

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“Diversidad y composición de especies de hormigas epigeas en paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño: patrones de cambio y consecuencias sobre interacciones planta-animal”**

**Biól. Mariana Pereyra**

**Director: Dr. Leonardo Galetto**

**Co-Director: Dr. Rodrigo Pol**

**IMBIV-CONICET-UNC**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2015**

## **COMISIÓN ASESORA**

Dra. Natacha Chacoff, Instituto de Ecología Regional (Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, UNT).

Dr. Alejandro Farji-Brener, INIBIOMA-CONICET.

Dr. Leonardo Galetto, IMBIV-UNC-CONICET.

## **DEFENSA ORAL Y PÚBLICA**

Lugar y fecha:

Calificación:

## **TRIBUNAL**

Firma: ..... Aclaración: .....

Firma: ..... Aclaración: .....

Firma: ..... Aclaración: .....

## PLAN GENERAL DE LA TESIS

*La presente Tesis está organizada en 7 capítulos:*

En el **Capítulo I** se presenta la Introducción general con los objetivos generales y específicos de la Tesis, en conjunto con la hipótesis general y sus predicciones. Además se presenta el mapa conceptual que articula las ideas, conceptos y variables respuesta considerados en la presente Tesis.

En el **Capítulo II** se detalla la metodología general de la Tesis; la descripción de los sitios de estudio seleccionados, su ubicación, la caracterización de la vegetación y el clima. A su vez, se describe la metodología utilizada para caracterizar la temperatura de los diferentes micrositios considerados en esta Tesis. También, se describe el diseño de muestreo y las técnicas utilizadas para colectar las hormigas. Es decir, se describen las metodologías principales de la Tesis y en caso de existir metodologías específicas diferentes se describen en cada capítulo.

En el **Capítulo III** se evalúa la efectividad de dos técnicas de colectas de hormigas diferentes: colectas manuales en cuadrados y trampas de caída. Para evaluar la efectividad se consideraron dos escalas: a escala de paisaje y a una menor escala que contempla los distintos micrositios considerados en la Tesis.

En el **Capítulo IV** se evalúan los efectos de la fragmentación del bosque a distintas escalas en la comunidad de hormigas epigeas, considerando dos escalas espaciales diferentes: fragmentos de diferente tamaño y micrositio (interior, borde y matriz adyacente a cada fragmento) en dos paisajes diferentes. En este capítulo se considera el efecto que tienen las distintas variables en las obreras de las distintas especies que forrajean activamente en la superficie y que fueron colectadas mediante trampas de caída y colectas manuales.

En el **Capítulo V** se evalúan los efectos de la fragmentación del bosque a distintas escalas en las especies de hormigas con nidos conspicuos. Para colectar estas especies se realizaron muestreos por transectas de ancho fijo considerando las dos escalas antes mencionadas: fragmentos de

diferente tamaño y micrositio (interior, borde y matriz adyacente a cada fragmento) en dos paisajes diferentes.

En el **Capítulo VI** se evalúan los efectos del borde y el área de los fragmentos de bosque en la interacción que las hormigas establecen con un arbusto con nectarios extraflorales, *Croton lachnostachyus*. En dos años consecutivos, se analizaron la frecuencia y composición de especies de hormigas que visitaron los nectarios en el interior de los fragmentos de diferente tamaño; a su vez, se realizó un experimento de exclusión de hormigas para evaluar el efecto de las hormigas en el éxito reproductivo de las plantas. En el segundo año, también se analizó la frecuencia y composición de especies de hormigas que visitaron los nectarios en el borde de los fragmentos de bosque y se evaluó el daño foliar que experimentaron las plantas en el borde e interior de los fragmentos de bosque.

En el **Capítulo VII** se integran los resultados obtenidos en los distintos capítulos y se evalúan de manera conjunta las explicaciones plausibles para los diferentes patrones hallados. Finalmente, se enumeran las conclusiones principales de la presente Tesis.

## ÍNDICE

<i>Resumen</i> .....	1
<i>Abstract</i> .....	3
<b>Capítulo I</b> .....	5
Introducción general.....	6
<i>Objetivo General</i> .....	16
<i>Objetivos Específicos</i> .....	16
<i>Hipótesis general de trabajo</i> .....	16
<b>Capítulo II</b> .....	19
<i>Área de estudio</i> .....	20
Temperatura.....	26
Diseño de muestreo.....	27
Diversidad de hormigas epigeas en paisajes fragmentados.....	28
<b>Capítulo III</b> .....	32
Introducción.....	33
<i>Hipótesis y predicciones:</i> .....	37
Materiales y métodos.....	37
Análisis de datos.....	38
Resultados.....	39
Discusión.....	49
<b>Capítulo IV</b> .....	55
Introducción.....	56
<i>Hipótesis y predicciones:</i> .....	59
Materiales y métodos.....	60
Análisis de datos.....	61
Resultados.....	63
Discusión.....	76
Anexo 4.1.....	85
<b>Capítulo V</b> .....	87
Introducción.....	88
<i>Hipótesis y predicciones:</i> .....	91
Materiales y métodos.....	92
Análisis de datos.....	92
Resultados.....	94
Discusión.....	98
Anexo 5.1.....	104
<b>Capítulo VI</b> .....	105
Introducción.....	106
<i>Hipótesis y predicciones:</i> .....	108
Materiales y métodos.....	109
<i>Sitio de estudio</i> .....	109
<i>Especie de estudio</i> .....	110
<i>Diseño experimental</i> .....	112
<i>Relevamiento de hormigas</i> .....	114
<i>Daño foliar, número de NEFs y éxito reproductivo de las plantas</i> .....	114
Análisis de datos.....	115
Resultados.....	116

<i>Composición de especies de hormigas</i> .....	116
<i>Frecuencia de visita de hormigas</i> .....	118
<i>Daño foliar y número de NEFs entre el borde y el interior de los fragmentos</i> .....	120
<i>Experimento de exclusión de hormigas</i> .....	120
Discusión .....	122
Composición y frecuencia de visitas de hormigas a los NEFs de <i>C. lachnostachyus</i> en relación al tamaño de los fragmentos de bosque.....	122
Composición y frecuencia de hormigas que visitan los NEFs de <i>C. lachnostachyus</i> en el borde e interior de los fragmentos de bosque y su relación con el daño foliar.....	123
Cambios en la composición y frecuencia de hormigas y su relación con el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas, el peso de las semillas, la germinabilidad) y el daño foliar de <i>C. lachnostachyus</i> en un paisaje fragmentado.....	125
Conclusiones.....	127
<b>Capítulo VII</b> .....	129
Discusión general .....	130
Evaluación de dos técnicas de muestreo para la colecta de hormigas en dos paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño.....	130
Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en la comunidad de hormigas forrajeras.....	131
Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en los nidos conspicuos de hormigas: ¿Afectan la estructura y la composición de las especies que nidifican en el suelo? ....	134
Relación del efecto borde y el tamaño del fragmento en la interacción de las plantas de <i>Croton lachnostachyus</i> y las hormigas que visitan sus nectarios extraflorales (NEFs) en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño .....	136
Conclusiones.....	138
<b>Bibliografía</b> .....	139

## **Resumen**

La fragmentación del bosque es uno de los procesos de cambio global que afectan a distintos componentes de la biodiversidad (composicionales, estructurales y funcionales). Entre los insectos, las hormigas son un grupo particularmente sensible a la fragmentación del bosque nativo. En el bosque Chaqueño, el reemplazo del bosque nativo por nuevos usos de la tierra (e.g., monocultivos) pueden producir cambios en la composición, riqueza y abundancia de las comunidades de hormigas que, a su vez, pueden afectar las interacciones que establecen con otros organismos. Los efectos del cambio en el uso de la tierra sobre las comunidades de hormigas pueden ser estudiados a distintas escalas espaciales y temporales y utilizando diversas técnicas de muestreo que varían en sus características, procedimientos y supuestos asociados. El objetivo general de este trabajo fue estudiar la composición, riqueza y abundancia de hormigas epigeas y las interacciones entre hormigas y plantas con nectarios extraflorales del género *Croton* en dos paisajes fragmentados del bosque Chaqueño (Córdoba, Argentina). En los dos paisajes se seleccionaron 17 fragmentos de distinto tamaño, abarcando en cada uno un gradiente de micrositios: matriz de cultivo, borde e interior de los fragmentos de bosque. En cada fragmento y micrositio se colectaron hormigas utilizando dos técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) y se estimó la densidad de colonias de las especies con nidos más conspicuos. Finalmente, se evaluó mediante observaciones a campo y un experimento de exclusión si los resultados de la interacción entre las hormigas y los nectarios extraflorales de *Croton lachnostachyus* variaban con el tamaño del fragmento y entre el borde e interior de los mismos. En total, se colectaron 66 especies de hormigas. A escala de paisaje las trampas de caída fueron más eficientes que las colectas manuales ya que colectaron un mayor número de especies. Sin embargo, ambas técnicas fueron importantes para analizar a escala de micrositios los efectos del cambio en el uso de la tierra. En relación a la fragmentación del bosque a distintas escalas, el patrón más evidente fue la reducción de la abundancia, riqueza y composición de especies de hormigas epigeas en la matriz de cultivo con respecto al bosque adyacente. También se detectaron cambios en la composición de especies entre paisajes, entre fragmentos de distinto tamaño, y entre el borde e interior de los fragmentos. Estas respuestas fueron más evidentes en el paisaje con menor pérdida de vegetación. Al evaluar si el proceso de fragmentación afecta la diversidad y densidad de nidos conspicuos de hormigas, se observó que el número de nidos, riqueza e índice de Margaleff fueron menores en la matriz de cultivo con respecto a los micrositios de bosque. La fragmentación del bosque afectó la

composición de especies que nidifican en el paisaje con mayor pérdida de bosque. La composición de especies de hormigas que visitaron los nectarios extraflorales de *Croton lachnostachyus* difirió entre borde e interior, pero no en relación al tamaño de los fragmentos de bosque. El daño foliar fue mayor en las plantas del interior que las del borde de los fragmentos. El experimento de exclusión mostró que la masa de las semillas, la germinación y el daño foliar no difirieron entre las plantas excluidas o no excluidas de las hormigas en los dos años considerados; en cambio la producción de frutos y semillas fue mayor en las plantas control en al menos uno de los años analizados. Estos resultados ponen en evidencia que el proceso de fragmentación del bosque a distintas escalas, y el concomitante reemplazo por monocultivos estarían afectando a la comunidad de hormigas epigeas tanto en la riqueza, abundancia y composición de las obreras como en la composición, riqueza y número de nidos, y que estos cambios pueden afectar las interacciones entre las hormigas y las plantas. Por ello, resulta necesario continuar y profundizar el estudio de estos patrones y resultados experimentales para desentramar los mecanismos que los producen y poder diagramar estrategias concretas de conservación de este grupo de organismos tan importantes en diversos procesos ecológicos.



## **Abstract**

Habitat fragmentation is one of the main processes of global change that affect different biodiversity components (compositional, structural and functional). Considering insects, ants are a particularly sensible group to forest fragmentation. In Chaco forest, the replace of native forests by new land uses (monocultures) could produce changes in composition, richness and abundance of ant communities that could end up affecting the interactions that ants establish with other organisms. The effects of land use change on ants communities can be studied at different spatial and temporal scales, and using a diverse array of collecting techniques that differ in their characteristics, procedures and assumptions. The main objective of the present survey is to study the composition, richness and abundance of epigeal ants and the interaction between ants and plants with extrafloral nectaries from the genera *Croton* in fragmented landscapes of Chaco forest (Córdoba, Argentina). In the two landscapes, 17 fragments of different area were selected, considering a microsite gradient: a culture matrix, edge and interior of forest fragments. In each fragment and microsite, ants were collected using two (different) techniques (pit-fall traps and hand collecting in quadrats) and conspicuous ant's nest density was estimated. Finally, with an exclusion experiment and observations in the field, it was tested if the interaction between ants and extrafloral nectaries of *Croton lachnostachyus* varied with forest fragment area and between edge and interior. Totally, 66 ant species were collected. At landscape scale, pit-fall traps were more efficient than hand collecting in quadrats, because they collected more ant species. However, both techniques were important to analyze the effect of land use changes on microsites. Considering fragmentation process, the most consistent pattern was the reduction in abundance and richness and changes in ant's composition in the culture matrix when compared with adjacent forest fragments. In addition, there were detected changes in ant's species composition between landscapes, fragments of different area and between edge and interior of forest fragments. These last patterns were more evident in the landscape with less forest loss. When evaluating if fragmentation process affects density and diversity of conspicuous ant's nests, it was observed that the number and richness of nests and Margaleff Index were negatively affected in monoculture matrix when compared with edge and interior of forests. Forest fragmentation affected ant's nest species composition in the landscape with more forest loss. Ant species composition that visited extrafloral nectaries of *Croton lachnostachyus* was different between edge and interior, but it was not different when it was considered forest fragments of different area. Foliar damage was higher

in plants located at forests interior than forest edges. The ant exclusion experiment showed that seed mass, germination and foliar damage did not differ between plants excluded ant not excluded from ants; nevertheless, fruit and seed production was higher in control plants at least in one of the two years considered. These results highlight that land use changes, specifically forest fragmentation, and the concomitant replace by monocultures would be affecting forager's richness, abundance and ant species composition; richness, composition and nest density and all these changes could end up affecting ant-plant interactions. Therefore, it is necessary to continue and deepen the study of these patterns and experimental results to disentangle the mechanisms behind them and to design concrete conservations strategies for these group of organisms that are very important for a diverse array of ecological processes.

# Capítulo I

## *Introducción general*

## ***Introducción general***

A lo largo de la historia, los seres humanos siempre han utilizado los recursos que brinda la naturaleza para satisfacer sus necesidades, aunque bajo distintos paradigmas de relación con la naturaleza según la cultura. No obstante, los últimos tres siglos se consideran críticos en relación a las modificaciones de origen antropogénico que son responsables de los procesos de cambio global (Ellis *et al.* 2013). En los últimos 40 años la población mundial se ha duplicado y se estima que ocurrirá lo mismo en los próximos 40 años (Hooke *et al.* 2012). Los seres humanos hemos modificado más del 50% de la superficie terrestre (Hooke *et al.* 2012), con una tasa actual de deforestación, principalmente para la agricultura, insostenible (Hooke *et al.* 2012). Cabe destacar, que a medida que una región biogeográfica es profundamente alterada y se va homogeneizando por los profundos cambios en el uso de la tierra, la biodiversidad global se ve disminuida (Mooney 1988; Noss 1990). Empero, diversos factores actúan de manera sinérgica para producir los cambios en el uso de la tierra y la consecuente pérdida de biodiversidad, entre ellos factores de índole ética, política, social y económica (Hayward 2013; Larson 2013; Meine 2013; Rozzi 2013; Cáceres 2015).

Los cambios globales refieren a alteraciones que ocurren a una escala global, e involucran cambios en la composición de la atmósfera, los océanos y el cambio climático, pero también procesos que ocurren a una escala local pero adquieren importancia a una escala mundial, como lo son los cambios en la composición del aire y el agua, la pérdida de biodiversidad, las invasiones biológicas y los cambios en el uso de la tierra (Vitousek 1992; Hooke *et al.* 2012). Dentro de estos últimos, encontramos el avance de la agricultura que puede producir dos tipos de impactos diferentes, uno como consecuencia de la extensión de la misma a nuevas áreas reemplazando ecosistemas naturales, conocido como expansión, y otro como consecuencia de la intensificación, que refiere al proceso por el cual las áreas de cultivo son manejadas de un modo diferente para obtener más producción, en general mediante el uso de fertilizantes, irrigación, biocidas y mecanización (Foley *et al.* 2011). En general estos procesos son más frecuentes en lugares más bien llanos, a bajas elevaciones y con suelos más productivos (Bennet & Saunders 2010). La expansión de las áreas de cultivo ocurre usualmente de manera conjunta con el proceso de fragmentación del hábitat, el cual refiere a la subdivisión de un hábitat continuo en remanentes de distinta forma y tamaño (Saunders *et al.* 1991; Bennet & Saunders 2010).

El marco teórico de la fragmentación del hábitat ha surgido en sus inicios a partir de la Teoría de Biogeografía de Islas (TBI; MacArthur & Wilson 1967; Haila 2002). Posteriormente, el aporte de la teoría de metapoblaciones, publicada por Levins (1970) sólo unos años después, en conjunto con la TBI constituyeron un importante sustento teórico en el cual se desarrollaron los primeros estudios. Aunque poseen algunas diferencias, lo interesante es que ambas se basan en la “perspectiva de isla”, es decir, ya sean islas oceánicas o terrestres; y la persistencia de la especies mediante eventos de extinción local y recolonización (Hanski & Gaggiotti 2004). Más tarde, el aporte de otras disciplinas como la Ecología de Paisajes (Fahrig 2003; Aguilar *et al.* 2009) y el reconocimiento de la complejidad funcional de los ecosistemas terrestres han contribuido y generado importantes cambios conceptuales que ayudan a comprender el proceso de fragmentación y sus efectos (Didham *et al.* 2012).

Un ejemplo clásico, es que a diferencia de las islas que se encuentran en el mar rodeadas de agua, la matriz que rodea a los fragmentos de bosque no es tan inhóspita como sugería la TBI (Fischer & Lindenmayer 2006; Kupfer *et al.* 2006) y, por el contrario, juega un papel muy importante en la movilidad y la obtención de recursos de los organismos que viven en los fragmentos de vegetación nativa de distinto tamaño (Ricketts 2001; Didham 2010; Driscoll *et al.* 2013). Además de la TBI, tuvo grandes influencias en este modo de considerar a los paisajes fragmentados la manera dicotómica de percibir la naturaleza y la cultura, con áreas naturales por un lado, y áreas modificadas por el hombre, por el otro (Haila 2002).

Posteriormente y a partir de muchos de estos aportes es que se dejó de considerar a los fragmentos como “islas” en un océano, y se comenzó a percibirlos como fragmentos de vegetación nativa en una matriz de uso diferente (Haila 2002). Estos cambios de la configuración y distribución en la vegetación nativa no necesariamente afectan del mismo modo a todas las especies, siendo algunas más sensibles a las características de la matriz según sus requerimientos y características particulares. Es decir, pueden existir procesos ecológicos que muestren respuestas diferentes o, en el caso de los animales, percepciones del paisaje especie-específicas (Aguilar *et al.* 2006; Ewers & Didham 2006; Galetto *et al.* 2007; Tscharnke *et al.* 2012; Díaz Vélez *et al.* 2015).

La fragmentación de hábitat es un proceso complejo que involucra diversos aspectos interrelacionados tanto a escalas espaciales como temporales (Ewers & Didham 2007), los cuales no pueden ser separados de manera artificial para ser estudiados de modo independiente. La fragmentación del hábitat involucra procesos tales como la creación de bordes, cambios en la conectividad estructural entre fragmentos, cambios en la calidad del hábitat que ocurren de manera interconectada y que son difíciles de analizar por separado (Ewers & Didham 2007). Estas características propias de la realidad y la complejidad del marco teórico asociado con la fragmentación de hábitat, ha conducido a complejos debates, muchas veces favorecidos por el uso inconsistente y confuso de los términos (Lindenmayer & Fischer 2007). Es por ello, que conviene explicitar los conceptos para definir claramente cómo se articulan los objetivos con el marco teórico y cuáles serán los procesos que se abordarán en esta Tesis.

Con fragmentación de hábitat se hace referencia al proceso por el cual la pérdida de hábitat del paisaje original resulta en un paisaje dividido en fragmentos de menor tamaño y aislados entre sí (Didham 2010). En consecuencia, uno de los efectos directos de la fragmentación *per se* es la creación de fragmentos de vegetación nativa con distinta área remanente, rodeados por nuevos usos de la tierra; el patrón general es que resultan varios fragmentos pequeños y unos pocos de mayor tamaño (Ewers & Didham 2007). En general, se trata de procesos dinámicos que ocurren a una escala temporal grande que pueden o no intensificarse con el paso del tiempo; por ejemplo, hay procesos de fragmentación que empiezan en un momento determinado y luego con el paso de los años se incrementan, se deforestan más áreas de bosque para aumentar el área cultivada. En general, los estudios en fragmentación que intentan conocer las respuestas de los organismos frente a estos procesos en el largo plazo se realizan durante períodos comparativamente cortos (i.e. < 5 años) y en general se proponen reflejar patrones en distintos grupos de organismos resultado de estos procesos (Bennet & Saunders 2010; Grez & Galetto 2011).

En relación al término “hábitat” vale aclarar que en muchos trabajos se utiliza como sinónimo de “vegetación nativa” y el significado más adecuado sería: “los recursos y condiciones presentes en un área que hacen que un individuo, una población o una determinada especie estén presentes en determinado lugar” (Hall *et al.* 1997; Lindenmayer & Fischer 2006). Entonces la distinción entre pérdida de hábitat y pérdida de cobertura de vegetación nativa se vuelve crucial, ya que algunas especies pueden vivir en los paisajes modificados, por lo tanto las áreas productivas no

deben ser consideradas como “no hábitat” para algunas especies (Lindenmayer & Fischer 2006). Es por ello, que de ahora en más me referiré a fragmentación del bosque, para ser más precisa en el uso del lenguaje.

Los efectos ecológicos de la reducción en el área de los fragmentos han sido los más estudiados en el contexto de la fragmentación y esto podría atribuirse al interés en determinar las causas de la relación especies-área (Saunders *et al.* 1991; Lomolino 2002); también podría deberse a que es más sencillo evaluar el componente composicional de la biodiversidad que el estructural o funcional (Noss 1990; Grez & Galetto 2011). A diferencia de lo que ocurre con las islas en el océano, la relación especies-área en los fragmentos frecuentemente no ha mostrado relación alguna, o incluso correlaciones negativas (Ewers *et al.* 2007), debido a las importantes influencias de las variables externas, como los efectos de la composición de la matriz o la habilidad de las especies para colonizar fragmentos pequeños atravesando la matriz de cultivo (Didham 2010). Además, el marco teórico se ha complejizado surgiendo nuevos indicadores para caracterizar el proceso de fragmentación (por ejemplo, Ewers & Didham, 2006, 2007; Lindenmayer & Fischer 2006, 2007; Didham *et al.* 2012; Fahrig 2013). Por ejemplo, la pérdida de vegetación y la reducción en el tamaño del área incrementan la proporción del hábitat borde en el paisaje, y expone al interior de los fragmentos a las influencias externas (Didham 2010). En general, se pueden distinguir tres tipos de efectos principales como consecuencia de este proceso, más conocido como “efecto borde”: (a) efectos abióticos, que involucran los cambios en las condiciones medioambientales que resultan de la proximidad a una matriz distinta; (b) efectos biológicos directos, se refiere a cambios en la abundancia y distribución de especies como consecuencia directa de los cambios en las condiciones abióticas (por ejemplo, el viento y la desecación producen cambios en la abundancia y distribución de las especies de plantas); y (c) efectos biológicos indirectos, que involucran cambios en las interacciones entre especies, como la predación, el parasitismo de las crías, competencia, herbivoría, polinización y dispersión de semillas, entre otros (Murcia 1995).

A su vez, los fragmentos remanentes de vegetación nativa, los que son producto del proceso de fragmentación inducidos por los cambios de uso de la tierra de su alrededor, están interconectados entre sí en menor o mayor medida a través de los cultivos, dependiendo del grupo de organismos que se considere (Didham 2010). Como se mencionó antes, la matriz puede influenciar lo que ocurre en los fragmentos y los fragmentos lo que ocurre en esa matriz de cultivo

(Didham 2010). Así, para muchas especies, estos usos de la tierra diferentes proveen recursos complementarios o suplementarios que pueden compensar los recursos limitados en los fragmentos de bosque (Ries *et al.* 2004). Entonces, para estas especies no existiría una línea divisoria determinada entre lo que sería el “fragmento” y la “matriz”, ya que todo el paisaje podría ser el “hábitat”, sin existir “matriz” propiamente dicha (Didham 2010). Además, esta matriz de cultivo puede ser homogénea, y presentar poca disponibilidad de recursos para las especies que habitan en los fragmentos pero, también muchos otros paisajes se caracterizan por poseer una matriz heterogénea con distintos usos de la tierra con una mayor disponibilidad de recursos para las especies que viven en los fragmentos de bosque (Driscoll *et al.* 2013). La intensificación de los usos de la tierra en la “matriz” puede ser un factor determinante de los procesos que ocurren en los fragmentos de bosque (Tscharnke *et al.* 2005). Por otro lado, se ha observado que cuando la complejidad estructural de la matriz es parecida a la de los fragmentos de bosque, la conectividad funcional aumenta (Prevedello & Vieira 2010).

La mayoría de los trabajos elaborados en el contexto de este marco teórico han sido realizados a escala del fragmento y evaluando las relaciones de riqueza o abundancia de especies o grupos de especies, y son muy pocos los trabajos que han utilizado más de un paisaje para poner a prueba las hipótesis de trabajo (Fahrig 2003; Grez & Galetto 2011). Además, la mayoría de los trabajos se han concentrado en la detección y descripción de patrones y muy pocos han realizado experimentos a campo para evaluar procesos (Grez & Galetto 2011). En relación a los efectos en los ecosistemas, se ha visto que los procesos descritos previamente afectan a diferentes grupos de organismos y a diferentes atributos de la biodiversidad ya sean composicionales, estructurales o funcionales (Noss 1990). Por ejemplo, la fragmentación del bosque afecta negativamente a diversos patrones y procesos en distintos grupos de organismos como mamíferos (Andrén 1994; Nupp & Swihart 2000; Pardini 2004), aves (Mac Nally *et al.* 2000; Radford & Bennet 2007), plantas y polinizadores (Aguilar *et al.* 2006; Chacoff & Aizen 2006; García & Chacoff 2007) u otros insectos (por ejemplo, Underwood & Fisher 2006, Crist 2009).

Todos los procesos que fueron descritos previamente pueden afectar la estructura genética de las poblaciones de las distintas especies que se encuentran en estos contextos (Templeton *et al.* 1990), con potenciales efectos negativos en la persistencia poblacional (Sacherri *et al.* 1998). La cantidad de flujo génico entre las poblaciones remanentes es un factor clave ya que



es el que determinará en última instancia las consecuencias genéticas de estos procesos de cambio en el uso de la tierra (Sork & Smouse 2006; Aguilar *et al.* 2008). Así, por ejemplo, se ha visto que las especies de plantas auto-incompatibles y que dependen para la polinización de especies animales son más susceptibles a sufrir efectos genéticos negativos en paisajes fragmentados (Aguilar *et al.* 2006; Aguilar *et al.* 2008). En ciertas especies de hormigas, como *Eciton burchelli* se ha observado que los procesos de pérdida y fragmentación del bosque afectan el flujo de genes (Soare *et al.* 2014). Es por ello, que resulta de fundamental importancia estudiar las consecuencias que tienen en las distintas especies estos procesos de cambio en el uso de la tierra que pueden terminar produciendo la extinción local de algunos organismos (Debinski & Holt 2000; Fahrig 2003).

Los insectos constituyen un componente fundamental de la biodiversidad, no sólo por su gran abundancia (se estima que más de 30 millones de especies diferentes), sino por que establecen interacciones de gran importancia ecológica (Wilson 1987), tanto en ambientes naturales como los modificados por el hombre. Por ejemplo, la polinización por abejas resulta de fundamental importancia para diversos cultivos (Klein *et al.* 2007) y en la actualidad es un grupo que se ve severamente amenazado por una conjunción de factores, entre los que se encuentran las enfermedades (Fürst *et al.* 2014), el uso de pesticidas (Park *et al.* 2015) y la pérdida de bosques (Vanbergen 2014). Otro grupo de insectos eusociales con gran relevancia ecológica lo constituyen las hormigas, que debido a su gran importancia en las comunidades se las considera “ingenieras ecosistémicas” (Folgarait 1998). A modo de ejemplo, una colonia madura de hormigas cortadoras de hojas en la selva tropical puede remover en un día cerca de 50 kg en biomasa de hojas frescas (Wilson 1987), teniendo efectos en los ecosistemas comparables a los de los grandes mamíferos herbívoros (Costa *et al.* 2008).

Las hormigas son uno de los grupos taxonómicos más estudiados en ambientes disturbados (Underwood & Fisher 2006), ya que son organismos muy abundantes, relativamente fáciles de estudiar, y sus respuestas pueden indicar patrones ambientales que determinan la distribución de otros organismos en un amplio rango de escalas y ambientes (Andersen 1997), siendo un grupo particularmente relevante en cuanto al funcionamiento de los ecosistemas, al intervenir en numerosos procesos ecológicos críticos (Hölldobler & Wilson 1990, Rico-Gray & Oliveira 2007; Lach *et al.* 2010). Las comunidades de hormigas son particularmente susceptibles a los efectos de la pérdida y fragmentación del bosque (Underwood & Fisher 2006, Crist 2009). Estos procesos, y el

concomitante reemplazo del hábitat original por usos intensivos de la tierra, pueden causar cambios sustanciales en las comunidades de hormigas, ya sea a través de modificaciones en las condiciones abióticas (Kaspari & Weiser 2000), la disponibilidad de alimento (Kaspari *et al.* 2000, Blüthgen *et al.* 2004), sitios de nidificación (Armbrecht *et al.* 2004), o la abundancia de organismos mutualistas y/o competidores (Crist 2009). Además, el incremento de los hábitats de transición en ambientes fragmentados puede facilitar la invasión de especies de hormigas exóticas, que pueden producir alteraciones de las comunidades de hormigas nativas a través de la exclusión competitiva de las especies nativas (Crist 2009, Dejean *et al.* 2015).

Numerosos estudios en bosques tropicales, subtropicales y desérticos han mostrado que la fragmentación está usualmente asociada con una disminución en la riqueza y abundancia de especies, y/o con cambios en su composición (Bestelmeyer & Wiens 1996, Underwood & Fisher 2006, Crist 2009; Leal *et al.* 2012). También se han reportado efectos del borde en la composición de las comunidades de hormigas (Brandão *et al.* 2011) y disminución de la riqueza de especies en los bordes en relación al interior de los fragmentos (Sobrinho & Schoereder 2007) aunque también fue hallado el patrón opuesto, es decir, mayor riqueza en los bordes (Banschbach *et al.* 2012). En relación a los efectos de la matriz, se ha visto que las matrices simplificadas como cultivos producen un marcado efecto negativo en la riqueza y la composición de especies (House *et al.* 2012). Por el contrario, matrices más diversas y con manejos orgánicos (e.g., cultivos de café con manejos tradicionales) poseen casi la misma riqueza de especies de hormigas que los fragmentos de bosque adyacentes (Perfecto & Vandermeer 2002).

Cabe destacar que la mayoría de los trabajos realizados con hormigas han sido elaborados considerando a las hormigas que forrajean activamente en la superficie (obreras mayores y menores) y muy pocos han considerado el efecto del porceso de fragmentación a distintas escalas en la abundancia, distribución y riqueza de los nidos de hormigas (Carvalho & Vasconcelos 1999). Las hormigas se consideran como forrajeadoras de punto central; son los nidos los que representan una estructura central persistente en el tiempo, donde se encuentran la reina, el desarrollo de las crías, se almacena el alimento y se intercambia alimento entre las obreras que forrajean (Blüthgen & Feldhaar 2010). La selección de los sitios de nidificación está controlada por varios factores bióticos y abióticos; especialmente: temperatura, sombra, textura del suelo, humedad, altitud (Lach *et al.* 2010), disponibilidad de alimento (Lach *et al.* 2010), e interacciones intra e inter específicas

(Gordon & Kulig 1996; Gordon & Wagner 1997). Por ello, es interesante conocer cómo el proceso de fragmentación del bosque a distintas escalas afecta no sólo a las hormigas obreras que forrajean activamente en la superficie sino que también a los nidos de éstas.

Un punto clave en muchos de estos trabajos realizados con hormigas es el tipo de técnica utilizada para la colecta de las especies que mejor se ajuste al sitio de estudio seleccionado, que contemple la diversidad de hábitos de las especies y que permita responder las hipótesis planteadas de manera adecuada (Agosti & Alonso 2000; Underwood & Fisher 2006). Como cada tipo de técnica posee sus limitaciones, en diversos trabajos con este tipo de insectos se ha propuesto la utilización de técnicas complementarias (Agosti & Alonso 2000; Delabie *et al.* 2000; King & Porter 2005; Lach *et al.* 2010). Existen diversos tipos de técnicas, pero una de las que han sido más ampliamente utilizadas para coleccionar estos insectos son las trampas de caída (Lach *et al.* 2010); otra de las técnicas que aunque no ha sido tan utilizada como la anterior se ha visto que resulta efectiva en muchos casos, son las colectas manuales en un área determinada (Gotelli *et al.* 2011); mientras que una de ellas (colectas manuales) involucra la participación activa del observador, la otra no (trampas de caída) (Bestelmeyer *et al.* 2000).

Los cambios producidos como consecuencia del proceso de fragmentación pueden no sólo afectar los componentes composicionales y estructurales de la biodiversidad en relación a las hormigas, como los mencionados anteriormente, sino que pueden producir cambios en el componente funcional de la biodiversidad, afectando la estructura, la persistencia y la intensidad de las interacciones entre las especies (Fortuna & Bascompte 2006; Hagen *et al.* 2012). Las hormigas establecen una diversidad de interacciones con las plantas, entre ellas interacciones con plantas que poseen nectarios extraflorales, de los cuales las hormigas muchas veces obtienen alimento (néctar) a cambio de brindar protección a la planta frente al ataque de insectos herbívoros (Rico-gray & Oliveira 2007). Tanto este tipo de interacciones, como otras que las hormigas establecen con las plantas pueden verse afectadas por los procesos relacionados a la fragmentación del bosque. Así, por ejemplo, Evans *et al.* (2013) estudiando una interacción entre plantas, áfidos y hormigas, hallaron que el efecto borde puede afectar no sólo el nivel de herbivoría (mediante un aumento en la abundancia de herbívoros), sino también el grado de protección que las hormigas brindan a las plantas. Por otro lado, estos cambios que ocurren a escala de paisaje también pueden afectar los procesos relacionados a la dispersión de semillas, como por ejemplo, Chistianini &

Oliveira (2012) encontraron que el efecto borde afecta la dispersión de semillas en un arbusto cuya dispersión secundaria es realizada por hormigas, lo que podría modificar el ensamble de plantas. Bieber *et al.* (2014) hallaron que el grado de conservación del bosque (Cerrado brasileiro) afectó negativamente las interacciones entre los frutos carnosos que se hallan en el suelo y las hormigas que los dispersan.

Desde un punto de vista antropocéntrico, el componente funcional de la biodiversidad está relacionado con los servicios ecosistémicos que los seres humanos podemos obtener de la naturaleza; es decir, los cambios en este componente de la biodiversidad no sólo revisten importancia porque se pueden producir alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas (Hagen *et al.* 2012) sino que también estas alteraciones pueden producir cambios en los beneficios que los seres humanos obtenemos de los ecosistemas (Hagen *et al.* 2012). Así, por ejemplo, Pacheco (2011) halló que la conversión de bosques en agro-ecosistemas disminuye la diversidad total de hormigas y con ello la diversidad de hormigas potencialmente predadoras y que, además, la tasa de predación por hormigas en el subsuelo de los remanentes de bosque duplicó a la tasa de predación en los monocultivos. Jordani *et al.* (2015) también encontraron que la predación, utilizando un modelo de insecto artificial, por enemigos naturales (entre ellos aves y hormigas) disminuyó con la disminución en el tamaño de los remanentes de bosque.

En América Latina y en Argentina en particular, asistimos a un severo proceso de reprimarización de las economías, es decir a economías basadas en la exportación de productos primarios de la naturaleza como alimentos o minerales (Massuh 2012). En Argentina estos productos primarios alimenticios lo constituyen principalmente la soja, que es exportada en forma de materias primas a granel a otros países del mundo, principalmente China (Massuh 2012, Cáceres 2015), y que resultan un negocio especulativo para los capitales internacionales ("*commodities*"). Como consecuencia, grandes áreas que antes se encontraban cubiertas con bosques nativos en diferentes regiones del país, hoy se encuentran sustituidas por monocultivos, principalmente de soja (Gasparri & Grau 2009; Cáceres 2015). En algunos casos, han quedado embebidos en esta matriz mono-específica de soja fragmentos de bosque nativo de diferente tamaño. El Chaco semiárido es una de las regiones más amenazadas en Argentina por el avance de la frontera agropecuaria y su consecuente deforestación. Dentro de esta región se encuentra el sistema de Bosque Chaqueño de Córdoba. Este ecosistema está actualmente reducido a fragmentos de distinto

tamaño como consecuencia de perturbaciones ocurridas desde el siglo pasado (Cabido *et al.* 1991) y con mayor intensidad durante los últimos 30 años (Zak *et al.* 2004).

