3 , como son *E. crassipes*, *H. nymphoides*, *Ludwigia peploides*, entre otras.



Los adultos hembras de *C. aquaticum*, *P. acuminata*, *M. remipes* y *Scudderia* sp., presentaron una mayor **amplitud de dieta** con respecto a los adultos machos. Contrariamente, los machos de *Conocephalus* sp. consumieron una especie vegetal más que las hembras. En *T. gracilis*, los adultos (hembras y macho) no evidenciaron diferencias en la cantidad de plantas consumidas (5 especies), mientras que las ninfas de este acridio solo consumieron 3 especies de plantas.



C. aquaticum y *C. angustipennis* presentaron una superposición de nicho respecto a la composición de sus dietas. Asimismo, los tetigónidos *Scudderia* sp. y *Conocephalus* sp. también evidenciaron un solapamiento de nicho, demostrando que comparten los recursos alimenticios.



De las 9 plantas (Monocotyledonae y Dicotyledonae) ofrecidas a *C. aquaticum* en los test de aceptación, la macrófita más aceptada fue su planta huésped, *E.*

crassipes, obteniéndose los mayores valores de supervivencia final. Luego, *Thalia multiflora* fue la segunda especie vegetal más aceptada.



En todas las experiencias de aceptación llevadas a cabo con distintas plantas, las hembras adultas presentaron los valores más altos de supervivencia final.



Los resultados demostraron que los adultos de ambos sexos, y las ninfas mayores (estadios IV, V y VI) aceptaron la mayor cantidad de plantas (6 y 5 respectivamente), mientras que las ninfas menores (estadios I, II y III) sólo aceptaron a su planta huésped, *E. crassipes*. Esta información se corrobora con los datos obtenidos en el microanálisis de las heces, donde también se observó el consumo exclusivo del camalote durante las primeras etapas del desarrollo ninfal. De esto se deduce la necesidad de dicha macrófita para el desarrollo de *C. aquaticum*.



El **consumo diario** de *C. aquaticum* fue mayor en las hembras (0,127 g de alimento/día $\pm$ 0,051) que en los machos (0,060 g de alimento/día $\pm$ 0,025).



Los valores promedios registrados de la tasa de consumo relativo (TCoR), la tasa de crecimiento relativo (TCrR) y la eficiencia de conversión del alimento ingerido (ECI), fueron mayores en los adultos hembras que en los machos de *C. aquaticum*.

A fin de ampliar el conocimiento de las especies de ortópteros que viven sobre los camalotales, es necesario seguir realizando estudios a nivel de comunidad a largo plazo, tanto espacial como temporalmente, para conocer y comprender con mayor profundidad la dinámica poblacional de estos insectos y su interrelación con el ambiente.

Asimismo, se plantea la necesidad de continuar los estudios de alimentación, evaluando la preferencia alimentaria, bajo la influencia del clima local y manejando diferentes coberturas de plantas, para analizar la capacidad de aprendizaje, adaptación y respuesta que pueden presentar las poblaciones de ortópteros.

- Abrams M.D. y L.C. Hulbert. 1987.** Effect of topographic position and fire on species in tallgrass prairie in northeast Kansas. *American Midland Naturalist* 117: 442- 445.
- Addinsoft. 2005.** XLSTAT Pro Version 7.5.3. available at <http://www.xlstat.com/en/home>
- Adis J.A. 1981.** Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. *Amazoniana* 7 (2): 87-173.
- Adis J.A. 1984.** "Seasonal Igapó" forest of Central Amazonian black-water rivers and their terrestrial arthropod fauna. En: Sioli H. (ed): *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Monographiae Biologicae*. Dordrecht, Países Bajos: Junk Publ. 245-268 p.
- Adis J.A. 1997.** Estratégias de sobrevivência de invertebrados terrestres em florestas inundáveis da Amazônia central: uma resposta á inundação de longo período. *Acta Amazônica* 27(1): 43-54.
- Adis J. 2001.** Amazonian terrestrial arthropods. En: Levin S.A. (ed). *Encyclopedia of Biodiversity -Vol. 1*. San Diego, E.U.: Academic Press. 249-260 p.
- Adis J.A. y R.L. Victoria. 2001.** C3 or C4 macrophytes: a specific carbon source for the development of semi-aquatic and terrestrial arthropods in Central Amazonian river floodplains according to $\delta^{13}C$ values. *Isotopes Environment Health Studies* 37: 193-198.
- Adis J.A. y W. Junk. 2003.** Feeding impact and bionomics of grasshopper *Cornops aquaticum* on the water hyacinth *Eichhornia crassipes* in the Central Amazonian floodplains. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38(3): 245-249.
- Adis J., W. Paarmann y T.L. Erwin. 1986.** On the natural history and ecology of small terrestrial ground-beetles (Col.: Bembidiini: Tachyina: *Polyderis*) from an Amazonian black-water inundation forest. En: den Boer P.J., M.L. Luff, D. Mossakowski y F. Weber (eds). *Carabid beetles. Their adaptations and dynamics*. Stuttgart y Nueva York: G. Fischer. 413- 427 p.
- Adis J., M. Amorim, T.L. Erwin y T. Bauer. 1997.** On ecology, life history and survival strategies of a wing-dimorphic ground beetle (Col.: Carabidae: Odacanthini: *Colliuris*) inhabiting Central Amazonian inundation forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32: 174-192.
- Adis J.A., E. Bustorf, M. Lhano, C. Amedegnato y A.L. Nunes. 2008.** Distribution of *Cornops* grasshoppers (Leptysminae: Acrididae: Orthoptera) in Latin America and

- the Caribbean Islands. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42 (1): 11-24.
- Adis J., M. Lhano, M. Hill, W. Junk, M.I. Marques y H. Oberholzer. 2004.** What determines the number of juveniles instars in the tropical grasshopper *Cornops aquaticum* (Acrididae: Orthoptera)? *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39 (2): 127-132.
- Adis J., C.F. Sperber, S. Capello, M.C. Franceschini, M. Hill, M.G. Lhano, M.I. Marques, A.L. Nunes y P. Polar. 2008.** On morphometric differences in the grasshopper *Cornops aquaticum* from *Eichhornia* spp. in South America and South Africa. *Journal of Orthopterist Research*.
- Akani, G.C., E Politano y L. Luiselli. 2003.** Amphibians recorded in forest swamp areas of the Niger Delta (southeastern Nigeria) and the effects of habitat alteration from oil industry development on species richness and diversity. *Applied Herpetology* 2: 1-22
- Akman Gündüz N.E. y A. Gülel. 2002.** Effect of temperature on development, sexual maturation time, food consumption and body weight of *Schistocerca gregaria* FORSK. (Orthoptera: Acrididae). *Turkish Journal of Zoology* 26: 223-227.
- Albertoni E.F., L.J. Prellvitz, y C. Palma-Silva. 2007.** Macroinvertebrate fauna associated with *Pistia stratiotes* and *Nymphoides indica* at subtropical lakes (SOUTH Brazil). *Revista Brasileira de Biologia = Brazilian Journal of Biology*, vol. 67, no. 3, p. 499-507
- Alessio V.G., A.H. Beltzer, R.C. Lajmanovich y M.A. Quiroga. 2005.** Ecología alimentaria de algunas especies de Passeriformes (Furnariidae, Tyrannidae, Icteridae y Emberizidae): consideraciones sobre algunos aspectos del nicho ecológico. *INSUGEO Miscelánea* 14: 441-482.
- Aliscioni S.S. 2000.** Anatomía ecológica de algunas especies del género *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Darwiniana* 38 (3-4): 187-207.
- Amedegnato C.L. 1977.** Étude des Acridoidea Centre et Sud Americains (*Catantopinae sensu lato*). Anatomie des genitalia, classification, repartition, phylogenie. These de Doctorat d'Etat és Sciences Naturelles. Universite Pierre et Marie Curie, Paris, Francia. 385 pp.
- Amédégnato C. y H. Devriese. 2008.** Global diversity of true and pygmy grasshoppers (Acridomorpha, Orthoptera) in freshwater. *Hydrobiología* 595: 535-543.

- Amorim M.A. 1992.** Desenvolvimento ninfal em condições controladas e consumo de alimento de um gafanhoto da várzea, *Stenacris fissicauda fissicauda* (Orthoptera: Acrididae) (BRUNER, 1908). Tese de Pós-Graduação em Mestre em Ciências, área Entomologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia y Fundação Universidade do Amazonas (INPA-FUA), Manaus, Brasil. 109 pp.
- Amorim M.A. y J. Adis. 1994.** Consumo de alimento por um gafanhoto Neotropical, *Stenacris fissicauda fissicauda* (BRUNER, 1908) (Orthoptera: Acrididae) da Várzea amazonica. Acta Amazônica 24: 289-302.
- Andres L.A. y F.D. Bennett. 1975.** Biological control of weeds. Annual Review of Entomology 20: 31-46.
- Andrewartha H.G. y L.C. Birch. 1954.** The Distribution and Abundance of Animals. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Arriaga M.O. 1981 a.** El uso de los caracteres histofoliares en el estudio de hábitos alimentarios de Acridiidae. Parte I. Physis Secc.C 39 (97): 61-74.
- Arriaga M.O. 1981 b.** El uso de los caracteres histofoliares en el estudio de hábitos alimentarios de Acridiidae. Parte II. Physis Secc.C 40 (98): 1-13.
- Arriaga M.O. 1986.** Metodología adaptada al estudio de hábitos alimentarios en insectos herbívoros. Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia 2 (15): 103-111.
- Bachmann A.O. 1995.** Insecta. Introducción, clave de órdenes con representantes acuáticos, y glosario 3. En: Lopretto, E.C. y G. Tell (dir.) *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*, Ediciones Sur, La Plata, p.1041-1062
- Báldi A. y T. Kisbenedek. 1997.** Orthopteran assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary. Agriculture, Ecosystems and Environment 66: 121-129.
- Bar Y., Z. Abramsky y Y. Guterman. 1984.** Diet of gerbilline rodents in the Israeli desert. Journal of Arid Environment 7: 371-376.
- Barrientos-Lozano L. 2004.** Clasificación de los Orthoptera (Caelifera, sensu stricto), especies plaga en México. Memorias 2do, Curso Internacional: Manejo Integral de la Langosta Centroamericana (*Schistocerca piceifrons piceifrons*, Walker) y Acridoideos Plaga de América Latina: 1-30.
- Basset Y. 1992.** Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forest. Biological Journal of the Linnean Society 47: 115-133.