Desde hace más de 10 años se están realizando estudios sobre la biología y ecología de las especies nativas del Bosque Chaqueño. Muchos de los estudios se han realizado estudiando los efectos de la fragmentación del bosque en las plantas nativas y sus polinizadores, en los cuales se han observado efectos negativos tanto en los polinizadores como en la reproducción de las plantas y además un empobrecimiento en la comunidad de plantas a medida que disminuye el área de los fragmentos de bosque (Ashworth *et al.* 2004; Aguilar *et al.* 2006; Cagnolo *et al.* 2006). También se ha observado que la herbivoría por insectos minadores de hojas y la tasa de parasitismo por sus parasitoides disminuyeron con el área de los fragmentos de bosque, y a su vez estas respuestas fueron distintas entre borde e interior de los fragmentos de bosque (Valladares *et al.* 2006; Cagnolo *et al.* 2009). Más aún, se han abordado los efectos de la fragmentación del bosque, considerando los efectos del área de los fragmentos y el efecto borde, en los insectos herbívoros y el proceso de herbivoría, en el cual se han observado diferencias entre borde e interior según el gremio de insectos (Rosetti *et al.* 2014). Además, se ha estudiado el efecto del área de los fragmentos de bosque en el proceso de descomposición y su relación con los insectos, pero no se han hallado patrones consistentes (Moreno *et al.* 2011). Así como también se han analizado los efectos del área en aves (Díaz-Vélez *et al.* 2015) y en hongos micorrízicos arbusculares (Grilli *et al.* 2012). Los trabajos descriptos previamente han sido realizados a escala de un paisaje, analizando principalmente los efectos del área de los fragmentos y en algunos el efecto borde; más recientemente es que se ha comenzado a analizar los efectos en la diversidad de enemigos naturales a otras escalas espaciales (González *et al.* 2015).

Más recientemente, se ha comenzado a analizar los efectos de la fragmentación sobre los ensambles de hormigas cortadoras de hojas y acarreadoras de semillas (Barrera *et al.* 2015; Pol & Galetto, datos no publicados). Sin embargo, se cuenta con poca información sobre las comunidades de hormigas epigeas en su conjunto a escala de paisaje, y como el proceso de fragmentación del bosque a distintas escalas, considerando en conjunto el área de los fragmentos remanentes, el efecto borde y el reemplazo por otros usos de la tierra afectan a los diferentes atributos de la biodiversidad de hormigas: composicionales, estructurales y funcionales.

### **Objetivo General**

El objetivo general de este trabajo es estudiar los cambios por el proceso de fragmentación del Bosque en la composición, riqueza y abundancia de hormigas epigeas, evaluando tanto las especies que forrajean activamente en la superficie como los nidos conspicuos de hormigas, en dos paisajes de Bosque Chaqueño. Además, se pretende poner a prueba si dos de las técnicas más ampliamente utilizadas para coleccionar hormigas (trampas de caída y colectas manuales) son igualmente efectivas para comparar estas comunidades de hormigas entre sitios fragmentados. Por último, se pretende evaluar que ocurre con las interacciones entre hormigas y plantas con nectarios extraflorales del género *Croton* considerando la fragmentación *per se* y el efecto borde en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño (Córdoba, Argentina).

### **Objetivos Específicos**

- 1) Evaluar la efectividad de dos técnicas de muestreo para hormigas epigeas (trampas de caída y colectas manuales), abarcando un gradiente de micrositios (matriz, borde e interior del bosque) en paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño (Capítulo 3).
- 2) Determinar la abundancia, diversidad y composición de especies de hormigas epigeas en dos paisajes fragmentados de Bosque Chaqueño, abarcando ambientes con distintos niveles de fragmentación (fragmentos de bosque de distinto tamaño) y micrositios (matriz, borde e interior del bosque) (Capítulo 4).
- 3) Determinar si la densidad de nidos de las especies de hormigas más conspicuas varía entre la matriz, borde e interior de los fragmentos de bosque y entre fragmentos de distinto tamaño en dos paisajes fragmentados de Bosque Chaqueño (Capítulo 5).
- 4) Evaluar si el proceso de fragmentación (tamaño del fragmento) y el efecto borde afectan la interacción entre *Croton lachnostachyus* y las hormigas que visitan sus nectarios extraflorales (NEFs) (Capítulo 6).

### **Hipótesis general de trabajo**

La fragmentación del Bosque Chaqueño a distintas escalas y el reemplazo del bosque nativo por nuevos usos de la tierra (monocultivos) producen importantes modificaciones en las condiciones microclimáticas (temperatura y humedad) y en la disponibilidad de sitios de alimentación y nidificación lo que genera cambios en la composición, riqueza y abundancia de las especies de la

comunidad de hormigas epigeas (Fig. 1). Se espera que la riqueza y la abundancia de las diferentes especies, tanto de obreras como de nidos conspicuos, se vea negativamente afectada en los ambientes más simplificados, como la matriz de cultivo y los fragmentos de menor tamaño; además también se espera que la composición de especies sea diferente a través de las distintas escalas consideradas (micrositios, fragmentos de distinto tamaño) (Fig. 1). Los cambios en las comunidades de hormigas producidos como consecuencia del proceso de fragmentación producen alteraciones en las interacciones que las hormigas establecen con las plantas, más específicamente entre un arbusto con nectarios extraflorales (*Croton lachnostachyus*) y las hormigas que lo visitan (Fig. 1). Estas hipótesis fueron evaluadas utilizando distintas técnicas de muestreo de hormigas epigeas (trampas de caída y colectas manuales) que dadas sus características, sesgos y supuestos pueden conducir a resultados diferentes.



**Figura 1.** Mapa conceptual de articulación de la presente Tesis. Se muestran las relaciones entre los distintos componentes. La Tesis central del trabajo postula que la fragmentación del bosque a distintas escalas produce cambios en las comunidades de hormigas epigeas, tanto en la composición, como la estructura y la función. Las alteraciones en la composición y estructura son analizadas mediante los patrones de cambio en

el número de especies y abundancia de obreras por especie y los cambios en el número de especies con nidos conspicuos y sus cambios en la densidad. Los cambios en el componente funcional se estudiaron considerando el proceso de interacción que establecen las hormigas con un arbusto, *Croton lachnostachyus*, que posee nectarios extraflorales.



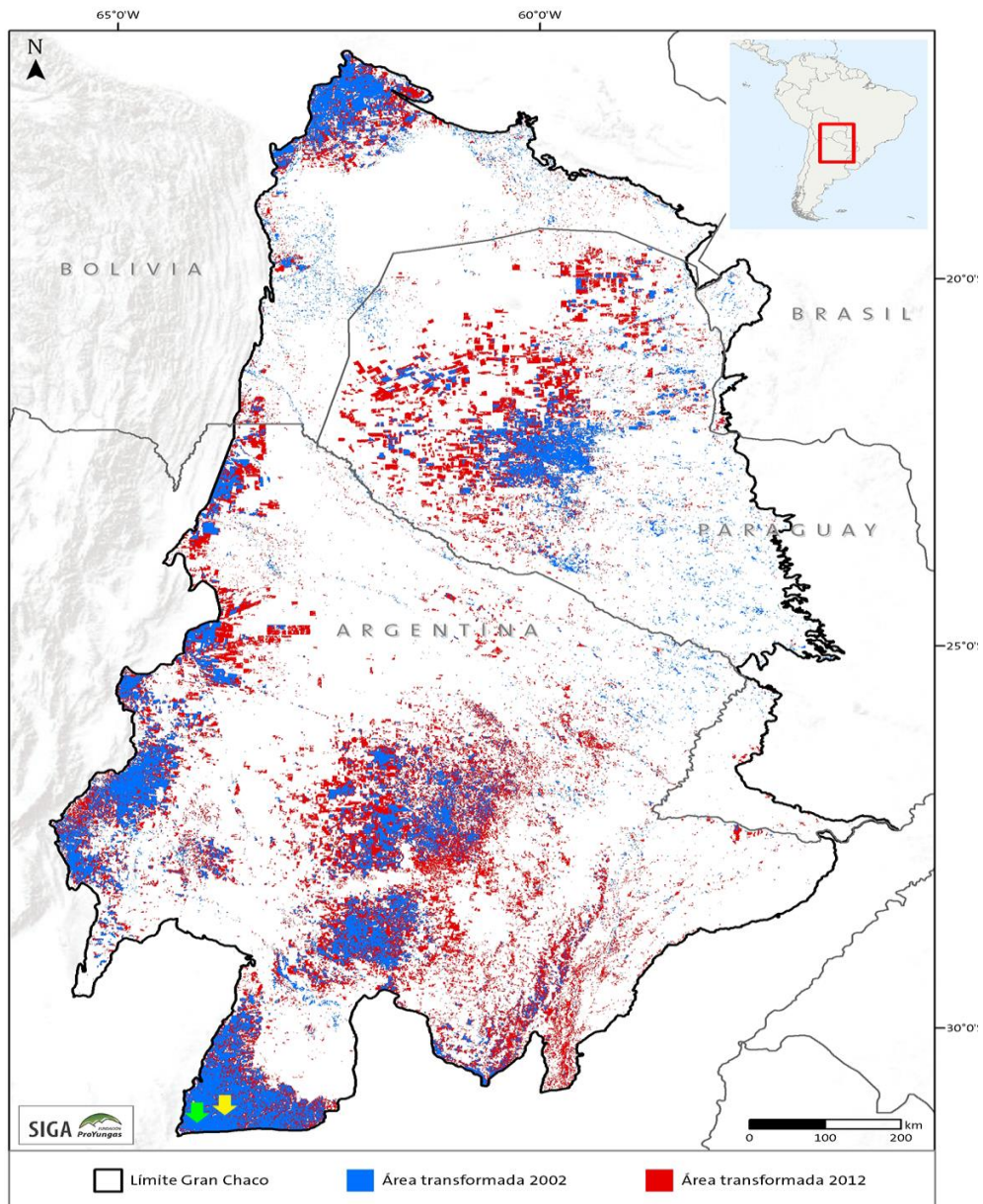
## Capítulo II

### *Actividades y metodología generales*

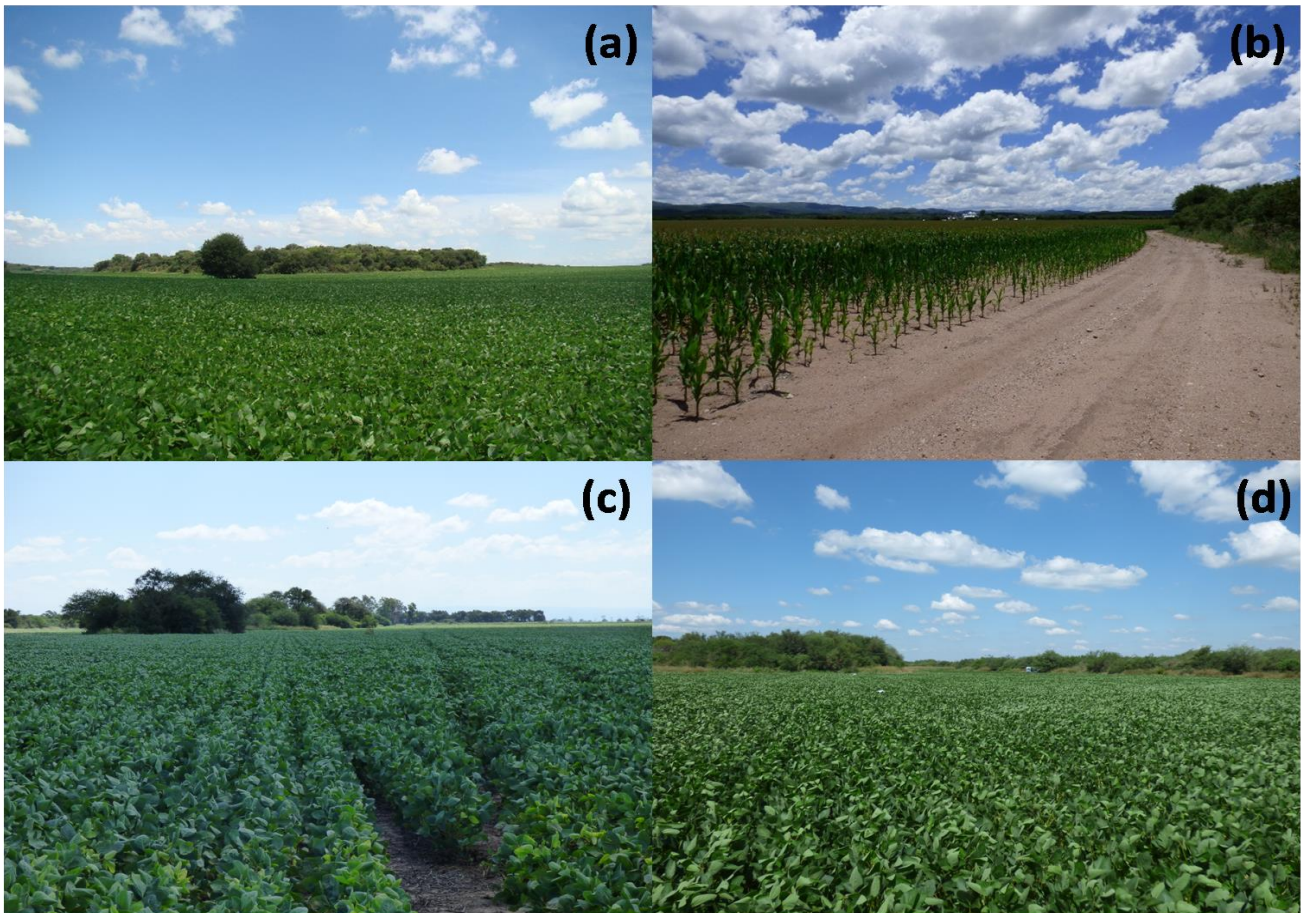
## **Área de estudio**

El Gran Chaco, con más de 1.000.000 km<sup>2</sup> de extensión, es un ecosistema con una alta biodiversidad que se encuentra en varios países de América del Sur como Paraguay, Bolivia, Brasil y Argentina (Morello *et al.* 2005). En Argentina, la región fitogeográfica Chaqueña ocupa parte del norte y centro del país y gran parte de su extensión se encuentra dominada por un bosque xerófilo semi-caducifolio (Torrella & Adámoli 2005); en los últimos años, diversos factores principalmente de origen antrópico, han afectado severamente este ecosistema. El aumento de las precipitaciones en algunas regiones, las nuevas tecnologías como la siembra directa, el desarrollo de nuevas variedades que han permitido la expansión de las zonas de cultivo hacia lugares con distintas condiciones climáticas e incluso un menor uso de herbicidas y el alto precio internacional para los productos de producción primaria, han producido un aumento en la deforestación y fragmentación del bosque (Fig. 1). Todos estos factores han permitido el avance de la frontera agrícola, asociada principalmente para la siembra de soja (Grau *et al.* 2005; Torrella & Adámoli 2005; Massuh 2012; Cáceres 2015). El resultado de este proceso es un mosaico de remantes de bosque nativo inmersos en una matriz de cultivo.

El presente trabajo se realizó en dos paisajes con distinto grado de pérdida y degradación de la vegetación en el centro de Argentina (Córdoba) (Tabla 1). Ambos paisajes se caracterizan por poseer remanentes de Bosque Chaqueño en una matriz de cultivos de soja o maíz en verano, y /o trigo en invierno (Fig. 2) (Grilli *et al.* 2013). La vegetación característica de los fragmentos de bosque es un bosque bajo y abierto, con tres estratos: el arbóreo (8–15 m alto) dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl., *Prosopis* spp., *Zanthoxylum coco* Gillies ex Hook. f. & Arn., *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. & *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl.; el arbustivo (1.5–3 m alto) dominado por *Acacia* spp., *Cestrum parqui* L'Hér., *Lycium cestroides* Schltdl.; y un estrato herbáceo (0–1 m) con hierbas dicotiledóneas, gramíneas, varias enredaderas y bromelias epífitas (Luti *et al.* 1979; Cabido *et al.* 1991).



**Figura 1.** Límites del Gran Chaco en América del Sur y áreas transformadas hasta 2002 (azul) y 2012 (rojo). Los sitios seleccionados para el presente trabajo: en verde (Santo Domingo; paisaje con menor pérdida de vegetación) y amarillo (Tinoco; paisaje con mayor pérdida de vegetación.) Imagen obtenida del Visor del Gran Chaco (<http://visorgranchaco.org/>).



**Figura 2.** Paisajes con menor (a y b) y mayor (c y d) pérdida de vegetación en el verano donde se puede observar la matriz de cultivo de soja (a, c y d) y maíz (b) y los fragmentos de Bosque Chaqueño en Río Ceballos y Tinoco, Córdoba, Argentina.

Uno de los dos paisajes estudiados se encuentra ubicado en la localidad de Tinoco, a 56 km al noreste de la capital de la provincia por la ruta A74 (31°07'S; 63°53'W). En este caso, los fragmentos de bosque se encuentran ubicados dentro de propiedades de tamaño reducido que pertenecen a pequeños productores. El nivel de pérdida de la cobertura boscosa original se estima del 88,6 % (Ernesto Verga, datos no publicados) (Tabla 1). El otro paisaje se encuentra a 30 km hacia el noroeste de Córdoba capital por la ruta provincial E53 cercano a la localidad de Río Ceballos (31°11'S; 64° 17'W). En este paisaje, los fragmentos de bosque se encuentran todos dentro de una única propiedad privada conocida como Estancia Santo Domingo y se estima que ha perdido el 51,4 % de su cobertura boscosa original (Ernesto Verga, datos no publicados). En este caso, la mayoría de los fragmentos se encuentran sobre-elevados sobre afloramientos rocosos, motivo por el cual no han sido deforestados, y presentan un aislamiento promedio de 60 años (Grilli 2012).

**Tabla 1.** Paisajes con distinto grado de pérdida de bosque que han sido seleccionados para el estudio y sus métricas correspondientes en Río Ceballos y Tinoco, Córdoba, Argentina. Se indican los valores de las métricas principales para ambos (menor y mayor pérdida de bosque).

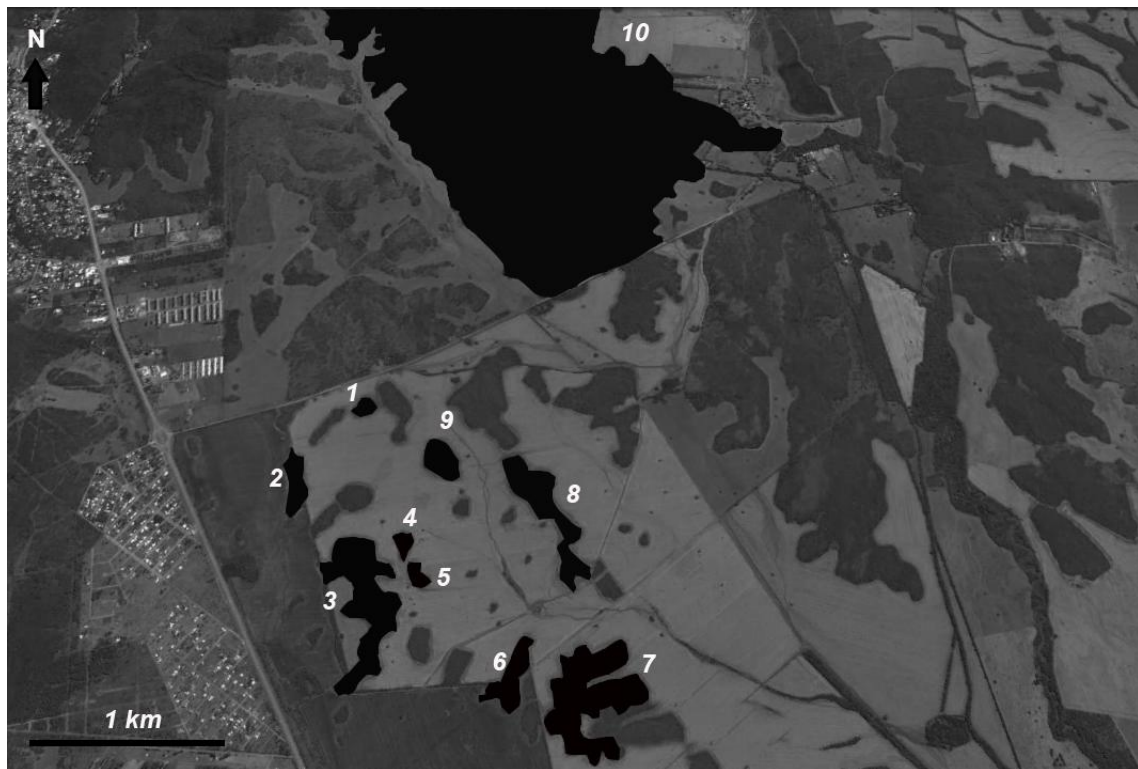
<b>Paisajes</b>	<b>Métricas de los paisajes</b>	<b>Valores</b>
Menor pérdida de bosque	<b>Pérdida de bosque (%)</b>	<b>51,4</b>
<b>SANTO DOMINGO</b>	Número de fragmentos	366
	Área promedio por fragmento (ha.)	19,1
	Perímetro total (m lineales de borde)	484.845,6
	Perímetro promedio (m lineales por fragmento)	1324,7
	Relación perímetro/área	69,3
Mayor pérdida de bosque	<b>Pérdida de bosque (%)</b>	<b>88,6</b>
<b>TINOCO</b>	Número de fragmentos	309
	Área promedio por fragmento (ha.)	5,32
	Perímetro total (m lineales de borde)	233.220
	Perímetro promedio (m lineales por fragmento)	754,8
	Relación perímetro/área	141,8

En el paisaje con menor pérdida de bosque se seleccionaron nueve fragmentos (rango: 1-20 ha) y un remanente de bosque de más de 400 ha, que fue considerado como un fragmento continuo (Tabla 2; Fig. 3). En el paisaje con mayor pérdida de vegetación se seleccionaron seis fragmentos (rango: 1-20 ha) y un remanente de bosque de más de 400 ha, considerado también como un continuo de bosque (Tabla 3; Fig. 4); constituyendo un total de 17 fragmentos distribuidos en dos paisajes. Los fragmentos de bosque se encuentran espacialmente dispersos en un rango altitudinal de entre 500-600 m.s.n.m. La precipitación anual media es de 750 mm y ocurre entre los meses de Octubre y Mayo (Luti *et al.* 1979; Moglia & Giménez 1998).

**Tabla 2.** Fragmentos de bosque seleccionados para el estudio en el paisaje con menor pérdida de bosque en la Estancia Santo Domingo, Río Ceballos, Córdoba, Argentina. Se indica la ubicación, tamaño y categoría en la que los fragmentos fueron clasificados. La distancia promedio se calculó como la media de los tres fragmentos más cercanos.



Fragmento	Tamaño	Latitud	Longitud	Área (ha)	Log área	Dist. Promedio (m)
1	Chico	-31,113833	-64,163178	1,33	0,12	68,66
2	Mediano	-31,11541	-64,164382	3,84	0,58	96,48
3	Grande	-31,121663	-64,162422	16,26	1,21	83,86
4	Chico	-31,121082	-64,161939	1	0	111,76
5	Chico	-31,120514	-64,161965	1,06	0,02	93,62
6	Mediano	-31,122926	-64,155626	4,51	0,65	161,15
7	Grande	-31,208584	-64,261276	18,92	1,28	72,87
8	Grande	-31,120073	-64,154746	13,31	1,12	105,69
9	Mediano	-31,114883	-64,161407	3,58	0,55	158,57
10	Continuo	-31,178603	-64,262068	495,09	2,69	77,96



**Figura 3.** Sitio de estudio en el Bosque Chaqueño del centro de Argentina correspondiente al paisaje con menor pérdida de bosque (78%) ubicado en la Estancia Santo Domingo, Río Ceballos, Córdoba, Argentina. En negro los fragmentos de diferente tamaño y el bosque continuo que fueron seleccionados para el estudio. El número de cada sitio corresponde a: fragmentos pequeños, 1 (C1); 4 (C2); 5 (C3); fragmentos medianos, 9 (M1); 2 (M2); 6 (M3); fragmentos grandes, 8 (G1); 3 (G2); 7 (G3); bosque continuo 10 (CO). Imagen obtenida de Google Earth.

**Tabla 3.** Fragmentos de bosque seleccionados para el estudio en el paisaje con mayor pérdida de bosque, cercanos a la localidad de Tinoco, Córdoba, Argentina. Se indica la ubicación, tamaño y categoría en la que los fragmentos fueron clasificados. La distancia promedio se calculó como la media de los tres fragmentos más cercanos.

Fragmento	Tamaño	Latitud	Longitud	Área (ha)	Log área	Dist. promedio (m)
1	Grande	-31,063371	-63,864289	16,49	1,22	336,38
2	Chico	-31,078853	-63,841135	1,44	0,16	396,76
3	Mediano	-31,04538	-63,502887	14	1,15	377,84
4	Mediano	-31,090048	-63,855389	11,45	1,06	675,42
5	Grande	-31,144301	-63,894155	16,76	1,22	189,69
6	Chico	-31,148121	-63,898266	1,75	0,24	322,48
7	Continuo	-31,108968	-63,867438	830,23	2,92	275,48



**Figura 4.** Sitio de estudio en el Bosque Chaqueño del centro de Argentina correspondiente al paisaje con mayor pérdida de bosque (91%) ubicado en la localidad de Tinoco, Córdoba, Argentina. En negro los fragmentos de diferente tamaño y el bosque continuo que fueron seleccionados para el estudio. El número de cada sitio corresponde a: fragmentos pequeños, 6 (C1); 2 (C2); fragmentos medianos, 3 (M1); 4 (M2); fragmentos grandes, 5 (G1); 1 (G2); bosque continuo 7 (CO). Imagen obtenida de Google Earth.

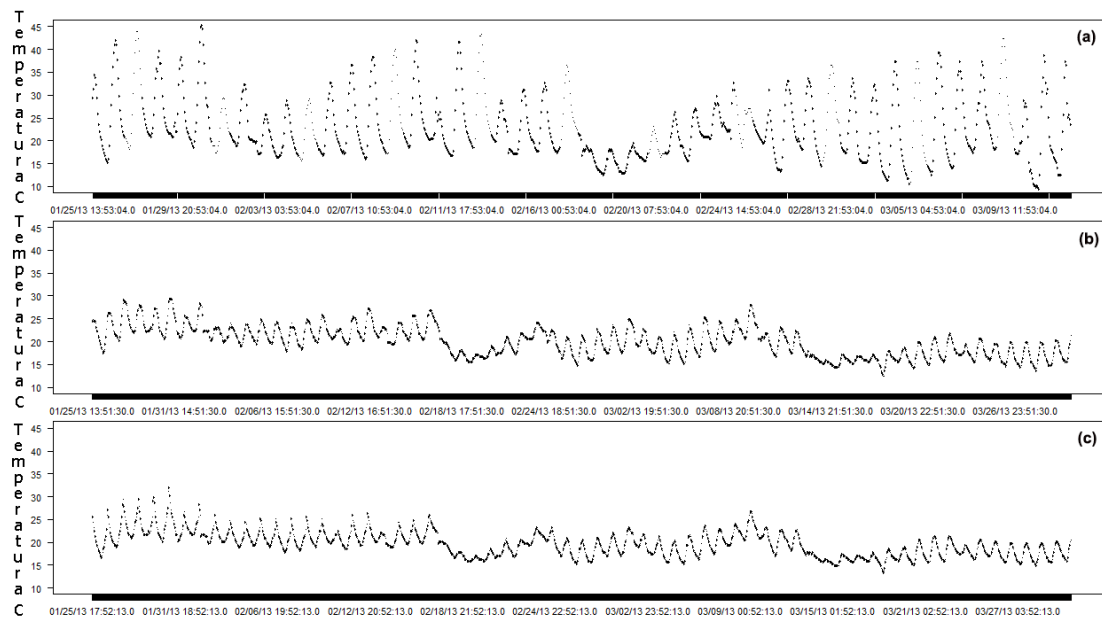
## **Temperatura**

Como se conoce que la temperatura es un importante factor estructurador de las comunidades de hormigas (Hölldobler & Wilson 1990), se colocaron sensores de temperatura (“hobos”) durante períodos prolongados de tiempo. Estos sensores fueron colocados en algunos fragmentos de ambos paisajes en los distintos micrositios (matriz, borde e interior) en que fueron colectadas las hormigas, con el objetivo de realizar una caracterización de la temperatura superficial del suelo.

Entre enero y febrero de 2013 se colocaron hobos en la matriz, borde e interior (escala de micrositio) en algunos fragmentos de ambos paisajes regionales. Los sensores pertenecen a la marca HOBO<sup>®</sup> y el modelo de los mismos fue H08-004-02. Estos sensores fueron programados para registrar la temperatura cada hora desde enero-febrero a marzo-abril del año 2013. Los hobos fueron enterrados a 5 cm de profundidad preferentemente en lugares cercanos a árboles que servían de puntos de referencia y fueron colocados dentro de recipientes plásticos de un tamaño similar a los mismos para evitar que se percutan y se vean afectados por las inclemencias climáticas. La tapa de los mismos fue pegada con poxipol resistente a las altas temperaturas para evitar que se filtre el agua. Los sensores se colocaron en micrositios similares a los que fueron realizadas las colectas de hormigas, las cuales serán descritas posteriormente en este mismo capítulo.

No se registraron diferencias en las temperaturas entre los fragmentos de distinto tamaño; las principales variaciones se registraron a escala de micrositio (matriz, borde e interior); la matriz presentó una gran variación en la temperatura superficial mientras que las temperaturas registradas en el borde e interior fueron similares entre sí y menos variables que en la matriz de cultivo (Fig. 5). Además, las temperaturas máximas y mínimas fueron mayores y menores, respectivamente, en la matriz de cultivo que en los otros dos micrositios (borde e interior).





**Figura 5.** Variaciones en las temperaturas superficiales registradas cada hora en un período de tres meses en: (a) matriz, (b) borde e (c) interior de un fragmento de bosque en el paisaje con mayor pérdida de bosque.

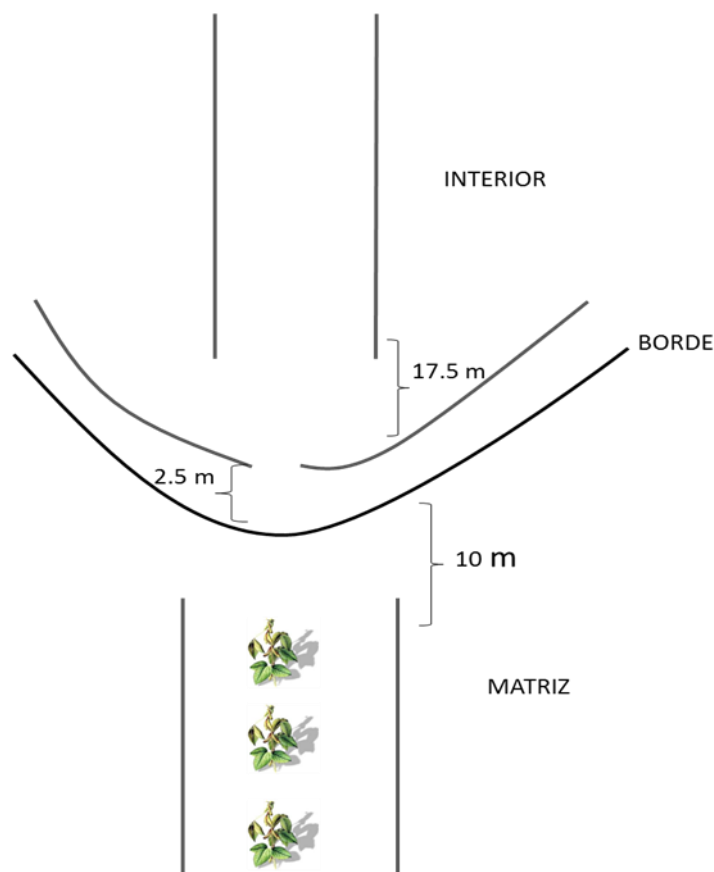
### ***Diseño de muestreo***

Para poner a prueba las hipótesis de la presente Tesis, que contempla el proceso de fragmentación a distintas escalas de análisis, se consideraron dos paisajes regionales con distinto grado de pérdida de la vegetación, tal y como fueron descritos previamente. En el paisaje con menor pérdida de bosque se seleccionaron nueve fragmentos de distinto tamaño y un bosque continuo; en el paisaje con mayor pérdida de bosque fueron seleccionados siete fragmentos de bosque de distinto tamaño y un bosque continuo. A su vez, a una menor escala, en cada uno de los fragmentos fue considerado un gradiente de microsítios: matriz de cultivo adyacente a cada fragmento, borde e interior de los mismos. Este diseño general es el que fue considerado en los Capítulos II, IV y V. El capítulo VI que evalúa la interacción entre las hormigas y los nectarios extraflorales de *Croton lachnostachyus* con un experimento a campo fue realizado en el paisaje con menor pérdida de bosque y contempla los efectos del área de los fragmentos y el efecto borde en dos años consecutivos.

### ***Diversidad de hormigas epigeas en paisajes fragmentados***

La diversidad y composición de hormigas fue evaluada utilizando dos técnicas de muestreo: trampas de caída (pit-fall) y colectas manuales, distribuidas en transectas en los distintos micrositios seleccionados (matriz, borde e interior) en los fragmentos de bosque de distinto tamaño en ambos paisajes.

La escala de micrositio fue diagramada de la siguiente manera: las transectas en la matriz fueron colocadas a >10 m hacia el interior del cultivo desde el borde de los fragmentos (Fig. 6). Las trampas en el borde del fragmento fueron colocadas en transectas paralelas en una franja de 2,5 m de ancho entre el límite de la matriz de cultivo y el interior del bosque (Fig. 6). Las trampas en el interior de los fragmentos fueron colocadas a >20 m del límite entre borde e interior de los fragmentos (Fig. 6). En el caso de las trampas de la matriz y del interior, fueron colocadas perpendiculares a la dirección de las transectas del borde, cuya disposición siguió el contorno de los fragmentos (Fig. 6).



**Figura 6.** Esquema que representa la disposición de las transectas de muestreo en la matriz, borde e interior de un fragmento de Bosque Chaqueño en Córdoba, Argentina.

En cada fragmento, se colocaron 30 trampas de caída, distribuidas cada 10 m a lo largo de 6 transectas dispuestas en el borde, interior y en la matriz adyacente de cada fragmento (dos transectas en cada lugar, tal como fue descrito previamente). Además, en transectas paralelas y separadas por un metro de las trampas de caída, se realizaron colectas manuales de hormigas en cuadratas de 1x1m. Las trampas de caída consistieron en recipientes plásticos de ocho cm de diámetro, diez cm de profundidad y 500 ml de capacidad. Las trampas fueron enterradas al ras del suelo (Fig. 7) y permanecieron tapadas durante el día previo al muestreo, de manera de evitar sesgos asociados a los efectos de la perturbación inicial del sitio de colecta (Bestelmeyer *et al.* 2000). Las trampas fueron llenadas hasta el 25% de su capacidad con propilenglicol al 30% diluido en agua. Se ha observado que el propilenglicol no es tóxico para los animales de gran tamaño, y que tampoco atrae o repele a las hormigas (Adis 1979), por lo tanto se trata de un líquido inocuo que puede utilizarse en este tipo de trampas. También se agregaron unas gotitas de detergente para evitar la tensión superficial y facilitar que los insectos se hundan en el líquido. Las trampas

permanecieron abiertas durante 48 h, transcurrido este período, fueron tapadas y retiradas para ser procesadas en el laboratorio.



**Figura 7.** Trampas de caída colocadas y tapadas (izquierda) y recién extraídas (derecha) en uno de los paisajes regionales seleccionados en Córdoba, Argentina.

Los muestreos manuales consistieron en coleccionar durante 2 min. y con la ayuda de pinzas y un aspersor entomológico todas las hormigas (en su gran mayoría obreras) presentes en cuadratas de 1x1m construidas con tubos de pvc. Al inicio y final de cada muestreo se registró la temperatura superficial del suelo con un termómetro portátil en la matriz, borde e interior de cada fragmento. Esta fue una manera de controlar que todas las colectas fueran realizadas aproximadamente dentro del mismo rango de temperatura y evitar sesgos en este sentido, ya que tal como se mencionó previamente la temperatura es un importante factor estructurador de las comunidades de hormigas (Hölldobler & Wilson 1990). Todas las colectas manuales fueron realizadas por el mismo observador.

Las colectas manuales y con trampas de caída fueron realizadas entre los meses de enero y abril de 2012. Para las colectas manuales se prefirieron días despejados y poco ventosos para evitar un sesgo en relación a la actividad de las hormigas. De las 510 muestras obtenidas a partir de trampas de caída se procesaron (limpiaron y separaron todas las hormigas del resto de los insectos). Sólo algunas trampas fueron destruidas por animales o el paso de máquinas principalmente en la matriz de cultivo y tuvieron que ser descartadas. Las hormigas colectadas fueron montadas e identificadas a nivel de género y especie. Para algunos géneros muy diversos y cuya determinación a nivel de especie es compleja se identificaron a nivel de morfoespecies. Para

los análisis se consideraron los datos obtenidos de las obreras de las diferentes castas colectadas. En cambio, los individuos alados (machos y hembras) fueron montados, pero no fueron considerados en los análisis debido a que para muchos grupos no se cuenta con claves específicas y actualizadas que permita su clasificación. Para las determinaciones se utilizaron claves a nivel de género (Bolton 1994, 2003; Palacio & Fernández 2003) y especie (Gonçalves 1961; Lattke 1995; Longino & Fernández 2007). También se utilizaron catálogos y otros recursos disponibles en la web, como Ant Web ([www.antweb.org](http://www.antweb.org)) y AntCat ([www.antcat.org](http://www.antcat.org)).

Las colecciones se encuentran depositadas en el Instituto Multidisciplinario de Biología vegetal (IMBIV). Veinte individuos del género *Acromyrmex* fueron montados y enviados a Tucumán para su identificación a nivel de especies por la Dra. Fabiana Cuezco; posteriormente estos individuos fueron incorporados a la colección del Instituto Miguel Lillo.

## Capítulo III

*Evaluación de dos técnicas de muestreo para la colecta de hormigas en dos paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño*

## **Introducción**

A escala global, las hormigas son organismos que presentan una amplia distribución y una gran abundancia en diversos ecosistemas. En la actualidad, se estima que existirían más de 25.000 especies, de las cuales sólo se han descrito 12.500 (Hölldobler & Wilson 1990; Lach *et al.* 2010). Además de su abundancia, diversidad y amplia distribución, las hormigas tienen una gran importancia ecológica dado que participan en diversos procesos ecológicos, que van desde la rotación y estructuración de suelos a la dispersión de diferentes especies de plantas (Folgarait 1998; Rico-Gray & Oliveira 2007).

Como consecuencia de su importancia en la dinámica de las comunidades y su amplia distribución, es que las hormigas han sido utilizadas como especies indicadoras (o bio-indicadoras) en diversos ambientes y regiones del mundo (Underwood & Fisher 2006; Lach *et al.* 2010). A partir de los estudios pioneros en Australia (Andersen 1997; Andersen & Majer 2004), el auge de la utilización de estos organismos como bio-indicadores se ha incrementado considerablemente en otras regiones del mundo. En Sudamérica, un trabajo de revisión realizado por Ribas *et al.* (2012) mostró que en Brasil en los últimos 10 años se ha incrementado exponencialmente la utilización de las hormigas como especies indicadoras de estados de sucesión y cambios en los usos de la tierra producidos por los seres humanos. En los últimos años, diversos estudios en Argentina se han enfocado en evaluar el efecto que tienen los cambios en el uso de la tierra en las comunidades de hormigas, principalmente en relación al pastoreo (Bestelmeyer & Wiens 1996; Tadey & Farji-Brener 2007; Calcaterra *et al.* 2010; Cerda *et al.* 2012; Pol *et al.* 2014), la silvicultura (Corley *et al.* 2006) y el fuego (Farji-Brener *et al.* 2002; Sackmann & Farji-Brener 2006; Calcaterra *et al.* 2014). No obstante, en Argentina sólo existe hasta el momento un trabajo que evalúa como el tamaño del fragmento y el efecto borde afectan a las hormigas cortadoras de hojas (Barrera *et al.* 2015), pero no se conoce como afecta el proceso de fragmentación del bosque a la comunidad de hormigas epigeas a diferentes escalas y a las interacciones que las hormigas establecen con otros organismos.

Las hormigas son organismos relativamente fáciles de coleccionar (Agosti & Alonso 2000; Underwood & Fisher 2006), pero debido a la gran diversidad de hábitos, comportamientos y requisitos de hábitat entre especies, es que resulta fundamental evaluar y seleccionar las técnicas

de muestreo más apropiadas para poner a prueba hipótesis en distintos contextos ambientales y escalas que se consideren (Underwood & Fisher 2006). Por ejemplo, si el objetivo es caracterizar la diversidad de especies en un determinado tipo de hábitat, es recomendable utilizar una combinación de técnicas de muestreo (Romero & Jaffe 1989; Bestelmeyer *et al.* 2000; Delabie *et al.* 2000; King & Porter 2005), ya que las hormigas utilizan diferentes micro-hábitats (algunas son hipogeas, es decir que gran parte de su vida ocurre por debajo del nivel del suelo; otras epigeas, la mayor parte de su vida ocurre en el nivel superficial o arbóreas) y la eficacia de las técnicas varía según el tipo de ambiente y la mirmecofauna asociada (Ward 1987; Bestelmeyer *et al.* 2000). De esta manera, se evitan sesgos de muestreo y es posible coleccionar un amplio rango de especies que difieren en el uso del hábitat, comportamiento y estadios de vida (Magurran & McGill 2011).

Las técnicas de muestreo de hormigas pueden dividirse en dos grandes tipos: (a) muestreos pasivos, que incluyen las trampas de caída, cebos y cuadratas, y la obtención de muestras depende de la actividad de las hormigas en las estaciones de muestreo; y (b) muestreos activos, como los muestreos directos, conteos de colonias y muestreos intensivos, los cuales dependen del observador, quién debe buscar y coleccionar las hormigas en el área de estudio (Bestelmeyer *et al.* 2000). Las primeras son fáciles de replicar, mientras que las segundas son más difíciles de replicar con precisión entre observadores diferentes (Bestelmeyer *et al.* 2000).

La trampa de caída es una de las técnicas de colecta más ampliamente utilizadas para estudiar las comunidades de hormigas (Lach *et al.* 2010). Consiste en colocar recipientes enterrados al ras del suelo y coleccionar las hormigas (y otros insectos) que transitan en el suelo y caen en la trampa. Usualmente se utilizan recipientes plásticos que son llenados con una solución acuosa que mata y preserva a las hormigas, pero también pueden colocarse vacías y liberar los especímenes que no son de interés (Bestelmeyer *et al.* 2000). Adicionalmente, pueden utilizarse con cebos (e.g., solución azucarada, atún, galletitas, etc.) para atraer a determinadas especies (Bestelmeyer *et al.* 2000). Estas trampas son fáciles de manipular y replicar, ya que una vez colocadas operan automáticamente y son útiles para muestrear especies de hormigas epigeas (Schlick-Steiner *et al.* 2006; Bestelmeyer *et al.* 2000). Esta técnica, sin embargo, puede presentar una tendencia a representar mejor a las especies más susceptibles de caer en las trampas, por ejemplo, especies epigeas de movimientos rápidos y que son atraídas por el líquido con el que se las llenó (Melbourne 1999; Bestelmeyer *et al.* 2000). No son recomendables para sitios rocosos, con muchas raíces o



pendiente pronunciada, así como tampoco para lugares con asiduo tránsito de personas, animales o máquinas (de Souza *et al.* 2012; Skvarla *et al.* 2014). Una dificultad extra, es que para la identificación de algunos géneros muy abundantes y diversos como *Pheidole* o *Solenopsis* es necesario contar con individuos de distintas castas (e.g., obreras mayores, menores, etc.) y muchas veces este material no cae en las trampas y es necesario realizar colectas adicionales (Bestelmeyer *et al.* 2000).

Por su parte, las colectas manuales en un área fija consisten en registrar y/o coleccionar activamente (usualmente con la ayuda de pinzas y aspersores entomológicos) todas las hormigas presentes en un área determinada (e.g., cuadratas), durante un intervalo fijo de tiempo (Bestelmeyer *et al.* 2000). Esta técnica provee información similar a las trampas de caída (hormigas que forrajean activamente en la superficie), pero no presenta el sesgo asociado a la susceptibilidad que tienen algunas especies a caer o evitar las trampas de caída (Andersen 1991). Sin embargo, esta técnica depende fuertemente de los niveles y patrones de actividad de las especies y de la experiencia y destreza que posea el o los colectores (Bestelmeyer *et al.* 2000). Por ello, es usual que estén más representadas las especies con hábitos diurnos que las nocturnas y es recomendable estandarizar el esfuerzo de muestreo de manera de disminuir el sesgo asociado al colector (Andersen 1997; Bestelmeyer *et al.* 2000). Cabe destacar, que tanto con las trampas de caída como las colectas manuales en cuadratas se colecciona principalmente las hormigas que forrajean o defienden el territorio (i.e., obreras mayores y menores). Dado que la mayoría de los estudios consideran a la colonia (las verdaderas unidades reproductivas y evolutivas en estos insectos eusociales) como la “unidad de muestreo”, extrapolar los resultados de obreras a colonias constituye un desafío no siempre fácil de resolver (Bestelmeyer *et al.* 2000; Gotelli *et al.* 2011; Lach *et al.* 2010).

La efectividad de estas técnicas a la hora de coleccionar la mayor diversidad de especies depende también de las características de los hábitats donde se las utilice. Por ejemplo, en bosques tropicales con gran densidad de hojarasca, es recomendable utilizar una combinación de técnicas, entre ellas algunas muy específicas (e.g., trampas Winkler) que permiten coleccionar una gran diversidad de hormigas pequeñas, poco móviles y que usualmente son difíciles de detectar con trampas de caída o muestreos manuales (Bestelmeyer *et al.* 2000; Delabie *et al.* 2000). Estas últimas, consisten en la colecta de hojarasca en una superficie determinada (usualmente 1 x 1 m),

que luego es colocada es un dispositivo de extracción; en el cual mediante el disturbio o los cambios microclimáticos se produce una migración de las hormigas hacia un receptáculo colector (Bestelmeyer *et al.* 2000). Por otro lado, en ambientes con escasa hojarasca como pastizales, desiertos o tierras cultivadas las trampas de caída y las colectas manuales son ampliamente utilizadas y muy efectivas (Gotelli *et al.* 2011; Tista & Flieder 2011). En ambientes templados, se ha visto que la combinación de trampas de caída ("*pit-falls*") y las colectas manuales resultan efectivas para estudiar la diversidad y composición de especies de hormigas (Groc *et al.* 2007). Tista & Flieder (2011) hallaron que en los hábitats montañosos de Austria, debido a que la densidad de colonias fue menor y a la vez con un menor número de individuos, fue mejor utilizar muestreos de colonias, mientras que en bosques inundables, debido a la mayor densidad de hojarasca, fue mejor la utilización de trampas Winkler; en ambos casos en conjunción con las trampas de caída que fueron consideradas indispensables para representar a la comunidad de hormigas de estos lugares; esto evidencia que según el ambiente en conjunción con la diversidad de hormigas hay técnicas que se vuelven más o menos relevantes.

Muchos trabajos que comparan la efectividad entre distintas técnicas de muestreo se han realizado poniendo a prueba el protocolo ALL (Agosti & Alonso 2000). Este protocolo fue desarrollado en principio para selvas tropicales (Fisher *et al.* 2000), y consiste básicamente en combinar el uso de trampas de caída y trampas Winkler (Agosti & Alonso 2000). Varios trabajos que pusieron a prueba el protocolo ALL encuentran más efectivas a las trampas de caída en ambientes con densidades intermedias de hojarasca (Parr & Shown 2001; King & Porter 2005; Lopes & Vasconcelos 2008; de Souza *et al.* 2012; Menkel & Vatcher 2014). Andersen (1991) comparando las trampas de caída con las de colectas manuales en cuadratas en un ambiente de sabana en Australia no encontró diferencias significativas entre los dos tipos de técnicas. King & Porter (2005) en Estados Unidos hallaron que la combinación de varias técnicas de muestreo, entre ellas cebos, trampas de caída, extracción de hojarasca (embudos de Berlesse) y colectas manuales, fueron mucho más efectivas que cada una por separado en determinar la riqueza y abundancia de la comunidad de hormigas de las tierras altas de Florida. Abril & Gómez (2013), en bosques de pino en la Península Ibérica, hallaron que con las colectas manuales se registraron más especies de hormigas e índices de diversidad más elevados que con las trampas de caída, sugiriendo que para los bosques templados las colectas manuales serían más eficientes, menos laboriosas y además implicaron una menor inversión de tiempo. El objetivo de este capítulo fue comparar la efectividad

de las trampas de caída y las colectas manuales (cuadratas) para caracterizar la diversidad de hormigas en el Bosque Chaqueño de Córdoba. Se evaluó la efectividad en términos del número total de especies, el número de especies únicas detectadas y la complementariedad de ambas técnicas a escala de paisaje y considerando un gradiente de micrositios (matriz de cultivo, borde e interior de bosque).

### ***Hipótesis y predicciones:***

Las técnicas de muestreo de hormigas (trampas de caída y colectas manuales en cuadrados) difieren en las especies que colectan, no sólo por las diferencias intrínsecas entre las especies de hormigas y su susceptibilidad a ser detectadas por cada tipo de trampa sino además por la interacción con los distintos micro-hábitats en que se utilizan. Se espera que la composición y riqueza de especies sea diferente cuando se comparen los dos métodos de colecta, aportando cada método algunas especies exclusivas y así poder caracterizar de manera complementaria la diversidad de hormigas en el sistema de estudio. Además, también se espera que las técnicas de muestreo de hormigas presenten diferencias según la heterogeneidad de los distintos hábitats seleccionados; por ejemplo, se espera que las trampas de caída sean más efectivas en hábitats con mayor heterogeneidad (borde e interior de bosque) y que las colectas manuales sean más efectivas en los ambientes menos heterogéneos, como la matriz de cultivo.

### ***Materiales y métodos***

Para poner a prueba la hipótesis del presente capítulo se seleccionaron dos paisajes con distinto grado de pérdida de bosque. En el paisaje con menor pérdida de vegetación se seleccionaron nueve fragmentos de bosque de distinto tamaño y un bosque continuo. En el paisaje con mayor pérdida de vegetación se seleccionaron seis fragmentos de bosque de distinto tamaño y un bosque continuo (ver Capítulo 2, pág. 19).

En cada uno de los micrositios seleccionados (matriz, borde e interior) de cada fragmento se colocaron 10 trampas de caída distribuidas en 2 transectas de 50 metros, cada una de las muestras estuvieron separadas entre sí por 10 metros. Simultáneamente al menos a 1 metro de las

transectas de las trampas de caída se realizaron colectas manuales de hormigas en cuadrados de 1 x 1 m, durante 2 minutos. Estos muestreos fueron realizados en el verano del año 2012. La descripción detallada de esta metodología puede encontrarse en el Capítulo 2 (ver pág. 19). Las variables que se estimaron a partir de los datos obtenidos con estas técnicas de muestreo fueron: riqueza, abundancia y composición de hormigas epigeas en cada micrositio (matriz de cultivo, borde e interior de bosque), para cada fragmento de bosque y bosque continuo seleccionado en cada uno de los dos paisajes regionales.

### ***Análisis de datos***

Se realizaron curvas de rarefacción por muestra para evaluar la eficiencia del muestreo realizado con ambos tipos de técnicas. Estas curvas se realizaron con el total de muestras para ambas técnicas en los dos paisajes seleccionados, para todos los fragmentos de cada uno de los paisajes y también, comparando los tres tipos de micrositios (matriz de cultivo, borde e interior de bosque). Las curvas de rarefacción por muestra preservan la estructura espacial de los datos, los cuales pueden reflejar procesos como agregación o segregación espacial, tanto dentro como entre especies (Magurran & McGill 2011). Las curvas se realizaron con la función `speccacum()` del paquete `vegan` (Oksanen *et al.* 2013).

Además, se realizaron diagramas de Venn para representar gráficamente las especies exclusivas y compartidas entre los dos métodos de colecta de hormigas en las distintas escalas espaciales consideradas. Se comparó el número de especies detectadas con cada técnica, mediante un Modelo Linear Generalizado (GLM) de un factor (método de colecta con dos niveles: colectas manuales y trampas de caída). Al tratarse de una variable respuesta de conteos la distribución utilizada fue Poisson. Como variable respuesta se utilizó la riqueza de especies obtenida con cada técnica de muestreo.

Para calcular la abundancia de las especies por sitio, se estimó la abundancia de cada especie como el número de ocurrencias por sitio en las 10 trampas de caída y las 10 colectas manuales por separado (Longino *et al.* 2002). Debido a la biología de las especies de hormigas, el conteo directo del número de obreras puede conducir a una sobreestimación de la abundancia, por

ello se recurrió al número de ocurrencias de cada especie en 10 muestras para estimar la abundancia (Gotelli *et al.* 2011), tanto en las trampas de caída como en los muestreos manuales en las cuadratas.

Con las abundancias por especie en cada una de las transectas de cada uno de los micrositios para cada tipo de técnica de muestreo se calculó el índice de similaridad de Jaccard (Jaccard 1908). Los resultados se utilizaron para construir dendrogramas de similaridad para analizar el agrupamiento de las muestras obtenidas en los distintos micrositios (matriz, borde e interior) utilizando cada una de las técnicas de muestreo por separado (trampas de caída o colectas manuales) o la combinación de ambas. Para realizar estos dendrogramas se utilizaron las funciones `vegdist ()` y `hclust ()` del paquete `vegan` (Oksanen *et al.* 2013). Posteriormente con la función `cophenetic ()` se calculó la disimilaridad estimada de cada árbol para todos los pares de puntos. Esta función establece una correlación entre la disimilaridad original y la disimilaridad estimada a partir del árbol. Todos los análisis de datos y los gráficos fueron realizados en R (R CoreTeam 2013).

## Resultados

Con ambas técnicas de muestreo se colectaron un total de 9164 individuos correspondientes a 26 géneros y 66 especies de hormigas. Los individuos colectados fueron en su totalidad obreras mayores y menores. La subfamilia más representada fue Myrmicinae, con 37 especies, seguida por Formicinae con 11 especies. Luego la familia Dolichoderinae con 7 especies, 4 Dorylinae, 3 Ectatomminae, 3 Pseudomyrmecinae, 1 Ponerinae. Con las trampas de caída se colectaron 64 especies correspondientes a 26 géneros, mientras que con las colectas manuales se colectaron 51 especies correspondientes a 22 géneros (Tabla 1). El género más representado con ambas técnicas fue *Pheidole*, con 10 especies (Tabla 1).

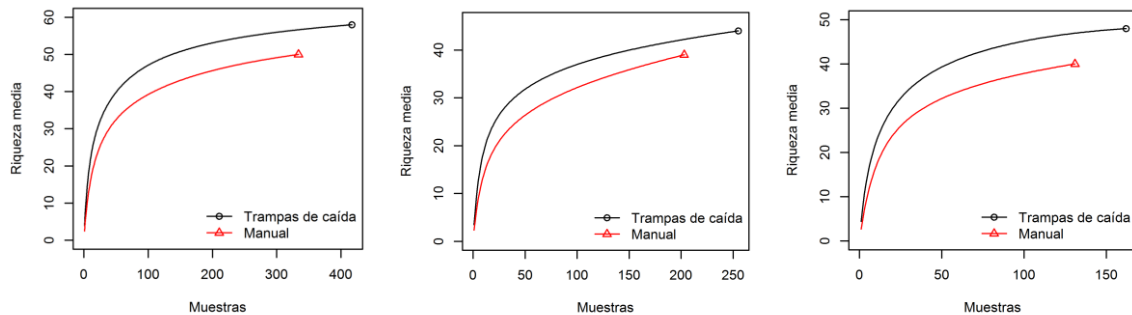
**Tabla 1.** Número total de especies por género de hormigas colectadas con las trampas de caída (CA) y colectas manuales (MA) en los paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina.

Género	Trampas de caída (CA)	Colectas manuales (MA)	Total
<i>Acromyrmex</i>	3	3	3

<i>Apterostigma</i>	1	1	1
<i>Brachymyrmex</i>	2	2	2
<i>Camponotus</i>	7	6	7
<i>Cephalotes</i>	2	2	2
<i>Crematogaster</i>	3	3	3
<i>Cyphomyrmex</i>	3	1	3
<i>Dorymyrmex</i>	4	4	4
<i>Ectatomma</i>	1	1	1
<i>Forelius</i>	1	1	1
<i>Gnamptogenys</i>	2	2	2
<i>Hypoponera</i>	1	1	1
<i>Linepithema</i>	2	2	2
<i>Myrmelachista</i>	1	0	1
<i>Neivamyrmex</i>	4	1	4
<i>Nesomyrmex</i>	1	0	1
<i>Nylanderia</i>	1	1	1
<i>Oxyepoecus</i>	2	0	2
<i>Pheidole</i>	10	10	11
<i>Pogonomyrmex</i>	2	1	2
<i>Pseudomyrmex</i>	2	2	3
<i>Rogeria</i>	1	0	1
<i>Solenopsis</i>	3	3	3
<i>Strumigenys</i>	1	1	1
<i>Trachymyrmex</i>	2	1	2
<i>Wasmannia</i>	2	2	2
<b>Total</b>	<b>64</b>	<b>51</b>	<b>66</b>

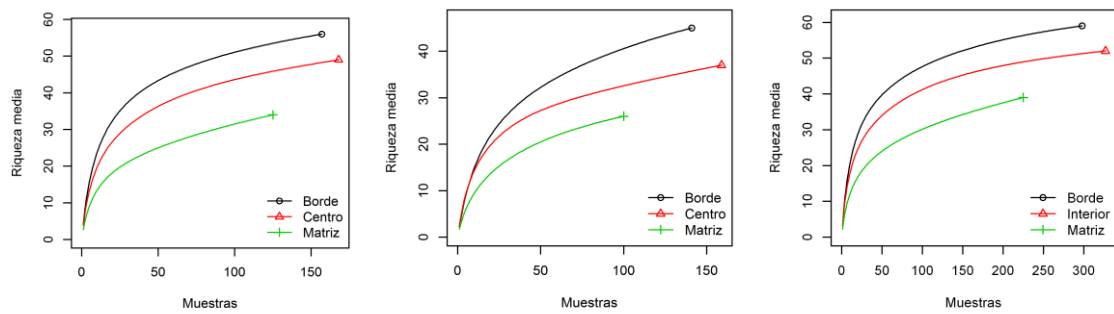
Las curvas de rarefacción obtenidas a partir del total de muestras de las colectas manuales y trampas de caída indican que el muestreo fue eficiente para representar a la comunidad de hormigas epigeas en los dos paisajes, aunque no se alcanzó la asíntota con ninguna de ellas (Fig. 1a). Cuando se compara un determinado número de muestras acumuladas (por ejemplo, >100), la eficiencia es levemente mayor con las trampas de caída (Fig. 1a, b y c) ya que tiende a la asíntota más rápidamente (es decir, con un menor número de muestras acumuladas) y esto es más evidente

en el paisaje con mayor pérdida de bosque (Fig. 1c) en comparación con el paisaje con menor pérdida de bosque (Fig. 1b).



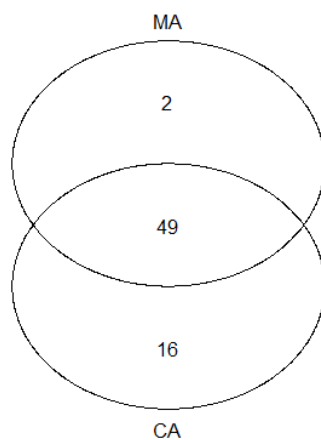
**Figura 1.** Curvas de rarefacción para la riqueza de hormigas obtenidas a partir del muestreo utilizando trampas de caída y colectas manuales en los paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina. (a) Para el total de muestras de ambos paisajes (menor y mayor pérdida de bosque); (b) para las muestras del paisaje con menor pérdida de bosque; (c) para las muestras del paisaje con mayor pérdida de bosque.

Cuando se realizaron curvas de rarefacción considerando el gradiente de micrositio (matriz de cultivo, borde e interior del bosque), se observa que las curvas obtenidas a partir de ambas técnicas combinadas (trampas de caída y colectas manuales) (Fig. 2c) estuvieron más cerca de alcanzar la asíntota que las curvas obtenidas a partir de cada técnica por separado, aunque éstas fueron muy similares a las curvas obtenidas a partir de las trampas de caída (Fig. 2a). Las curvas obtenidas a partir de las colectas manuales (Fig. 2b) fueron las más diferentes del resto. En ninguno de los tres micrositios se alcanzó una asíntota, pero esto fue aún más evidente en la matriz y el borde de los fragmentos, mientras que el interior de los fragmentos se estuvo más cerca de alcanzar una asíntota a través de las trampas de caída o bien combinando las muestras de ambas técnicas (Fig. 2a, b y c).



**Figura 2.** Curvas de rarefacción para la riqueza de hormigas obtenidas a partir del muestreo en distintos micrositios (matriz de cultivo, borde e interior del bosque) y utilizando distintas técnicas de muestreo para los paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina. (a) trampas de caída; (b) colectas manuales; (c) para el total de muestras obtenidas con ambas técnicas de colecta (trampas de caída y colectas manuales).

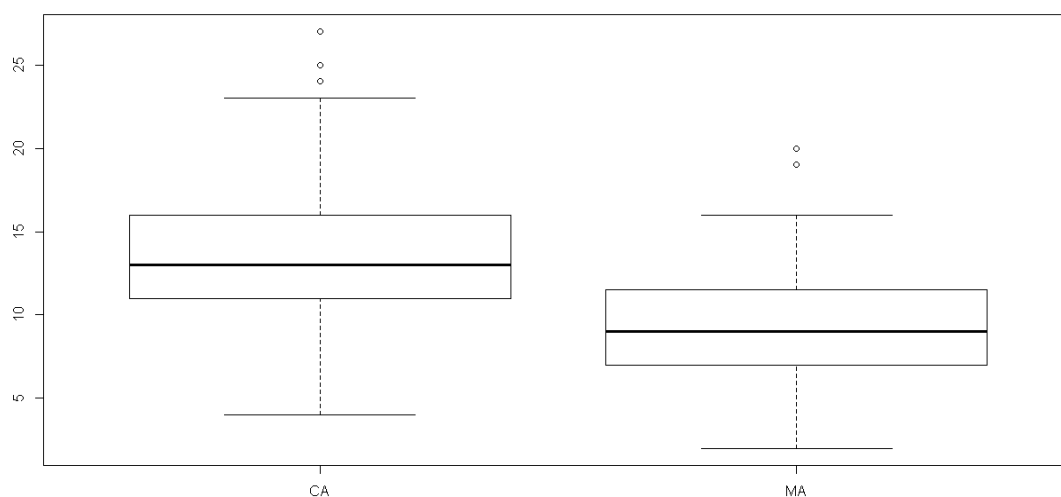
El diagrama de Venn muestra que se colectaron más especies de hormigas con las trampas de caída (Fig. 3). Además, con esta técnica se colectaron 16 especies que no fueron detectadas con las colectas manuales, entre ellas, especies de algunos géneros exclusivos como *Nesomyrmex*, *Rogeria* y *Oxyepoecus*; y dos especies del género *Cyphomyrmex* (Tabla 1). Por su parte, con las colectas manuales se colectaron dos especies que no fueron registradas con las trampas de caída (i.e., *Pheidole* sp. 2 y *Pseudomyrmex denticollis*) (Tabla 1., Fig. 3). Los dos tipos de colectas compartieron un total de 49 especies de hormigas (Fig. 3).





**Figura 3.** Diagrama de Venn que muestra el total de especies de hormigas exclusivas y compartidas entre los dos tipos de colecta (CA: trampas de caída y MA: colectas manuales) realizadas en paisajes fragmentados de Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina.

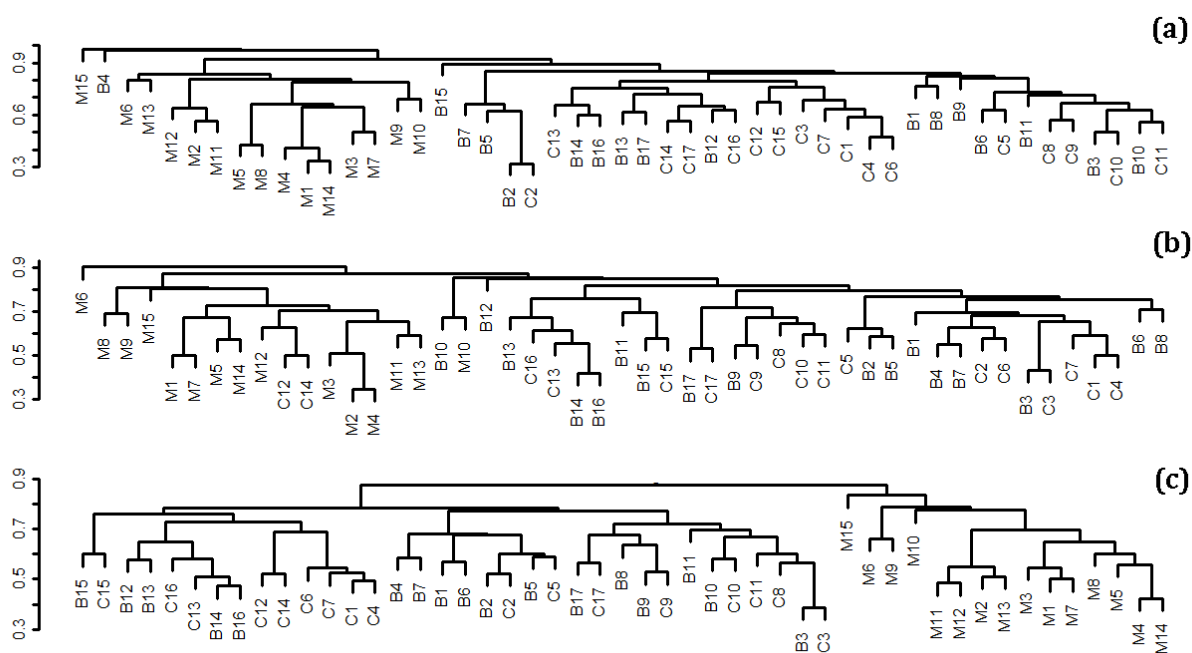
El análisis de datos (GLM: Modelo Linear Generalizado) mostró que cuando se compara la riqueza total de especies de hormigas obtenida por cada tipo de técnica de muestreo fue significativamente diferente ( $t = -5,2991$ ;  $p = 6,954 \times 10^{-7}$ ). En promedio, se encontraron más especies de hormigas por muestra con las trampas de caída que con las colectas manuales (Fig. 4).



**Figura 4.** Gráfico de cajas que muestra la riqueza de especies de hormigas por muestra entre las trampas de caída (CA) y las colectas manuales (MA) colectadas en paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina.

Los dendrogramas realizados para analizar el agrupamiento de las muestras obtenidas en el gradiente de micrositios (matriz de cultivo, interior y borde de bosques) y para cada tipo de técnica de muestreo o la combinación de ambas mostraron resultados muy similares (Fig. 5). Así lo indican también los valores obtenidos con la función de disimilaridad, para las colectas manuales (0,82) (Fig. 5a), las trampas de caída (0,76) (Fig. 5b) o la combinación de ambas (0,80) (Fig. 5c). El patrón claro que indican los tres dendrogramas es que hay diferencias bien marcadas en la composición de especies entre las muestras obtenidas en la matriz de aquellas obtenidas en el borde e interior de los fragmentos; además, no habría diferencias en la composición de especies de hormigas entre las

muestras obtenidas en el borde e interior del bosque, y que ambas técnicas por separado o en combinación fueron efectivas en la detección de este marcado patrón en la composición de especies por muestra entre micrositios (Fig. 5). Pero, cuando se observa detalladamente se ve que dos muestras en el dendrograma de las colectas manuales (M15 y B4) aparecen bastante separadas (Fig. 5a); en el dendrograma de las trampas de caída (Fig. 5b) dos muestras que son de interior (C12 y C14) aparecen en medio de las muestras de la matriz y una de las muestras de la matriz (M10) sale mezclada con las muestras de borde e interior. Estas últimas muestras que aparecen en posiciones distintas cuando se consideran los dendrogramas de cada técnica por separado, aparecen mejor representadas en el dendrograma que combina ambas técnicas (trampas de caída y colectas manuales) (Fig. 5c). En este último dendrograma (Fig. 5c) se ven mejor representados los cambios en la composición de especies, con las trampas de la matriz por un lado y las trampas del borde e interior entremezcladas.



**Figura 5.** Dendrogramas obtenidos para analizar el agrupamiento de las muestras de hormigas colectadas en los diferentes micrositios, separando cada una de las técnicas de muestreo o con las muestras a partir de la combinación de ambas. De arriba abajo: (a) muestras obtenidas con colectas manuales, (b) con las trampas de caída, (c) o agrupando las muestras a partir de los datos conjuntos de las trampas de caída y colectas manuales. Cada muestra se indica con un número a posteriori de una letra que indica cada micrositio: matriz (M), borde (B) e interior (C) de los fragmentos de bosque. Distancias =  $1 - \text{Jaccard}$  (Índice de similaridad).

El número total de especies de hormigas por muestra y para cada tipo de micrositio (matriz de cultivo, borde e interior del bosque) evidencia que en algunos casos se colectaron igual número o más especies con las colectas manuales que con las trampas de caída (Tabla 2). En relación a la eficiencia (es decir, frecuencia) con que fue capturada cada especie de hormiga según el tipo de técnica, se observa que determinadas especies fueron capturadas con mayor frecuencia con las trampas de caída en la mayoría de los micrositios en las que estuvieron presentes, como algunas especies de los géneros *Acromyrmex*, *Pheidole*, *Camponotus* (Tabla 3). Las trampas de caída fueron más efectivas para colectar las especies del género *Brachymyrmex* y *Wasmannia* en los tres micrositios (Tabla 3). En cambio, las colectas manuales resultaron más efectivas para detectar especies, como por ejemplo *Camponotus rufipes*, en el borde e interior de los fragmentos (Tabla 3). Algo similar ocurrió con las especies de los géneros *Cephalotes* y *Crematogaster* en las cuales se observó que las colectas manuales fueron iguales o más efectivas que las trampas de caída en el interior de los fragmentos de bosque (Tabla 3). Este mismo patrón fue observado para *Pseudomyrmex pallidus* y *P. denticollis* las cuales fueron más efectivamente colectadas con las colectas manuales tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de bosque (Tabla 3). *Hypoponera* sp. 1 fue también más efectivamente colectada en la matriz de cultivo con las colectas manuales que con las trampas de caída (Tabla 3).

**Tabla 2.** Número total de especies de hormigas colectadas con cada tipo de técnica (colectas manuales y trampas de caída) en cada uno de los micrositios seleccionados (matriz de cultivo, borde e interior del bosque) en cada uno de los fragmentos de Bosque Chaqueño, Córdoba, Argentina. Los valores 1-10 representan los fragmentos seleccionados en el paisaje con menor pérdida de bosque y los valores 11-17 representan los fragmentos seleccionados en el paisaje con mayor pérdida de bosque. En negrita se indican los micrositios en que fueron registrados igual número o más especies a través de colectas manuales que con trampas de caída. Las x representan dos sitios con matrices más heterogéneas que debieron ser eliminados de los análisis de datos por presentar importantes diferencias con el resto de los sitios de matriz de cultivo.

<i>Fragmentos</i>	<i>MANUAL</i>			<i>CAÍDA</i>		
	<i>MATRIZ</i>	<i>BORDE</i>	<i>INTERIOR</i>	<i>MATRIZ</i>	<i>BORDE</i>	<i>INTERIOR</i>
<b>1</b>	3	6	12	9	19	17
<b>2</b>	8	8	12	9	13	16
<b>3</b>	6	7	9	7	19	17
<b>4</b>	2	2	9	6	16	16
<b>5</b>	3	10	10	9	15	12
<b>6</b>	7	11	11	4	15	16
<b>7</b>	5	13	<b>13</b>	9	16	13
<b>8</b>	3	8	12	6	15	11
<b>9</b>	<b>11</b>	7	10	11	15	11
<b>10</b>	<b>10</b>	9	7	8	14	16
<b>11</b>	x	15	12	x	23	19
<b>12</b>	5	11	<b>11</b>	14	12	11
<b>13</b>	8	9	13	11	21	12
<b>14</b>	4	15	8	12	17	13
<b>15</b>	x	16	20	x	23	27
<b>16</b>	3	10	9	5	14	11
<b>17</b>	2	11	9	16	12	13

**Tabla 3.** Efectividad de las trampas de caída y las colectas manuales para cada especie de hormiga registrada. Se indica el porcentaje en función del total de muestras por tipo de técnica y según la diferencia en función de las colectas manuales para cada micrositio (matriz, borde e interior). Las primeras dos columnas indican el porcentaje del total de muestras por tipo de técnica (colectas manuales o trampas de caída) con el que fue colectado cada especie de hormiga. Las últimas tres columnas representan la diferencia en el número de registros entre las colectas manuales y las trampas de caída por especie de hormiga y por micrositio. Los valores positivos significan que una especie fue colectada más veces con las colectas manuales que las trampas de caída (en negrita) en un determinado micrositio; los valores 0 representan especies que fueron colectadas el mismo número de veces con las trampas de caída que las colectas manuales (en negrita) en un determinado micrositio; los valores negativos significan que las especies han sido colectadas más veces con las trampas de caída que las colectas manuales en un determinado micrositio; A significa que la especie estuvo ausente en un determinado micrositio.