- Bastow J.L., J.L. Sabo, J.C. Finlay y M.E. Powers. 2002.** A basal aquatic-terrestrial trophic link in rivers: Algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers. *Oecologia* 131:261–268.
- Batáry P., A. Báldi y S. Erdos. 2007.** Grassland versus non-grassland bird abundance and diversity in managed grasslands: local, landscape and regional scale effects. *Biodiversity and Conservation* 16: 871–881.
- Bayo V., V. Lallana, E. Lorenzatti y M.C. Marta. 1981.** Evaluación cuantitativa de la vegetación acuática en islas del valle aluvial del río Paraná medio. *Ecología* 6: 67-72.
- Beckerman A.P. 2000.** Counterintuitive outcomes of interspecific competition between two grasshopper species along a resource gradient. *Ecology* 81 (4): 948-957.
- Belovsky G.E. 1978.** Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105-134.
- Belovsky G.E. 1984.** Herbivore optimal foraging: comparative test of three models. *The American Naturalist* 124: 97-115.
- Belovsky G.E. y A. Joern. 1995.** The dominance of different regulating factors for rangeland grasshoppers. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). *Populations Dynamics*. Nueva York, E.U.: Academics Press. 359-386 p.
- Belovsky G.E. y J.B. Slade. 1995.** Dynamics of two Montana grasshopper populations: relationships among weather, food abundance and intraespecific competition. *Oecologia* 101: 383-396.
- Beltrame R., S. Luiselli, L. Zequín, S. Simioni y C. Salto. 2000.** Tucuras (Orthoptera: Acridoidea) en agroecosistemas de Santa Fe. En *Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral VII. Resúmenes*. Santa Fe, 13-15 de Setiembre, pp. 19.
- Beltrame R., S. Luiselli, L. Zequín, S. Simioni y C. Salto. 2004.** Dinámica poblacional de tucuras (Orthoptera: Acridoidea) en agroecosistemas del centro oeste de Santa Fe y centro este de Córdoba. *Natura Neotropicalis* 33 (1 y 2): 47 – 54.
- Beltzer A.H. 1995.** Biología alimentaria del pirincho Guira guira (Aves, Cuculidae) en el valle alluvial del río Paraná Medio, Argentina. *Rev. Ecol. Lat. Am.* 2 (1-3): 13-18.
- Beltzer A.H. y G. Paporello de Amsler. 1984.** Food and feeding habits of the wattled *Jacana jacana*, (Charadriiformes: Jacanidae) in Middle Parana River Floodplain. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19 (4): 195 – 200.

- Bennett F.D. 1968.** Insects and mites as potential controlling agents of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS). 9th Brit. Weed Control Conf. 832-835 p.
- Bennett F.D. 1971.** Some aspects of the biological control of aquatic weeds. Roma: Second International Symposium on Biological Control of Weeds. 63-71 p.
- Bennett F.D. 1974.** Biological Control. En: Mitchell D.S. (ed). Aquatic Vegetation and its use and control. Nueva York, E.U.: UNESCO. 99-106 p.
- Bennett F.D. y H. Zwölfer. 1969.** Exploration for natural enemies of the water hyacinth in northern South America and Trinidad. Hyacinth Control Journal 7: 44-52.
- Bentos-Pereira A. y E. Lorier. 1991.** Acridomorfos acuáticos (Orthoptera, Acridoidea) I. Adaptaciones morfológicas. Revista Brasileira de Zoologia. 35 (3): 631-653.
- Bernays E.A. 1972.** Some factors affecting size in first-instar larvae of *Schistocerca gregaria* (FORSKAL). Acrida 1: 189-195.
- Bernays E.A. 1989.** Insect Plant Interactions. Vol. II. Florida, E.U.: CRC Press. 198 pp.
- Bernays E.A. 1998.** The value of being a resource specialist: behavioral support for neural hypothesis. The American Naturalist 151: 451-464.
- Bernays E.A. y B. Chapman. 1994.** Host-plant selections by phytophagous insect. Nueva York, E.U.: Chapman & Hall. 312 pp.
- Bernays E.A. y O.P.J.M. Minkenberg. 1997.** Insect herbivores: different reason for being a generalist. Ecology 78 (4): 1157-1169.
- Bernays E.A. y S.J. Simpson. 1990.** Nutrition. En: Chapman R.F. y A. Joern. Biology of grasshoppers. Nueva York, E.U.: John Wiley & Sons. 105-127 p.
- Bodenheimer, F. 1955.** Précis d'écologie animale. Payot, Paris. En: Barranco P. y F. Pascual. 1992. Distribución de los ortópteros (*Insecta, Orthoptera*) en los campos de cultivo del valle del río Andarax (Almería, España). Bol. San. Veg. Plagas, 18: 613-62.
- Boeger R. y J. Adis. 2007.** Anatomia de cinco espécies de macrófitas aquáticas e sua importância para *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae) Amazoniana 19 (3/4): 199-208.
- Bonetto A. A. 1975.** Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems. En: Hastler (ed.) Coupling of land and water systems, Springer Verlag, New York: 175-197.

- Boutton T.W., G.N. Cameron y B.N. Smith. 1978.** Insect herbivory on C₃ and C₄ grasses. *Oecologia* 36:21-32.
- Braga C.E. y J. Adis. 2007.** *Pontederia rotundifolia* (Pontederiaceae): host plant of *Cornops brevipenne* (Leptysminae, Acrididae, Orthoptera). *Amazoniana* 19 (3-4): 225.
- Braga C.E., A.L. Nunes y J. Adis. 2007.** *Cornops frenatum frenatum* (MARSHALL, 1938) (Orthoptera, Acrididae, Leptysminae): Ocorrência e oviposição em quatro espécies de *Heliconia* (Heliconiaceae) na Amazônia Central, Brasil. *Amazoniana* 19 (3-4): 227-231.
- Braker H.E. 1989.** Evolution and ecology of oviposition on host plants by acridoid grasshoppers. *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 389-406.
- Branch L.C., D. Villarrea, A. Sosa, M. Pessino, M. Machicote, P. Lerner, P. Borraz, M. Urioste y J.L. Hierro. 1994.** Estructura de las colonias de vizcacha y problemas asociados con la estimacion de la densidad poblacional en base a la actividad de las vizcacheras. *Mastozoología Neotropical* 1(2): 135-142.
- Branson D.H. 2006.** Life history responses of *Ageneotettix deorum* (SCUDDER) (Orthoptera: Acrididae) to host plant availability and population density. *Journal of Kansas Entomological Society* 79 (2): 146-155.
- Branson D.H. y G.A. Sword. 2009.** Grasshopper herbivory affects native plant diversity and abundance in a grassland dominated by the exotic grass *Agropyron cristatum*. *Restoration Ecology*. 17(1):89-96.
- Brener D., C. Corner y W.U. Blanckenhorn. 2004.** Grasshopper population across 2000 m of altitude: is there life history adaptation?. *Ecography* 27: 733-740.
- Bruehlheide H. y U. Scheidel. 1999.** Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology* 87: 839-48.
- Brusven M.A. y G.M. Mulkern. 1960.** The use of epidermal characteristics for the identification of plants recovered in fragmentary condition from the crops of grasshoppers. *North Dakota. Arg. Exp. Sta. Res.* 3:1-11.
- Bulacio V., G.A. Montero, L. Vignaroli y D. Prado. 2005.** Diversidad de artrópodos otoño-invernales presentes bajo el ritidoma de *Eucalyptus*. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 64 (4): 181-182.
- Campodonico, I. 1971.** Desarrollo larval de la centolla *Lithodes antarctica* Jacquinet, en condiciones de laboratorio (Crustacea, Decapoda, Anomura: Lithodidae). *Ans. Inst. Pat., Punta Arenas*, 2 (1-2): 181-190.

- Capello S., J. Adis y M. Marchese. 2004.** Fenología de *Cornops aquaticum* (BRUNER, 1906) (Orthoptera: Acrididae) en la llanura aluvial del río Paraná Medio. En: Libro de Resúmenes de la II Reunión Binacional de Ecología, Mendoza, Argentina. 304 p.
- Capello S., J. Adis y M.L. De Wysiecki. 2007.** Temperatura y fotoperíodo: que influencia ejercen en el desarrollo ninfal de *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae). *Amazoniana* 19 (3/4): 209-216.
- Capinera J.L. 1987.** Population ecology of rangeland grasshoppers, pp. 162-182 in J.L. Capinera [ed.]. Integrated pest management on rangeland, a shortgrass prairie perspective. Westview Press, Boulder.
- Cappuccino N. 1995.** Novel approaches to the study of population dynamics. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). *Populations Dynamics*. Nueva York, E.U.: Academics Press. 3-16 p.
- Carbonell C.S. 1957.** The external anatomy of the South American semiaquatic grasshopper *Marellia remipes* Uvarov (Acridoidea, Pauliniidae). *Smithsonian Miscellaneous Collections* 137:61-97.
- Carbonell C.S. 1959.** Observaciones bio-ecológicas sobre *Marellia remipes* Uvarov (Orthoptera, Acridoidea) en el Uruguay. *Investigaciones y Estudios, Facultad de Humanidades y Ciencias*, Montevideo.
- Carbonell C.S. 1964.** Hábitat, etología y ontogenia de *Paulinia acuminata* (DE GEER), (Acridoidea, Pauliniidae) en el Uruguay. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Entomología* 6: 39-48.
- Carbonell C.S. 1980.** Orthoptera. En: S.H.Hurlbert, G. Rodriguez & N.Dias dos Santos (eds.) *Aquatic biota of tropical South America. Part 1, Arthropoda*, San Diego, 323 pp.
- Carbonell C.S. 2000.** Taxonomy and a study of the phallic complex, including its muscles, of *Paulinia acuminata* (Acrididae, Pauliniinae) and *Marellia remipes* (Acrididae incertae sedis). *Journal of Orthoptera Research* 9:161-180.
- Carbonell C.S. y B. Arrillaga. 1958.** Sobre la relación anatómica de las ootecas de *Marellia remipes* Uvarov (Orthoptera, Acrid. Pauliniidae) con las hojas de su planta huésped, y su posible significación fisiológica. *Revista de la Sociedad Uruguaya de Entomología* 3:45-56.
- Carbonell C.S., M.M. Cigliano y C.E. Lange. 2006.** Especies de acridomorfos (Orthoptera) de Argentina y Uruguay. *Publications on Orthopteran Diversity, The*

- Orthopterists Society at "Museo de La Plata "*, Argentina/USA. Publicacion especial bilingue (castellano / ingles) en CD.
- Carignan R. y J.J. Neiff. 1992.** Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes*. *Biochemistry* 17: 85-121.
- Carignan R. y J.J. Neiff. 1994.** Limitation of water hyacinth by nitrogen in subtropical lakes of the Paraná floodplain (Argentina). *Limn. Oceanogr.* 39 (2): 439-443.
- Carter M.R., I.V. Macrae, J.A. Logan y T.O. Holtzer. 1998.** Population model for *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae) and an analysis of grasshopper population fluctuations in Colorado. *Environ. Entomol.* 27:1998. 892-901.
- Casanova M.T. y M.A. Brock. 2000.** How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237-250.
- Casco S. 2003.** Poblaciones vegetales centrales y su variabilidad espacio temporal en una sección del bajo Paraná influenciado por el régimen hidrológico de pulsos. Tesis para optar por título de Doctor de la Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 127 pp.
- Caswell H., F. Reed, S.N. Stephenson y P.A. Werner. 1973.** Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis. *Amer. Natur.* 107: 465-480.
- Center T.D., M.P. Hill, H. Cordo y M.H. Julien. 2002.** Waterhyacinth. En: van Driesche R. B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon y R. Reardon (eds). *Biological Control of invasive plants in the eastern United States*. Forest Health and Technology Enterprises Team: West Virginia. 41-64 p.
- Chapman F.M. 1931.** The upper zonal bird-life of Mts. Roraima and Duida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 63:1-135.
- Chapman R.F. 1990.** Food selection. En: Chapman R.F. y A. Joern. *Biology of grasshoppers*. Nueva York, E.U.: John Wiley & Sons. 39-72 p.
- Chapman R.F. y G.A. Sword. 1997.** Polyphagy in the Acridomorpha. En: Gangwere S.K., M.C. Muralirangan y M. Muralirangan (eds). *The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin*. Cambridge, U.K.: CAB International. 183-196 p.
- Chen H.H., Y.X. Zhao y L. Kang. 2003.** Antennal sensilla of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. *J. Biosci.* 28 (6): 743-752.