Especies	Frecuencia de colecta en las muestras de cada tipo de técnica (%)		Micrositio (Diferencia)		
	Manual	Caída	Matriz	Borde	Interior
<i>Acromyrmex aspersus</i>	16,33	18,37	A	-2	1
<i>Acromyrmex lundii</i>	34,69	48,98	-1	-3	-3
<i>Acromyrmex striatus</i>	6,12	12,24	-1	-2	0
<i>Apterostigma pilosum</i>	6,12	14,29	-1	-2	-1
<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	26,53	48,98	-2	-2	-7
<i>Brachymyrmex sp. 1</i>	2,04	22,45	-1	-5	-4
<i>Camponotus blandus</i>	10,20	14,29	1	-2	-1
<i>Camponotus bonariensis</i>	4,08	2,04	A	1	0
<i>Camponotus mus</i>	51,02	65,31	-2	-5	0
<i>Camponotus punctulatus</i>	6,12	10,20	A	-2	0
<i>Camponotus rufipes</i>	34,69	22,45	0	2	4
<i>Camponotus sp. 1</i>	0	2,04	A	-1	A
<i>Camponotus substitutus</i>	2,04	8,16	A	-1	-2
<i>Cephalotes sp. 1</i>	6,12	6,12	A	0	0
<i>Cephalotes sp. 2</i>	8,16	2,04	A	1	2
<i>Crematogaster cisplatinalis</i>	48,98	26,53	A	3	8
<i>Crematogaster sp. 1</i>	26,53	26,53	A	-2	2
<i>Crematogaster sp. 2</i>	2,04	2,04	A	A	0
<i>Cyphomyrmex sp. 1</i>	0	6,12	-1	-2	A
<i>Cyphomyrmex sp. 2</i>	4,08	2,04	A	1	0
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	0	2,04	-1	0	A
<i>Dorymyrmex bituber</i>	4,08	10,20	A	0	-3
<i>Dorymyrmex sp. 2</i>	4,08	8,16	-1	-1	A
<i>Dorymyrmex sp. 3</i>	4,08	8,16	0	-2	A
<i>Dorymyrmex thoracicus</i>	6,12	18,37	-3	-3	A
<i>Ectatomma brunneum</i>	2,04	10,20	-2	-2	0
<i>Forelius nigriventris</i>	8,16	26,53	-2	-6	-1
<i>Gnamptogenys sp. 1</i>	18,37	46,94	-4	-3	-7
<i>Gnamptogenys striatula</i>	67,35	69,39	0	1	-2

<i>Hypoponera sp. 1</i>	12,24	6,12	5	-2	A
<i>Linepithema gallardoii</i>	40,82	53,06	-1	-5	0
<i>Linepithema humile</i>	4,08	6,12	1	-1	-1
<i>Myrmelachista sp. 1</i>	0	2,04	A	-1	A
<i>Neivamyrmex sp. 1</i>	2,04	14,29	A	-3	-3
<i>Neivamyrmex sp. 2</i>	0	4,08	A	-1	-1
<i>Neivamyrmex sp. 3</i>	0	2,04	A	A	-1
<i>Neivamyrmex sp. 4</i>	0	2,04	A	-1	A
<i>Nesomyrmex sp. 1</i>	0	4,08	A	-2	A
<i>Nylanderia sp. 1</i>	4,08	8,16	A	-1	-1
<i>Oxyepoecus sp. 1</i>	0	10,20	-1	-2	-2
<i>Oxyepoecus sp. 2</i>	0	12,24	A	-2	-4
<i>Pheidole aberrans obscurifrons</i>	14,29	32,65	-3	-5	-1
<i>Pheidole bruchi</i>	18,37	26,53	-1	1	-4
<i>Pheidole cordyceps</i>	26,53	38,78	-6	-1	1
<i>Pheidole cordyceps 1</i>	38,78	36,73	2	-1	0
<i>Pheidole cordyceps 2</i>	24,49	38,78	-1	-2	-4
<i>Pheidole grupo tristis</i>	61,22	77,55	-1	-5	-2
<i>Pheidole hazenae</i>	26,53	53,06	-5	-3	-5
<i>Pheidole radowskowskii</i>	55,10	75,51	-2	-6	-2
<i>Pheidole sp. 2</i>	2,04	0	1	A	A
<i>Pheidole sp. 11</i>	2,04	2,04	1	-1	A
<i>Pheidole sp. 12</i>	0	6,12	-1	-1	-1
<i>Pogonomyrmex micans</i>	0	2,04	A	A	-1
<i>Pogonomyrmex naegelli</i>	10,20	20,41	-4	0	-1
<i>Pseudomyrmex denticollis</i>	14,29	0	A	3	4
<i>Pseudomyrmex pallidus</i>	24,49	6,12	A	2	7
<i>Pseudomyrmex sp. 1</i>	0	2,04	A	A	-1
<i>Rogeria sp. 1</i>	0	2,04	A	-1	A
<i>Solenopsis invicta</i>	4,08	8,16	A	-1	-1
<i>Solenopsis sp. 1</i>	6,12	73,47	-8	-12	-13
<i>Solenopsis sp. 2</i>	26,53	53,06	-7	-2	-4
<i>Strumigenys sp. 1</i>	2,04	10,20	-1	0	-3

<i>Trachymyrmex sp. 1</i>	0	2,04	-1	A	A
<i>Trachymyrmex sp. 2</i>	2,04	6,12	A	-1	-1
<i>Wasmannia auropunctata</i>	32,65	55,10	-2	-8	-1
<i>Wasmannia sulcaticeps</i>	22,45	44,90	0	-7	-4

## Discusión

Al igual que en otros trabajos (e.g., Longino *et al.* 2002; de Souza *et al.* 2012), las curvas de rarefacción obtenidas con los datos de las dos técnicas de muestreo no llegaron a estabilizarse y alcanzar la asíntota. Esto podría estar relacionado con la presencia de especies raras, que son muy difíciles de detectar aun incrementando considerablemente el esfuerzo de muestreo (Longino *et al.* 2002; Groc *et al.* 2007). En este sentido, un gran número de las especies encontradas (39/51 del total de las especies detectadas con las colectas manuales, 30/64 del total de las especies colectadas con las trampas de caída y 20/66 en combinación de ambas técnicas) fueron detectadas en menos del 10% de las muestras, por lo cual podrían considerarse “raras” (Brandão *et al.* 2008). Existen diversas discusiones en torno a la “raridad” en las comunidades de hormigas (Espadaler & López-Soria 1991; Lessard *et al.* 2007; Brandão *et al.* 2008) en relación a si se trata de artefactos maestres o no; Brandão *et al.* 2008 han sugerido que la “raridad” de muchas especies se debe a que se trata de especies con unos pocos individuos, poco conspicuas o que sea dificultoso colectarlas en el microhábitat adecuado (por ejemplo especies que sean parásitas o aquellas con hábitos hipogeos). Más aún, la falta de inventarios completos en la mayoría de los biomas sugiere que las especies localmente raras pueden ser bastante comunes en los sitios particulares donde se encuentren sus nichos ambientales que permitan satisfacer sus requerimientos y así favorecer su abundancia (Brandão *et al.* 2008). Tal como ocurre para esta región donde fue realizado el estudio (Bosque Chaqueño del centro de Argentina), que aún no cuenta con inventarios completos para la biodiversidad de hormigas, por lo tanto este trabajo también es una contribución importante en ese sentido.

Los resultados obtenidos en el presente capítulo indican que si se quiere caracterizar la comunidad de hormigas epigeas del Bosque Chaqueño, las trampas de caída son más eficientes que las colectas manuales. En particular, con esta técnica se obtuvo un mayor número de especies, un

mayor número de especies exclusivas y se tendió a la asíntota con un menor número de muestras. Sin embargo, si se tiene en cuenta el esfuerzo de campo y posterior esfuerzo de laboratorio que demanda una y otra técnica, las colectas manuales en cuadrados requieren una menor inversión de tiempo a campo y en el laboratorio; una vez que son realizadas las colectas, el observador regresa con las muestras que sólo contienen hormigas, en cambio las trampas de caída además de una gran inversión de tiempo y esfuerzo para su colocación, requieren de un tiempo de llenado y posterior extracción (además del tiempo que permanecen cerradas) y posteriormente tiene que realizarse en el laboratorio la separación de las hormigas del resto de los insectos, hojas, ramas, piedras y/u otros detritos que puedan haber caído en ellas. Por lo tanto en ese sentido, las colectas manuales constituyen una alternativa eficiente en términos de tiempo para realizar un relevamiento rápido de la comunidad de hormigas.

Por otro lado, también resulta evidente que si se quiere caracterizar la comunidad de hormigas solo por la técnica de muestreo manual sería necesario incrementar el número o el tamaño de la cuadratas por sitio, o el tiempo de muestreo por cuadrata. Así, por ejemplo, en el trabajo realizado por Andersen (1991), en el cual hallaron que las colectas manuales eran igual de eficientes que las trampas de caída, se realizaron más colectas en una escala temporal y en distintos momentos del día, incluidas la noche, por lo cual es probable que a diferencia de nuestro trabajo, hayan capturado especies con hábitos nocturnos. En este mismo trabajo (Andersen 1991) cada sitio fue muestreado por al menos cuatro horas en distinto momentos del día y la noche, sería interesante en el sitio de estudio del presente trabajo aumentar el esfuerzo de muestreo y distribuir las colectas manuales en distintos momentos del día (incluyendo la noche) para evaluar si su efectividad aumenta. Aunque no se conoce en profundidad la biología de muchas de las especies colectadas en este estudio, es probable que algunas posean mayor actividad en horas de la noche.

Ahora bien, cuando se evaluó la composición de especies a escala de micrositio con una de las dos técnicas o ambas (trampas de caída y colectas manuales) se representó de manera igualmente efectiva a las diferencias entre matriz, borde e interior; aunque el patrón general de las muestras estuvo mejor representado cuando se combinaron las trampas de caída con las colectas manuales (dendrogramas; Fig. 4). A menor escala se pudo constatar que en muchos casos ambas técnicas fueron importantes e inclusive que en algunos casos las colectas manuales aportaron más especies que las trampas de caída, y también especies con hábitos diferentes.



Se ha visto que las trampas de caída son más eficientes en contextos ambientales donde la densidad de hojarasca es intermedia (e.g., bosques templados), y a medida que aumenta, otro tipo de técnicas como las trampas Winkler funcionan mejor (Fisher 1999; Parr & Shown 2001; Lopes & Vasconcelos 2008; Menkel & Vatcher 2015). Esto podría estar relacionado con que a mayores densidades de hojarasca hay una mayor diversidad de microhábitats disponibles para un mayor número de especies de hormigas, muchas de ellas muy pequeñas, poco móviles y de hábitos más bien hipogeos que son difíciles de detectar con trampas de caída y requieren técnicas de muestreo más específicas (Fellner *et al.* 2009). Nuestros resultados aportan evidencias en este sentido, ya que las trampas de caída fueron más eficientes en contextos ambientales con densidades de hojarasca intermedia, como es el Bosque Chaqueño. Se considera intermedio porque en bosques conservados (similar al grado de conservación de los fragmentos de bosque de este estudio) de una región del Chaco semiárido la profundidad media del mantillo estimada fue de unos 2 cm (Cuchiatti, datos no publicados), mientras que en la selva en Puerto Rico la profundidad media estimada fue de 4,7 cm, con valores máximos de hasta 30 cm (Stewart 1995).

Como fue mencionado previamente, Andersen (1991) obtuvo resultados similares cuando comparó la eficiencia de las trampas de caída con las colectas manuales en cuadrados. Sin embargo, este estudio fue realizado en una sabana de Australia con un baja cobertura en el dosel arbóreo (ca. 20 %), lo cual es muy distinto al ecosistema del Bosque Chaqueño y podría explicar las diferentes tendencias encontradas al comparar técnicas de muestreo de hormigas. En contraposición, Abril & Gómez (2013) en España, hallaron que la técnica más eficiente para representar la diversidad de hormigas fueron las colectas manuales estandarizadas en lugar de las trampas de caída. Las colectas manuales permitieron detectar un mayor número de especies y un mayor índice de diversidad (Abril & Gómez 2013). Sin embargo, este estudio fue realizado en pinares (dominados por sólo dos especies y casi sin arbustos;) con una larga historia de uso, explotación y manejo (Abril & Gómez 2013), un ecosistema muy distinto al Bosque Chaqueño. Es probable entonces que, debido a su larga historia de uso, los pinares de España no posean grandes densidades de hojarasca a diferencia de los que ocurre en los fragmentos de Bosque Chaqueño. Romero & Jaffe (1989) en una sabana en Venezuela encontraron que las colectas manuales fueron más efectivas que las trampas de caída y los muestreos intensivos de hormigas. Pero nuevamente este estudio al igual que el de Andersen (1991) fue realizado en un ambiente de sabana e incluso

como describieron Romero & Jaffe (1989) dos de los ocho sitios seleccionados sufrieron distintos tipos de intervención para el desarrollo de la agricultura. Por lo tanto, es probable que la disminución de la heterogeneidad de los sitios facilite la detección de las especies de hormigas.

En el caso de Tista & Fiedler (2011) en distintos sitios en la regiones montañosas de Austria hallaron que las trampas de caída son indispensables para representar a la comunidades de hormigas de esa región (aunque hubieron cinco especies que nunca fueron registradas por este tipo trampas; 14 % del total de especies registradas), pero que es importante utilizarlas en combinación con otras técnicas cuya eficiencia fue diferente según el tipo de hábitat (colectas manuales, muestreos de colonias o trampas Winkler). La suma de las colectas realizadas con los otros tres tipos de trampas no fueron suficientes para representar de manera completa a las especies colectadas con las trampas de caída; además cuando removieron algunas trampas de caída no hubo grandes cambios en los resultados, pero cuando las removieron totalmente sí y por ello, estos autores (Tista & Fiedler 2011) postularon que son las cualidades específicas de las trampas de caída, y no el número de trampas lo que las hace más efectivas y en particular, que operan durante un mayor intervalo de tiempo y además también están activas durante la noche. Las trampas de caída obtienen información de las especies que forrajean activamente durante el día y la noche (Tavares *et al.* 2008), teniendo en cuenta que estos organismos son muy sensibles a los cambios micro-ambientales (temperatura y humedad); por ejemplo, por la noche la humedad es más alta (de Souza *et al.* 2012) y muchas especies prefieren forrajear cuando la humedad es mayor. Además, en las comunidades de hormigas puede ocurrir segregación temporal para evitar la competencia entre especies (Albrecht & Gotelli 2001), por lo cual es interesante tener una representación de todo el rango horario para ver que especies ocurren en distintos momentos del día. En otro trabajo, que fue realizado en un pinar, una plantación de eucaliptus y un bosque nativo en Brasil en el que fueron utilizadas una diversidad de técnicas (trampas de caída, dos tipos de cebo, redes de barrido, paraguas entomológico y trampas Malaise), hallaron que las trampas de caída colectan un mayor número de especies en total y un mayor número de especies únicas, pero todas las técnicas aportaron especies exclusivas (al menos una) en los tres ambientes seleccionados (Lutinski *et al.* 2013). Estos resultados, en conjunción con los resultados obtenidos en el presente estudio, evidencian la gran eficiencia de las trampas de caída en diversos ambientes, pero la importancia de utilizar técnicas complementarias dado los distintos nichos que ocupan las hormigas (Gotelli *et al.* 2011; Lutinski *et al.* 2013).

Las trampas de caída aportaron un mayor número de especies crípticas o raras, como de los géneros *Rogeria*, *Nesomyrmex*, *Oxyepoecus*, *Neivamyrmex* y *Cyphomyrmex* (Lach *et al.* 2010). Poco se conoce de la biología de las especies de estos géneros, en particular de los primeros dos; *Oxyepoecus* es una especie críptica exclusiva de Sudamérica, con una biología particular ya que viven en nidos de otras especies, como por ejemplo *Pheidole* (Albuquerque & Brandão 2004). El género *Neivamyrmex* incluye especies de hábitos epigeos e hipogeos, comúnmente conocidas como hormigas legionarias que no construyen nidos, sino que sus obreras forman vivacs, y realizan desplazamientos en columnas poco conspicuas debajo de la hojarasca o a nivel del suelo para conseguir su alimento (Rettenmeyer *et al.* 1983; Kaspari & O'Donnell 2003). Se trata de especies bastante pequeñas que no han sido detectadas con las colectas manuales en cuadrados, lo que pone de manifiesto la importancia de las trampas de caída para coleccionar este tipo de especies. En el caso de *Cyphomyrmex* se trata de especies muy pequeñas y con colonias pequeñas también (muchas con menos de 100 individuos) (Adams & Longino 2007), y la mayoría de ellas posee hábitos crípticos (Kempf & Francisco 1965).

En cambio, las colectas manuales aportaron sólo dos especies exclusivas: *Pheidole* sp. 2 y *Pseudomyrmex denticollis*. En el caso de *Pheidole* se trata de un género muy común y abundante en diversos ecosistemas terrestres (Wilson 2003). En cambio, *Pseudomyrmex denticollis* es la única especie de este género que, en vez de nidificar en árboles o arbustos, nidifica en el suelo (Kusnezov 1956). A pesar de este hábito, no fue detectada en las trampas de caída y posiblemente haya sido colectada manualmente sobre la vegetación ya que se trata de especies cazadoras solitarias de movimientos rápidos que capturan sus presas sobre la vegetación (Kusnezov 1956).

Aunque sólo aportaron dos especies exclusivas para la caracterización de la diversidad del Bosque Chaqueño, cuando se observó la efectividad entre métodos de colecta para distintos micrositios, se constató que las colectas manuales fueron importantes al registrar especies de los géneros *Cephalotes*, *Crematogaster* y *Pseudomyrmex* tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de bosque. Las especies del género *Cephalotes*, al igual que la mayoría del género *Crematogaster*, son hormigas arborícolas que se alimentan del néctar de plantas, melaza de áfidos, etc., y son comunes de encontrar en la vegetación (Blüthgen & Feldhaar 2010; Dornhaus & Powell 2010), por lo que no es de extrañar que hayan sido detectadas con los muestreos manuales y no

con las trampas de caída. Cómo también se mencionó previamente las especies del género *Pseudomyrmex* son hormigas cazadoras, de ojos grandes, movimientos muy rápidos y en su gran mayoría son arborícolas (Ward 1990). Curiosamente, la única especie que nidifica en el suelo (*Pseudomyrmex denticollis*) no fue capturada con las trampas de caída (Melbourne 1999).

La detección de un menor número de especies en la matriz de cultivo con ambas técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) evidencia que este micro-hábitat es más homogéneo, tanto en términos estructurales como relación al número de especies de plantas y, además, presenta condiciones climáticas más extremas (Ribas *et al.* 2003; Capítulo 2) que los fragmentos de bosque y por ello seguramente alberga una menor riqueza. En cambio, en los fragmentos de bosque, seguramente la diversidad de especies de plantas, la complejidad estructural y la presencia de hojarasca permitirían que se desarrolle una diversidad de nichos más alta y por lo tanto una mayor riqueza de especies detectadas con ambas técnicas (Lutinski *et al.* 2013).

Los resultados del presente capítulo permiten concluir que la utilización de ambas técnicas de colecta es importante para estudiar las comunidades de hormigas epigeas del Bosque Chaqueño. A escala regional, las trampas de caída fueron más eficientes al registrar un mayor número de especies y de especies exclusivas que las colectas manuales. Por su parte, si bien con las colectas manuales se registraron menos especies a escala de paisaje, a una escala espacial menor y con diferencias según los distintos micrositios considerados, aportaron un mayor número especies con hábitos y comportamientos específicos. Esto sugiere que ambas técnicas brindan información complementaria para el estudio de las comunidades de hormigas epigeas en el Bosque Chaqueño.

## Capítulo IV

*Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en la comunidad de hormigas forrajeras*

## **Introducción**

Los diversos procesos de cambio en el uso de la tierra son responsables de la gran pérdida de biodiversidad a escala global (Haddad *et al.* 2015). Estudios recientes consideran que la mayoría de los bosques remanentes de la tierra (70%) están a menos de 1 km de un cambio abrupto de su fisonomía; es decir, muy cercanos a usos antrópicos de la tierra tales como cultivos o áreas urbanas (Haddad *et al.* 2015). Muchos paisajes a escala global son producto de una combinación de ambientes destinados a diversas actividades humanas y áreas naturales (con distintos niveles de disturbio), es decir, se trata de paisajes bio-culturales (Bridgewater & Arico 2002). La formación de estos paisajes está fuertemente vinculada con la pérdida y fragmentación del bosque (Foley *et al.* 2005), dos procesos de cambio en el uso de la tierra interrelacionados, que tienen diversos efectos en los ecosistemas (Didham *et al.* 2012).

La pérdida y fragmentación del bosque ocurren principalmente por el avance de la frontera agropecuaria sobre la vegetación nativa (Hooke *et al.* 2012). La fragmentación del bosque es el proceso por el cual un hábitat continuo como podría ser la selva amazónica, por ejemplo, se divide generando fragmentos de distinta forma y tamaño (Fahrig 2003). Cuando esto ocurre, hay tres procesos que también acontecen simultáneamente: una reducción en la cobertura original de la vegetación (pérdida de bosque), la subdivisión de la vegetación remanente en fragmentos, remanentes o parches (fragmentación *per se* del bosque), y el reemplazo de la vegetación original por nuevos usos de la tierra (Bennet & Saunders 2010).

Muchos de los estudios iniciales de este complejo marco teórico han sido realizados a escala de fragmento, relacionando la riqueza de especies con el área y el grado de aislamiento de los fragmentos; los factores principales de la teoría de la biogeografía de islas (Mac Arthur & Wilson 1967; Bennet & Saunders 2010), como también fue mencionado previamente (Capítulo 1). En general, la mayoría de los trabajos han sido realizados considerando distintas variables del proceso de fragmentación pero en sólo un paisaje (Fahrig 2003), sin embargo, se ha visto que estos últimos poseen propiedades emergentes diferentes a las de los fragmentos remanentes de bosque (McGarigal & Cushman 2002; Bennet & Saunders 2010). Más aún, se ha observado dentro del marco de la biología de la conservación que, para la toma de decisiones y para poder realizar

inferencias, es importante comparar paisajes que difieran en los patrones de fragmentación y pérdida de vegetación (McGarigal & Cushman 2002; Bennet & Saunders 2010).

Los invertebrados terrestres representan una gran proporción de la biodiversidad en términos del número de especies (Wilson 1987). Muchos de los procesos biológicos críticos para el funcionamiento de los ecosistemas de bosque son mediados por insectos (Wilson 1987). Entre ellos, las hormigas se encuentran entre los organismos que poseen mayor biomasa y diversidad de especies a escala global (Lach *et al.* 2010). Además, los miembros de esta familia de insectos (Formicidae) participan en diversos procesos ecológicos de gran relevancia (Lach *et al.* 2010). Las hormigas establecen diversas interacciones con las plantas tanto mutualistas como antagonistas así, por ejemplo, diversas especies de hormigas son dispersoras de semillas, otras hormigas ofrecen protección frente al ataque de insectos herbívoros, mientras que las hormigas cortadoras de hojas son importantes herbívoros en diversos ecosistemas, entre otros (Rico-Gray & Oliveira 2007).

La pérdida y fragmentación del bosque producen como resultado paisajes con fragmentos de diferentes tamaños aislados entre sí. Este aislamiento puede limitar los procesos de colonización y dispersión de las distintas especies de hormigas, y por lo tanto modificar los patrones de riqueza, composición y abundancia de especies en los remanentes de bosque (Crist 2009; Vasconcelos *et al.* 2006; Leal *et al.* 2012); interactuando de manera sinérgica con los cambios en las condiciones microclimáticas y en la estructura de la vegetación (Saunders *et al.* 1991). A su vez, los fragmentos se encuentran influenciados por el efecto del borde, es decir, del intercambio abrupto en la fisonomía entre los fragmentos de vegetación nativa y los nuevos usos de la tierra de alrededor que, como fue expresado anteriormente puede producir tanto modificaciones abióticas como bióticas (Murcia 1995; Capítulo 1) que pueden afectar a las especies de hormigas y en consecuencia a la comunidad de hormigas epigeas (Golden & Crist 2000; Dauber & Wolters 2004; Crist 2009); estos efectos son aún más marcadas en los fragmentos de menor tamaño, por la mayor relación perímetro-área (Fahrig 2003). A su vez, los cambios en la estructura de la vegetación y los cambios microambientales (temperatura y humedad) en la matriz adyacente (Saunders *et al.* 1991) a los fragmentos de bosque puede también afectar a la comunidad de hormigas (Dauber *et al.* 2003; Crist 2009). La intensidad de los efectos de la matriz depende en gran medida de su composición, se ha visto que matrices más simplificadas producen efectos más severos en las comunidades de hormigas que aquellas más heterogéneas (Perfecto & Vandermeer 2002). También se ha observado

que todas estas modificaciones pueden hacer más susceptibles a las comunidades de hormigas nativas de ser invadidas por especies exóticas (Crist 2009).

En diversos trabajos realizados en regiones tropicales de Brasil se han hallado evidencias de que los diferentes procesos asociados a la fragmentación del bosque han producido cambios en las comunidades de hormigas. Por ejemplo, Vasconcelos *et al.* (2006) hallaron en un paisaje en la Amazonia brasilera que los fragmentos de bosque presentaron un menor número de especies y una composición de especies diferente que el bosque continuo. Leal *et al.* (2012) en un paisaje en la Mata Atlántica, en el que también estudiaron la estructura del hábitat en los remanentes de bosque, hallaron que el tamaño del fragmento y la densidad de árboles fueron las variables que mejor explicaron los cambios en la riqueza de especies. En otras regiones tropicales del mundo, como Malasia, también se ha encontrado un efecto del área de los fragmentos en la riqueza, diversidad, densidad y composición de especies de hormigas (Brühl *et al.* 2003).

También se han hallado evidencias de los diferentes procesos relacionados a la fragmentación en distintos ambientes templados del mundo. En Australia, Debuse *et al.* (2007), hallaron que las variables que mejor explicaron los cambios en el ensamble de hormigas (riqueza de especies y diversidad de grupos funcionales) fueron las características intrínsecas de los fragmentos de bosque y el área del fragmento. En Brasil, también se ha visto un efecto del borde (menor riqueza y una composición diferente en relación al interior de los fragmentos de bosque) en las comunidades de hormigas (Sobrinho & Schoereder 2007); también en esta misma región se han encontrado efectos negativos (menor riqueza y cambios en la composición) de la matriz que rodea los fragmentos de bosque en los ensambles de hormigas (Sobrinho *et al.* 2003; Madureira *et al.* 2012). No obstante, en México en un estudio que consideró dos matrices con un manejo diferente, una de ellas con un manejo orgánico y una gran diversidad de árboles que ofrecen sombra para la producción de café y la otra con un manejo tradicional que implica el uso de agroquímicos (insecticidas, herbicidas y fungicidas), observaron que no hubo diferencias en la riqueza de especies de hormigas entre la matriz de alta calidad y los fragmentos de bosque, pero la riqueza fue significativamente menor en la matriz de baja calidad en comparación con los fragmentos de bosque (Perfecto & Vandermeer 2002).



En Argentina, más específicamente en el Chaco (Salta), se ha visto que los cambios en el uso de la tierra (ganadería) afectan la diversidad y composición de especies de las comunidades de hormigas epigeas, así como también la abundancia de algunas especies y grupos funcionales (Bestelmeyer & Wiens 1996). En el centro de Argentina, Barrera *et al.* (2015) en doce fragmentos de un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño y analizando los efectos del borde de los fragmentos y el área de los mismos en las especies de hormigas cortadoras de hojas (en total registraron cinco especies), hallaron un efecto positivo del borde (mayor riqueza y densidad de nidos) y cambios en la composición; también hallaron efectos del área de los fragmentos en la densidad de nidos y la composición de especies para este grupo de hormigas. Considerando que se ha observado que los distintos procesos asociados a la fragmentación del bosque afectan a las comunidades de hormigas en diversas regiones, es que se requieren más trabajos para el Bosque Chaqueño en que se evalúe como el proceso fragmentación del bosque afecta, a distintas escalas espaciales, a las comunidades de hormigas epigeas. El objetivo de este capítulo fue evaluar los cambios por el proceso de fragmentación del Bosque en la abundancia, diversidad y composición de especies de hormigas epigeas en dos paisajes fragmentados de Bosque Chaqueño, abarcando un gradiente de fragmentos de bosque de distinto tamaño y, a escala de sitio, ambientes con distintos niveles de degradación y pérdida de la vegetación (i.e., micrositos: matriz de cultivo, borde e interior de los fragmentos de bosque).

### ***Hipótesis y predicciones:***

Los cambios en la estructura y diversidad de la vegetación nativa, los cambios microambientales y las modificaciones en la disponibilidad de sitios de nidificación y en la disponibilidad de alimento producidos como consecuencia de la fragmentación del bosque a distintas escalas y el reemplazo por nuevos usos de la tierra afectan negativamente a las diferentes especies de hormigas, produciendo importantes modificaciones en la abundancia, diversidad y composición de especies en la comunidad de hormigas epigeas (Fig. 1). Se espera entonces que la diversidad, abundancia y composición específica de la matriz de cultivo sea distinta y menor al borde e interior del bosque. A su vez, también se espera un efecto diferencial del borde en la riqueza, abundancia y composición de especies. Para el interior del bosque se espera una mayor riqueza de especies y una composición de especies diferente al resto de los micrositos (matriz y borde). También se espera que los

fragmentos más grandes (i.e., bosque continuo) posean una mayor diversidad de hormigas y una composición específica diferente que los fragmentos más pequeños.



**Figura 1.** Mapa conceptual de articulación del presente capítulo. Este mapa se encuentra modificado del mapa original presentado en el Capítulo 1. Se muestran las relaciones entre los distintos componentes que se abordarán en el presente capítulo que pretende evaluar los efectos de la fragmentación del bosque a distintas escalas en los componentes composicionales y estructurales de la comunidad de hormigas epigeas. Analizando a distintas escalas (fragmentos de bosque con distintas áreas remanentes y micrositos) como cambian la riqueza, abundancia y composición de especies de la comunidad de hormigas epigeas.

### ***Materiales y métodos***

Para poner a prueba la hipótesis del presente capítulo se seleccionaron dos paisajes con distinto grado de pérdida de bosque. En el paisaje con menor pérdida de vegetación (Estancia Santo Domingo) se seleccionaron nueve fragmentos de bosque de distinto tamaño y un bosque continuo. En el paisaje con mayor pérdida de vegetación (Tinoco) se seleccionaron seis fragmentos de bosque de distinto tamaño y un bosque continuo (la caracterización de los paisajes y los detalles de cada sitio se encuentran en el Capítulo 2, ver pág. 19).

En cada uno de los fragmentos seleccionados, se colocaron 30 trampas de caída distribuidas en transectas en el borde e interior, así como en la matriz adyacente. En transectas paralelas a éstas se realizaron colectas manuales de hormigas en cuadrados de 1 x 1 m. La descripción detallada de esta metodología puede encontrarse en el Capítulo 2 (ver pág. 19). Con el objetivo de analizar cómo la fragmentación del bosque a distintas escalas afecta a las comunidades de hormigas epigeas, se estimaron las siguientes variables a partir de los datos obtenidos con las dos técnicas de muestreo: riqueza, abundancia y composición de hormigas epigeas en cada micrositio (matriz, borde e interior), para cada fragmento de bosque y bosque continuo en ambos paisajes.

### **Análisis de datos**

Se realizaron curvas de rango-abundancia con las funciones RankAbun y rankabuncomp con los paquetes vegan (Oksanen *et al.* 2013) y Biodiversity R (Kindt & Coe 2008). Estas curvas fueron realizadas con la abundancia proporcional, es decir, la abundancia de cada especie/abundancia total. En el caso de las curvas de rango-abundancia por tamaño de fragmento no se consideraron los datos obtenidos de las transectas ubicadas en la matriz. Para calcular la abundancia de especies por sitio, se estimó la abundancia de cada especie como el número de ocurrencias por sitio en las 10 trampas de caída y las 10 colectas manuales por separado (Longino *et al.* 2002). Debido a la biología de las hormigas (i.e., organización social en colonias, división de tareas, forrajeo central, etc.) el conteo directo del número de obreras puede conducir a la sobreestimación de su abundancia (Gotelli *et al.* 2011). Para realizar las curvas se consideró la abundancia de ambos tipos de técnicas, sumando las abundancias de las trampas de caída y colectas manuales en cada micrositio.

También se calculó un índice de diversidad beta con las funciones betadisper y betadiver del paquete vegan. El índice deriva del modelo de especies-área de Arrhenius y se calcula como:  $z = (\log(2) - \log(2^{a+b+c}) + \log(a+b+c)) / \log(2)$ , donde “a” es el número de especies compartidas, “b” y “c” el número de especies únicas de cada sitio. La diversidad beta puede definirse como la variabilidad en la composición de especies entre unidades muestrales para un área determinada (Anderson *et al.* 2006). La diversidad beta para un grupo de unidades muestreadas en un área determinada puede medirse como la distancia promedio (o disimilaridad) de un dato (especie) al centroide del grupo utilizando una medida de disimilaridad apropiada (Anderson *et al.* 2006). Los

resultados se presentan gráficamente en diagramas de cajas (“box-plots”) según micrositio y tamaño de fragmento. También se realizó una prueba de Tukey utilizando la función TukeyHSD para detectar posibles diferencias entre micrositio (matriz, borde e interior) y fragmentos de distinto tamaño (chico, mediano, grande y continuo). En este caso la variable tamaño de fragmento fue considerada como categoría, y los análisis fueron realizados por separado para cada paisaje. En este caso, también fueron considerados de manera conjunta los datos obtenidos con trampas de caída y colectas manuales.

Para cuantificar el efecto de los distintos factores considerados en el diseño sobre la riqueza de especies de hormigas se realizó un Modelo Linear Generalizado Mixto (MLGM) con la distribución de Poisson. El modelo fue construido con los siguientes factores que se definieron como variables independientes: Tamaño de los fragmentos (como variable continua); y Micrositio (matriz, borde e interior). La variable tamaño de fragmento fue transformada a  $\log_{10}$  y la variable micrositio fue anidada dentro de la variable Logarea. Como variable aleatoria en los modelos fue colocado el paisaje, ya que al tener sólo dos tipos (baja y alta pérdida de bosque) no hay réplicas de los mismos. El modelo fue realizado con la función `glmer()` del paquete `lme4` (Bates *et al.* 2007). Para estos análisis se construyó una matriz con la riqueza de especies unificando los datos de los dos tipos de colecta: trampas de caída y colectas manuales. Para probar la autocorrelación espacial de los datos se realizaron gráficos entre los residuos estandarizados del modelo y sus coordenadas espaciales, también se realizaron variogramas y semi-variogramas con el paquete `gstat` (Pebesma & Graeler 2013); se probó la autocorrelación espacial entre los residuos del modelo y la posición en el espacio de los distintos fragmentos considerados (Anexo 4.1).

Para comparar la composición de especies entre paisajes y a su vez dentro de cada paisaje según el tamaño de los fragmentos y los micrositios, se realizaron Escalamientos Multidimensionales No-métricos (NMDS). Los NMDS fueron realizados con los datos de presencia-ausencia de las especies, utilizando los datos de ambas técnicas (trampas de caída y colectas manuales), y con la distancia de disimilaridad de Bray-Curtis. Las especies que aparecieron sólo una vez (i.e., con un sólo individuo), fueron excluidas del análisis. Los NMDS se realizaron con el paquete `vegan`. Posteriormente se realizaron ANOVA de permutaciones múltiples (PERMANOVA) con la función `adonis()` del paquete `vegan` para determinar si los ordenamientos fueron significativamente

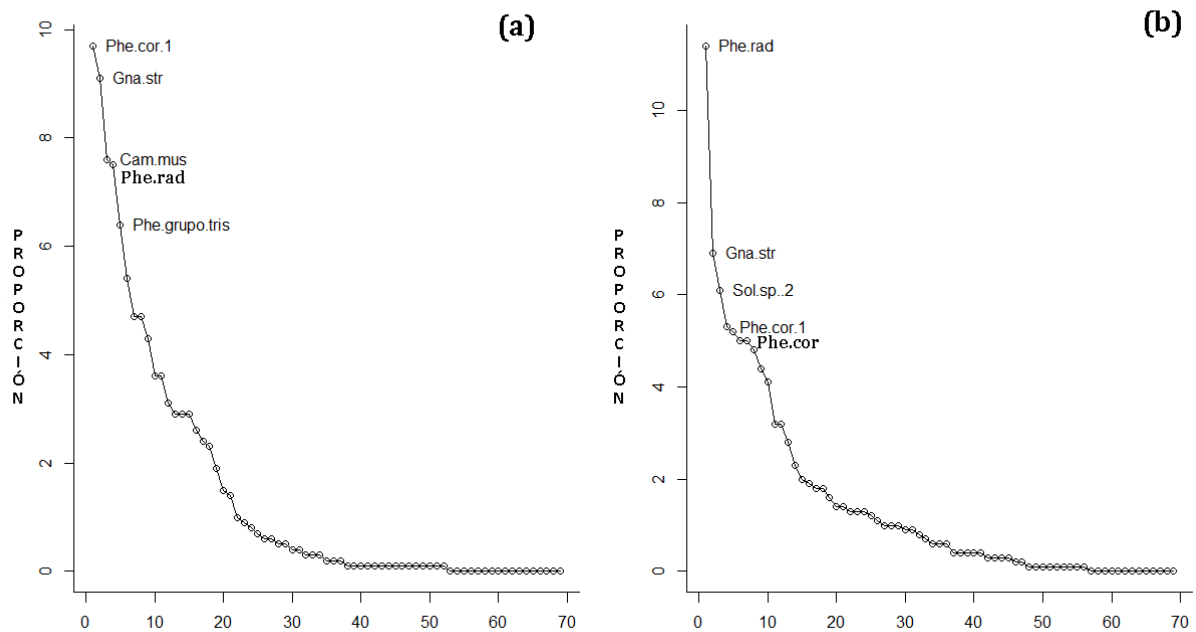
distintos entre sí. Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados en el programa R (R Core Team 2013).

## **Resultados**

Se colectaron en total 9164 individuos correspondientes a 66 especies de hormigas. Todos los individuos colectados con ambas técnicas y paisajes fueron obreras mayores y menores. La subfamilia más representada fue Myrmicinae con 37 especies, seguida por Formicinae con 11 especies, Dolichoderinae con 7 especies, Dorylinae con 4, Ectatomminae y Pseudomyrmecinae con 3, y Ponerinae con sólo una única especie.

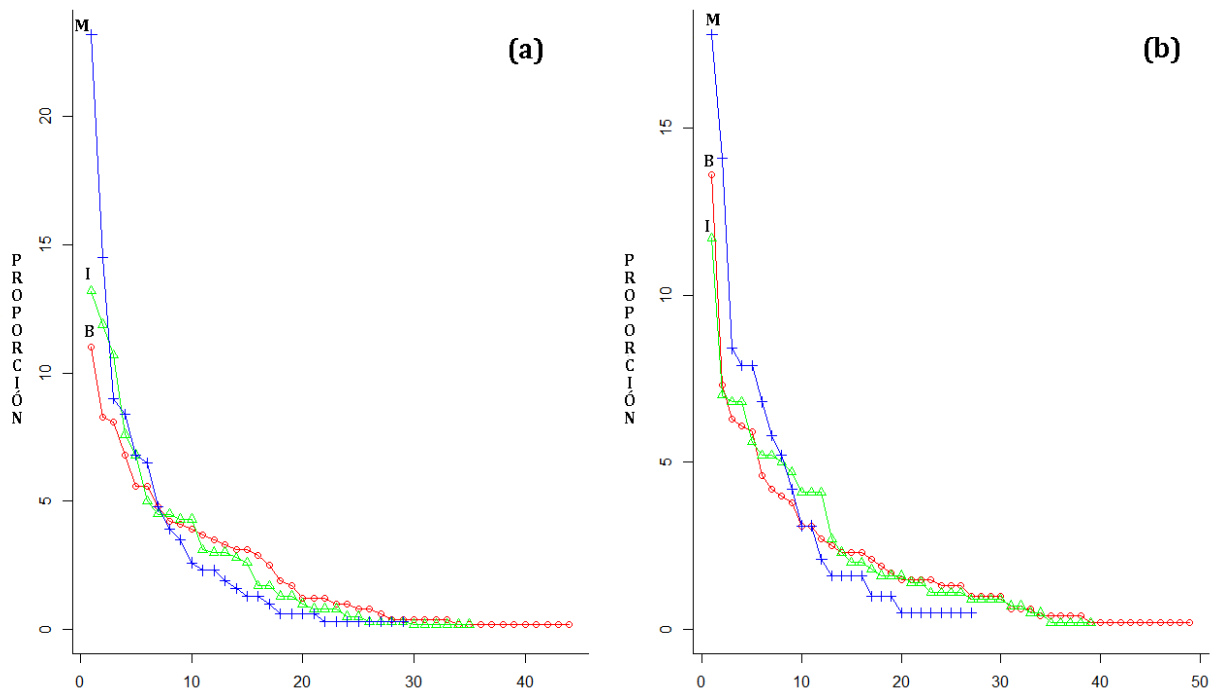
Las curvas de rango-abundancia obtenidas para los dos paisajes regionales fueron diferentes entre sí (Fig. 2 a y b). En particular, en el caso del paisaje con menor pérdida de bosque, la curva de rango-abundancia obtenida utilizando los datos de las dos técnicas de colecta de hormigas (trampas de caída y colectas manuales), permite ver que hay dos especies más abundantes que el resto (*Pheidole cordyceps* 1 y *Gnamptogenys striatula*) (Fig. 2 a). Seguidas luego por otro grupo de dos especies con abundancias similares, *Pheidole radowskowskii* y *Camponotus mus* (Fig. 2 a). En quinto lugar se encuentra *Pheidole grupo tristis* y luego especies con abundancias bastante similares.

En el caso del paisaje con mayor pérdida de bosque la curva obtenida fue diferente a la curva del paisaje anterior, ya que una especie fue muy dominante en relación a las demás: *Pheidole radowskowskii* (Fig. 2 b). La segunda especie más abundante coincidió con la curva del paisaje con menor pérdida de bosque: *Gnamptogenys striatula*. Las tres especies que siguieron en orden de abundancia proporcional fueron: *Solenopsis* sp. 2, *Pheidole cordyceps* 1 y *Pheidole cordyceps*. La curva con mayor equitatividad fue la curva del paisaje con menor pérdida de vegetación (Fig. 2 a).



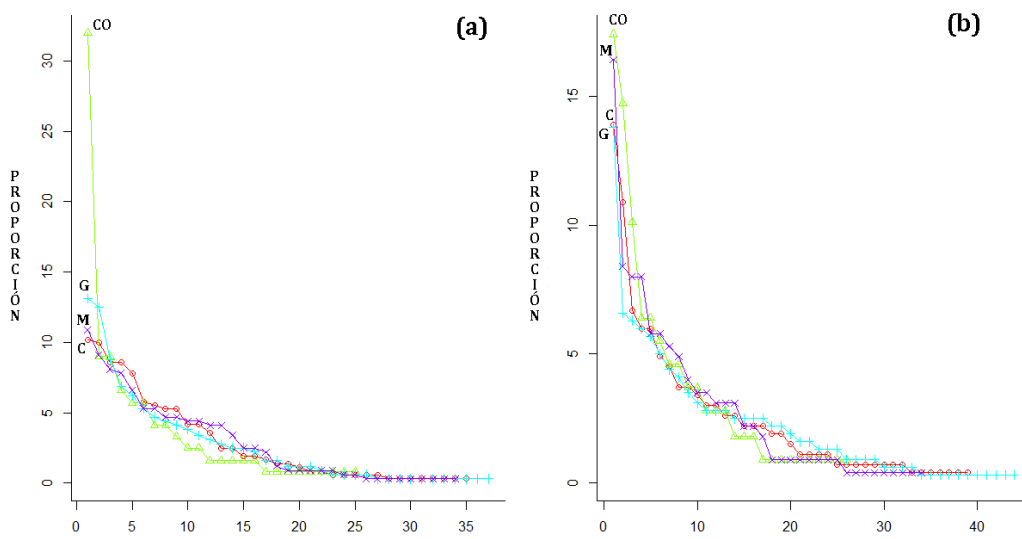
**Figura 2.** Curvas de rango-abundancia de especies de hormigas colectadas con ambas técnicas de colecta (trampas de caída y colectas manuales) en paisajes con menor (a) y mayor pérdida de bosque (b) en Córdoba, Argentina.

En el caso de las curvas de rango-abundancia por micrositio para los dos paisajes, se observa que las curvas de la matriz difieren en la mayoría de los casos de las curvas del borde e interior del bosque (Fig. 3 a y b). En todos los casos las curvas tuvieron un ancho menor (menor número de especies) y una pendiente más pronunciada que el resto de las curvas; la equitatividad difirió en relación a las otras curvas (borde e interior) con unas pocas especies con abundancias bien diferentes (Fig. 3 a y b). Las curvas obtenidas para el borde e interior de los fragmentos fueron muy similares entre sí en todos los casos, considerando su forma y pendiente (Fig. 3 a y b). Pero entre los paisajes estas últimas fueron diferentes, ya que en el caso del paisaje con mayor pérdida de bosque, tanto en el borde como el interior, algunas especies fueron más abundantes que el resto (Fig. 3 b), y esto no fue así en el paisaje con menor pérdida de bosque (Fig. 3 a).



**Figura 3.** Curvas de rango-abundancia de especies de hormigas por micrositio (M, azul: matriz; B, rojo: borde; I, verde: interior) colectadas con dos tipos de técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) en paisajes con menor (a) y mayor pérdida de bosque (b) en Córdoba, Argentina.

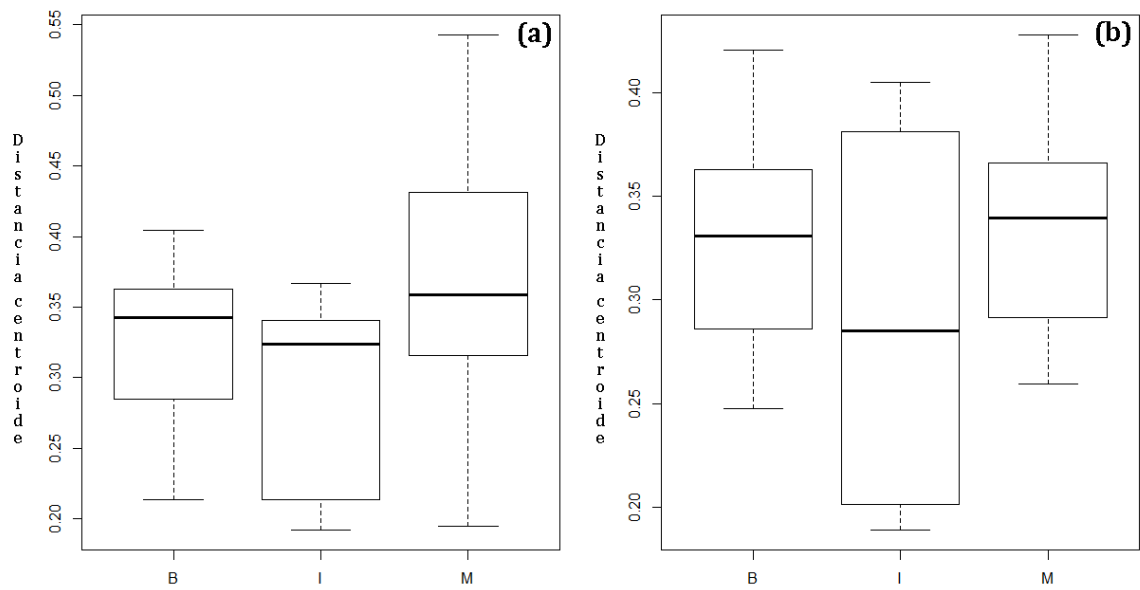
Las curvas de rango-abundancia por tamaño de fragmento son diferentes entre ambos paisajes. En el caso del paisaje con menor pérdida de vegetación, el patrón que presentó el bosque continuo fue muy diferente al resto de los fragmentos. Una única especie fue muy abundante respecto a las demás (Fig. 4 a), esta especie fue *Pheidole cordyceps* 1; en cambio en el resto de los fragmentos (Chico, Mediano y Grande) la forma, pendiente y distribución de las especies en las curvas fueron similares entre sí, en los tres casos la abundancia de las especies fue similar, es decir, son curvas bastante equitativas (Fig. 4 a). En cambio en el paisaje con mayor pérdida de bosque la forma, pendiente y distribución de las especies en las curvas para los fragmentos de diferente tamaño fueron similares entre sí (Fig. 4 b); en todos los casos hubo algunas especies más dominantes que el resto (Fig. 4 b).



**Figura 4.** Curvas de rango-abundancia de especies de hormigas por fragmento (C, rojo: chico; M, violeta: mediano; G, celeste: grande y O, verde: continuo) colectadas con dos tipos de técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) en paisajes con menor (a) y mayor pérdida de bosque (b) en Córdoba, Argentina.

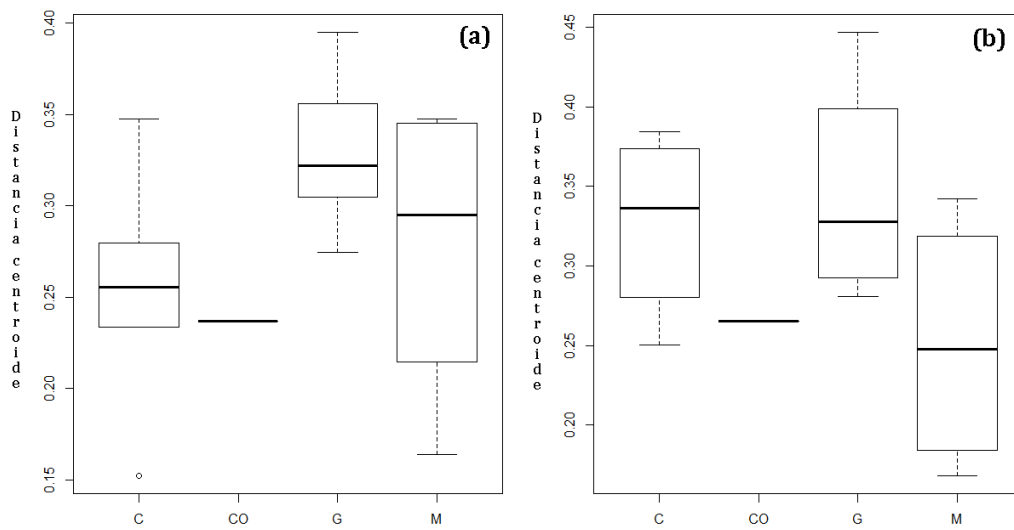
Los resultados obtenidos a través del índice de diversidad  $\beta$  no mostraron diferencias cuando se compararon los tres micrositios, en ninguno de los dos paisajes seleccionados ( $P > 0,005$ ; Fig. 5 a y b).





**Figura 5.** Gráficos de la diversidad  $\beta$  por micrositio (M: matriz, B: borde e I: interior) medida como la distancia al centroide representado por la pendiente media ( $z$ ) de la curva de especies área en el modelo de Arrhenius  $S = cX^z$  para los dos tipos de técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) en los dos paisajes regionales (menor (a) y mayor pérdida de bosque (b)) en Córdoba, Argentina.

Cuando se compararon los fragmentos de diferente tamaño utilizando el índice de diversidad  $\beta$  no se obtuvieron diferencias significativas entre los fragmentos de distinto tamaño en ninguno de los dos paisajes seleccionados ( $P > 0,005$ ; Fig. 6 a y b).



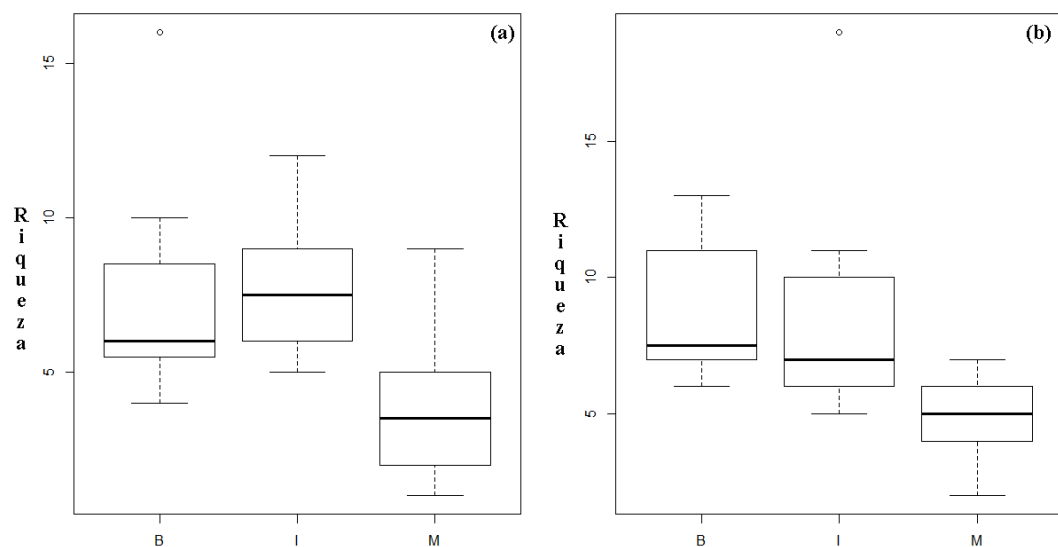
**Figura 6.** Gráficos de la diversidad  $\beta$  por tamaño de fragmento (chico, mediano, grande y continuo) medida como la distancia al centroide representado por la pendiente media ( $z$ ) de la curva de especies área en el modelo de Arrhenius =  $cXz$  para los dos tipos de técnicas de muestreo (trampas de caída y colectas manuales) en los dos paisajes regionales (menor (a) y mayor pérdida de bosque (b)) en Córdoba, Argentina.

Cuando se analizaron los datos de la riqueza de hormigas comparando las distintas escalas espaciales consideradas y los resultados del modelo seleccionado muestran que el factor espacial más importante para explicar los patrones de riqueza de especies fue micrositio (Tabla 1). En particular, la riqueza en la matriz de cultivo fue significativamente diferente (menor) que la riqueza en el borde e interior del bosque; pero borde e interior no fueron diferentes entre sí (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resultados para los diferentes factores del MLGM para la riqueza de especies de hormigas colectadas (trampas de caída y colectas manuales) en función de las distintas variables seleccionadas.

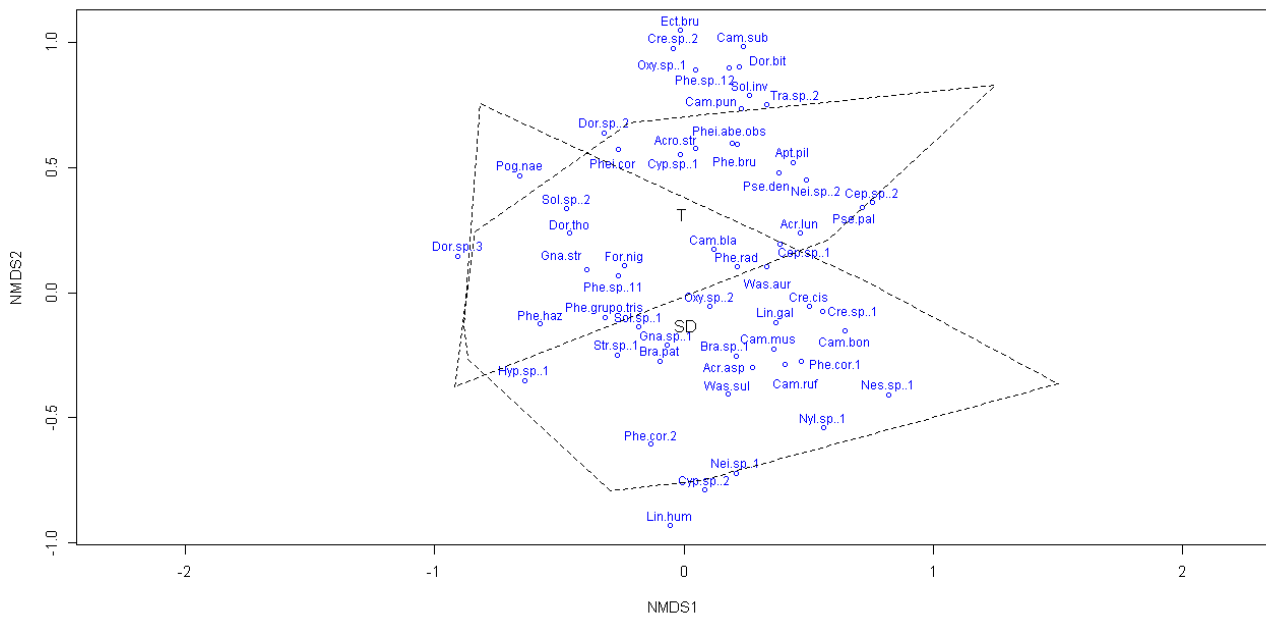
Factores	Estimado	Error estándar	$P$
Logarea	0,02	0,08	0,88
Logarea: M	-0,27	0,12	0,02*
Logarea: B	0,019	0,1	0,84
Logarea: I	-0,01	0,10	0,84

Cuando se representaron los valores de riqueza por cada uno de los tres micrositios en gráficos de caja (“box-plots”) en los dos paisajes regionales, lo que se observa es interesante ya que la tendencia diferencial en relación a la riqueza de hormigas entre la matriz de cultivo vs. borde e interior del bosque se mantiene en los dos paisajes (Fig. 7). La única particularidad sería que en el paisaje con menor pérdida de vegetación la riqueza de especies en el interior fue levemente mayor que en el borde (Fig. 7 a) a diferencia de lo que ocurrió en el paisaje con mayor pérdida de vegetación (Fig. 7 b) donde la riqueza de especies en el borde fue levemente mayor que en el interior, pero cabe destacar que estas tendencias no fueron significativas.



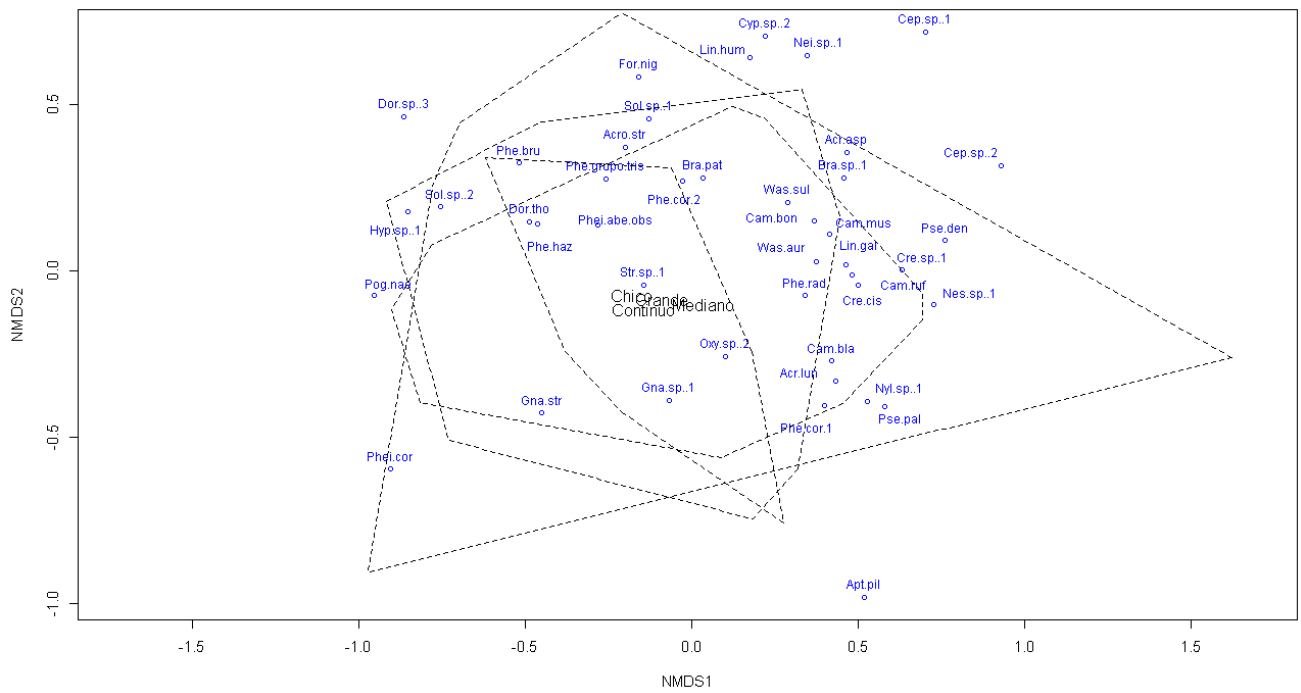
**Figura 7.** Gráficos de caja que representan la riqueza de especies por transecta para los dos tipos de técnicas de colecta (trampas de caída y colectas manuales) en los paisajes con (a) menor y (b) mayor pérdida de bosque discriminada por micrositio: matriz de cultivo (M), borde (B) e interior (I) de bosque en fragmentos localizados en Córdoba, Argentina.

Los gráficos de ordenamiento (NMDS) muestran que los dos paisajes difieren en la composición de especies de hormigas, compartiendo menos del 20% del total de especies registrado ( $R^2 = 0,05$ ;  $P = 0,01$ ; Fig. 8).

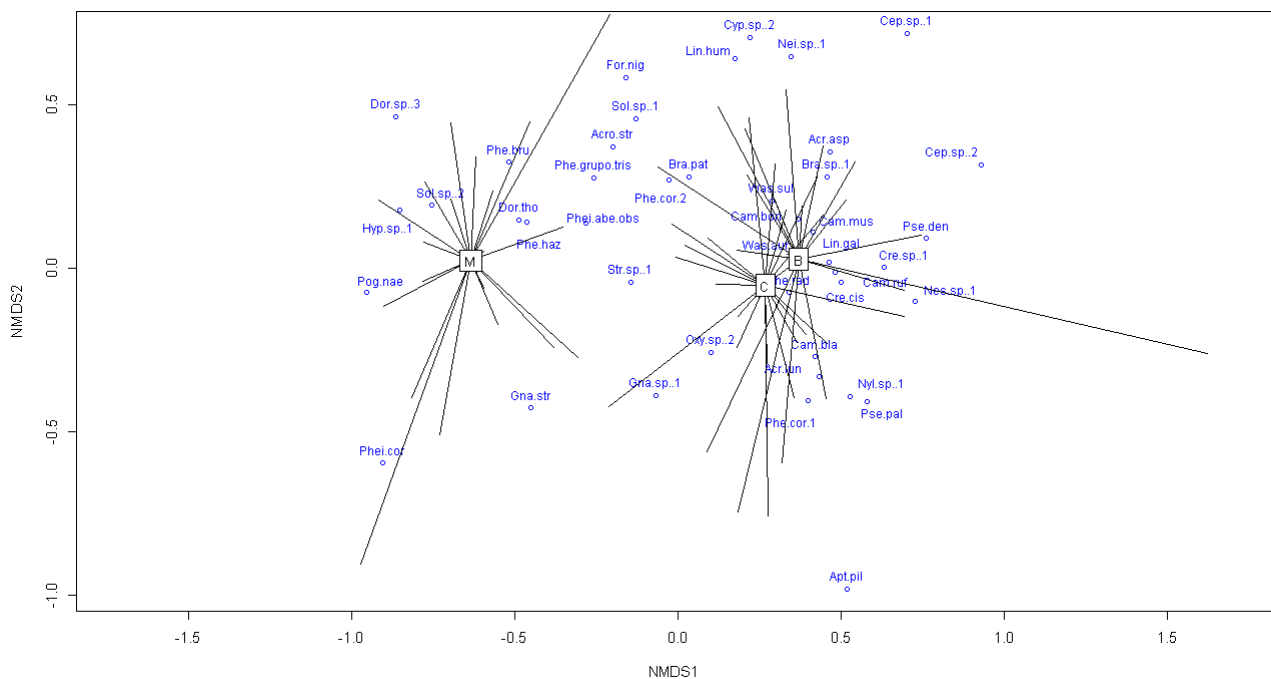


**Figura 8.** NMDS que representa la composición de especies de hormigas en los dos paisajes (SD: Santo Domingo (menor pérdida de vegetación) y T: Tinoco (mayor pérdida de vegetación)) en Córdoba, Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.

Cuando se graficó la composición de especies para el paisaje con menor pérdida de vegetación, se puede ver que la composición de especies entre las categorías de tamaño de fragmentos es diferente ( $R^2 = 0,08$ ;  $P = 0,005$ ; Tabla 2; Fig. 9). En la Tabla 2 se encuentran las comparaciones de a pares de categorías de tamaño para observar entre cuáles se evidencian las diferencias. Cuando se graficó el ordenamiento en relación a los distintos micrositios, las especies encontradas en la matriz de cultivo fueron diferentes a las encontradas en el borde e interior de los fragmentos ( $R^2 = 0,17$ ;  $P = 0,001$ ; Tabla 3; Fig. 10). La Tabla 3 permite corroborar que también existen diferencias en la composición de especies entre borde e interior de los fragmentos de bosque.



**Figura 9.** NMDS que representa la composición de especies en el paisaje con menor pérdida de vegetación en relación a las categorías de tamaño de fragmento de bosque (Chico, Mediano, Grande y Continuo) en Córdoba, Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.



**Figura 10.** NMDS que representa la composición de especies en el paisaje con menor pérdida de bosque en relación a los distintos micrositios (M: matriz de cultivo, B: borde y C: interior de bosque) en Córdoba,

Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.

**Tabla 2.** Salida completa del PERMANOVA entre la composición de especies y las categorías de tamaño de los fragmentos de bosque para el paisaje con menor pérdida de vegetación. Se muestran los resultados del modelo completo y de las comparaciones de a pares de categorías de tamaño.

Modelo completo				
	Df	Pseudo F	R <sup>2</sup>	P
Fragmentos	3	1,73	0,08	0,005 *
Comparaciones de a pares de categorías				
<i>Continuo vs. Chicos</i>				
Fragmentos	1	1,84	0,07	0,036*
<i>Continuo vs. Medianos</i>				
Fragmentos	1	2,24	0,09	0,004*
<i>Continuo vs. Grandes</i>				
Fragmentos	1	1,75	0,07	0,05
<i>Grandes vs. Chicos</i>				
Fragmentos	1	2,05	0,05	0,019*
<i>Grandes vs. Medianos</i>				
Fragmentos	1	1,22	0,03	0,243
<i>Medianos vs. Chicos</i>				
Fragmentos	1	1,51	0,04	0,087

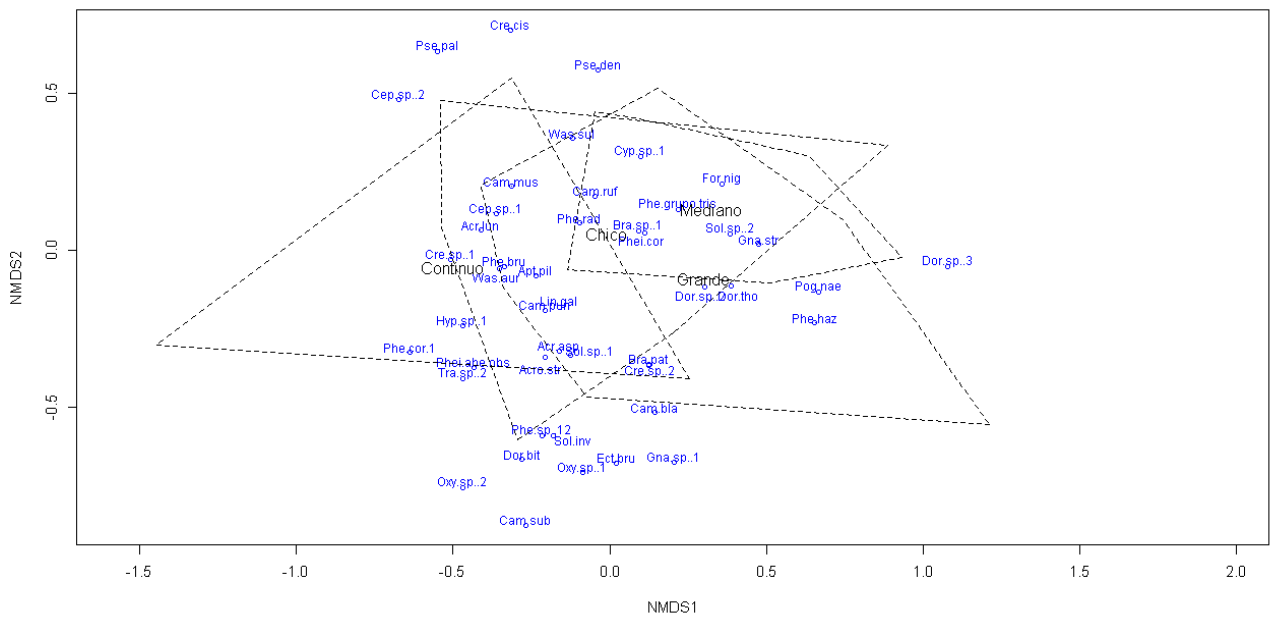
\* indica diferencias significativas;  $p < 0.05$

**Tabla 3.** Salida completa del PERMANOVA entre la composición de especies de hormigas y el factor micrositio con sus tres niveles (matriz de cultivo, borde e interior de bosque). Se muestran los resultados del modelo completo y de las comparaciones de a pares.

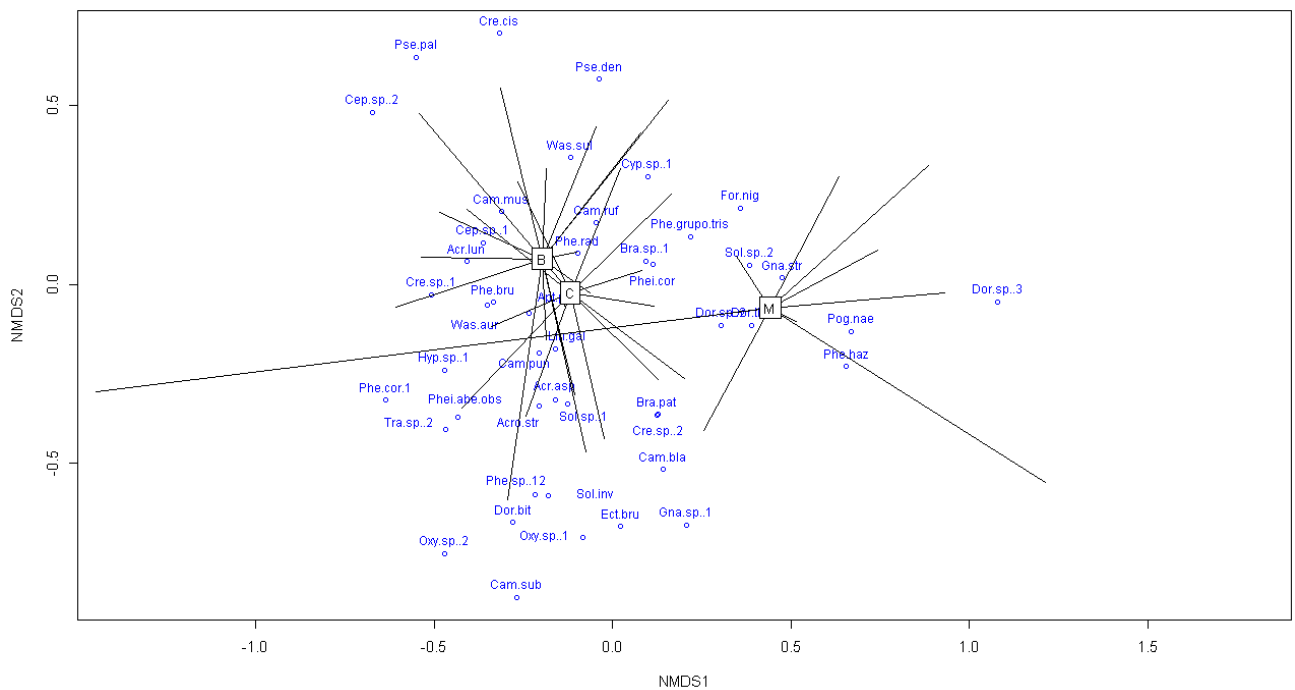
Modelo completo				
	Df	Pseudo F	R <sup>2</sup>	P
Micrositio	2	5,91	0,17	0,001*
Comparaciones de a pares				
<i>Matriz vs. Interior</i>				
Micrositio	1	8,49	0,18	0,001*
<i>Borde vs. Interior</i>				
Micrositio	1	2,32	0,057	0,007*
<i>Matriz vs. Borde</i>				
Micrositio	1	7,03	0,15	0,001*

\* indica diferencias significativas;  $p < 0.05$

En el segundo paisaje, con mayor pérdida de vegetación la composición de especies de hormigas también difirió entre categorías de tamaño de fragmentos ( $R^2 = 0,12$ ;  $P = 0,017$ ; Tabla 4; Fig. 11), pero con menores diferencias entre categorías de tamaño que en el otro paisaje cuando se realizaron las comparaciones de a pares. Sin embargo, resulta consistente que la composición de especies de la matriz de cultivo es bien diferente a la composición de especies del borde e interior de los fragmentos de bosque, aunque en este segundo paisaje la composición de especies entre borde e interior no difirió entre sí ( $R^2 = 0,14$ ;  $P = 0,001$ ; Tabla 5; Fig. 12).



**Figura 11.** NMDS que representa la composición de especies de hormigas en el paisaje con mayor pérdida de bosque en relación a las categorías de tamaño de fragmento (Chico, Mediano, Grande y Continuo) en Córdoba, Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.



**Figura 12.** NMDS que representa la composición de especies de hormigas en el paisaje con mayor pérdida de bosque en relación a los distintos micrositios (M: matriz de cultivo, B: borde y C: interior de bosque) en Córdoba, Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.



Córdoba, Argentina. Especies en azul, el nombre corresponde a las primeras tres letras del género y la especie, respectivamente. Stress: 0,2.

**Tabla 4.** Salida completa del PERMANOVA entre la composición de especies de hormigas y las categorías de tamaño de fragmento para el paisaje con mayor pérdida de vegetación. Se muestran los resultados del modelo completo y de las comparaciones de a pares.

Modelo completo

	Df	Pseudo F	R <sup>2</sup>	P
Fragmentos	3	1,59	0,12	0,01 *
Comparaciones de a pares de categorías				
<i>Continuo vs. Chicos</i> Fragmentos	1	1,15	0,07	0,265
<i>Continuo vs. Medianos</i> Fragmentos	1	2,74	0,14	0,001*
<i>Continuo vs. Grandes</i> Fragmentos	1	1,58	0,1	0,084
<i>Grandes vs. Chicos</i> Fragmentos	1	1,3	0,067	0,2
<i>Grandes vs. Medianos</i> Fragmentos	1	1,15	0,05	0,26
<i>Medianos vs. Chicos</i> Fragmentos	1	1,75	0,08	0,061

\* indica diferencias significativas;  $p < 0.05$

**Tabla 5.** Salida completa del PERMANOVA entre la composición de especies de hormigas y el factor micrositio con sus tres niveles (matriz, borde e interior). Se muestran los resultados del modelo completo y de las comparaciones de a pares.