- Chikwenhere G.P. y S. Vestergaard. 2001.** Potential effects of *Beauveria bassiana* (BALSAMO) VUILLEMIN on *Neochetina bruchi* HUSTACHE (Coleoptera: Curculionidae) a biological control agent of water hyacinth. *Biological Control* 21: 105-110.
- Cigliano M.M. y C.E. Lange. 1998.** Orthoptera. En: Morrone J.J. y S. Coscarón (eds). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. La Plata, Argentina: Ediciones Sur. 67-83 p.
- Cigliano M.M., W.P. Kemp y T. Kalaris. 1995a.** Spatiotemporal characteristics of rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) regional outbreaks in Montana. *Journal of Orthoptera Research*. 4:111-126.
- Cigliano M.M., M.L. de Wysiecki y C.E. Lange. 2000.** Grasshopper (Orthoptera, Acrididae) species diversity in the pampas. Argentina. *Diversity and Distributions* 6: 81-91.
- Cigliano M.M., S. Torrusio y M.L. de Wysiecki. 2002.** Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) community composition and temporal variation in The Pampas, Argentina. *Journal of Orthoptera Research* 11 (2): 215-221.
- Cilliers C.J. 1991.** Biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 207-217.
- Coley P.D. y J.A. Barone. 1996.** Herbivory and plant defences in tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- COPR (Centre for Overseas Pest Research) 1982.** The locust and grasshopper agricultural manual. Londres: Centre for Overseas Pest Research. 690 pp.
- Cordo H.A. 1999.** New agents for biological control of water hyacinth. En: Hill M.P., M.H. Julien y T. Center (eds). *Proceeding of the first IOBC global working group meeting for the biological and integrated control of water hyacinth*. Pretoria, Sudáfrica: Plant Protection Research Institute. 68-74 p.
- Crawley M.J. 1983.** Herbivory. *The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 437 p.
- Cronk J.K. y M. S. Fennessy. 2001.** *Wetlands Plants, Biology and Ecology*. Nueva York, E.U.: Lewis Publishers. 462 pp.
- Cyr H. y M.L. Pace. 1993.** Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150.

- Dadd R. 1963.** Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Advances in Insect Physiology* 1, 47-109.
- Davison V.E. y K.E. Graetz. 1957.** Managing habitat for white-tailed deer and wild turkeys. *Transactions of the North American Wildlife Natural Resources Conference* 22: 412-424.
- De Santis L. 1995.** Proyecto de control biológico de tucuras de la República Argentina. *Anales - Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria*. 49: 7 - 17.
- De Wysiecki M.L. 1986.** Estudio del daño potencial producido por *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae) sobre comunidades de pastizal. Tesis de Posgraduación en Doctor en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP-FCNyM). La Plata, Argentina. 147 pp.
- De Wysiecki M.L. y N. Sánchez. 1992.** Dieta y remoción de forraje de *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae) en un pastizal natural de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ecología Austral* 2: 19-27.
- De Wysiecki M.L., M.M. Cigliano y C. Lange. 1997.** Fecundidad y longevidad de adultos de *Dichroplus elongatus* (Orthoptera: Acrididae) bajo condiciones controladas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 56 (1-4): 101-104.
- De Wysiecki M.L., N.E. Sanchez y S.E. Ricci. 2000.** Grassland and shrubland grasshopper community composition in northern La Pampa province, Argentina. *Journal of Orthoptera Research* 9: 211-221.
- De Wysiecki M.L., S. Torrusio y M.M. Cigliano. 2004.** Caracterización de las comunidades de acridios (Orthoptera: Acridoidea) del partido de Benito Juárez, sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 63 (3-4):87-96.
- DeLoach C.J. 1976.** *Neochetina bruchi*, a biological control agent of waterhyacinth: host specificity in Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 69 (4): 635-642.
- DeLoach C.J., D.J. DeLoach y H.A. Cordo. 1979.** Observations of the biology of the moth, *Samea multiplicalis* on waterlettuce in Argentina. *Journal of Aquatic Plant Management* 17: 42-44.
- Didham R.K., J. Ghazoul, N.E. Stork y A.J. Davis. 1996.** Insects in fragmented habitats. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.

- Drago E.C. 1980.** Aspectos limnológicos en ambientes próximos a la ciudad de Santa Fe (Paraná Medio): comportamiento hidrológico y sólidos suspendidos. *Ecología (Argentina)* 5: 31-48.
- Drago E.C. 1981.** Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos en la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). *Ecología (Argentina)* 6: 27-33.
- Drago E.C., I. Ezcurra de Drago, O. Oliveros y A. Paira. 2003.** Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the Middle Paraná River. *Amazoniana* 17:291-341
- Dreux P. 1972.** Recherches de terrain en auto-écologie des Orthoptères. *Acrida* 1: 305-330.
- Duffy J.E. y M.E. Hay. 2000.** Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecological Monographs* 70: 237-263.
- Duré M.I. y A.I. Kehr. 2001.** Differential exploration of trophic resource by two Pseudid frogs from Corrientes, Argentina. *Journal of Herpetology* 35 (2): 340-343.
- Duré M.I. y A.I. Kehr. 2004.** Influence of microhabitat on the trophic ecology of two Leptodactylids from Northeastern Argentina. *Herpetologica* 60 (3): 295-303.
- Duré M.I., E.F. Schaefer, M.I. Hamann y A.I. Kehr. 2004.** Consideraciones ecológicas sobre la dieta, la reproducción y el parasitismo de *Pseudopaludicola boliviana* (Anura, Leptodactylidae) de Corrientes, Argentina. *Phyllomedusa* 3 (2): 121-131.
- Eades D.C. y D. Otte. Orthoptera Species File Online. Version 2.0/3.5. [retrieval date].**
<<http://Orthoptera.SpeciesFile.org>>.
- Edwards R.L. 1960.** Relationship between grasshopper abundance and weather conditions in Saskatchewan, 1930-1958. *Canadian Entomologist* 92: 619-624.
- Ellis J.E, A.J. Wiens, C.F. Rodell y J.C. Anway. 1976.** A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *Journal of Theoretical Biology* 60: 93-108.
- Erneberg M. 1999.** Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia* 118: 203-209.
- Erwin T.L. y J. Adis. 1982.** Amazonian inundation forests. Their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses. En: G.T. Prance (ed.). *Biological diversification in the tropics. Proc. V. Int. Symp. Assoc. Trop. Biol.* (Caracas 1979). Nueva York, E.U.: Columbia University Press. 358-371 p.
- Espinoza R.J., J.J. Wiens y R.C. Tracy. 2004.** Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *PNAS*. Vol 101(48):16819-16824.

- Evans E.W. 1988.** Grasshopper (Insects: Orthoptera: Acrididae) assemblages of tallgrass prairie: influences of fire frequency, topography, and vegetation. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1495-1501.
- Feeny P. 1975.** Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. En: Gilbert L.E. y P. H. Raven (eds). *Coevolution of animal and plants*. Austin, Texas, E.U.: University of Texas Press. 3-19 p.
- Ferreira S.A. y J. Vasconcellos Neto. 2001.** Ecology, behavior and bionomics of *Cornops aquaticum* in Poconé, Brazil. *Neotropical Entomology* 30 (4): 523-533.
- Fielding D.J. y M.A. Brusven. 1995.** Historical análisis of grasshopper (Orthoptera: Acrididae) population responses to climate in southern Idaho. *Environmental Entomology* 19: 1786-1791.
- Fischer F.P., H. Schubert, S. Fenn y U. Schulz. 1996.** Diurnal song activity of grassland Orthoptera. *Acta Oecologica* 17:345-364.
- Franceschini M.C. 2008.** Biología y ecología de la tucura semiacuática *Cornops aquaticum* (Acrididae: Orthoptera) en relación a dos macrófitas dominantes en humedales del nordeste de Argentina: *Eichhornia crassipes* y *E. azurea* (Pontederiaceae). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). 236 p.
- Franceschini M.C. y S. Capello. 2006.** Morfometria do desenvolvimento ninfal e preferencia alimentar de *Cornops aquaticum*. Simposio sobre Conocimiento de Orthoptera no Brasil: estado atual e perspectivas para o futuro. XXI Congresso Brasileiro de Entomologia. Recife, Brasil, 6-11 de agosto.
- Franceschini M.C., J. Adis, A. Poi de Neiff y M.L. De Wysiecki. 2005 a.** Estructura de edades de la población de *Cornops aquaticum* BRUNER (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae), en la planicie de inundación del río Paraná, en Chaco, Argentina. Libro de Resúmenes del VI Congreso Argentino de Entomología, Tucumán, Argentina.
- Franceschini M.C., J. Adis, A. Poi de Neiff, y M.L. De Wysiecki. 2007.** Fenología de *Cornops aquaticum* BRUNER (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae), en un camalotal de *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) en Argentina. *Amazoniana* 19 (3/4): 149-158.
- Franceschini M.C., S. Capello, M. Lhano, J. Adis y M.L. De Wysiecki. 2005 b.** Morfometría de los estadios ninfales *Cornops aquaticum* BRUNER (1906) (Acrididae: Leptysminae) en Argentina. *Amazoniana* 18 (3/4): 373-386.

- Gangwere S.K. 1959.** Experiments upon the food consumption of the grasshopper *Melanoplus s. scudderi* (UHLER). Pap. Mich. Acad. Sci. 44: 93-96.
- Gangwere S.K. 1961.** A monograph on food selection in Orthoptera. Transactions of the American Entomological Society 87, 67 230.
- Gangwere S.K. y R.A. Ronderos. 1975.** A synopsis of food selection in Argentine Acridoidea. Acrida 4: 173-194.
- Gardner K.T. y D.C. Thompson. 2001.** Development and phenology of the beneficial grasshopper *Hesperotettix viridis*. Southwestern Entomologist 26 (4): 305-313.
- Gavlas V., J. Bednár y A. Kristín. 2007.** A comparative study on orthopteroid assemblages along a moisture gradient in the Western Carpathians. Biología, Bratislava, Section Zoology 62 (1): 95-102.
- Gibson D.J. y L.C. Hulbert. 1987.** Effects of fire, topography and year-to-year climate variation on species composition in tallgrass prairie. Vegetatio 72: 175- 185.
- Goehring L. y K.S. Oberhauser. 2002.** Effects of photoperiod, temperature and host plant age on induction of reproductive diapause and development time in *Danaus plexippus*. Ecological Entomology 27: 674-685.
- González A.M. 2002.** Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófilas. En: Arbo M.M. y S.G. Tressens. Flora del Iberá. Corrientes, Argentina: EUDENE. 431-450 p.
- Gotelli N.J. y G.L. Entsminger. 2009.** EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gray L.J. 1989.** Emergence production and export of aquatic insects from a tallgrass prairie stream. Southwest Nat 34:313–318
- Gray L.J. 1993.** Response of insectivorous birds to emerging aquatic insects in riparian habitats of a tallgrass prairie stream. Am Midl Nat 129:288–300
- Greze A. 1992.** Riqueza de especies de insectos herbívoros y tamaño de parche de vegetación huésped: una contrastación experimental. Revista Chilena de Historia Natural 65: 115-120.
- Hanski I. 1982.** Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 38:210-221.
- Harborne J.B. 1982.** Introduction to ecological biochemistry. Second edition. Academic Press, London, England. 278 pp.