Modelo completo				
	Df	Pseudo F	R <sup>2</sup>	P
Micrositio	2	2,98	0,14	0,001
Comparaciones de a pares				
<i>Matriz vs. Interior</i>				
Micrositio	1	3,40	0,13	0,001*
<i>Borde vs. Interior</i>				
Micrositio	1	1,40	0,05	0,138
<i>Matriz vs. Borde</i>				
Micrositio	1	4,26	0,16	0,001*

\* indica diferencias significativas;  $p < 0.05$

### **Discusión**

Los resultados obtenidos en este capítulo confirman que la matriz de cultivo monoespecífica y simplificada (soja o maíz) de estos dos paisajes no sería un hábitat favorable para muchas especies de hormigas. Lo interesante es que este patrón es consistente en ambos paisajes, es decir, que los manejos intensivos afectan severamente la biodiversidad independientemente de la fragmentación y pérdida de bosque. En este caso, la riqueza fue menor en la matriz y además presentó una composición de especies de hormigas diferente al resto de los micrositios, pero no hubo diferencias en relación al índice de diversidad  $\beta$ . Además, la distribución de estas especies en las curvas de rango-abundancia no fue equitativa, unas pocas especies fueron abundantes y el resto no. Estos resultados coinciden con los hallados en otros trabajos tanto para las hormigas como para los invertebrados en general. Así, por ejemplo, Attwood *et al.* (2008) encontraron que la riqueza de artrópodos disminuye a medida que la intensidad en el manejo y los usos de la tierra aumentan, abarcando un amplio rango de regiones, biomas, usos de la tierra y taxas. Del mismo modo, en el

caso de las hormigas, Perfecto & Vandermeer (2002) en México y Pacheco (*et al.* 2013) en Brasil, reportaron una menor riqueza de especies de hormigas en las matrices simplificadas (maíz, soja, sorgo y cultivos de café tradicionales) que en los remanentes de vegetación nativa.

Más allá de estos patrones consistentes en relación a la matriz, es interesante también preguntarse por la identidad de las especies de la matriz de cultivo y determinar las características y hábitos de las especies registradas en estos ambientes simplificados y con condiciones climáticas y físicas muy distintas a los micrositios de bosque (Perfecto & Vandermeer 2002; Philpott *et al.* 2006). En tal sentido, se registraron sólo tres especies exclusivamente en la matriz: *Pheidole* sp. 2 (con sólo un individuo), *Cyphomyrmex transversus* (con sólo 3 individuos) y *Trachymyrmex* sp. 1 (con sólo un individuo). Es decir, la matriz albergó muy pocas especies exclusivas, cuya abundancia fue muy baja. Esto podría indicar posiblemente un artefacto muestral en lugar de un patrón consistente, es decir que tal vez las técnicas utilizadas no hayan sido las óptimas para detectar estas especies, por eso su baja abundancia y/o que justo las muestras hayan caído en lugares lejanos a los nidos y por ello sólo se hayan registrado unos pocos individuos. El resto de las especies que aparecieron en la matriz también estuvieron presentes en el borde e interior de los fragmentos de bosque, lo que podría ser consistente con el efecto “spillover”, es decir, que sean especies que viven en el bosque y que estén en la matriz sólo porque utilizan los recursos allí disponibles (Crist 2009). Un dato adicional que apoyaría esta explicación, es que muchas especies de hormigas fueron colectadas con mayor frecuencia cerca del borde de los fragmentos que hacia el interior de la matriz. Y además, la riqueza de especies que se encontraron nidificando en la matriz (con nidos conspicuos) fue significativamente menor que en el borde e interior del bosque (Capítulo V).

Gran parte del resto de las especies que fueron colectadas en la matriz correspondieron a los géneros *Pheidole* y *Solenopsis*; dos géneros hiper-diversos (Wilson 2003), que incluyen especies que ocupan una gran diversidad de hábitats, tienen un amplio rango de formas de alimentación (desde algunas especialistas a muchas generalistas y omnívoras) y tienen una gran eficiencia en el reclutamiento de obreras para explotar diversos recursos tróficos (Fernández 2003, da Silva Freitas *et al.* 2014). En el caso de *Solenopsis*, se ha visto que estas especies han sido encontradas con alta frecuencia en áreas agrícolas (Dias *et al.* 2008; da Silva Freitas *et al.* 2014). Esto concuerda con lo que se ha hallado en otros trabajos también, es decir, que se ven favorecidas especies dominantes y tolerantes como las mencionadas anteriormente en detrimento de especies asociadas a hábitats

estructuralmente más heterogéneos (Pacheco 2011). Esto último se relaciona también con los cambios en la composición de especies, ya que no sólo hay una menor riqueza de especies sino que las pocas especies que se encuentran en estos ambientes son las que reúnen determinadas características que las hacen más tolerantes a estos hábitats simplificados.

Para analizar los patrones de diversidad, en particular las tendencias encontradas para la matriz de ambos paisajes, pueden proponerse algunas hipótesis que no necesariamente indican causalidad; por lo cual sería interesante ponerlas a prueba para intentar dilucidar los posibles mecanismos que subyacen. Estas hipótesis pueden explicar tanto la menor riqueza y abundancia de especies de hormigas en la matriz de cultivo en comparación a los micrositios de bosque, como los cambios en la composición. Una de ellas podría ser que las altas temperaturas de la matriz y la baja humedad, relacionadas a una menor cobertura vegetal, una mayor insolación y una mayor evaporación (Saunders *et al.* 1991), impidan el establecimiento de muchas especies en la matriz. Las hormigas son ectotermos muy sensibles a los cambios microambientales (Hölldobler & Wilson 1990; Lach *et al.* 2010), y un ascenso de la temperatura del suelo podría exponerlos a la desecación (Hölldobler & Wilson 1990), a la vez que afectar su comportamiento favoreciendo la volatilización de compuestos químicos (e.g., feromonas) con los que se comunican (VanOudenhove *et al.* 2012). En el caso de la humedad también se ha propuesto como un importante factor estructurador de las comunidades de hormigas (Levings 1983), por ejemplo, se ha visto en algunas especies (*Pogonomyrmex barbatus*) que, cuando la humedad es más alta las hormigas obreras que vuelven al nido estimulan la salida de un mayor número de obreras para el forrajeo (Gordon *et al.* 2013).

Por otro lado, las nuevas tecnologías agrícolas utilizadas en el campo, principalmente la siembra directa, impiden la formación de hojarasca que es muy importante para el establecimiento de muchas especies de hormigas (Pacheco *et al.* 2013; de Queiroz *et al.* 2013). De hecho, la ausencia de hojarasca en los agroecosistemas se ha considerado como el principal factor limitante para la diversidad de hormigas (Armbrecht *et al.* 2005; Armbrecht *et al.* 2006; Pacheco 2011). Por otro lado, la aplicación directa de grandes cantidades de insecticidas y herbicidas podrían estar afectando severamente a las hormigas, sinérgicamente con los efectos mediados por los cambios microambientales y la ausencia de hojarasca. En México, De la Mora *et al.* (2015) encontraron que el uso de agroquímicos disminuyó la densidad de colonias de hormigas del género *Pheidole*. Las hormigas son particularmente sensibles a los pesticidas, principalmente por su modo de vida ya que

las obreras, luego de forrajear, regresan al nido lo que aumenta las posibilidades de transmitir los químicos al resto de los integrantes de la colonia (Diame *et al.* 2015, Rust *et al.* 2003).

Por otro lado, vale destacar lo que muestran las curvas de rarefacción, presentadas en el capítulo anterior (Capítulo III) porque hay un resultado que resulta llamativo y es que en ninguno de los dos paisajes se habría alcanzado una asíntota para el caso de la matriz de cultivo, lo que indicaría que aún faltan especies por detectar. En ese sentido Wang & Foster (2015) sugirieron que, si bien la diversidad total de hormigas en áreas cultivadas es sin dudas menor que la hallada en los bosques, podrían haber más especies con potencial para la conservación que las que se cree, porque solo serían registradas si las muestras fueran suficientemente grandes.

Los patrones obtenidos para la matriz de cultivo resultaron consistentes en ambos paisajes: la riqueza siempre fue menor y la composición de especies fue significativamente diferente en comparación al borde e interior de los fragmentos. En cambio, se detectaron diferencias en relación a los patrones entre los micrositios de borde e interior en los dos paisajes regionales. Si bien en ninguno de los dos casos hubo diferencias significativas en la riqueza, en el paisaje con menor pérdida de bosque hubo más especies en el interior que en el borde y la composición de especies fue significativamente diferente; mientras que en el paisaje con más pérdida de bosque hubo más especies en el borde de los fragmentos de bosque y no hubo diferencias en la composición. Es decir que en el primer paisaje, habría tres micrositios bien diferenciados en relación a la composición de especies, no así en el segundo.

Si bien en algunos trabajos no se ha encontrado un efecto significativo del borde sobre la composición de hormigas (Majer *et al.* 1997), en otros casos si han encontrado un marcado efecto del borde en las comunidades de hormigas, en la composición (Carvalho & Vasconcelos 1999) y abundancia de especies (es decir en la estructura de la comunidad, con algunas especies que aumentaron su abundancia en los bordes y otras disminuyeron) (Dauber & Volters 2004). Puede ser que la confluencia de dos micrositios muy diferentes entre sí, como lo son la intersección entre la matriz de cultivo y los fragmentos de bosque, den lugar a una composición de especies diferente; de hecho, Dauber & Volters (2004) propusieron que los cambios en la composición de especies entre el borde e interior de los fragmentos de bosque podrían explicarse por dos factores principales: el contraste entre dos hábitats muy distintos (en términos de disturbio) y la respuesta

diferencial de las distintas especies a las condiciones abióticas en los bordes. Es posible entonces que las condiciones más adversas en los bordes, como la mayor influencia de la radiación solar y los vientos (Sobrinho & Schoereder 2007) favorezcan el establecimiento de especies generalistas y que en el interior del fragmento de bosque se resguarden las especies más especialistas. También, muchas veces los cambios producidos por el efecto borde se han relacionado a las modificaciones en la naturaleza de la matriz, es decir, la composición de la matriz podría intensificar o mitigar los efectos del borde en las distintas especies (Fletcher *et al.* 2007). En nuestro caso no hay grandes cambios en la matriz de cultivo entre paisajes, por lo tanto no constituiría una explicación plausible.

Los resultados sugieren que el tamaño de los fragmentos no afectó la abundancia, y riqueza de especies en ninguno de los paisajes seleccionados. La bibliografía indica que en general las comunidades de hormigas no muestran relaciones claras entre el área de los fragmentos de bosque y la riqueza de especies (Crist 2009) y es frecuente encontrar resultados contrapuestos. En selvas tropicales de Brasil, por ejemplo, Carvalho & Vasconcelos (1999), Vasconcelos (*et al.* 2006), Leal (*et al.* 2012) reportaron un aumento de la riqueza de especies con el área, en el caso del trabajo de Vasconcelos (*et al.* 2006) el rango de áreas de los fragmentos seleccionados fue similar al presente trabajo (2,4-361 ha.), en cambio en el caso de Leal (*et al.* 2012) el límite superior del rango fue mayor (10 a 3500 ha.) y la mayor parte de los fragmentos seleccionados fueron > a 100 ha. En Brasil y otras regiones del mundo no se han encontrado efectos del área de los fragmentos sobre la riqueza de especies (Ribas *et al.* 2005; Debuse *et al.* 2007; Tawatao *et al.* 2014). El rango de tamaño de los fragmentos seleccionados en los trabajos de Ribas (*et al.* 2005) y Debuse (*et al.* 2007) fue de entre, 3-93 ha y 1,1-497,3 ha respectivamente.

En otros trabajos se ha postulado que la matriz puede tener un efecto importante en disminuir los efectos negativos de la disminución del área de los fragmentos (Abensperg-Traun *et al.* 1996; Crist 2009), pero esta no sería una explicación plausible para el presente estudio, ya que la matriz afectó de manera negativa a la comunidad de hormigas. Otros trabajos han encontrado que los cambios en los ensambles de hormigas se ven mejor explicados por los cambios en las características intrínsecas de los fragmentos de bosque en lugar del efecto del tamaño (área) de los mismos (Debuse *et al.* 2007); en este sentido, teniendo en cuenta la escala de estos insectos (hormigas) sería interesante estudiar la diversidad de microhábitats o heterogeneidad a una microescala más pequeña que la considerada en esta Tesis (y que ya mostró tendencias

interesantes) entre fragmentos de bosque. Además, estos resultados indicarían que la comunidad de hormigas estaría mostrando un grado de resiliencia a los efectos de la fragmentación *per se* (área de los fragmentos) en términos de la riqueza de especies; es probable que las especies que se pierden sean reemplazadas por nuevos colonizadores en una escala temporal relativamente pequeña (Abensperg-Traun *et al.* 1996; Dunn *et al.* 2004), resultando en pocas fluctuaciones en la riqueza de especies (Abensperg-Traun *et al.* 1996; Schmidt *et al.* 2013). En ese sentido, es probable que la distancia entre fragmentos no sea suficiente como para que las poblaciones se encuentren aisladas entre sí, y que puedan entonces intercambiar individuos (sexuados) entre los fragmentos de bosque de distinto tamaño (Vasconcelos *et al.* 2006).

Más aún, es probable que aún los fragmentos más pequeños contengan una diversidad de nichos de alimentación y nidificación que permitan a las poblaciones de las distintas especies persistir. En ese sentido, es importante destacar que en esta latitud la mayoría de las especies nidifican en el suelo (Lach *et al.* 2010) por lo cual es probable que la disponibilidad de los sitios de nidificación no constituya una limitante en ese sentido; más aún los cambios en la temperatura y la humedad (variables muy importantes para estos organismos) tal vez no se vean muy afectadas por los cambios en el tamaño de los fragmentos. Como no hay estudios previos en los sitios seleccionados previos al proceso de fragmentación, es probable que en todos los fragmentos e inclusive en el bosque continuo el número de especies sea menor a lo que existía originalmente, y el patrón hallado se trate de un nuevo equilibrio del número de especies (Vasconcelos *et al.* 2006). En este sentido, también cobra relevancia el tiempo de aislamiento de los fragmentos ya que en otros trabajos se ha visto que a medida que transcurre el tiempo aumenta la probabilidad de colonización y por lo tanto de restablecer la riqueza de especies (Badano *et al.* 2005).

Por otro lado, la utilización del mismo número de muestras en los fragmentos de distinto tamaño y la ausencia de patrones, podría deberse a que los fragmentos más grandes posean probablemente una mayor diversidad de microhábitats que los fragmentos más pequeños y que el número de muestras haya sido insuficiente para captar esta variabilidad (Schoereder *et al.* 2004); suponiendo que estos microhábitats serían nichos posibles de especies que permitirían albergar una mayor riqueza de especies distintas en fragmentos más grandes. También, es probable que los efectos de la fragmentación sean más marcados en los trópicos y en regiones como la selva amazónica donde las especies están bajo condiciones climáticas más estables a diferencia de lo que

podría ocurrir en regiones subtropicales o más templadas donde las especies soportan cambios frecuentes por las variaciones estacionales (cómo en el caso de nuestro trabajo). En concordancia con esto, Bestelmeyer & Wiens (1996) proponen que es importante considerar no sólo los factores a una escala local sino también regional y/o biogeográfica cuando se evalúan los efectos de los cambios en el uso de la tierra sobre la biodiversidad. Los resultados obtenidos en la presente Tesis evidencian al igual que otros trabajos realizados en hormigas que la riqueza no sería un buen indicador de los efectos de la pérdida y fragmentación del bosque en las comunidades de hormigas (Maeto & Sato 2004; Crist 2009).

Aunque no se hallaron efectos en la riqueza de especies, si se encontraron cambios en la composición de especies de hormigas cuando se consideraron los fragmentos de distinto tamaño, principalmente en el paisaje con menor pérdida de bosque. En este sentido, los resultados de nuestro trabajo son consistentes con los de otros que encuentran diferencias en la composición de especies a pesar de no detectar diferencias en la riqueza de especies en una escala local (Ribas & Schoereder 2007; Rivera *et al.* 2013). Una explicación plausible sería que pequeños cambios en la estructura de la comunidad de plantas producen cambios importantes en la composición de especies de hormigas entre fragmentos de diferente área tal como fue hallado en el trabajo de Cardoso (*et al.* 2010); existen trabajos para esta región que encontraron un efecto negativo de la disminución del área en la comunidad de plantas (Galletto *et al.* 2007; Cagnolo *et al.* 2006). Otra explicación posible, sería que el proceso de fragmentación ha preservado la variedad de microhábitats disponibles originalmente sólo disminuyendo el tamaño de las áreas de bosque (Ribas *et al.* 2005). Si esto fuese así, es plausible esperar que la riqueza de especies de hormigas no cambie significativamente entre los fragmentos de bosque. Por lo tanto, es probable que los fragmentos pequeños contengan hábitats más pequeños y menos recursos, consecuentemente soportando poblaciones más pequeñas de organismos, que podrían ser más propensas a extinción por eventos deterministas o estocásticos (Frankel & Soulé 1981; Ribas *et al.* 2005). Se ha visto que los fragmentos más pequeños soportan poblaciones más pequeñas que los fragmentos más grandes, y además que las especies con hábitos generalistas colonizan con más frecuencia los fragmentos pequeños y a su vez sufren más eventos de extinción, por lo cual los fragmentos más pequeños poseen una alta tasa de recambio de especies lo que podría explicar los cambios en la composición de especies en estos fragmentos (Schoereder *et al.* 2004). Si bien en nuestro caso no fue evaluada



la tasa de recambio de especies, los cambios en la composición de especies podrían estar vinculados a estos procesos, por lo cual sería interesante evaluarlos a futuro.

Considerando la abundancia de especies se observó un patrón claro en relación al bosque continuo en uno de los paisajes regionales (menor pérdida de bosque), donde una especie fue más abundante que el resto (*Pheidole cordyceps* 1). En cambio, en el paisaje con mayor pérdida de bosque la distribución de las especies fue similar entre los fragmentos de diferente tamaño. Una de las explicaciones posibles podría ser que la mayor disponibilidad de recursos tanto de nidificación como de forrajeo en un área mayor, como en el bosque continuo, permitan que haya algunas especies con mayor abundancia que otras. Así, por ejemplo, en un trabajo realizado en escarabajos por Didham *et al.* (1998) en la Amazonia brasilera, hallaron que el tamaño poblacional del 50% de las especies estudiadas disminuyó en los fragmentos más pequeños. Si bien poco se conoce de la biología de *Pheidole cordyceps* 1, esta especie corresponde a un género con hábitos generalistas como se mencionó previamente y además fue una especie común en varios fragmentos; este resultado coincidiría con lo planteado por Didham *et al.* (1998) quienes encontraron que contrariamente a lo esperado las especies más susceptibles a la fragmentación fueron las especies más comunes. También podría tratarse de especies más dominantes que ante una disponibilidad de recursos mayor puedan tener más habilidades competitivas frente a otras especies, y por lo tanto aumentar sus abundancias poblacionales. En este sentido hay evidencias que indican que los disturbios y los cambios en la estructura del hábitat pueden alterar las interacciones competitivas entre especies de hormigas (Parr & Gibb 2010).

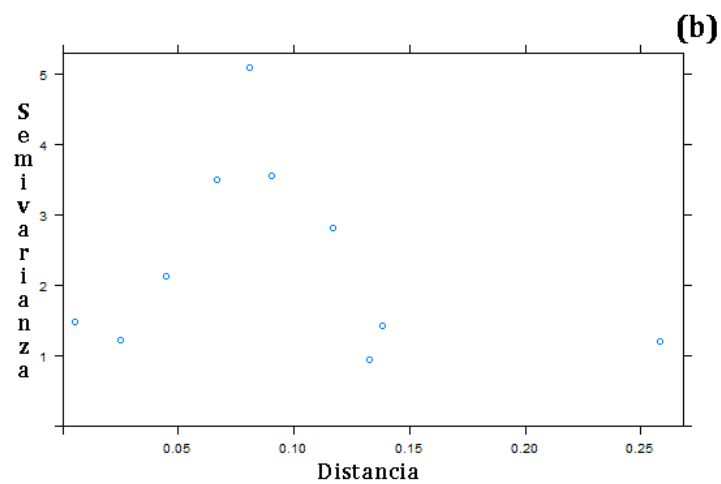
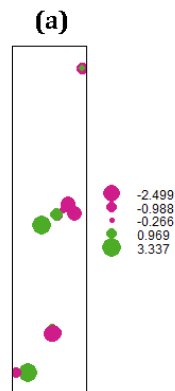
En relación a estos últimos párrafos, un punto importante es que no se conoce en profundidad la biología e historia natural de muchas de las especies halladas en este estudio y esto es de fundamental importancia para poder entender en profundidad la magnitud del impacto de los distintos cambios en las comunidades de hormigas. En relación a sus modos de reproducción, al ser organismos sociales y depender para su dispersión y reproducción de los individuos sexuados alados, podrían ver muy limitada su dispersión (Vasconcelos *et al.* 2006). Así por ejemplo, especies del género *Neivamyrmex* que, en nuestro caso siempre aparecieron en los fragmentos de bosque, poseen dietas específicas y las reinas de este género no poseen alas y no realizan vuelos nupciales, lo que limita su capacidad de dispersión y colonización de nuevos ambientes (Gotwald 1995; Suarez *et al.* 1998).

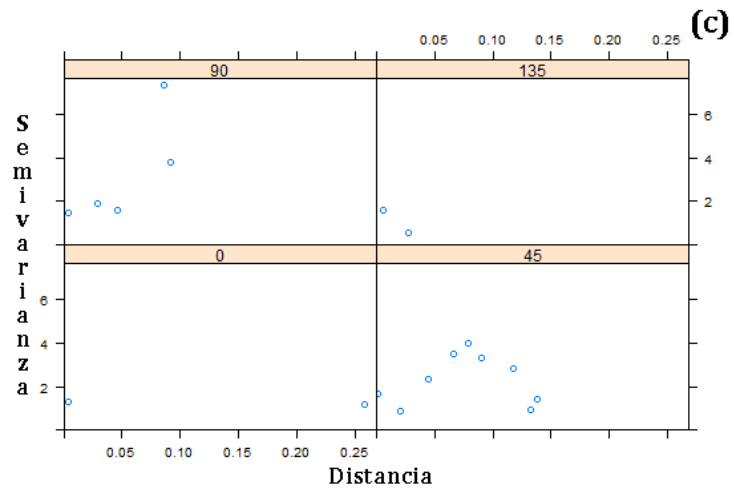
En relación a la comparación entre los dos paisajes regionales, en el paisaje con mayor pérdida de bosque se registraron menos especies que en el paisaje con menor pérdida de bosque. Una posible explicación podría ser que el paisaje con menor pérdida de bosque conserve aún más especies especialistas y que por eso algunos efectos, como por ejemplo el efecto borde, sea más marcado en este paisaje; además, en el paisaje con mayor pérdida de bosque las comunidades de hormigas entre fragmentos podrían ser más similares entre sí (homogenización biótica) en comparación a las del otro paisaje (Solar *et al.* 2015). En relación a las especies, una de más abundantes en ambos paisajes fue *Pheidole radoszowskii*, aunque en el paisaje con mayor pérdida de bosque fue mucho más abundante que el resto; se ha visto que esta especie de hormiga es una de la más distribuidas en los sistemas agrícolas en América Central (Perfecto & Snelling 1995).

Los principales resultados del presente Capítulo evidencian que la matriz simplificada de soja o maíz tiene un fuerte efecto negativo en las comunidades de hormigas epigeas y que el proceso de fragmentación, a través de la reducción en el área de los fragmentos de bosque remanentes no afecta la riqueza de especies de hormigas; no obstante si se han registrado cambios en la composición de especies en relación al área de los fragmentos y en una escala menor (micrositio), pero estos patrones no fueron tan marcados como los descritos primero. Si bien hay diferencias entre ambos paisajes con diferente grado de pérdida de bosque, es importante el papel que juegan los fragmentos de bosque en la conservación de especies de hormigas en ambos paisajes regionales del Bosque Chaqueño, ya que albergan una alta diversidad de especies. No sólo en la actualidad, sino también a una escala temporal grande, los fragmentos de bosque pueden funcionar como reservorios de un grupo importante de especies que pueden colonizar o recolonizar la matriz ante un disturbio ambiental importante, natural o antrópico como el actual cambio de manejo o uso de la tierra en algunos agro-ecosistemas (Livingston *et al.* 2013).

**Anexo 4.1.**

Análisis de autocorrelación espacial. Se presenta el gráfico de los residuos estandarizados del modelo vs. las coordenadas espaciales de cada fragmento seleccionado (a), variograma (b) y semi-variograma (c) para la variable: Riqueza de hormigas; donde no se evidencia ningún patrón. En rosa los residuos con valores negativos y verde los residuos con valores positivos.





## Capítulo V

*Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en los nidos conspicuos de hormigas: ¿afectan la estructura y la composición de especies de hormigas que nidifican en el suelo?*

## **Introducción**

En la actualidad, existe un consenso en la biología de la conservación acerca de que los cambios en el uso de la tierra son uno de los factores a escala global que se cree tendrán uno de los mayores impactos negativos en la biodiversidad hacia finales del siglo XXI (Sala *et al.* 2000; Foley *et al.* 2005). Uno de los principales procesos relacionados a los cambios en el uso de la tierra es la fragmentación de los ambientes naturales, que refiere a la subdivisión y sustitución de los hábitats naturales por ecosistemas agro-culturales. La fragmentación del bosque usualmente ocurre con pérdida de bosque y el resultado final de estos procesos interrelacionados es un paisaje con fragmentos de vegetación nativa de diferente tamaño rodeados, en general, por una matriz de cultivo (Didham 2010).

Se ha denominado al término “Fragmentación de hábitat” como un término paraguas ya que involucra diferentes procesos y mecanismos (Ewers & Didham 2007), muchas veces sin una distinción clara y concisa, tal como fue discutido previamente (Capítulo 1). Dos de estos procesos interrelacionados son el “efecto borde” y la matriz simplificada creada por las actividades humanas. Se ha visto que el efecto borde puede causar alteraciones en el número de especies, las abundancias poblacionales y la composición de especies, a través de tres efectos principales: (i) cambios en las condiciones abióticas, caracterizados por cambios microambientales, (ii) efectos biológicos directos, tales como la pérdida de especies o poblaciones debido a los efectos ambientales; y, (iii) efectos biológicos indirectos, como la pérdida de especies o la dominancia de otras especies distintas debido a alteraciones en las interacciones entre las especies cercanas al borde (Murcia 1995; Zheng & Chen 2000).

Aunque los efectos de la matriz han sido tradicionalmente menos estudiados que otros procesos, tienen un gran impacto en la persistencia de las especies a través de cambios en la disponibilidad de recursos, el movimiento de los organismos y la conectividad entre fragmentos (Tscharnke & Brandl 2004; Kupfer *et al.* 2006; Perfecto & Vandermeer 2010). La calidad de la matriz puede exacerbar o amenizar los efectos del borde. Una matriz que difiera altamente en estructura y condiciones microclimáticas de los ambientes primarios (por ejemplo, el bosque) será más hostil para las especies nativas; mientras que dadas las condiciones apropiadas, la matriz puede formar un mosaico de parches que permitan el movimiento de los individuos o que provean recursos

alternativos para éstos (Lindenmayer & Fisher 2006; Collinge 2009). Entonces, el estudio de la interacción entre los efectos del borde y la matriz es esencial para entender las consecuencias de la fragmentación del bosque en las especies nativas, principalmente cuando se consideran distintas escalas espaciales.

Varios estudios a lo largo de un amplio rango de ambientes han mostrado que la fragmentación se encuentra usualmente asociada con disminuciones en la riqueza y abundancia de especies, y cambios en la composición (Bestelmeyer & Wiens 1996; Suarez *et al.* 1998; Carvalho & Vasconcelos 1999; Brühl *et al.* 2003; Underwood & Fisher 2006; Crist 2009). Un estudio previo en la Amazonia brasilera encontró menos especies y una densidad de nidos menor en los fragmentos de selva que en el bosque continuo (Carvalho & Vasconcelos 1999). Banschbach *et al.* (2012), estudiando los efectos del borde en la comunidad y la estructura social de las hormigas de los bosques deciduos templados (Estados Unidos), encontraron una mayor abundancia de hormigas y densidad de colonias en el borde que en el interior de los fragmentos de bosque; pero no hallaron diferencias significativas en la riqueza de especies. Si bien estos estudios mostraron ciertos cambios cuando se consideraron los nidos de hormigas, existen diversos trabajos que no muestran patrones consistentes en relación a la fragmentación (Crist 2009).

La mayoría de los trabajos que consideran los impactos de la fragmentación del bosque en las comunidades de hormigas consideran la estimación de la ocurrencia de las especies basándose en las obreras de las diferentes especies de hormigas (es decir, en los individuos que salen del nido y que forrajean activamente en la superficie) colectadas en general con técnicas pasivas (por ejemplo, trampas Winkler, trampas de caída, cebos, etc.), más que en métodos de muestreo de colonias. Considerar a los nidos de las hormigas en los estudios provee una estimación más confiable de la presencia- ausencia de las especies en un sitio determinado y se recomienda para los análisis a un nivel comunitario (Gotelli & Collwell 2001), ya que la ubicación de la colonia refleja no sólo información relacionada a los individuos que forrajean sino que también a la respuesta de la reina, especialmente en la selección del sitio de nidificación (Agosti *et al.* 2000). La selección de los sitios de nidificación está controlada por varios factores bióticos y abióticos; especialmente sombra, textura del suelo, humedad, altitud (Lach *et al.* 2010), disponibilidad de alimento (Lach *et al.* 2010), e interacciones intra e inter específicas (Gordon & Kulig 1996; Gordon & Wagner 1997). Entonces, el muestreo de nidos provee una perspectiva poblacional de las comunidades de

hormigas y una caracterización diferente de la comunidad cuando se compara con otras técnicas de muestreo pasivas, como las trampas de caída (Schlick-Steiner *et al.* 2006; Gotelli *et al.* 2011).

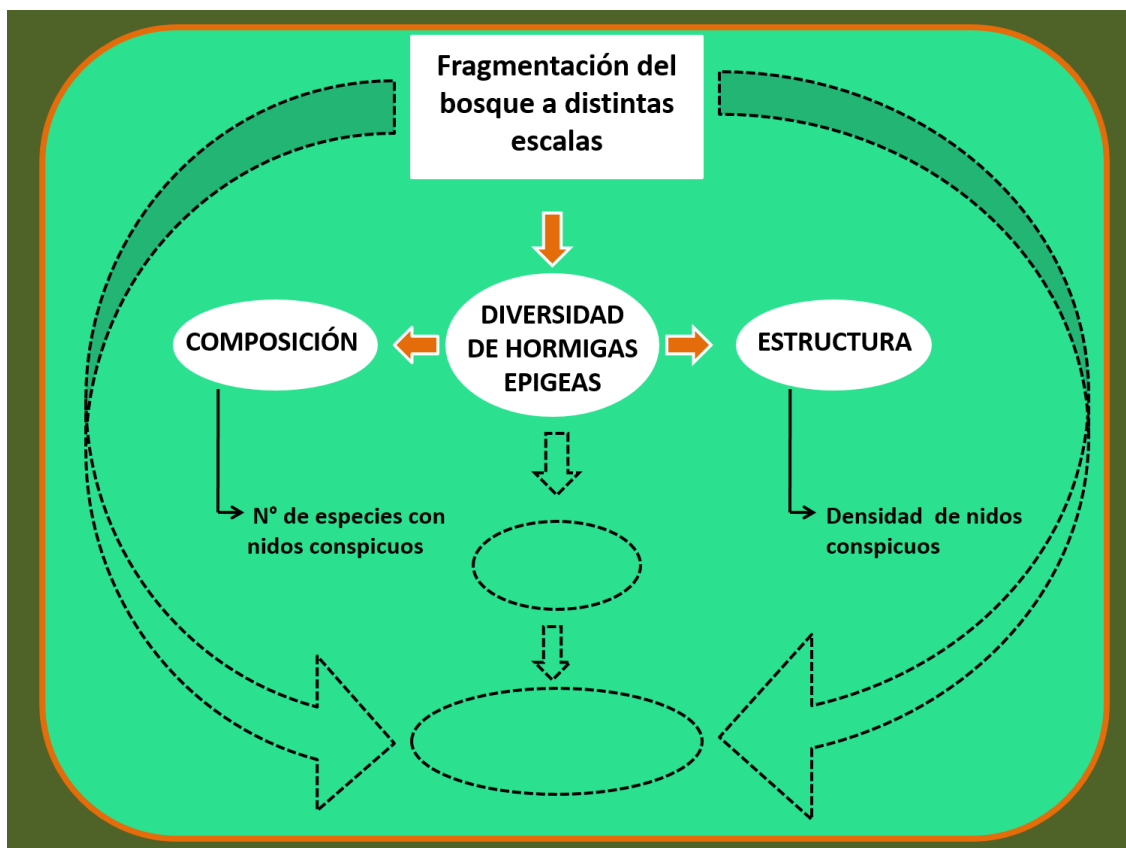
En las últimas décadas, América del Sur ha perdido bosques a tasas impresionantes (Cabido *et al.* 1991; Zak *et al.* 2004, Cáceres 2015). En Argentina, la dramática deforestación del Bosque Chaqueño subtropical, promovida por la expansión agrícola (principalmente para sembrar soja), ha reducido y convertido a este ecosistema en fragmentos de distinto tamaño embebidos en una matriz de cultivo, formando paisajes con diferente proporción de cobertura de vegetación nativa y usos de la tierra (Cáceres 2015). Existen diversos trabajos que en este último tiempo han evaluado el efecto que tienen estos procesos en la biodiversidad, pero no se conoce aún como afectan a las especies de hormigas con nidos conspicuos del Bosque Chaqueño.

Además, la mayoría de los estudios con diferentes organismos relacionados a la fragmentación del bosque, en general, han sido realizados en unos pocos fragmentos en un paisaje (Lindenmayer & Fisher 2006), rara vez se utiliza más de un paisaje para poner a prueba las hipótesis y muy pocas veces discrimina entre fragmentación y pérdida de bosque (Fahrig 2003; Tscharnke *et al.* 2012). El objetivo del presente capítulo es determinar si el proceso de fragmentación del Bosque Chaqueño a diferentes escalas espaciales (esto es, la reducción en el tamaño de los fragmentos, así como el efecto borde y la matriz de los agro-ecosistemas en Córdoba, Argentina), afecta la densidad (estructura), la riqueza y la composición de las especies de hormigas con nidos conspicuos que nidifican en el suelo. El objetivo del presente capítulo es determinar si el proceso de fragmentación del Bosque Chaqueño a diferentes escalas espaciales (esto es, la reducción en el tamaño de los fragmentos, así como el efecto borde y la matriz de los agro-ecosistemas en Córdoba, Argentina), afecta la densidad (estructura), la riqueza y la composición de las especies de hormigas con nidos conspicuos que nidifican en el suelo.



### **Hipótesis y predicciones:**

La fragmentación del bosque a distintas escalas espaciales genera cambios en la disponibilidad de sitios de nidificación y alimentación y, además modificaciones en las condiciones microambientales (temperatura y humedad) que afectan negativamente a las especies de hormigas con nidos conspicuos que nidifican en el suelo (Fig. 1). Esperamos a escala de paisaje, que los fragmentos más pequeños y los sitios menos heterogéneos, como la matriz, presenten un menor número de hormigas que nidifiquen en el suelo, una menor riqueza y una composición diferente que los fragmentos más grandes y sitios más heterogéneos (como el interior de los fragmentos). A escala de micro-sitio, y en particular, para el borde de los fragmentos predécimos un mayor número de especies, una mayor densidad de nidos y una composición distinta a la matriz e interior de los fragmentos de bosque, como consecuencia de poder acceder a los recursos disponibles tanto en la matriz de cultivo como en el interior de los fragmentos de bosque.



**Figura 1.** Mapa conceptual de articulación del presente capítulo. Este mapa se encuentra modificado del mapa original presentado en el Capítulo 1. Se muestran las relaciones entre los distintos componentes que se abordarán en el presente capítulo que pretende evaluar los efectos de la fragmentación del bosque a

distintas escalas en los componentes composicionales y estructurales de la comunidad de hormigas epigeas considerando a las especies con nidos conspicuos. Analizando a distintas escalas (fragmentos de bosque con distintas áreas remanentes y micrositos) como cambian la riqueza, abundancia y composición de especies de hormigas con nidos conspicuos.

### ***Materiales y métodos***

Los muestreos de este capítulo fueron realizados en los mismos paisajes y fragmentos previamente descriptos en el Capítulo 2 de la presente Tesis (ver pág. 19). Para determinar la densidad de nidos de hormigas fueron realizadas seis transectas de ancho fijo de 50 x 2 m en cada uno de los 17 sitios (15 fragmentos de bosque y dos bosques continuos): se realizaron dos transectas en la matriz, dos en el borde y dos en el interior de los fragmentos de bosque durante el verano del año 2013 (Enero y Febrero). La disposición de las transectas siguió la misma distribución que lo explicado anteriormente en el Capítulo 2 (ver pág. 19). Para incrementar la posibilidad de detectar los nidos, los muestreos fueron realizados entre las 7 y 12 horas, período en el cual se ha visto que la actividad de forrajeo de las hormigas es más alta (Pol & Lopez de Casenave 2014). Como muchas veces los nidos de las hormigas no son tan conspicuos y visibles, se utilizaron evidencias adicionales para localizarlos, tales como caminos o montículos alrededor de los nidos. En cada transecta los nidos de las distintas especies de hormigas que nidifican en el suelo fueron contados y fotografiados. Las especies de hormigas que no pudieron ser identificadas a campo fueron colectadas y determinadas a nivel de género y especie o morfoespecie utilizando las claves taxonómicas disponibles (Bolton 1994, 2003; Palacio & Fernández 2003). Las hormigas fueron depositadas en el Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-UNC-CONICET) y algunos especímenes del género *Acromyrmex* se encuentran en la colección del Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

### ***Análisis de datos***

Se realizó un análisis gráfico descriptivo a escala de micrositio (matriz, borde e interior) con Diagramas de Venn considerando el número de especies que nidificó en cada micrositio.

Para evaluar el efecto de la fragmentación del bosque en la composición de especies de hormigas que nidifican en el suelo y la estructura (la abundancia de las distintas especies) en cada paisaje se realizaron Escalamientos Multidimensionales No-métricos (NMDS). Los NMDS se realizaron utilizando la abundancia de las especies por sitio (fragmento) con el índice de disimilaridad de Bray-Curtis. El NMDS es un gráfico de ordenamiento que representa a las muestras o especies como puntos en un espacio bidimensional, tal que la disimilaridad relativa entre las muestras o especies se relaciona con las distancias relativas que las separan en este espacio bidimensional (van der Gucht 2005). Para estos análisis no se consideraron a las especies que aparecieron solo una vez, ni tampoco a las transectas realizadas en la matriz.

Para cuantificar el efecto de los diferentes factores de análisis se realizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos. Los modelos fueron construidos con las siguientes variables independientes: Tamaño de los fragmentos (como variable continua); y Micrositio (matriz, borde e interior). La variable tamaño de fragmento fue transformada a  $\log_{10}$  y la variable micrositio fue anidada dentro de la variable Logarea. Como variable aleatoria se incluyó al paisaje, ya que al tener uno de cada tipo (baja y alta pérdida de bosque) no hay réplicas de los mismos. Este modelo fue realizado para las tres variables de respuesta consideradas: Número de nidos de hormigas que nidifican en el suelo, Riqueza de nidos de distintas especies que nidifican en el suelo y un Índice de diversidad de especies: Índice de Margaleff. El Índice de Margaleff (Clifford & Stephenson 1975) revela que la riqueza de especies se incrementa con el N (número total de individuos), y en particular, se incrementa de un modo no lineal y aproximadamente logarítmico con el N. Fórmula de Margaleff:  $S = (S-1) / \log_e N$ . Se calcula como el cociente de la riqueza (S) menos 1, sobre el logaritmo natural del número total de individuos (N). En el caso de las variables que fueron conteos (número de nido y riqueza) se utilizó la distribución de Poisson y en el caso de la variable Índice de Margaleff se utilizó la distribución gaussiana ya que se trata de una variable continua. Para realizar estos análisis se utilizaron las funciones `glmer()` del paquete `lme4` (Bates *et al.* 2007) y la función `lme()` del paquete `nlme` (Pinheiro *et al.* 2009). Para probar la autocorrelación espacial de los datos se realizaron gráficos entre los residuos estandarizados de los modelos (para las tres variables respuesta seleccionadas) y sus coordenadas espaciales, utilizando el paquete `gstat` (Pebesma & Graeler 2013); se probó la autocorrelación espacial entre los residuos de los modelos y la posición en el espacio de los distintos fragmentos considerados (Anexo 5.1). Todos los gráficos y análisis del presente capítulo fueron realizados en R (R Core Team 2013).

## Resultados

Se colectaron un total de 31 especies de hormigas en los dos paisajes (Tabla 1). La subfamilia más representada fue Myrmicinae con 19 especies y Formicinae con seis (Tabla 1). También encontramos nidos de tres especies de Dolichoderinae, dos Ectatomminae y una Poneriae (Tabla 1).

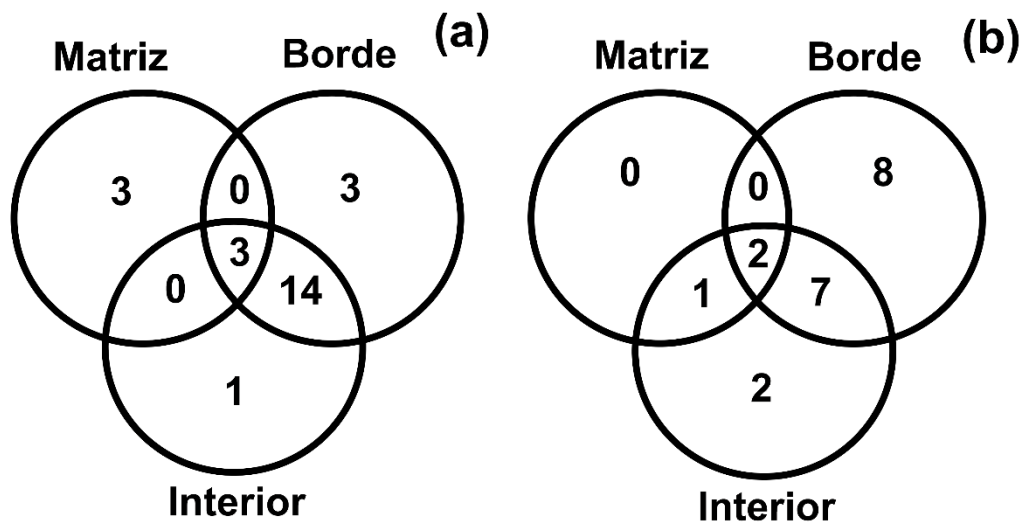
**Tabla 1.** Abundancia de hormigas que nidifican en el suelo (nidos/transecta) encontrados en la matriz (M), borde (E) e interior (I) de los distintos fragmentos seleccionados en los paisajes con menor y mayor pérdida de bosque, en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina.

		Menor pérdida			Mayor pérdida		
		M	B	I	M	B	I
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex thoracicus</i> (Gallardo)	1	0	0	0	0	0
	<i>Forelius nigriventris</i> (Forel)	0	1	0	0	0	0
	<i>Linepithema gallardoi</i> (Brèthes)	0	2	9	0	0	0
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys striatula</i> (Mayr)	1	3	5	1	0	1
	<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	0	0	0	0	1	0
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i> (Mayr)	3	59	10	0	0	0
	<i>Camponotus bonriensis</i> (Mayr)	0	0	0	0	1	0
	<i>Camponotus mus</i> (Roger)	0	3	9	0	4	0
	<i>Camponotus punctulatus</i> (Mayr)	0	0	0	0	1	2
	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius)	0	15	4	0	7	4
	<i>Nylanderia</i> sp.	0	3	1	0	0	0
Myrmicinae	<i>Acromyrmex aspersus</i> (Smith)	0	6	1	1	3	2
	<i>Acromyrmex lundii</i> (Guérin)	0	10	14	0	8	8
	<i>Apterostigma pilosum</i> (Mayr)	0	1	0	0	0	0
	<i>Crematogaster cisplatinalis</i> (Mayr)	0	2	4	0	1	0

	<i>Crematogaster</i> sp. 1	0	0	1	0	0	0
	<i>Pheidole obscurifrons</i> (Santschi)	0	0	0	0	1	0
	<i>Pheidole bruchi</i> (Forel)	0	1	0	0	1	8
	<i>Pheidole</i> sp. 3	0	4	4	0	0	1
	<i>Pheidole</i> sp. 4	0	2	5	0	2	2
	<i>Pheidole</i> sp. 5	0	1	1	0	1	0
	<i>Pheidole</i> sp. 6	1	0	0	0	0	0
	<i>Pheidole tristis</i> (Smith)	1	0	0	0	0	0
	<i>Pheidole</i> sp. 1	1	1	1	0	0	2
	<i>Pheidole radowskowskii</i>	0	4	9	0	1	3
	<i>Pheidole</i> sp. 2	0	0	0	0	1	0
	<i>Solenopsis invicta</i> (Buren)	0	0	0	1	8	1
	<i>Solenopsis</i> sp.	0	0	0	0	1	0
	<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger)	0	1	3	0	1	2
	<i>Wasmannia sulcaticeps</i> (Emery)	0	1	1	0	0	0
Ponerinae	<i>Hypoponera</i> sp.	0	1	1	0	0	0

El número total de especies registradas en ambos paisajes fue similar, 24 en el paisaje con menor pérdida de vegetación y 20 en el paisaje con mayor pérdida de vegetación. Trece de las 31 especies se registraron en ambos paisajes, mientras que 11 fueron exclusivas del paisaje con menor pérdida de bosque y siete en el paisaje con mayor pérdida de bosque (Tabla 1).

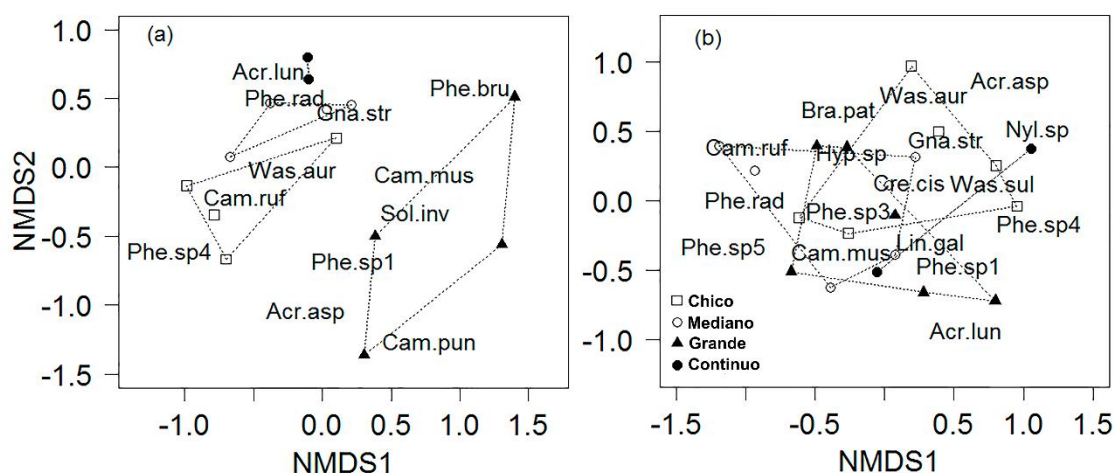
En el diagrama de Venn para el paisaje con menor pérdida de vegetación se ve que tres especies nidificaron exclusivamente en la matriz, mientras que en los fragmentos de bosque (borde e interior) se encontraron un total de 18 especies nidificando en ellos (Fig. 2 a). La mayoría de estas especies fueron compartidas entre borde e interior de los fragmentos, solo una especie nidificó exclusivamente en el borde de los fragmentos. Tres especies fueron comunes a los tres micrositios: matriz, borde e interior (Fig. 2 a).



**Figura 2.** Diagramas de Venn para las especies que nidifican en el suelo en los paisajes con menor (a) y mayor pérdida de bosque (b), detallando aquellas especies que ocurrieron exclusivamente o no en cada micrositio (matriz, borde e interior) en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina.

En el paisaje con mayor pérdida de bosque se encontraron ocho especies nidificando exclusivamente en el borde, dos en el interior de los fragmentos y ninguna especie exclusiva en la matriz (Fig. 2 b). Un total de 20 especies de hormigas construyeron sus nidos en los fragmentos de bosque, pero la mayoría de ellas en el borde de los fragmentos (Fig. 2 b). En común en los tres micrositios se encontraron dos especies de hormigas (Fig. 2 b).

El gráfico de ordenamiento (NMDS) para el paisaje con mayor pérdida de bosque mostró que los grupos de fragmentos de distinto tamaño (cada polígono) presentan claras diferencias en la composición de especies (Fig. 3 a; stress: 0.09). El NMDS para el paisaje con menor pérdida de bosque mostró que los grupos de fragmentos de distinto tamaño (cada polígono) se encuentran superpuestos, lo que sugiere que la composición de especies que nidifican en el suelo es comparable entre estos fragmentos (Fig. 3b). Sin embargo, *B. patagonicus* y *W. auropunctata* fueron más abundantes en los fragmentos pequeños (Fig. 3b).



**Figura 3.** NMDS para las especies que nidifican en el suelo por fragmentos de distinto tamaño (agrupados por polígonos diferentes). Las transectas de la matriz no fueron consideradas; las especies fueron representadas en negro. (a) Paisaje con mayor pérdida de bosque (Stress= 0,09) y (b) paisaje con menor pérdida de bosque (Stress= 0,16). El nombre de las especies corresponde a las primeras tres letras del género y la especie listadas en la Tabla 1.

En el caso de las tres variables respuesta seleccionadas los resultados que se obtuvieron con los modelos realizados (Tabla 2), indican que en los tres casos, el factor que mejor explicó la variabilidad de los datos fue Logarea/Micrositio (Tabla 2), y entre los niveles de estos factores anidados, la matriz fue significativamente diferente del resto (Tabla 2). Es decir, que en la matriz de cultivo hubo menos nidos, menor riqueza y un Índice de Margaleff más bajo que en el borde e interior de los fragmentos de bosque (Tabla 2).

**Tabla 2.** Resultados de los MLGM para los diferentes factores de análisis seleccionados para las tres variables respuesta: Número de nidos, Riqueza de nidos e Índice de Margaleff.

Factores	Estimado	Error estándar	P
Variable: Número de nidos			
Logarea	0,10	0,08	0,2
Logarea: M	-2,26	0,37	1,2e-09*
Logarea: B	0,14	0,1	0,14
Logarea: I	-0,14	0,1	0,14
Variable: Riqueza de nidos			

Logarea	0,002	0,12	0,98
Logarea: M	-1,47	0,37	5,5 e-05*
Logarea: B	-0,03	0,14	0,8
Logarea: I	0,03	0,24	0,81
Variable: Índice de Margaleff			
Logarea	0,16	0,21	0,43
Logarea: M	-0,82	0,24	0,002*
Logarea: B	-0,13	0,24	0,59
Logarea: I	0,13	0,24	0,59

### **Discusión**

Los resultados hallados en el presente capítulo indican que los procesos relacionados a la fragmentación del bosque a diferentes escalas espaciales afectan a las hormigas que nidifican en el suelo, provocando cambios en la estructura, composición y diversidad. Para ordenar esta sección, se discutirán primero los patrones hallados desde la menor escala (micrositio: matriz, borde e interior), a la escala mayor: paisaje regional.

Los resultados hallados para el número de nidos (estructura), la riqueza y el índice de Margaleff hallados en relación a la matriz se encuentran en concordancia con nuestras predicciones. En el paisaje con menor pérdida de bosque la mayoría de las especies de hormigas nidificaron en el borde e interior de los fragmentos de bosque. En el paisaje con mayor pérdida de bosque el patrón fue diferente ya que la mayoría de las especies nidificaron exclusivamente en el borde de los fragmentos. En el interior de los fragmentos se hallaron solo dos especies exclusivas y no se hallaron especies exclusivas nidificando en el matriz.

Desde el punto de vista de la conservación, es importante resaltar que los resultados de este capítulo evidencian que la matriz conformada por cultivos contiene muy baja densidad y riqueza de especies de hormigas que nidifican en el suelo. En consecuencia, la matriz parece muy hostil para el establecimiento de la mayoría de especies de hormigas con importantes consecuencias negativas para la distribución y la dinámica de las poblaciones de estas especies. Los monocultivos de soja o maíz no serían compatibles con las hormigas que nidifican en el suelo; probablemente, estarían actuando como barreras para el movimiento y establecimiento de las especies de hormigas



(Vandeermmer & Perfecto 2007). Estos resultados son consistentes con datos previos que sugieren que la conversión de los bosques en cultivos, es en detrimento de la diversidad de hormigas (Perfecto *et al.* 1997; Ambrecht *et al.* 2005). En este sentido, Pacheco *et al.* (2013) hallaron que los cultivos impactan negativamente en la diversidad de hormigas que forrajean a nivel del suelo, y también de las especies hipogeas. Majer *et al.* (1997) encontraron que la conversión de bosques a cultivos dramáticamente reduce la riqueza de especies. Sin embargo, es importante resaltar que encontramos tres especies exclusivas que nidificaron en la matriz (en el paisaje con menor pérdida de bosque) pertenecientes a los géneros *Dorymyrmex* y *Pheidole*. Estos resultados concuerdan con resultados hallados en otros trabajos que también encuentran estas especies asociadas a cultivos (Pacheco *et al.* 2013).

Madureira *et al.* (2012), propusieron dos escenarios posibles que podrían explicar la ocurrencia de las especies de hormigas en la matriz de cultivo: "(I) que las especies de hormigas exóticas de biomas abiertos, migran y se establecen en la matriz; o (II) que las especies que ocurren frecuentemente en las áreas de la matriz sean originarias de ambientes abiertos de los bosques y que hayan incrementado su distribución después del proceso de fragmentación". Estas dos explicaciones coinciden con lo que podría estar pasando en ambos paisajes regionales. Esto es, en el paisaje con menor pérdida de bosque hay tres especies exclusivas (*D. thoracicus*, *Pheidole* sp. 6, *P. tristis*) en la matriz de cultivo, mientras que en el paisaje con mayor pérdida de bosque no hay especies exclusivas; las especies que ocurrieron en la matriz de cultivo son las mismas que ocurrieron en los fragmentos de bosque. En este caso, se ajusta mejor la segunda hipótesis propuesta por Madureira *et al.* (2012). De todas maneras las especies que se encontraron son nativas en lugar de exóticas como propusieron en el trabajo de Madureira *et al.* (2012).

En relación al borde de los fragmentos nuestros resultados no mostraron una mayor riqueza y esto fue contrario a lo esperado; pero hubo algunas diferencias entre paisajes en relación a los diagramas de Venn; el paisaje con mayor pérdida de bosque presentó más especies exclusivas nidificando en el borde, mientras que en el paisaje con menor pérdida de bosque borde e interior compartieron la mayoría de las especies. La ausencia de un aumento en los valores de riqueza en los bordes podría explicarse por los patrones obtenidos para la matriz, en uno de los paisajes sólo tres especies exclusivas nidificaron en la matriz y en el otro ninguna especie fue encontrada nidificando exclusivamente en la matriz; por lo tanto es de esperar que no se haya detectado un

aumento de la riqueza en los bordes porque en la matriz casi no ocurrieron especies (Dauber *et al.* 2004; Crist 2009). En otros casos se han reportado aumentos en la riqueza de especies en los bordes debido a la presencia de especies exóticas (Sobrinho *et al.* 2003; Schoereder *et al.* 2004), pero esta no sería una explicación posible dado que no se detectaron especies exóticas en el presente trabajo.

La presencia de un mayor número de especies exclusivas en los bordes en el paisaje con mayor pérdida de bosque podría explicarse por cambios en los factores que afectarían la disponibilidad de sitios de nidificación para las hormigas, incluidos la cantidad de sombra (cobertura de la vegetación), la disponibilidad de materiales para construir los nidos, la humedad del suelo, la profundidad del suelo y la disponibilidad de recursos alimenticios cercanos (Braschler & Baur 2003). Es decir, que la presencia de las hormigas en los ambientes del borde podría estar relacionada por la capacidad fisiológica de las especies en ambientes disturbados, lo que sería interesante poner a prueba (Brandão *et al.* 2011). No obstante, la densidad de las especies exclusivas en los bordes (Tabla 1) fue muy baja, por ello sería interesante seguir indagando en este patrón y los posibles mecanismos subyacentes.

En el paisaje con menor pérdida de bosque si bien la mayor parte de las especies fueron compartidas entre borde e interior hay dos especies que presentaron mayor densidad de nidos en los bordes y fueron *Brachymyrmex patagonicus* y *Camponotus rufipes* (Tabla 1). En el caso de *B. patagonicus* se trata de una especie pequeña de la que no se conoce mucho de su biología, pero se ha visto que las obreras suelen establecer interacciones con los áfidos para obtener su melaza y/o que también visitan nectarios extraflorales (Brandão *et al.* 2011). En el caso de *C. rufipes* se trata de una especie que ha sido hallada en ambientes disturbados en otras regiones (Marinho *et al.* 2002; Ramos *et al.* 2003; Viana-Silva & Jacobi 2012).

En el caso del paisaje con mayor pérdida de bosque una especie presentó mayor densidad de nidos en los bordes y fue *Solenopsis invicta*, mejor conocida como “hormiga de fuego”; se trata de una especie altamente invasora en otros países del mundo, se ha visto que aumenta su abundancia en sitios donde la cobertura de la vegetación es intermedia (Feener *et al.* 2008), como por ejemplo sitios pastoreados que permiten una mayor insolación y por lo tanto mayor temperatura para la termorregulación de la colonia (Calcaterra *et al.* 2010). Este patrón ha sido

reportado previamente para esta especie en Argentina y Estados Unidos (en uno de los países que la especie ha invadido) (Hölldobler & Wilson 1990; Bestelmeyer & Wiens 1996; Tschinkel 2006). Entonces, una explicación plausible podría ser que esta especie prefiere nidificar en el borde de los fragmentos donde la vegetación posee cierta estructura y a su vez, donde existe posiblemente una mayor insolación y por lo tanto una mayor temperatura para el establecimiento de los nidos.

No se hallaron efectos del tamaño del fragmento (proceso de fragmentación) en la estructura (número) y riqueza de especies de hormigas que nidifican en el suelo. En cambio, la composición de especies mostró diferentes resultados según el paisaje. En el paisaje con menor pérdida de bosque la composición de especies de hormigas que nidifican en el suelo fue similar entre fragmentos de distinto tamaño, pero en el paisaje con mayor pérdida de bosque fue bien diferente entre los fragmentos de distinto tamaño. Una explicación posible podría ser que por encima de un límite de pérdida de vegetación, los efectos de la fragmentación sean más intensos en determinar cómo se distribuyen las especies con nidos conspicuos. Esto último concordaría con lo planteado por Fahrig (2003), quién postuló que los efectos de la fragmentación son más evidentes cuando la pérdida de bosque en un paisaje es mayor. Schmidt *et al.* (2013) encontraron que la composición de especies de hormigas fue la única variable a nivel comunitario que cambió a lo largo del gradiente de reforestación que estudiaron. Otros estudios también han reportado cambios en la composición de especies a lo largo de hábitats con distinto grado de disturbio (Vasconcelos 1999; Silva *et al.*, 2007, 2014). La recuperación de la composición de especies lleva más tiempo que la de la riqueza de especies (Dunn 2004) y tiene un fuerte relación con la estructura de la vegetación (Dunn 2004), la cual cambia como consecuencia de los disturbios (Cardoso *et al.* 2010). En consecuencia, la composición de especies podría ser un mejor parámetro para evaluar los efectos de los diferentes procesos de cambio en el uso de la tierra (Ribas *et al.* 2012), pero idealmente estos parámetros deberían combinarse con evaluaciones del componente funcional de la biodiversidad (Grez & Galetto 2011). De todas maneras, sería interesante incorporar más paisajes con diferente grado de pérdida de bosque para poner a prueba estas afirmaciones.

Otro resultado interesante es que los nidos de *W. auropunctata* fueron más abundantes en los fragmentos pequeños de ambos paisajes (menor y mayor pérdida de bosque). Aunque la distribución de esta especie (*W. auropunctata*) sugiere que está dentro de su distribución original (Wetterer & Porter 2003), es interesante resaltar que esta especie está considerada como una

especie exótica invasora en diferentes regiones del mundo y comúnmente muestra un elevado incremento de su población en sitios disturbados y es “capaz en algunas circunstancias de extinguir completamente la fauna de hormigas en grandes áreas” (Wetterer & Porter 2003). Lo mismo podría estar ocurriendo con *B. patagonicus* la cual fue más abundante en los fragmentos pequeños en el paisaje con menor pérdida de bosque, aunque fue descrita como una especie nativa de Argentina (Quirán *et al.* 2004), la cual es una especie invasora en otros países, como por ejemplo Estados Unidos (MacGown *et al.* 2007).

Schmidt *et al.* (2013) propusieron que pocas condiciones son suficientes para que las hormigas puedan colonizar un fragmento independientemente de su edad, lo que puede causar que la riqueza de especies sea similar entre fragmentos de bosque de distinto tamaño en diferentes etapas de la reforestación aunque la composición de especies puede ser distinta. Vasconcelos (1999) propusieron que la recuperación de la comunidad de hormigas epigeas parece ser más rápida que la regeneración de la comunidad de plantas leñosas. Es probable que la comunidad de hormigas que nidifican en el suelo en términos de riqueza haya tenido tiempo suficiente para su recuperación pero que los efectos de la fragmentación del bosque continúen siendo evidentes en la composición de especies y se vean intensificados cuando la pérdida de bosque es mayor. “El debate de la pérdida de bosque versus la fragmentación del mismo, muchas veces se ha focalizado exclusivamente en la riqueza de especies, más que en la composición de especies de una comunidad, la cual usualmente cambia ampliamente y muchas veces con el costo de perder especies amenazadas y muy valiosas” (Tscharnke *et al.* 2012). Los cambios en la composición de especies (Crowder *et al.* 2010) pueden tener amplios efectos en el funcionamiento de los ecosistemas, aún más que los cambios en la riqueza de especies (Wilsey & Potvin 2000; Tscharnke *et al.* 2012), y están influenciados por procesos que actúan simultáneamente desde escalas locales a regionales (Spiesman & Cumming, 2008). Armbrrecht *et al.* (2005) demostraron que la pérdida de diversidad de especies en la hojarasca de los agro-ecosistemas de café ocurre no solo en términos de la identidad especies específicas sino que también en relación a la complejidad y asociaciones ecológicas.

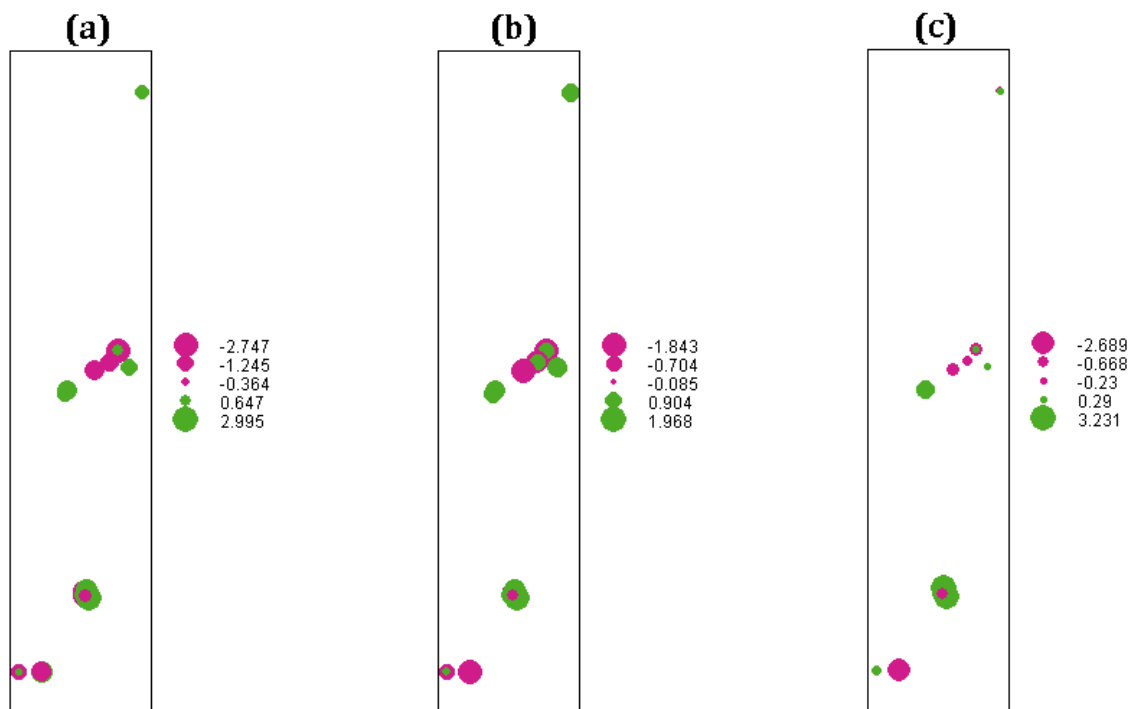
Más aún, las características de la matriz que pueden hallarse en diferentes paisajes fragmentados pueden producir una divergencia en la composición de especies, aún en fragmentos que tengan una diversidad de microhábitats similares (Laurance *et al.* 2007; Tscharnke *et al.* 2012).

Una explicación posible a los patrones de composición en los fragmentos en el paisaje con mayor pérdida de bosque, sería que al estar los fragmentos en propiedad de pequeños productores, aunque igualmente se trató también de monocultivos, fuese probable que pequeños cambios en el manejo de los cultivos o el uso de productos de control diferentes repercutan en un cambio en la composición de especies de los fragmentos de bosque adyacentes.

Los resultados del presente capítulo permiten afirmar que la matriz de cultivo afecta severamente los sitios de nidificación y el establecimiento (King & Tschinkel 2016) de las especies de hormigas con nidos conspicuos del Bosque Chaqueño. En el borde de los fragmentos existirían probablemente condiciones microclimáticas que favorecerían más el aumento en la densidad de algunas especies más que otras. En relación a los fragmentos de diferente tamaño parecería haber una diversidad de sitios de nidificación que permiten que no haya diferencias en la riqueza de especies, pero en algunos fragmentos algunas especies presentaron una mayor densidad que otras. Sería interesante dilucidar los mecanismos por detrás de estos patrones y, averiguar por ejemplo si esto guarda relación con pequeños cambios en los recursos para nidificar, para la alimentación o también, a cambios en la comunidad de plantas, entre los fragmentos de distinto tamaño.

**Anexo 5.1.**

Análisis de autocorrelación espacial. Se presentan los gráficos de los residuos estandarizados de los modelos vs. las coordenadas espaciales de cada fragmento seleccionado para las variables: Riqueza de nidos conspicuos (a) , Índice de Margaleff (b) y Número de nidos conspicuos de hormigas (c); donde no se evidencia ningún patrón. En rosa los residuos con valores negativos y verde los residuos con valores positivos.



## Capítulo VI

***¿El efecto borde y el tamaño del fragmento afectan la interacción entre las hormigas y *Croton lachnostachyus* en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño?***

## Introducción

El presente capítulo se encuentra publicado en: Pereyra M, Pol RG, Galetto L (2015) Does edge effect and patch size affect the interaction between ants and *Croton lachnostachyus* in fragmented landscapes of Chaco forest? *Arthropod-Plant Interactions* 9: 175–186.

La destrucción y fragmentación de hábitats naturales son dos de los principales procesos que contribuyen a la pérdida y extinción de la biodiversidad (Ehrlich 1988; Noss & Cooperrider 1994; Fahrig 2003; Hobbs & Yates 2003). La fragmentación del hábitat se define usualmente como un proceso a escala de paisaje por el cual la pérdida de hábitat resulta en la división de hábitats grandes y continuos en remanentes más pequeños y aislados entre sí (Wilcove *et al.* 1986; Fahrig 2003; Didham *et al.* 2012). En consecuencia, la fragmentación de paisajes naturales conlleva, en general, a una reducción del área del fragmento, un aumento del aislamiento de los fragmentos y una alteración de la estructura de la matriz (Didham 2010).

La reducción y la división de estos hábitats continuos en fragmentos pequeños y el incremento en la proporción de los bordes juegan un rol fundamental en la determinación de la abundancia y diversidad de la fauna de insectos en ecosistemas fragmentados (Hunter 2002). Las hormigas son particularmente sensibles a la fragmentación del hábitat. Distintos estudios a lo largo de un amplio rango de ambientes han observado que la fragmentación usualmente está asociada con una disminución en la riqueza de especies y la abundancia poblacional en conjunto con cambios en la composición de especies (Bestelmeyer & Wiens 1996; Suarez *et al.* 1998; Carvalho & Vasconcelos 1999; Brühl *et al.* 2003; Underwood & Fisher 2006; Crist 2009). Estos cambios en las comunidades de hormigas están usualmente relacionados tanto con la alteración de las condiciones abióticas (Dunn *et al.* 2007), la disponibilidad de alimento y los sitios de nidificación (Braschler & Baur 2003), como con la abundancia de organismos mutualistas y competidores que resultan de la reducción en el tamaño del fragmento y el efecto borde (Crist 2009; Wiescher *et al.* 2012).

Los cambios en los componentes composicionales y estructurales de la biodiversidad, en este caso, en las comunidad de hormigas pueden producir significativas alteraciones en las interacciones que las hormigas establecen con otras especies, en particular, especies de plantas



(Rico-Gray & Oliveira 2007). Más aún, trabajos recientes indican que la pérdida de interacciones puede ser independiente de la extinción de las especies, es decir, puede no ser necesariamente una consecuencia de la pérdida de especies; podrían perderse primero las interacciones y luego las especies involucradas. Esto último, constituye un nuevo e importante componente en la pérdida de biodiversidad vinculado al componente funcional, que en última instancia puede involucrar la pérdida de servicios ecosistémicos que los seres humanos obtienen de los ecosistemas (Valiente-Banuet *et al.* 2014).

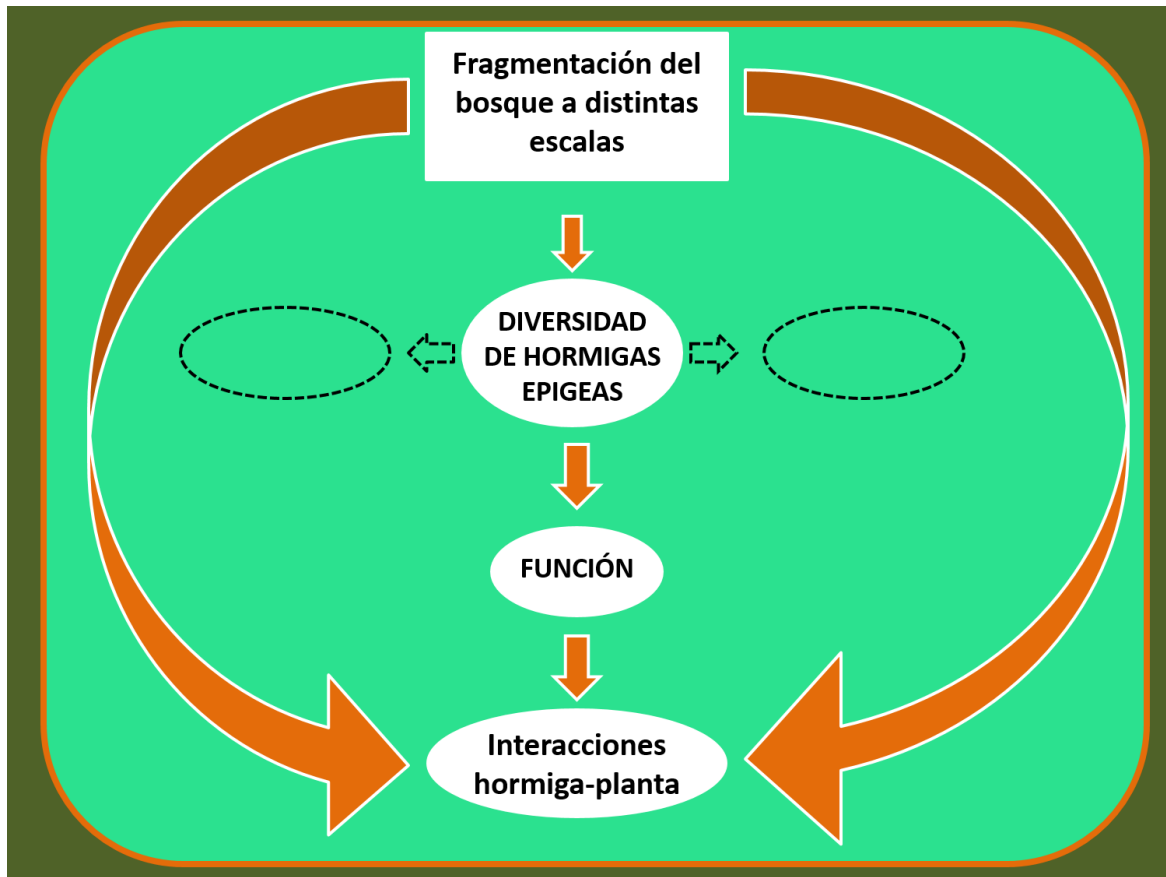
El éxito reproductivo de muchas especies de plantas depende en gran medida de la interacción que establecen con diversas especies de hormigas. Los nectarios extraflorales (NEFs) son órganos secretores de néctar que no están directamente involucrados en la polinización y se encuentran presentes en aproximadamente 2-4% de las plantas con flores (Weber & Keeler 2013). A pesar de que los NEFs atraen a una variedad de insectos consumidores de néctar (Koptur 1992), las hormigas son los visitantes más frecuentes en plantas que exhiben NEFs, tanto en ambientes templados como tropicales (Oliveira & Brandão 1991). En las dos décadas anteriores, distintos estudios experimentales a campo han observado que las interacciones hormiga-NEFs tendría un efecto positivo en las plantas como consecuencia de que las hormigas disuaden a los insectos herbívoros que se alimentan de las hojas, yemas y flores, así como también a los predadores de semillas (Rosumek *et al.* 2009; Trager *et al.* 2010). En otros estudios, sin embargo, no se ha observado un beneficio aparente a las plantas debido a la visita de las hormigas (O'Dowd & Catchpole 1983; Whalen & MacKay 1988; Pereira & Trigo 2013). Además, se han observado variaciones en los beneficios que las plantas obtienen de esta interacción con hormigas entre hábitats diferentes (Barton 1986), estaciones o años (Tilman 1978), lo cual le brindaría soporte a la idea de que la interacción hormiga-planta mediada por los NEFs es en muchos casos facultativa y no un mutualismo (Schemske 1983; Thompson 1988; Bronstein 1998).