- Hewitt G.M. 1979.** Orthoptera: grasshoppers and crickets. Berlin: Gerbruder Borntrager.
- Hill M.P. y C.J. Cilliers. 1999.** A review of the arthropod natural enemies, and factors that influence their efficacy, in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS-LAUB. (Pontederiaceae), in South Africa. En: Olckers T. y M.P. Hill (eds) Biological Control of Weeds in South Africa (1990-1998). African Entomology Memoir 1: 103-112.
- Hill M.P. y I.G. Oberholzer. 2000.** Host specificity of the grasshopper, *Cornops aquaticum* a natural enemy of water hyacinth. En: Neal R. Spencer (ed.) Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds. Bozeman, Montan., 1999: 349-356.
- Hill M.P., M.H. Julien y T. Center. 1999.** Proceeding of the first IOBC global working group meeting for the biological and integrated control of water hyacinth. Pretoria, Sudáfrica: Plant Protection Research Institute. 182 pp.
- Hochkirch A., J. Gröning, T. Loos, C. Metzger y M. Reichelt. 2000.** Specialized diet and feeding habits as key factors for the habitat requirements of the grasshopper species *Tetrix subulata* (Orthoptera : Tetrigidae). *Entomologia Generalis* 25:39-51.
- Holechek J.L., M. Vavra y R.D. Pieper. 1982a.** Botanical composition determination of range herbivore diets: a review. *Journal of Wildlife Management* 35: 309-315.
- Hunter A.F. 1995.** Ecology, life history and phylogeny of outbreak and non-outbreak species. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). *Populations Dynamics*. Nueva York, E.U.: Academic Press. 41-64 p.
- Hurts G.A. 1992.** The wild turkey: biology and management. En: Dickson J.G. (ed) *Food and feeding*: 63-83. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Hutchinson, G.E. 1993.** A Treatise on Limnology. Vol. IV, The Zoobenthos. Ed. Y.H. Edmondson. John Wiley & Sons, 944 p.
- Irmeler U. 1977.** Inundation-forest types in the vicinity of Manaus. In: *Biogeographica*. Ecosystem Research in South America (Muller, P., ed.), pp. 17-29. W. Junk B.V. Publishers.
- Isely F.B. y G. Alexander. 1949.** Analysis of insect food habits by crop examination. *Science* 109: 115-116.

- Jacksic F.M. 1989.** What do carnivorous predators cue in on: size or abundance of mamalian pre? A crucial test in California, Chile and Spain. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:237-249.
- Jackson J.K. y S.G. Fisher. 1986.** Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sonoran Desert stream. *Ecology* 67:629-638
- Jermey T. 1966.** Feeding inhibitors and food preference in chewing phytophagous insects. *Ent. exp. & appl.* 9: 1-12.
- Joern A. 1979.** Feeding Patterns in Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): Factors Influencing Diet Specialization. *Oecologia* 38:325-347.
- Joern A. 1982.** Distributions, densities, and relative abundances of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in a Nebraska Sandhills prairie. *The Prairie Naturalist* 14: 37:45.
- Joern A. 2005.** Disturbance by fire and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology* 86: 861 – 873.
- Joern A. y S.B. Gaines. 1990.** Population dynamics and regulation in grasshoppers. pp. 415-483. In: Chapman R.E, Joern A. (Eds), *Biology of Grasshoppers*. John Wiley and Sons. Inc. New York.
- Joern A. y S.T. Behmer. 1997.** Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of grasshopper *Ageneottix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 112: 201-208.
- Joern A., B.J. Danner, J.D. Logan y W. Wolesensky. 2006.** Natural history of mass action in predatory-prey models: a case study from wolf spiders and grasshoppers. *Am. Midl. Nat.* 156: 52-64.
- Joern A., W. Kemp, G.E. Belosvky y Y.K. O'neill. 1996.** Grasshoppers and vegetation community. Cap IV.3. En: *Grasshopper Intregrated Pest Manager User Handkook* United States Departament of Agriculture, Animal and Plant Health Inspection Service, Technical Bulletin N° 1809.
- Julien M. H. 2001.** Biological control of water hyacinth with arthropods: a review to 2000. *Biological and Integrated Control of Water hyacinth, Eichhornia crassipes*. En: Julien, M.P., M.P. Hill, T.D. Center y D. Jianqing (eds). *Aciair Proceedings* 102: 8-20.
- Julien M.P., M.P. Hill T.D. Center y D. Jianqing. 2001.** Biological and Integrated Control of Water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Proceedings of the Second Meeting of the Global Working Group for the Biological and Integrated Control of*

- Water Hyacinth, Beijing, China, 9-12 October 200. ACIAR Proceedings N° 102, 152 p.
- Junk W.J. 1970.** Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. I. The floating vegetation and its ecology. *Amazoniana* 2 (4): 449-495.
- Junk W.J. y C. Howard-Williams. 1984.** Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. pp. 269-293. In: *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Sioli, H., ed. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Junk W.J. y M.T.F. Piedade. 1993.** Herbaceous plants of the Amazon floodplain near to Manaus: Species diversity and adaptations to the flood pulse. *Amazoniana* 12 (3/4): 467-484.
- Junk W.J. y M.T.F. Piedade. 1997.** Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. En: Junk W.J. (ed). *The Central Amazonian Floodplain: Ecology of a pulsing System*, Ecological Studies, Vol. 126. Berlin Heidelberg, Alemania: Springer Verlag. 147-186 p.
- Junk W.J., P.B. Bayley y R.E. Sparks. 1989.** The flood pulse concept in river-floodplain systems. pp. 110-127. In: *Proceedings of the International Large River Symposium (LARS)*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 106. Dodge, D. P., ed. Dep. Fisheries and Oceans, Ottawa.
- Karpakakunjaram V., M.D. Kolatkar y M.C. Muralirangan. 2002.** Effects of abiotic factors on the population of an acridid grasshopper, *Diabolocatantops pinguis* (Orthoptera: Acrididae) a two sites in southern India: a three-year study. *Journal of Orthoptera Research* 11 (1): 55-62.
- Kaufmann T. 1965.** Biological studies on some Bavarian Acridoidea (Orthoptera), with special referenceto their feeding habits. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 58:791-801
- Kemp W.P. 1990.** Habitat and insect biology revisited. *American Entomologist* 36: 44-49.
- Kemp W.P. 1992a.** Temporal variation in rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities in the steppe region of Montana, USA. *Canadian Entomology* 124: 437- 450
- Kemp W.P. 1992b.** Rangeland grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community structure: a working hypothesis. *Environmental Entomology* 21: 462-470.

- Kemp W.P., K.M. O'Neill, M.M. Cigliano y S. Torrusic.** 2002. Field-scale variations in plant and grasshopper communities. *Transactions in GIS*. 6(2), 115-133.
- Kennedy, J.S.** 1937. The humidity reactions of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* R. & F., Gregarious Phase. *Journal of Experimental Biology* 14: 187-197.
- Köhler G., J. Perner y J. Schumacher.** 1999. Grasshopper population dynamics and meteorological parameters, lessons from a case study. *Ecography* 22: 205-212.
- Krebs J.R.** 1989. *Ecological methodology*. 2ª ed. Harper Collins, New York.
- Kronfeld N. y T. Dayan.** 1998. A new method of determining diets of rodents. *Journal of Mammalogy* 79: 1198-1202.
- Lactin D.J. y D.L. Johnson.** 1998a. Convective heat loss and change in body temperature of grasshopper and locust nymphs: relative importance of wind speed, insect size and insect orientation. *J. therm. Biol.* 23 (1): 5-13.
- Lactin D.J. y D.L. Johnson.** 1998b. Environmental, physical, and behavioural determinants of body temperature in grasshopper nymphs (Orthoptera: Acrididae). *The Canadian Entomologist* 130 (5): 551-577.
- Lange, C.E.** 1998. Patógenos asociados a tucuras (Orthoptera: Acridoidea) en las provincias de Buenos Aires y La Pampa. Monografía Nro. 16, Comisión Investigaciones Científicas (CIC) de Buenos Aires, Argentina, 16 pp.
- Lange, C.E.** 1999. La utilidad de los protozoos para el control biológico de acridios (Orthoptera: Acridoidea), *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, Argentina, 58 (1-2): 26-33.
- Lange C.E.** 2004. Presencia de *Malameba locustae* (Protozoa: Rhizopoda) en acridios (Orthoptera: Acrididae) de la provincia de Misiones, Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 63 (1-2): 55-57.
- Lange, C.E. y M.M. Cigliano.** 2005. Overview and perspectives on the introduction and establishment of the grasshopper biocontrol agent *Paranosema locustae* (Microsporidia) in the western Pampas of Argentina. *Vedalia (International Journal of Biological Control)*, Mexico, 12(1): 61-84.
- Lange C.E. y M.L. De Wysiecki.** 2005. Espectro hospedador, prevalencias y dispersión del entomopatógeno *Paranosema locustae* (Microsporidia) en tucuras (Orthoptera: Acridoidea) del sudeste de Buenos Aires. *RIA* 34: 129-143.

- Lecoq M. y I. Pierrozzi Jr. 1996.** Chromatic polymorphism and geophagy: two outstanding characteristics of *Rhammatocereus schistocercoides* (REHN 1906) grasshoppers in Brazil (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). *J. Orth. Res.* 5: 13-17.
- Leveque C., E.V. Balian y K. Martens. 2005.** An assessment of animal species diversity in continental Waters. *Hydrobiología* 542: 39 – 67.
- Lhano M.G. 1999.** A fenologia de *Cornops aquaticum* (BRUNER, 1906) (Orthoptera: Acrididae) dos arredores de Rio Claro/SP. Tese de Bacharel em Ciências Biológicas. Universidad Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Câmpus de Rio Claro, San Pablo, Brasil. 53 pp.
- Lhano M.G. 2002.** Aspectos biológicos e ecologicos de *Cornops aquaticum* (Bruner, 1906) (Orthoptera: Acrididae) em *Eichhornia azurea* (SWARTZ) KUNTH (Pontederiaceae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. Tese de Pós-Graduação em Mestre em Ecología e Conservação da Biodiversidade. Instituto de Biociências, Cuiabá, Brasil. 123 pp.
- Lhano M.G., J. Adis, M.I. Marques y L.D Batirola. 2005.** *Cornops aquaticum* (Orthoptera, Acrididae, Leptysminae) aceitação de plantas alimentares por ninfas vivendo em *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) no Pantanal norte, Brasil. *Amazoniana* 18 (3/4): 397-404.
- Liebermann J. 1961.** Notas sobre *Rhammataocerus pictus* (Bruner) con nuevos datos sobre su gregarización y su distribución geográfica (Orthoptera: Acrididae). *IDIA* 167: 1- 6.
- Liebermann J. 1963.** La plaga de la tucura en la región central de la provincia de Santa Fe. INTA Serie Informes Técnicos N° 61, 5 pp.
- Lockwood J.A. 1997.** Rangeland grasshopper ecology. En: Gangwere S.K., M.C. Muralirangan y M. Muralirangan (eds). *The bionomics of grasshopper, katydids and their kin*. Reino Unido: CAB International. 83-101 p.
- Lockwood J.A. 1998.** Management of orthopteran pests: a conservation perspective. *Journal of Insect Conservation* 2: 253-261.
- Lodge D.M., G. Cronin, E. van Donk y A.J. Froelich. 1998.** Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. En: Jeppesen E., M. Søndergaard, M.

- Søndergaard y K. Christoffersen (eds). Nueva York, E.U.: Springer-Verlag. 149-174 p.
- Logan J.D., W. Wolesensky y A. Joern. 2006. Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological modeling* 196: 471-482.
- Luiselli S., L. Beltrame, S. Zequín, S. Simioni y C. Salto. 2002. Ciclo ninfal de tucuras (Orthoptera: Acrididae) en agroecosistemas del centro oeste de Santa Fe y centro este de Córdoba. *Revista FAVE - Ciencias Agrarias* 1 (1): 37 - 45.
- Magurran A.E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Barcelona: Vedral. 200 p.
- Maltchik L., A.S. Rolon y P. Schott. 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of Southern Brasil. *Limnology* 8:23-28.
- Mariottini Y. 2009. Biología y ecología de acridios (Orthoptera: Acridoidea) del Sur de la región Pampeana. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). 203 p.
- Marta M.C. 1977. Nota sobre los hidrófitos de la laguna Los Natadores. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 8: 77-83.
- Mazzucconi S.A., A.O. Bachmann y E.R. Tremouilles. 1995. Insecta Saltatoria (=Orthoptera s. str.) 3. En: Lopretto, E.C. y G. Tell (dir.) Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio, Ediciones Sur, La Plata, p.1113-1121
- McNab B.K. 2002. The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics. Comstock/Cornell University Press, Ithaca
- Medeiros dos Santos A. y F.A. Esteves. 2002. Primary production and mortality of *Eleocharis interstincta* in response to water level fluctuations. *Aquatic Botany* 74: 189-199.
- Medeiros M.L.M. 1984. Insetos associados á *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLM-LAUBACH, flutuação sazonal e biologia do *Cornops aquaticum* (BRUNER, 1906) (Orthoptera: Acrididae). Tese de Pós-Graduação em Mestre em Ciências Biológicas. Universidade Federal do Paraná, Brasil. 105 pp.
- Messi J., S. Kekeunou y S. Weise. 2006. Abundance and life cycle of *Zonocerus variegatus* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in the humid forest zone of Southern Cameroon. *Entomological Science* 9: 23-30.
- Milne L.J. y M. Milne. 1980. The National Audubon Society field guide to North American insects and spiders. Random House, New York, pp 416-417

- Montealegre Zapata F. 1997.** Estudio de la Fauna de Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) del Valle del Cauca. Tesis Doctoral en Biólogo Entomólogo. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Colombia, Cali. 266p
- Morneau F., R. Decarie, R. Pelletier, D. Lambert, J. Desgranges y J.P. Savard. 1999.** Changes in breeding bird richness and abundance in Montreal parks over a period of 15 years. *Landscape Urban Plan.* 44: 111-121.
- Morrone J.J. y C.W. O' Brien. 1999.** The aquatic and semi aquatic weevils (Coleoptera: Curculionoidea: Curculionidae, Dryophthoridae and Eirrhinidae) of Argentina, with indication of their host plants. *Physis Secc. C* 57 (132-133): 25-37.
- Mulkern G.B. 1967.** Food selection by grasshoppers. *Annu. Rev. Entomol.* 12: 59-78.
- Mulkern G.B. y J.F Anderson. 1959.** A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *J. Econ. Ent.* 52, 342
- Mulkern G.B., K.P. Pruess, H. Knutson, A.F. Hagen, J.B. Campbell y J.D. Lambley. 1969.** Food habits and preferences of grassland grasshoppers of the North Central Great Plains. Agricultural Experiment Station, North Dakota State University, Fargo, ND.
- Myers J.H. y L.D. Rothman. 1995.** Field experiments to study regulation of fluctuating populations. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). *Populations Dynamics*. Nueva York, E.U.: Academics Press. 229-250 p.
- Neiff J.J. 1979.** Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis* 38 (95): 41-53.
- Neiff J.J. 1990 a.** Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnol. Bras.* 3: 77-113.
- Neiff J.J. 1990 b.** Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15 (6): 424-441.
- Neiff J.J. 1996.** Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 26: 167-181.
- Neiff J.J. 1999.** El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvárez A.I. y E.P. Kandus (eds). *Tópicos sobre grandes Humedales Sudamericanos*. ORCYT-MAB (UNESCO). 97-145 p.

- Neiff J.J. y A. Poi de Neiff. 1984.** Cambios estacionales en la biomasa de *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS. y su fauna en una laguna del Chaco (Argentina). *Ecosur* 11 (21/22): 51-60.
- Neiff J.J., A. Poi de Neiff y S.L. Casco. 2001.** The effect of prolonged floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. *Acta Limnologica Brasiliense* 13 (1): 51-60.
- Neiff J.J., M.H. Iriondo y R. Carignan. 1994.** Large Tropical South American Wetlands: An Overview. *Proc. of the Internat. Workshop on the Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*: 156-165 p.
- Newman R.M. 1991.** Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 10 (2): 89-114.
- Nickle D.A. 1992.** *Scapteriscus borellii* Giglio-Tos. The correct species name for the southern mole cricket in southeastern United States. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 94:524-526.
- Novotny V. y Y. Basset. 2005.** Host specificity of insect herbivores in tropical forests. 272: 1083-1090.
- Nunes A.L. 1989.** Estudo sobre o ciclo de vida e fenologia de *Stenacris fissicauda fissicauda* (BRUNER 1908) (Orthoptera-Acrididae) em um lago de várzea da Amazônia Central, Brasil. Tese de Pós-Graduação em Mestre em Ciências, área Entomologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia y Fundação Universidade do Amazonas (INPA-FUA), Manaus, Brasil. 122 pp.
- Nunes A.L. 1996.** Aspectos ecológicos, ação predatória de *Phlugis teres* (DE GEER, 1927) (Orthoptera-Tettigoniidae) e avaliação do seu potencial para o controle biológico de pragas em cultivares na várzea amazônica. Tese de Pós-Graduação em Doutor em Biologia Tropical e Recursos Naturais, área Entomologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia y Universidade Federal do Amazonas (INPA-UFAM), Manaus, Brasil. 204 pp.
- Nunes A.L. y Adis. 1992.** Observaciones sobre el comportamiento sexual y la oviposición de *Stenacris fissicauda fissicauda* (BRUNER, 1908) (Orthoptera, Acrididae). *Etología* 2: 59-63.
- Nunes A.L. y J. Adis. 1994.** Comportamento populacional de *Tucayaca gracilis* (GIGLIO-TOS 1897) frente a la oscilação do nível d' água na várzea da Amazônia Central. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi sér. Zool.* 10 (2): 211-224.

- Nunes A.L. y J. Adis. 1996.** Comportamento populacional de *Tucayaca gracilis* (GIGLIO-TOS 1897) frente a la oscilación do nível d' água na várzea da Amazônia Central. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi sér. Zool. 10 (2): 211-224.
- Nunes A.L. y J. Adis. 2005.** Determinação dos estádios de *Phlugis teres* De Geer 1927 (Orthoptera: Tettigoniidae) através de morfometria e biomassa. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Sér. Ciências Naturais, Belém 1 (3): 223-228.
- Nunes A.L., J. Adis y J.A.S. Nunes de Mello. 1992.** Estudo sobre o ciclo de vida e fenologia de *Stenacris fissicauda fissicauda* (BRUNER, 1908) (Orthoptera: Acrididae) em um lago de várzea da Amazônia Central, Brasil. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi sér. Zool. 8 (2): 349-374.
- Nunes A.L., J. Adis y J.A.S. Nunes de Mello. 2005.** Fenologia de *Phlugis teres* (DE GEER, 1972) (Orthoptera: Tettigonidae) e abundância de Artópodos em populações de *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) em um lago de Várzea na Amazônia Central. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Sér. Ciências Naturais Belém 1 (2): 271-285.
- Nylin S. y K. Gotthard. 1998.** Plasticity in life-history traits. - Annual Review of Entomology 43: 63-83.
- Oberholzer I.G. y M.P. Hill. 2001.** How safe is the grasshopper *Cornops aquaticum* for release on water hyacinth in South Africa? En: M.H. Julien, M.P. Hill, T.D. Center y Ding Jianqing (eds) Biological and integrated control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. ACIAR Proceedings 102: 82-88.
- Olckers T. y M.P. Hill. 1999.** Biological Control of weeds in South Africa (1990-1998). African Entomology Memoir 1. 182 pp.
- Olfert O.O. y R.M. Weiss. 2006.** Bio-climatic model of *Melanoplus sanguinipes* (Fabricius) (Orthoptera: Acrididae) populations in Canada and the potential impacts of climate change. Journal of Orthoptera Research (JOR), 15, pp. 65-77.
- Omkar P.A. 2002.** Influence of temperature on age specific fecundity of a ladybeetle, *Micraspis discolor* (FABRICIUS). Insect Science and its Application 22: 61-65
- Otte D. 1997.** Orthoptera Species File. 7. Tettigonioidea. Philadelphia: Academy of Natural Sciences.
- Paira A.R. 2003.** Características morfométricas de las lagunas de la llanura de inundación del río Paraná Medio. Tesis de Licenciatura en Cartografía, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina.

- Paiva A.R. y E.C. Drago. 2006.** Genetical, morphological and evolutionary relationships of the floodplain lakes in the Middle Paraná river hydrosystem. *Z. Geomorph. N.F. Suppl.*, 145:207-228.
- Paoli C., M. Iriondo y M. García. 2000.** Características de las cuencas de aporte. En Paoli C. y M. Schreider (Eds.) *El río Paraná en su Tramo Medio*, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, pp 27-68.
- Papaj D.R. 2000.** Ovarian dynamics and host use. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 423-448.
- Parolin P., O. De Simone, K. Haase, D. Waldhoff, S. Rottenberger, U. Kuhn, J. Kesselmeier, W. Schmidt, M.T.F. Piedade y W. Junk. 2004.** Central Amazon floodplain forests: tree survival in a pulsing system. *The Botanical Review* 70 (3): 357-380.
- Pereyra P.C., N.E. Sánchez y M.L. De Wysiecki. 1996.** Efectos de la calidad del alimento en la tucura *Dichroplus pratensis* BRUNER (Orthoptera: Acrididae). *Revista de la Facultad de Agronomía* 101 (2): 169-178.
- Perkins B.D. 1974.** Arthropods that stress waterhyacinth. *PANS* 20 (3): 304-314.
- Pianka E.R. 1973.** The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Picaud F., E. Bonnet, V. Gloaguen y D. Petit. 2003.** Decision making for food choice by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae): comparison between a specialist species on a shrubby legume and three graminivorous species. – *Environmental Entomology* 32, No 3: 680-688.
- Piedade M.T.F. y W.J. Junk. 2000.** Natural Grasslands and Herbaceous plants in the Amazon Floodplain and their Use. En: Junk W.J., J.J. Ohly, M.T.F. Piedade y M.G.M. Soares (eds). *The Central Amazon Floodplain: Actual Use and Options for a Sustainable Management*. Leiden: Backhuys Publishers. 269-290 p.
- Piesik D. 2006.** Effects of temperature and photoperiod on the development and survival of the dock leaf beetle (*Gastroidea viridula* DEG.). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Biology*, Volume 9, Issue 2. Online: <http://www.ejpau.media.pl/volume9/issue2/art-27.html>
- Pinder J.E. y G.C. Kroh. 1987.** Insect herbivory and photosynthetic pathways in old-field ecosystems. *Ecology* 68 (2): 254-259.
- Pitt W.C. 1999.** Effects of multiple vertebrate predators on grasshopper habitat selection: trade-offs due to predation risk, foraging, and thermoregulation. *Evolutionary Ecology* 13: 499-515.

- Pitt W. 2000.** Effects of multiple vertebrate predators on grasshopper habitat selection: trade-offs due to predation risk, foraging, and thermoregulation. *Evolutionary Ecology* 13 (5): 499-516.
- Poi de Neiff A. y S.L. Casco 2003.** Biological agents that accelerate winter decay of *Eichhornia crassipes* (MART.) SOLMS. in northeast Argentina. En: Thomaz S.M. y L.M. Bini (eds). *Ecología e manejo de macrófitas acuáticas*. Maringa, Brasil: Editora da Universidade Estadual de Maringa. 128-144 p.
- Poi de Neiff A., J.J. Neiff y A. Bonetto. 1977.** Enemigos naturales de *Eichhornia crassipes* en el nordeste argentino y posibilidades de su aplicación al control biológico. *Ecosur* 4 (8): 137-156.
- Prange H.D. y G. Hamilton. 1992.** Humidity selection by thermoregulating grasshoppers. *J. therm. Biol.* 17 (6): 353-355.
- Price P. W. 1991.** The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62 : 244-261.
- Pyke G.H. 1984.** Animal movements: an optimal foraging approach. Pp. 7-31. En: *The ecology of animal movement* (Swingland I.R y P.J. Greenwood, eds.). Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Rabinovich J.E. 1980.** Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. CECSA. Comp. Edit. Continental. México. 313 pp.
- Ramírez A. 1999.** Ecología Aplicada. Diseño y Análisis Estadístico. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Reeve J.D., M.P. Ayres y P.L. Lorio. 1995.** Host suitability, predation, and bark beetle population dynamics. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). *Populations Dynamics*. Nueva York, E.U.: Academic Press. 339-357 p.
- Ritchie M.E. y D. Tilman. 1992.** Interspecific competition among grasshoppers and their effect on plants abundance in experimental field environments. *Oecologia* 89: 524-532.
- Ritchie M.E. y D. Tilman. 1993.** Predictions of species interactions from consumer-resource theory: experimental test with grasshoppers and plants. *Oecologia* 94: 516-527.
- Rivera García E. 1990.** Alimentación y competencia entre *Opeia obscura* (Thomas) y *Paropomala virgata* (Scudder); (Orthoptera: Acrididae), en un pastizal de *Hilaria mutica* del Bolsón de Mapimi, Dgo., Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (ns), 38: 1-17.

- Roberts H.R. y C.S. Carbonell. 1979.** A revision of the Genera *Stenopola* and *Cornops* (Orthoptera, Acrididae, Leptysminae). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 131: 104-130.
- Rogers L.E. y D.W. Uresk. 1974.** Food plant selection by the migratory grasshopper (*Melanoplus sanguinipes*) within a cheatgrass community. Northwest Science 48 (4): 230-234.
- Roland J. y P.D. Taylor. 1995.** Herbivore-natural enemy interactions in fragmented and continuous forest. En: Price, P.W. y N. Cappuccino (eds). Populations Dynamics. Nueva York: Academic Press. 195-208 p.
- Romanuk T.N. y J. Kolasa. 2002.** Abundance and species richness in natural aquatic microcosms: a test and refinement of the Niche-Limitation Hypothesis. Community Ecology 3 (1): 87-94.
- Ronderos R.A., M.O. Arriaga y N. Sánchez. 1981.** Estudio preliminar sobre la selectividad alimentaria en especies de acridios de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Rev. Soc. Ent. Argentina 40 (1-4): 73-82.
- Rosenberg V. y J. Cooper. 1990.** Approaches to avian diet analysis. En M.L. Morrison, D.J. Ralph, J. Verner & J.R. Jehl (Eds.) Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology, 13: 80-90.
- Roy M., J. Brodeur y C. Cloutier. 2002.** Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). Environmental Entomology 31: 177-187
- Sailer R.I. 1972.** Biological Control of Aquatic weeds. Recent progress. Proceedings of the Northeastern weed Science Society 26: 180-182.
- Salto C. 1999.** Manejo y Reconocimiento de Tucuras: Centro Oeste de Santa Fe y Centro Este de Córdoba. INTA, Publicación Técnica N° 59: 1 - 23.
- Salto C., J. Primo y S. Luiselli. 2003.** Preferencias alimenticias de *Rhammatocerus pictus* (Bruner) y *Aleuas lineatus* Stall (Orthoptera: Acrididae) en condiciones semicontroladas. Anuario Agronomía. Entomología.
- Samietz J., S. Kroder, D. Schneider y S. Dorn. 2005.** Ambient temperature affects mechanosensory host location in a parasitic wasp. Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology 192(2): 151-157.

- Sánchez N.E. y G.G. Liljestrom. 1986.** Population dynamics of *Laplatacris dispar* (Orthoptera: Acrididae). Environ. Entomol 15 (4): 775-778
- Sánchez N.E. y J.A. Onsager. 1988.** Life history parameters in *Melanoplus sanguinipes* (F.) in two crested wheatgrass pastures. Can. Ent. 120: 39-44.
- Sánchez N.E. y M. L. de Wysiecki. 1983.** Estimación del daño causado por Acridios en pasturas naturales I. Reducción de Forraje debida a *Dichroplus pratensis* Bruner. Rev. Soc. Entomol. Argentina, Tomo 42 (1 4): 243 250.
- Sánchez N.E. y M.L. de Wysiecki. 1990.** Quantitative evaluation of feeding activity of the grasshopper *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae) in a Natural Grassland of La Pampa, Argentina. Entomological Society of America 19 (5): 1392-1395.
- Sánchez N. y M.L. de Wysiecki. 1993.** Abundancia y diversidad de acridios (Orthoptera: Acrididae) en pasturas de la Provincia de La Pampa, Argentina. INTA Revista Investigaciones Agropecuarias 24 (1): 29 - 39.
- Sánchez N.E., J.A. Onsager y W.P. Kemp. 1997 a.** Fecundity of *Melanoplus sanguinipes* (F.) in two crested wheatgrass pastures. Can. Ent. 120: 29-37.
- Sánchez N.E., E. Wittenstein, M.L. de Wysiecki y C.E. Lange. 1997 b.** Life history parameters of the gregarious phase of South American locust, *Schistocerca cancellata* (SERVILLE) (Orthoptera: Acrididae), under laboratory conditions. J. Orth. Res. 6: 121-124.
- Sands D.P.A. y R. C. Kassulke. 1986.** Assessment of *Paulinia acuminata* (Orthoptera: Acrididae) for the biological control of *Salvinia molesta* in Australia. Biocontrol 31 (1): 11-17.
- Sanjayan K.P. y T.N. Ananthakrishnan. 1987.** Host preferentes of some acridids (Insecta: Orthoptera) in relation to some biochemical parameters. Proc. Indian. Acad. Sci. (Anim. Sci.) 96: 15-21.
- Scheirs J., L De Bruyn y R. Verhagen. 2001.** A test of the C3-C4 hypothesis with two grass miners. Ecology 82 (2): 410-421.
- Schowalter T.D y W.G. Whitford. 1979.** Territorial behaviour *Boottettix argentatus* BRUNER (Orthoptera: Acrididae). American Midland Naturalist 102 (1): 182-184.
- Schowalter T.D. 2006.** Insect Ecology: an Ecosystem Approach, 2nd Ed. Elsevier/Academic, San Diego, CA.

- Seabloom E.W., K.A. Moloney y A.G. Van Der Valk. 2001.** Constraints on the establishment of plants along a fluctuating water-depth gradient. *Ecology* 82: 2216-2232.
- Sheldon F.H. 1987.** Habitat preferences of the Hook-billed Bulbul *Setornis criniger* and the White-throated Babbler *Malacopteron albogulare* in Borneo. *Porkrail* (3): 17-25.
- Sheldon J. y L. Rogers. 1978.** Grasshopper food habits within a shrubsteppe community. *Oecologia* (Berl.) 32, 85-92.
- Sheppard A.W. y S. Raghu. 2005.** Working at the interface of art and science: How best to select an agent for classical biological control? *Biological Control* 34: 233-235
- Silveira Guido A. y B.D. Perkins. 1975.** Biological and host specificity of *Cornops aquaticum* (BRUNER) (Orthoptera: Acrididae), a potential biological control agent for waterhyacinth. *Environmental Entomology* 4 (3): 400-404
- Singer M.C. 2000.** Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: "preference". "acceptability" and "electivity". *Ecology Letters* 3: 159-162.
- Skinner K.M. y R.D. Child. 2000.** Multivariate analysis of the factors influencing changes in Colorado grasshopper abundance. *Journal of Orthoptera Research* 9:103-109.
- Smith D.S. y N.D. Holmes. 1977.** The distribution and abundance of adult grasshopper (Acrididae) in crops in Alberta, 1918-1975. *Can. Entomol.* 109: 575-592.
- Smith T.R. y J.L. Capinera. 2005.** Mandibular morphology of some Floridian grasshoppers. *Florida Entomologist* 88: 204-207.
- Squitier J.M. y J. Capinera. 2002 a.** Observations of the phenology of common Florida grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Florida Entomologist* 85 (1): 227-234.
- Squitier J.M. y J. Capinera. 2002 b.** Host selection by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) inhabiting semi-aquatic environment. *Florida Entomologist* 85 (2): 336-340.
- Stephens D.W. 1990.** Foraging theory: up, down & sideways. *Studies in Avian Biology* 13: 444-454.
- Stephens D.W. y J.R. Krebs. 1986.** Foraging, theory. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

- Strong D R. 1983.** Natural variability and the manifold mechanism of ecological communities. *Am. Nat.* 122: 636-660.
- Tamelen P.G. 1996.** Algal zonation in tidepools: experimental evaluation of the roles of physical disturbance, herbivory and competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 201, 197-231.
- Taniguchi N. y K. Tomioka. 2003.** Duration of development and number of nymphal instars are differentially regulated by photoperiod in the cricket *Modicogryllus siamensis* (Orthoptera: Gryllidae). *Eur. J. Entomol.* 100: 275-281.
- Telfer M.G. y M. Hassall. 1999.** Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: life history varies in relation to climate. *Oecologia* 122: 245-254.
- Thomas P.A. 1980.** Life cycle studies on *Paulinia acuminata* (DE GEER) (Orthoptera: Pauliniidae) with particular references to the effects of constant temperature. *Bulletin of Entomological Research* 70: 381-389.
- Thomaz S.M., M.C. Roberto y L.M. Bini. 1997.** Fatores limnológicos abióticos e clorofila a: caracterização dos habitats e influências do pulso de inundação. In: A. E. A. M. Vazzoler, A. A. Agostinho & N. S. Hahn (eds.), *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, químicos, biológicos e sócio-econômicos*. Editora da Universidade Estadual de Maringá, Maringá, pp. 73-1-2.
- Torrusio S., M.M. Cigliano y M.L. De Wysiecki. 2002.** Grasshopper (Orthoptera: Acridoidea) and plant community relationships in the Argentine Pampas. *Journal of Biogeography* 29: 221-229.
- Torrusio S., M.L. De Wysiecki y J. Otero. 2005.** Estimación de daño causado por *Dichroplus elongatus* GIGLIO-TOS (Orthoptera: Acrididae) en cultivos de soja en siembra directa, en la provincia de Buenos Aires. *RIA* 34 (3): 59-72.
- Turk S.Z. 1984.** Acrididos del NOA VI: El ciclo de vida de *Cornops frenatum cannae* ROBERTS Y CARBONELL (Acrididae: Leptysminae) con especial referencia a su oviposición endofítica. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 43 (1-4): 91-100.
- Turk S.Z. y A.L. Aquino. 1996.** Acridoideos del NOA VIII: Nuevo aporte a la bioecología y distribución del genero *Cornops* STAL: *Cornops paraguayense* (BR.) (Acrididae: Leptysminae: Tetrataeniini). *Acta Zoológica Lilloana* 42 (2): 427-432.

- Unsicker S.B., A. Oswald, G. Köhler y W.W. Weisser. 2008. Complementarity effects through dietary mixing enhance the performance of a generalist insect herbivore. *Oecologia*, 156: 313-324
- Uvarov B. 1966. Grasshoppers and locust. A Handbook of General Acridology. Vol. 1. Cambridge, Inglaterra: Anti-Locust Research Centre University Press. 481 pp.
- Uvarov B. 1977. Grasshoppers and locust. A handbook of general Acridology. Vol. 2. Londres, Inglaterra: Centre for Overseas Pest Research. 613 pp.
- Uvarov B.P. 1929. Studies in the Iranian Orthoptera. I. Some new or less known Tettigoniidae. *Annuaire du Musée Zoologique de l' Acad. des Sciences de l'USSR* 31:623-639.
- Van der Valk A.G. 2005. Water-level fluctuations in North American prairie wetlands. *Hydrobiologia* 539:171-188.
- Vázquez L.B, G.N Cameron y R.A. Medellín. 2004. Characteristics of diet of *Peromyscus aztecus* and *Reithrodontomys fulvescens* in montane western Mexico. *Journal of Mammalogy* 85: 196-205.
- Vieira M F. y A. C. Santos. 2003. Duração do ciclo de vida de *Cornops aquaticum* (BRUNER, 1906) (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae) e aspectos de seu comportamento alimentar na Amazonia central. *Acta Amazônica* 33 (4): 711-714.
- Vieira M.F. 1989. Bionomia e biologia de *Paulinia acuminata* (DE GEER) (Orthoptera: Pauliniidae) em um lago de várzea da Amazônia Central. Tese de Pós-Graduação em Mestre em Ciências, área Entomologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia y Fundação Universidade do Amazonas (INPA-FUA), Manaus, Brasil. 89 pp.
- Vieira M.F. y J. Adis. 1992. Abundância y biomassa de *Paulinia acuminata* (DE GEER, 1773) (Orthoptera, Pauliniidae) em um lago de várzea da Amazônia Central. *Amazoniana* 12 (2): 337-352.
- Vieira M.F. y J. Adis. 2000. Aspectos da biologia e etologia de *Paulinia acuminata* (DE GEER), 1773 (Orthoptera, Pauliniidae), um gafanhoto semi-aquático, na Amazônia Central. *Acta Amazônica* 30 (2): 333-346.
- Vieira M.F. y J. Adis. 2002. Aceitabilidade alimentar de *Paulinia acuminata* (DE GEER, 1773) (Orthoptera, Pauliniidae) na várzea da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 32 (2): 333-338.
- Ward J.V. 1992. Aquatic insect ecology: 1. Biology and habitat. John Wiley & Sons, New York, 438p.

- Waterhouse D.F. y K.R. Norris. 1987.** *Eichhornia crassipes* (MARTIUS) SOLMS-LAUBACH. En: Waterhouse D.F. y K.R. Norris. Biological Control Pacific Prospect. Melbourne, Australia: InkataPress. 332-341 p.
- Weckerly F.W. y M.L. Kennedy. 1992.** Examining hypotheses about feeding strategies of white-tailed deer. Canadian Journal of Zoology 70:432-439.
- Westoby M. 1978.** What are the biological bases of varied diets? Amer. Nat. 112:627-631.
- Wetzel R.G. 1983.** Limnology. 2nd edition. Philadelphia: Saunders College Publishing. 679 pp.
- Zamora R., J.A. Hódar y J.M. Gómez. 1999.** Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. En: Pugnaire F.I. y F. Valladares (eds). Handbook of functional Plant Ecology. Nueva York, E.U.: Marcel Dekker. 677-718 p.
- Zequín L., R. Beltrame, S. Luiselli, C. Salto y R. Strasser. 1999.** Abundancia y diversidad de tucuras (Orthoptera: Acridoidea) en el centro oeste de Santa Fe y centro este de Córdoba. INTA EEA Rafaela. Anuario 1999. 113 – 125 pp.
- Zhang D. y X. Jiang. 1997.** A hipótesis for origin and maintenance of within community species diversity. Biodiversity Science 5: 161-167.
- Zhong-Wei G., L.I. Hong-Chang y Gan Ya-Ling. 2006.** Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) biodiversity and grassland ecosystems. Insect Science 13: 221 – 227.
- Zolessi L.C. 1956.** Observaciones sobre *Cornops aquaticum* BR. (Acridoidea, Cyrtacanthacr.) en el Uruguay (1). Ver. Soc. Uruguay Ent. 1 (1): 3-28.
- Zwölfer H. y F.D. Bennett. 1969.** *Ludovix fasciatus* GYLL. (Col., Curculionidae), an entomophagous weevil. Entomologist's Monthly Magazine 105: 122-123.

ÍNDICE DE TABLAS

PÁG.

Tabla 2.1: Niveles hidrométricos del río Paraná Medio (en metros), según puerto Santa Fe.	14
Tabla 2.2: Datos de las variables precipitación (total de agua caída y cantidad de días con lluvia), humedad (en porcentaje) y temperatura (en °C).	16
Tabla 2.3: Datos de heliofanía. HS: hora de la salida del sol; HP: hora de la puesta del sol; HA: heliofanía astronómica; HE: heliofanía efectiva.	17
Tabla 3.1: Tabla de presencia y ausencia de las distintas especies de Orthoptera en cada laguna.	30
Tabla 3.2: Valores obtenidos de las regresiones lineales entre las distintas variables analizadas y la riqueza de especies.	32
Tabla 3.3: Abundancias de las distintas especies de Orthoptera colectadas en la laguna de conexión directa (L.C.Di.) a lo largo de todo el período de estudio.	33
Tabla 3.4: Abundancias de las distintas especies de Orthoptera colectadas en la laguna de conexión indirecta (L.C.Ind.) a lo largo de todo el período de estudio.	34
Tabla 3.5: Abundancia de los ortópteros de las dos lagunas muestreadas durante cada uno de las estaciones del año.	38
Tabla 3.6: Valores obtenidos de las regresiones realizadas entre las variables analizadas y la abundancia de ortópteros.	39
Tabla 3.7: Abundancia relativa acumulada de cada especie de ortóptero (en porcentaje).	41
Tabla 3.8: Categorización de las especies de Orthoptera según su índice de frecuencia de aparición en la laguna de conexión directa.	46
Tabla 3.9: Especies vegetales registradas en las dos lagunas a lo largo de todo el período de muestreo.	47
Tabla 4.2: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Cornops aquaticum</i> y las variables ambientales.	82
Tabla 4.3: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Paulinia acuminata</i> y las variables ambientales.	85
Tabla 4.4: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Tucataca gracilis</i> y las variables ambientales.	89
Tabla 5.4: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Phlugis</i> sp. y las variables ambientales.	92
Tabla 4.6: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Scudderia</i> sp. y las variables ambientales.	97
Tabla 4.7: Resultados de la prueba no paramétrica Friedman obtenidos entre las categorías de edades de <i>Conocephalus</i> sp. y las variables ambientales.	101

Tabla 4.8: Abundancias totales de las especies accidentales.	109
Tabla 4.9: Especies de Orthoptera capturados mediante los muestreos terrestres realizados a la orillas de las lagunas.	110
Tabla 4.10: Tiempo mínimo y máximo (A) y tiempo medio con desvío estándar (B) de días por estadio para el desarrollo ninfal completo en las distintas crías de <i>Cornops aquaticum</i> .	115
Tabla 5.11: Amplitud de la dieta de <i>Cornops aquaticum</i> .	140
Tabla 5.12: Amplitud de la dieta de <i>Paulinia acuminata</i> .	142
Tabla 5.3: Amplitud de la dieta de <i>Marellia remipes</i> .	143
Tabla 5.4: Amplitud de la dieta de <i>Tucayaca gracilis</i> .	145
Tabla 5.5: Amplitud de la dieta de <i>Coryacris angustipennis</i> .	147
Tabla 13.6: Amplitud de la dieta de <i>Conocephalus</i> sp.	149
Tabla 5.7: Amplitud de la dieta de <i>Scudderia</i> sp.	150
Tabla 5.8: Proporción de cada macrófita consumida por cada una de las especies de Orthoptera analizada.	152
Tabla 5.9: Valores obtenidos del índice de solapamiento de nichos de Pianka por el programa EcoSim 7.72.	153
Tabla 5.10: Parámetros evaluados en los test de aceptación con las distintas categorías de <i>Cornops aquaticum</i> en las especies de macrófitas y cultivos.	159
Tabla 5.11: Índices nutricionales obtenidos de las pruebas de consumo de <i>Cornops aquaticum</i> con su planta huésped <i>Eichhornia crassipes</i> .	161

ÍNDICE DE FIGURAS

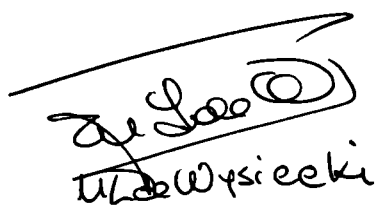
PÁG.

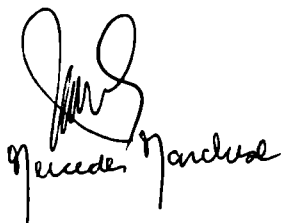
Fig. 2.1: Fotografía satelital del área de estudio.	10
Fig. 2.2: Limnigrama del río Paraná Medio durante el período que se realizaron las colectas (según puerto de la ciudad de Santa Fe).	11
Fig. 2.3: Fotografías de la laguna conectada permanentemente con el río (L.C.Di).	12
Fig. 2.4: Distintos momentos de la laguna de conexión indirecta (L.C.Ind).	13
Fig. 3.1: Copo utilizado para las colectas de los ortópteros.	24
Fig. 3.2: Fotografías de dos cuadrados distintos mostrando cómo se analizó la vegetación acuática de las lagunas mediante la realización y conteo de las especies vegetales en la grilla.	25
Fig. 3.3: Muestreador utilizado para determinar la densidad de Orthoptera estacionalmente.	27
Fig. 3.4: Riqueza de especies de Orthoptera en las dos lagunas muestreadas.	31
Fig. 3.5: Proporción de individuos de cada suborden de Orthoptera.	35
Fig. 3.6: Distribución temporal del suborden Caelifera y Ensifera en cada una de las lagunas estudiadas.	36
Fig. 3.7: Abundancia y riqueza de especies durante cada muestreo de la laguna con conexión permanente al río (L.C.Di).	37
Fig. 3.8: Abundancia y riqueza de especies durante cada muestreo de la laguna sin conexión permanente al río (L.C.Ind).	37
Fig. 3.9: Correlación entre la abundancia y riqueza de Orthoptera.	39
Fig. 3.10: Abundancia relativa de ortópteros.	40
Fig. 3.11: Histogramas de frecuencias de las especies de ortópteros más representativas	42
Fig. 3.12: Distribución temporal de las especies de ortópteros registrados durante el período de estudio.	43
Fig. 3.13: Análisis de Correspondencia Detendenciado (DCA).	45
Fig. 3.14: Proporción de las macrófitas encontradas en cada fecha de muestreo y en las lagunas.	48
Fig. 3.15: Correlaciones entre la proporción de camalote y la riqueza vegetal de cada laguna.	49
Fig. 3.16: Densidad de Orthoptera en las diferentes estaciones anuales y biomasa (en peso seco) de macrófitas.	50
Fig. 3.17: Correlación entre la biomasa seca de macrófitas y la densidad de Orthoptera.	51
Fig. 3.18: Correlación entre la densidad y la riqueza de Orthoptera durante las distintas estaciones anuales.	51
Fig. 3.19: Adulto de <i>Cornops aquaticum</i> sobre la lámina (A) y en el pecíolo (B) de <i>Eichhornia crassipes</i> , posición frecuentemente utilizada durante los meses mas fríos.	60
Fig. 3.20: Ninfa del cuarto estadio de <i>Cornops aquaticum</i> .	60
Fig. 3.21: Adultos con diferente coloración de <i>Tucayaca gracilis</i> .	61
Fig. 3.22: Ninfa del 4º estadio de <i>Tucayaca gracilis</i> .	61

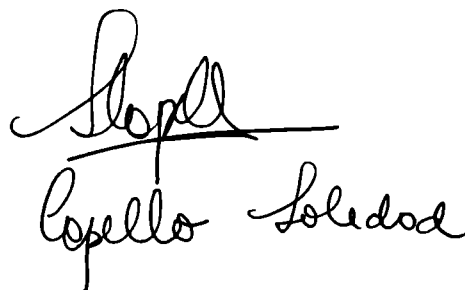
Fig. 3.23: Adulto macho de <i>Paulinia acuminata</i> (vista lateral).	62
Fig. 3.24: Adultos de <i>Paulinia acuminata</i> (vista dorsal). A: macróptera; B: micróptera.	62
Fig. 3.25: Adulto hembra de <i>Phlugis</i> sp. (vista lateral).	63
Fig. 3.26: Adulto hembra de <i>Scudderia</i> sp. (vista lateral)	63
Fig. 3.27: Adulto de <i>Scudderia</i> sp. evidenciando el mimetismo característico de los tetigónidos sobre las hojas de <i>Ludwigia peploides</i> (verdolaga)	64
Fig. 3.28: Adulto macho de <i>Conocephalus</i> sp. (vista dorsal).	64
Fig. 3.29: Ninfas de <i>Conocephalus</i> sp. sobre las hojas de los camalotes (<i>Eichhornia crassipes</i>).	65
Fig. 3.30: Adultos macho y hembra de <i>Coryacris angustipennis</i> en cópula.	66
Fig. 3.31: Adultos micróptero y macróptero de <i>Marellia remipes</i> (vista dorsal). También se puede observar las diferentes coloraciones de esta especie.	66
Fig. 3.32: Adulto de <i>M. remipes</i> (vista lateral)	67
Fig. 3.33: Adultos de <i>Aleuas lineatus</i> (vista lateral).	67
Fig. 3.34: Adultos de <i>Metalepthea adspersa</i> (vista lateral). A: macho, B: hembra.	68
Fig. 3.35: Adulto de <i>Haroldgrantia lignosa</i> entre las hojas secas de los camalotes de la laguna de conexión indirecta.	68
Fig. 3.36: Adulto de <i>Diponthus argentinus</i> (vista lateral).	69
Fig. 3.37: Hembra y macho adultos de <i>Dichroplus elongatus</i> .	69
Fig. 4.38: Hembra (izquierda) y macho (derecha) adultos de <i>Chromacris speciosa</i> .	69
Fig. 4.1: Estados de maduración de los ovarios en hembras de <i>Cornops aquaticum</i>	76
Fig. 4.2: Cría de ninfas de <i>Cornops aquaticum</i> .	77
Fig. 4.3: Dinámica poblacional de <i>Cornops aquaticum</i> en las dos lagunas muestreadas	79
Fig. 4.4: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Cornops aquaticum</i>	80
Fig. 4.5: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>Cornops aquaticum</i>	81
Fig. 4.6: Gráfico de dispersión de los datos de <i>Cornops aquaticum</i> obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	82
Fig. 4.7: Dinámica poblacional de <i>Paulinia acuminata</i> en las dos lagunas muestreadas	83
Fig. 4.8: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Paulinia acuminata</i>	84
Fig. 4.9: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>P. acuminata</i> .	85
Fig. 4.10: Gráfico de dispersión de los datos de <i>P. acuminata</i> obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	86
Fig. 4.11: Dinámica poblacional de <i>Tucayaca gracilis</i> en las dos lagunas muestreadas	87
Fig. 4.12: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Tucayaca gracilis</i> .	88
Fig. 4.13: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>Tucayaca gracilis</i>	88
Fig. 4.14: Gráficos de dispersión de los datos de <i>Tucayaca gracilis</i> obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	89
Fig. 4.15: Dinámica poblacional de <i>Phlugis</i> sp. en las dos lagunas muestreadas.	90

Fig. 4.16: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Phlugis</i> sp.	91
Fig. 4.17: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>Phlugis</i> sp	92
Fig. 4.18: Gráficos de dispersión de los datos de <i>Phlugis</i> sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	93
Fig. 4.19: Dinámica poblacional de <i>Scudderia</i> sp. en las dos lagunas muestreadas.	94
Fig. 4.20: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Scudderia</i> sp	95
Fig. 4.21: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>Scudderia</i> sp	96
Fig. 4.22: Gráficos de dispersión de los datos de <i>Scudderia</i> sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	97
Fig. 4.23: Dinámica poblacional de <i>Conocephalus</i> sp. en las dos lagunas muestreadas.	98
Fig. 4.24: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Conocephalus</i> sp.	99
Fig. 4.25: Cantidad de hembras con los diferentes tipos de ovarios de <i>Conocephalus</i> sp.	100
Fig. 4.26: Gráficos de dispersión de los datos de <i>Conocephalus</i> sp. obtenidos de las correlaciones de Spearman entre las diferentes categorías de edades con el nivel hidrométrico.	101
Fig. 4.27: Dinámica poblacional de <i>Coryacris angustipennis</i> en las dos lagunas muestreadas.	102
Fig. 4.28: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Coryacris angustipennis</i>	103
Fig. 4.29: Dinámica poblacional de <i>Marellia remipes</i> en las dos lagunas muestreadas.	104
Fig. 4.30: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Marellia remipes</i> .	105
Fig. 4.31: Dinámica poblacional de <i>Metaleptea adspersa</i> en las dos lagunas muestreadas	106
Fig. 4.32: Dinámica poblacional de <i>Aleuas lineatus</i> en las dos lagunas muestreadas.	107
Fig. 4.33: Cantidad de adultos, ninfas mayores y ninfas menores de <i>Aleuas lineatus</i>	107
Fig. 4.34: Registro de aparición de las especies accidentales de los ortópteros.	108
Fig. 4.35: Supervivencia (porcentaje y número total) de ninfas de <i>Cornops aquaticum</i> que alcanzaron la etapa adulta en cada cría.	112
Fig. 4.36: Porcentaje y número total de machos y hembras de cada cría de <i>Cornops aquaticum</i> .	113
Fig. 4.37: Porcentaje total de machos y hembras (con 5 y 6 estadios ninfales, respectivamente) en cada cría de <i>Cornops aquaticum</i> .	113
Fig. 5.1: Fotografías de distintas macrófitas obtenidas de las heces de los ortópteros, donde se observan las diferencias en los estomas y forma de las células epidérmicas según la clase botánica a la cual corresponde. A: <i>Paspalum repens</i> ; B: <i>Eichhornia crassipes</i> ; C: <i>Ludwigia peploides</i> y D: <i>Polygonum</i> sp.	134
Fig. 5.2: Consumo de plantas acuáticas y terrestres (en porcentaje) de las distintas especies de Orthoptera analizadas.	138
Fig. 5.3: Proporciones de las diferentes macrófitas consumidas por <i>Cornops aquaticum</i> durante todo el período de estudio.	139
Fig. 5.4: Porcentajes de las macrófitas consumidas por <i>Paulinia acuminata</i> durante todo el período de estudio.	141

Fig.5.5: Proporción de las diferentes plantas consumidas por <i>Marellia remipes</i> durante todo el período de estudio.	143
Fig.5.6: Proporción consumidas de las macrófitas y las plantas terrestres por <i>Tucayaca gracilis</i> .	144
Fig. 5.7: Proporciones de las distintas plantas acuáticas y terrestres consumidas por <i>Coryacris angustipennis</i> .	146
Fig. 5.8: Proporciones de los distintos vegetales consumidos por <i>Conocephalus</i> sp. a lo largo de todo el período de estudio.	148
Fig. 5.9: Proporción de las plantas acuáticas y terrestres consumidas por <i>Scudderia</i> sp.	150
Fig. 5.10: Gráfica resultante del análisis factorial de correspondencia.	154
Fig. 5.11: Adulto hembra de <i>Cornops aquaticum</i> consumiendo la lámina de la hoja del camalote.	155
Fig. 5.12: Plantas herborizadas de <i>Commelina</i> sp que fueron consumidas por adultos de este acridio (A). Ninfas del primer estadio de <i>Cornops aquaticum</i> alimentándose de hojas de <i>Commelina</i> sp. (B)	156
Fig. 5.13: Ninfas mayores consumiendo el pecíolo de <i>Ludwigia peploides</i> y detalle de la exuvia (A). Detalle del consumo de adultos de <i>Cornops aquaticum</i> sobre la lámina de la hoja de <i>Ludwigia peploides</i> (B).	156
Fig. 5.14: Hoja de <i>Musa paradisiaca</i> expuesta a las ninfas menores de <i>Cornops aquaticum</i> (A). Hoja consumida por hembras adultas donde se observan los huevos sobre el ápice (B). Detalle de la puesta de huevo (C).	157
Fig. 5.15: Ninfas menores consumiendo <i>Thalia multiflora</i> (A). Prueba de aceptación con ninfas mayores, donde uno de los individuos mudó a adulto (B).	158
Fig. 5.16: Hoja de <i>Nymphoides humboldtianum</i> comida por adultos hembras al finalizar la experiencia.	159


Włodek Wysiecki


Mercedes Mancuso


Copello Soledad