Los beneficios derivados de las hormigas y el resultado neto de las interacciones entre hormigas y plantas con NEFs dependen de múltiples factores, tales como de la abundancia y la composición de las especies de hormigas y los insectos herbívoros que visitan las plantas (Horvitz & Schemske 1984; Oliveira *et al.* 1987; Rico-Gray & Thien 1989), así como de la capacidad de los herbívoros de evitar o disuadir a las hormigas (Koptur 1984; Heads & Lawton 1985; Freitas & Oliveira 1996). Por lo tanto, la reducción en el tamaño del fragmento en conjunto con una

incremento en el efecto borde podría influenciar el resultado de la interacción hormiga-planta, ya que los cambios en las condiciones ambientales tendrían una gran influencia en la diversidad y los patrones de actividad de las hormigas (Crist 2009; Brandão *et al.* 2011; Wiescher *et al.* 2012). Además, la disponibilidad de luz y nutrientes puede variar como consecuencia del proceso de fragmentación y afectar a los caracteres de los NEFs (e.g. su número y la producción de néctar) y, por lo tanto, tener un efecto sobre la disponibilidad en las recompensas de néctar disponibles para las hormigas (Agrawal & Rutter 1998; Heil *et al.* 2001; Heil 2008). El objetivo de este capítulo fue determinar si el tamaño del fragmento y el efecto borde afectan la composición y frecuencia de hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus*, y como estos cambios alteran el daño foliar y el éxito reproductivo de las plantas en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño del centro de Argentina.

### **Hipótesis y predicciones:**

La reducción en el tamaño de los remanentes de bosque y la alteración de las condiciones abióticas entre el borde y el interior de los fragmentos de bosque alteran la composición y frecuencia de las hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus*. Estos cambios se relacionan con variaciones en el daño foliar y en el número de NEFs entre plantas del borde y del interior de los fragmentos de bosque; y además, afectan el éxito reproductivo de las plantas (producción de frutos y semillas, la masa de las semillas, su germinabilidad y el daño foliar) en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño. Se espera una composición de especies de hormigas distinta entre borde e interior de los fragmentos y también entre los fragmentos de distinto tamaño. Además, se espera que estos cambios se vean reflejados en un éxito reproductivo diferencial entre plantas aisladas y no aisladas de las hormigas entre los fragmentos de distinto tamaño; y que los efectos de la falta de protección por parte de las hormigas sean más severos en los fragmentos más pequeños como consecuencia de una composición de especies distinta y una frecuencia de visitas menor. También se espera que el daño foliar sea diferente entre las plantas ubicadas en el borde e interior de los fragmentos de bosque.

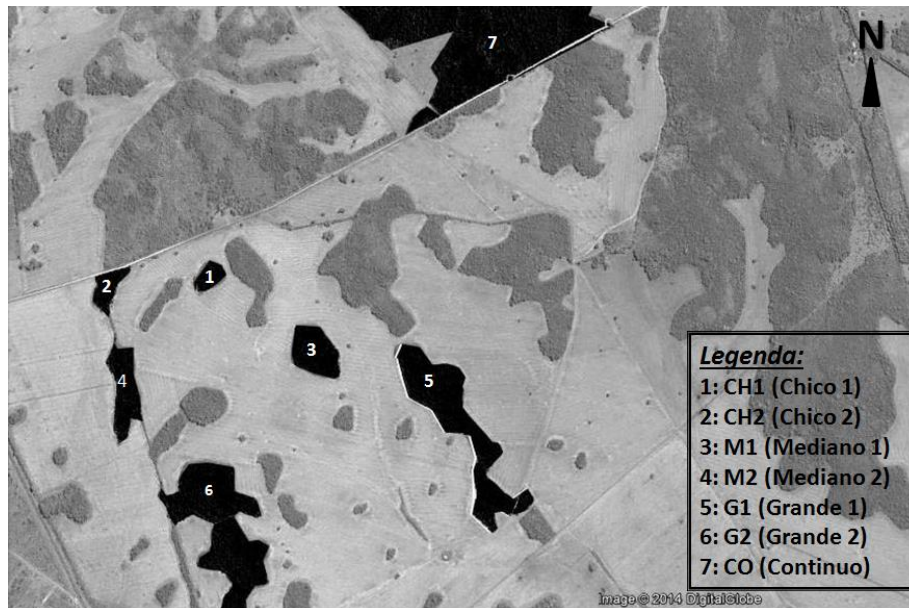


**Figura 1.** Mapa conceptual de articulación del presente capítulo. Este mapa se encuentra modificado del mapa original presentado en el Capítulo 1. Se muestran las relaciones entre los distintos componentes que se abordarán en el presente capítulo que pretende evaluar los efectos de la fragmentación del bosque en la interacción entre un arbusto con nectarios extraflorales, *Croton lachnostachyus*, y las hormigas que los visitan; analizando en dos años consecutivos como el área de los fragmentos y el borde de los mismos afectan esta interacción hormiga-planta.

### ***Materiales y métodos***

#### **Sitio de estudio**

El presente estudio fue llevado a cabo en siete fragmentos correspondientes al paisaje con menor pérdida de vegetación. Los fragmentos que fueron seleccionados se encuentran en la Figura 2. La descripción detallada de los sitios se encuentra en el Capítulo 2 (ver pág. 19).



**Figura 2.** Sitio de estudio en el Bosque Chaqueño del centro de Argentina. En negro, los fragmentos de bosque y el continuo de bosque seleccionados. El número de cada sitio corresponde a: fragmentos pequeños, 1 (CH1): 1,48 ha y 2 (CH2): 1,72 ha; fragmentos medianos, 3 (M1): 3,93 ha y 4 (M2): 3,93 ha; fragmentos grandes, 5 (G1): 14,23 ha y 6 (G2): 16,38 ha; y el bosque continuo, 7 (CO): 400 ha. La imagen fue obtenida de Google Earth.

### **Especie de estudio**

*Croton* es un género monofilético que comprende al menos 800 especies en los trópicos y subtropicos (Webster 1993, 1994). Los miembros de la familia Euphorbiaceae, incluido el género *Croton*, comúnmente poseen dos tipos de nectarios: florales y extraflorales (NEFs); los cuales usualmente son morfológicamente diferentes y con un origen evolutivo distinto (Bernhard 1966; Webster 1994). *C. lachnostachyus* Baill. es un arbusto diclino-monoico común en Argentina con una amplia distribución, que se distribuye desde Jujuy a la provincia de Córdoba, y se lo suele encontrar entre los 250 y los 1300 m s.n.m. (Croizat 1941). Esta especie fructifica y exhibe nectarios florales y extraflorales (NEFs) desde Noviembre a Junio (Freitas *et al.* 2001). La selección de la especie fue realizada en relación a que existían trabajos previos (Freitas *et al.* 2000; Freitas *et al.* 2001) que describían la biología de esta especie y que incluso habían realizado un experimento de exclusión de hormigas, pero no en el contexto de la fragmentación. Ya que, en general, al momento de la selección de esta especie se contaba con pocos trabajos que describan interacciones de hormigas con plantas con nectarios extraflorales para la región del Bosque Chaqueño. Además, se trata de un

arbusto bastante abundante en los distintos fragmentos de bosque y que es fácil de manipular para realizar experimentos de exclusión de hormigas; ya que si bien existen otras especies, como por ejemplo enredaderas, su manipulación para realizar la exclusión a campo es más compleja.

Los NEFs de *Croton lachnostachyus* se encuentran en distintas partes de la planta: 2-8 glándulas están usualmente ubicadas en la superficie adaxial de la porción distal del pecíolo, mientras que otras 2-4 glándulas se encuentran en las estípulas. Los NEFs en el margen de las hojas varían desde ninguno a más de 10 glándulas por hoja. Tanto los NEFs en las estípulas como en las hojas son diminutos y producen pequeñas cantidades de néctar. Los NEFs tienen forma verrugosa, poseen un pedicelo y se encuentran irrigados por el xilema y/o floema. Todos los tipos de nectarios producen pequeñas cantidades de un néctar altamente viscoso (c. 1  $\mu$ l, concentración: 60-80%) (Freitas *et al.* 2001). En un trabajo previo, Freitas *et al.* (2001) relevó un total de 20 especies de insectos en los NEFs y florales de *C. lachnostachyus*, registrando tres especies de Coleópteros (Coccinellidae, Curculionidae y Dasytidae), una especie de díptero (Sarcophagidae), y 16 especies de himenópteros (cinco avispas: un Braconidae, Encyrtidae, y Vespidae, dos Pteromalidae y 11 especies de hormigas: Formicidae) (Fig. 3).

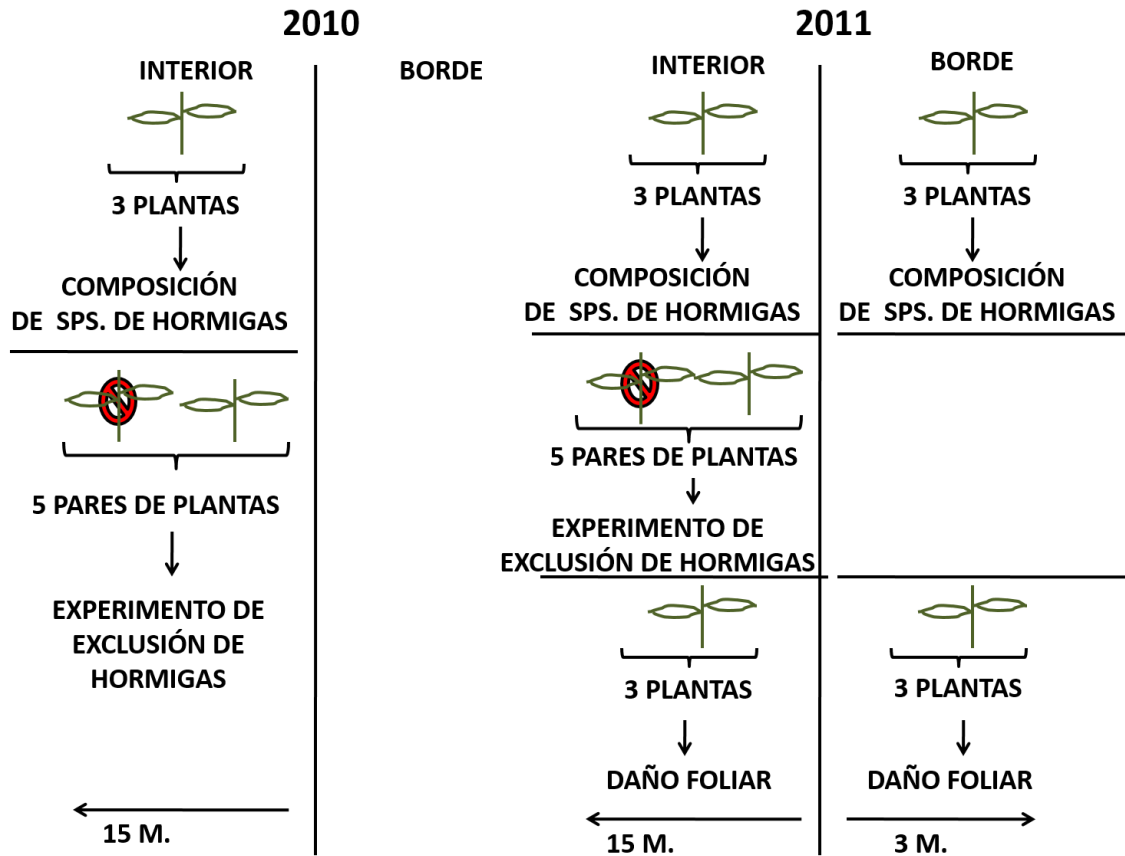


**Figura 3.** Especies de hormigas de *Camponotus rufipes* visitando los NEFs de *Croton lachnostachyus* ubicados en la superficie adaxial de la porción distal del pecíolo.

### **Diseño experimental**

En este estudio se seleccionaron seis fragmentos de bosque, cuyo tamaño vario desde 1,5 a 16,4 ha, y un bosque continuo (aprox. 400 ha), los cuales estuvieron ubicados a más de 50 m de distancia entre sí (Fig. 2). Todos los fragmentos exhibieron una orientación sudeste y tienen una vegetación similar. Además, se encuentran en la misma región biogeográfica (Bosque Chaqueño), por lo cual comparten condiciones climáticas similares.

El efecto del tamaño del fragmento sobre la composición y frecuencia de especies de hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus* se evaluó durante la temporada reproductiva (primavera-verano) en los años 2010 y 2011, mientras que el efecto borde sobre las mismas variables fue evaluado sólo en el año 2011 (Fig. 4). Por otro lado, el efecto de las hormigas en el éxito reproductivo y el daño foliar de *C. lachnostachyus* fue evaluado a través de un experimento de exclusión de hormigas realizado durante el verano de los años 2010 y 2011 (Fig. 4). No obstante, al final del experimento de exclusión se seleccionaron, tanto en el interior como en el borde de cada uno de los fragmentos, tres plantas diferentes de las del experimento de exclusión, para evaluar nuevamente el daño foliar (Fig. 4).



**Figura 4.** Diseño experimental realizado con la finalidad de analizar las respuestas hormiga-planta a lo largo de un gradiente de fragmentación de bosque incluyendo un bosque continuo ( $n = 7$ ) en Córdoba, Argentina. Número y ubicación de las plantas de *Croton lachnostachyus* seleccionadas en dos temporadas reproductivas (2010 y 2011). Para mayor detalle de las variables consideradas en este estudio dirigirse al texto.

Para estos fines, no sólo seleccionamos individuos adultos de *C. lachnostachyus* con características morfológicas similares (e.i., ca. 1 m de altura y aproximadamente ocho ramas) sino que, a su vez, que estuvieran ubicados al menos a 5 m de distancia entre sí en cada una de las condiciones (interior o borde de cada fragmento). Los individuos en el borde fueron seleccionados dentro de los primeros 3 m desde la matriz, mientras que aquellos ubicados en el interior estuvieron a más de 15 m del borde (Fig. 4). Debido a que no existe una cuantificación disponible del efecto borde en el Chaco, nosotros arbitrariamente definimos al borde como el cinturón de vegetación que crece hasta los 10 m en el interior del fragmento, en concordancia con lo propuesto por Christianini & Oliveira (2013).

### **Relevamiento de hormigas**

Para la determinación de la composición y frecuencia de las hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus*, seleccionamos en el verano de 2010 tres individuos en cada uno de los fragmentos y el continuo de bosque. En el verano de 2011, se repitió el muestreo de hormigas en otras tres plantas en el interior y borde de los fragmentos de bosque (Fig. 4). En cada uno de los individuos se seleccionaron dos ramas al azar, en las cuales se registró durante dos minutos, las especies y el número de hormigas que visitan los NEFs. Los muestreos se llevaron a cabo en días soleados durante el período de mayor actividad de las hormigas, a la mañana entre las 6-8 h y antes del mediodía entre las 10-12 h (Pol & Lopez de Casenave 2004). La frecuencia de visitas de hormigas para cada individuo se calculó considerando la información de la mañana y el mediodía. Los especímenes de hormigas que no pudieron ser identificados en el campo fueron recolectados y determinados en el laboratorio usando las claves taxonómicas disponibles.

### **Daño foliar, número de NEFs y éxito reproductivo de las plantas**

El efecto de las hormigas que visitan los NEFs sobre el éxito reproductivo y el daño foliar de *C. lachnostachyus* se evaluó a través de un experimento de exclusión de hormigas en cinco pares de individuos en cada uno de los fragmentos y el continuo de bosque (Fig. 4). Un ejemplar de cada par se seleccionó al azar para ser utilizado en el tratamiento de exclusión de hormigas; el otro ejemplar se consideró como el control sin manipulación. Las hormigas fueron excluidas usando una resina repelente y pegajosa (Tanglefoot Co., MI, USA), la cual fue aplicada en la base de las plantas sobre una cinta adhesiva. Las hormigas observadas en las plantas después de la aplicación del tratamiento fueron removidas. Los tallos, pastos y/o enredaderas que pudiesen servir de puentes para las hormigas también fueron removidos. En cada uno de los individuos, se marcaron tres inflorescencias en las cuales se midieron las variables indicadoras del éxito reproductivo y, además, se seleccionaron y marcaron cinco hojas de tamaño similar y sin ningún daño, con las que se evaluó el daño foliar. El experimento de exclusión se llevó a cabo entre enero y febrero de 2010; y enero y marzo de 2011. Las plantas y las barreras repelentes fueron chequeadas semanalmente hasta la maduración de los frutos.

En Febrero (2010) y Marzo (2011) se recolectaron las hojas marcadas en el experimento de exclusión para evaluar el daño foliar previo. En el laboratorio, se escanearon las hojas y se estimó el daño foliar promedio por planta como el porcentaje del total de área atacada por los herbívoros



usando el programa Adobe Photoshop CS3. Se consideró como daño foliar a la parte de la lámina foliar que se encontraba ausente, incluyendo agujeros, áreas raspadas o márgenes de las hojas incompletos. La mayoría del daño foliar, según la bibliografía, posiblemente correspondió a insectos masticadores combinado o no con el efecto de organismos patógenos (Ruiz-Guerra *et al.* 2010). Además, al final del experimento, se recolectaron cinco hojas al azar de tres individuos seleccionados tanto en el borde como en el interior de cada uno de los fragmentos y el continuo de bosque, con las cuales se estimó el daño foliar, siguiendo el procedimiento explicado más arriba (Fig. 4). También, se seleccionaron tres individuos en el borde y tres individuos en el interior en cada uno de los fragmentos y el continuo de bosque estudiado (Fig. 2), en los cuales se recolectaron al azar cinco hojas sin rastros de herbivoría y, en ellas, se registró el número de NEFs.

A partir de cada una de las inflorescencias (de cada individuo) se estimó tanto la producción de frutos y semillas como la masa y germinabilidad de las mismas. En el laboratorio, se contaron los frutos bien formados y las semillas por inflorescencia, sin señales de daño o ataque de herbívoros. La masa promedio de las semillas por planta se determinó pesando diez semillas por planta seleccionadas al azar. La germinabilidad de las semillas se evaluó poniendo 10 semillas de cada una de las plantas en cajas de Petri etiquetadas en una cámara de germinación con temperatura controlada ( $24,5 \pm 0,5$  °C) y un ciclo de luz-oscuridad de 12 h. Las cajas de Petri fueron regadas y controladas todas las semanas durante dos meses. Luego, se calculó el porcentaje medio de germinación por planta.

### **Análisis de datos**

Las diferencias en la frecuencia de hormigas que visitan los NEFs entre los fragmentos de bosque de distinto tamaño tanto del interior (2010, 2011) como del borde (2011) fueron abordadas a través de modelos lineales generalizados (MLG). La variable tamaño del fragmento fue considerada como continua y transformada a  $\log_{10}$ . El número de visitas por planta fue analizado utilizando una distribución de Poisson y la función de enlace log, cuando se observó sobredispersión, se utilizó la distribución quasipoisson (Zuur *et al.* 2009).

El daño foliar entre plantas ubicadas en el interior y en el borde de los fragmentos se analizó a través de una ANOVA con permutaciones a un factor, con el factor posición (interior o borde)

anidado dentro del factor fragmento. El análisis de ANOVA con permutaciones se realizó usando el paquete lmp y la función aovp ().

El éxito reproductivo (producción de frutos y semillas, masa de las semillas y su germinabilidad) y el daño foliar del experimento de exclusión de hormigas en *C. lachnostachyus* fue analizado en relación a los fragmentos de distinto tamaño y al continuo de bosque. La variable “tamaño del fragmento” se consideró como continua; el área de los mismos fue transformada a  $\log_{10}$ . Cada una de las variables respuesta fue analizada a través de modelos lineales generalizados con el tratamiento de exclusión (con y sin hormigas) y el tamaño de los fragmentos (Logarea) como efectos fijos, incluyendo la interacción. Las variables producción de frutos y semillas fueron analizadas con la distribución de Poisson y la función de enlace log. Para las variables masa de las semillas y daño foliar se utilizó una distribución gaussiana y función de enlace identity y para la variable germinabilidad se utilizó una distribución Binomial con función de enlace logit. Todos los análisis descriptos previamente fueron realizados en R v.2.12.0 (R Core Development Team 2013).

## **Resultados**

### **Composición de especies de hormigas**

Un total de 21 especies de hormigas fueron observadas visitando los NEFs en *C. lachnostachyus*, representando nueve géneros y cuatro subfamilias (Tabla 1). En el interior de los fragmentos de bosque la mayoría de las especies detectadas fueron observadas en más de un fragmento. El número total de especies registradas por fragmento vario entre dos (M2, G2) hasta cinco (CH2) en 2010 y desde una (G1, G2, CO) hasta tres en 2011.

De las 21 especies colectadas, nueve (43%) fueron observadas exclusivamente en el interior, siete (33%) en el borde de los fragmentos, mientras que solo cinco (24%) se las encontró en ambos sitios. En el interior de los fragmentos, se encontró solo un representante de la familia Dolichoderinae, mientras que cinco especies, incluida la especie invasora *Linepithema humile*, fueron colectadas en los bordes de los fragmentos de diferentes tamaños (Tabla 1). Las hormigas de la subfamilia Myrmicinae estuvieron presentes con más frecuencia en el interior de los fragmentos. Es decir, de las siete especies registradas, cinco fueron encontrados exclusivamente en

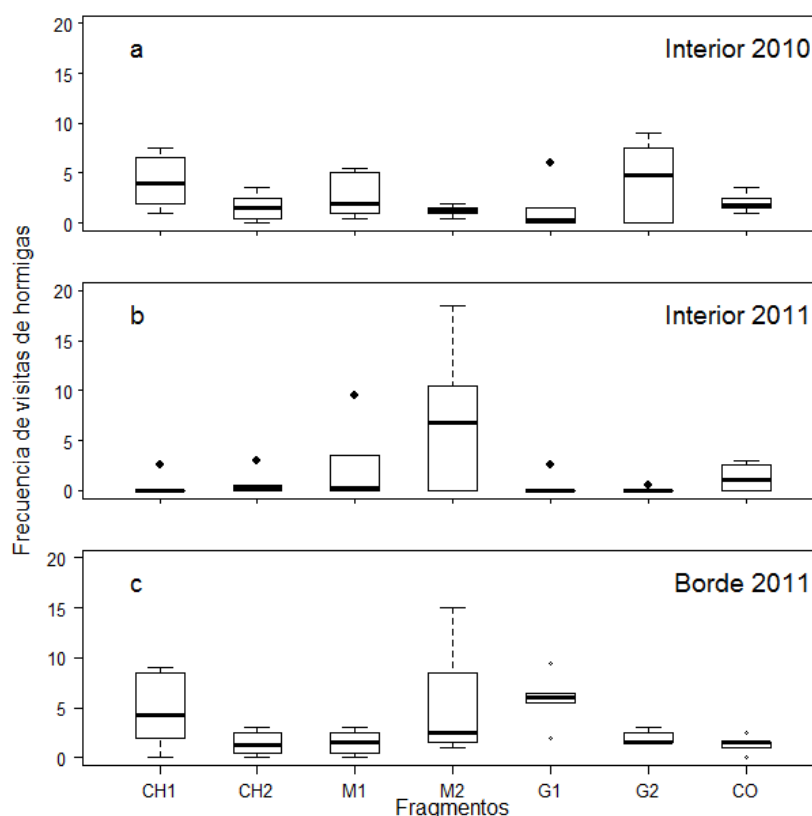
el interior, ninguna se la encontró exclusivamente en el borde de los fragmentos, y sólo dos de ellas fueron encontradas en ambos sitios.

**Tabla 1.** Lista de especies de hormigas registradas visitando los nectarios extraflorales de *Croton lachnostachyus* en el interior y en el borde de los fragmentos del bosque incluyendo un bosque continuo en Córdoba (n = 7), centro de Argentina, en los años 2010 y 2011. CH1: Chico 1; CH2: Chico 2; M1: Mediano 1; M2: Mediano 2; G1: Grande 1; G2: Grande 2; CO: Continuo. X: representa las especies presentes en el interior de los fragmentos de bosque (I); • : representa las especies presentes en el borde de los fragmentos de bosque (B).

	2010						2011								
	CH1	CH2	M1	M2	G1	G2	CO	CH1	CH2	M1	M2	G1	G2	CO	
	I	I	I	I	I	I	I	B	I	B	I	B	I	B	I
<b>Subfamilia Dolichoderinae</b>															
<i>Dorymyrmex</i> sp. 1															•
<i>Dorymyrmex</i> sp. 2															•
<i>Dorymyrmex</i> sp.3									•		•				•
<i>Linepithema</i> <i>gallardoi</i>	x	x	x				x			x					
<i>Linepithema humile</i>								•		•	•	•			
<i>Linepithema</i> sp.1								•							
<b>Subfamilia Formicinae</b>															
<i>Brachymyrmex</i> <i>patagonicus</i>				x		x		•	x		•		x	•	
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1			x		x		x			x					
<i>Camponotus mus</i>														•	x
<i>Camponotus</i> <i>punctulatus</i>											•				
<i>Myrmelachista</i> <i>nodigera</i>		x													
<b>Subfamilia Myrmicinae</b>															
<i>Crematogaster</i> <i>cisplatinalis</i>	x	x	x		x	x				x					
<i>Crematogaster</i> sp. 1								x	•	•	x			x	
<i>Pheidole</i> <i>radoskowsky</i>					x										
<i>Pheidole</i> sp. 1	x	x													
<i>Pheidole</i> sp. 2										x					
<i>Pheidole</i> sp. 3				x			x			•	•	x		•	x
<i>Wasmannia</i> <i>sulcaticeps</i>			x												
<b>Subfamilia Pseudomyrmecinae</b>															
<i>Pseudomyrmex</i> <i>denticollis</i>									x						•
<i>Pseudomyrmex</i> <i>gracilis</i>		x													

### **Frecuencia de visita de hormigas**

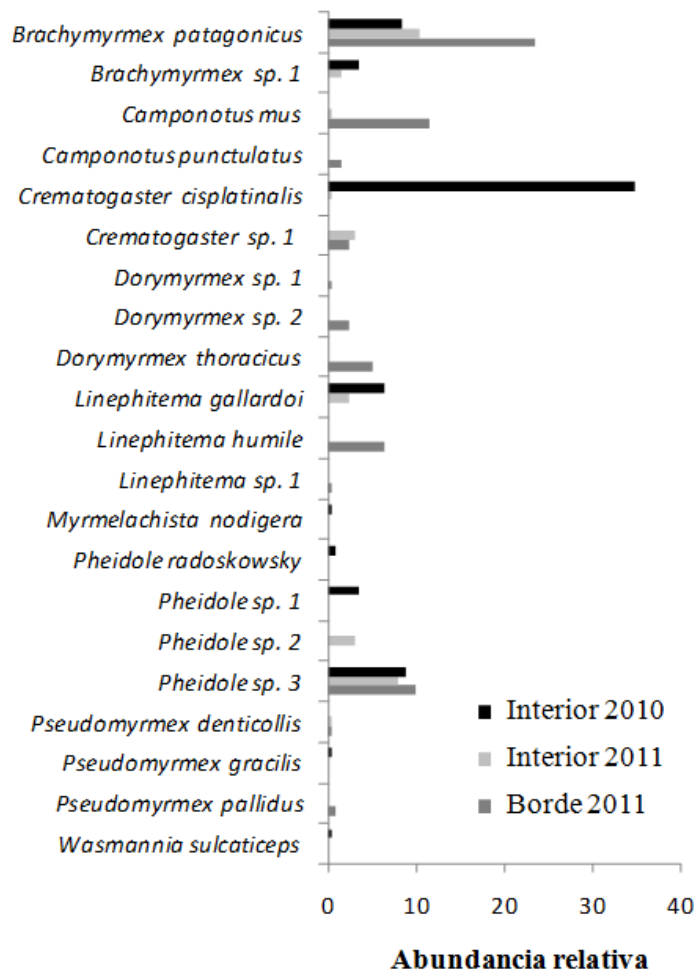
La frecuencia de visita de hormigas a los NEFs de *C. lachnostachyus* no difirió significativamente entre los fragmentos de distinto tamaño durante el verano de 2010 (Estimado = -0,08, Error estándar = 0,19,  $P = 0,66$ ; Fig. 5 a) y 2011 (Estimado = -0,26, Error estándar = 0,45,  $P = 0,57$ ; Fig. 5 b). La frecuencia de visita de hormigas a los NEFs de *C. lachnostachyus* tampoco difirió entre los fragmentos de distinto tamaño cuando se consideró el borde de los mismos (Estimado = -0,24, Error estándar = 0,21,  $P = 0,26$ ; Fig. 5 c).



**Figura 5.** Frecuencia de visitas de hormigas por planta en *Croton lachnostachyus* en cada fragmento en Córdoba (Argentina); a y b en el interior de los fragmentos de bosque y el bosque continuo para las dos temporadas reproductivas, 2010 y 2011, respectivamente; y c para el borde de los fragmentos de bosque y el bosque continuo para una de las temporadas reproductivas, 2011. Fragmentos: CH1, chico 1; CH2, chico 2; M1, mediano 1; M2, mediano 2; G1, grande 1; G2, grande 2; CO, bosque continuo. (Modelos lineales

generalizados: a (Interior, 2010): Estimado = -0,08, Error estándar = 0,19,  $P = 0,66$ ; b (Interior, 2011): Estimado = -0,26, Error estándar = 0,45,  $P = 0,57$ ; c (Borde, 2011): Estimado = -0,24, Error estándar = 0,21,  $P = 0,26$ ).

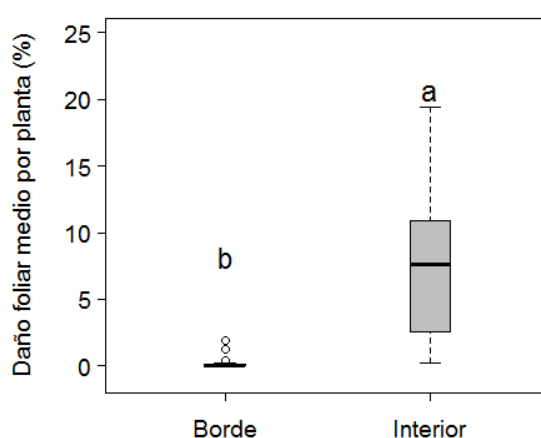
Las especies que visitaron más frecuentemente los NEFs en el interior de los fragmentos fueron *Crematogaster cisplatinalis*, *Brachymyrmex patagonicus* y *Pheidole sp. 3* (Fig. 6); y en los bordes de los fragmentos (en 2011) fueron *B. patagonicus* y *Camponotus mus* (Fig. 6).



**Figura 6.** Abundancia relativa de las especies de hormigas observadas visitando los nectarios extraflorales de *Croton lachnostachyus* en el interior (años 2010, 2011) o en el borde de los seis fragmentos y el bosque continuo seleccionados (año 2011) en Córdoba, Argentina. La abundancia fue calculada como el número total de especies de hormigas registradas en cada una de los sitios (interior o borde) de los fragmentos y bosque continuo.

### **Daño foliar y número de NEFs entre el borde y el interior de los fragmentos**

El daño foliar fue mayor en las plantas encontradas en el interior que aquellas que encontraron en el borde de los fragmentos de bosque ( $F = 3,75$ ,  $P = 0,002$ ; Fig. 7). Aunque la mayoría de las plantas tuvieron bajos niveles de herbivoría, se observaron diferencias significativas entre los fragmentos de distinto tamaño y el continuo de bosque, excepto para el fragmento CH2 (Fig. 2). En el interior de los fragmentos, el daño foliar varió entre 1 a 14% y en las plantas del borde éstas casi no sufrieron daño foliar (0-1,5%). El número medio de NEFs por hojas fue similar entre plantas del borde y del interior de los fragmentos ( $2,42 \pm 0,83$  en el interior;  $2,75 \pm 1,04$  en el borde;  $\chi^2 = 7,41$ ,  $P > 0,05$ ).



**Figura 7.** Gráfico de cajas para el daño foliar medio por planta (%) para aquellas plantas de *Croton lachnostachyus* ubicadas en el interior y en el borde de los seis fragmentos y el bosque continuo seleccionados en Córdoba, Argentina. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los sitios (ANOVA con permutaciones;  $F = 3,75$ ;  $p = 0,002$ ).

### **Experimento de exclusión de hormigas**

La producción de frutos fue mayor en las plantas control que en las que se excluyeron de las hormigas en el año 2011 (Estimado = -0,43; Error estándar = 0,17;  $P = 0,01^*$ ), pero no difirieron en 2010 (Estimado = -0,09; Error estándar = 0,15;  $P = 0,55$ ). En el año 2010, no se observó un efecto relacionado con el tamaño del fragmento ni con el factor tratamiento (Tabla 2). No se detectó ninguna interacción relevante entre los factores fijos (“logarea” y “tratamiento”) en ninguno de los dos años considerados (Tabla 2).

**Tabla 2.** Salida de los MLGs para las cuatro variables utilizadas para caracterizar el éxito reproductivo y el daño foliar de *Croton lachnostachyus* en las plantas control y las que fueron excluidas de las hormigas a lo largo del gradiente de fragmentación del bosque incluyendo el bosque continuo (n = 7) en Córdoba, Argentina.

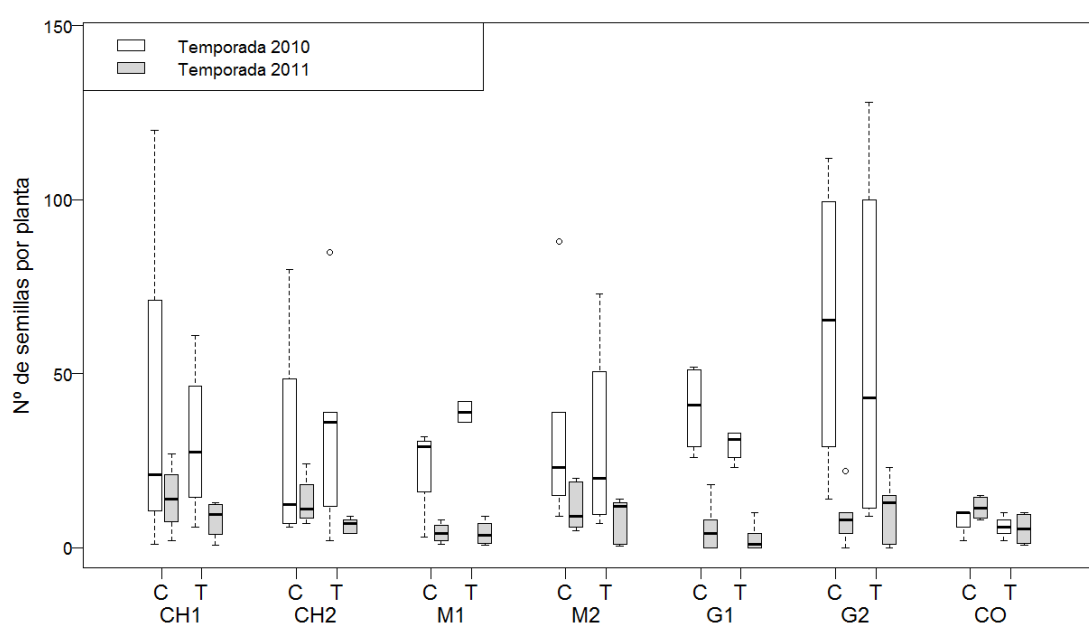
	2010			2011		
	Estimado	Error estándar	P	Estimado	Error estándar	P
<i>Producción de frutos</i>						
Tratamiento (T)	-0,09	0,15	0,55	-0,43	0,17	0,01*
Logarea (L)	-0,17	0,11	0,102	-0,05	0,09	0,55
T x L	0,02	0,15	0,92	0,05	0,13	0,68
<i>Producción de semillas</i>						
Tratamiento (T)	-0,01	0,07	0,86	-0,41	0,14	0,003*
Logarea (L)	-0,19	0,05	7,59 e -05*	-0,07	0,08	0,35
T x L	-0,08	0,07	0,25	0,003	0,12	0,98
<i>Masa de las semillas</i>						
Tratamiento (T)	0,002	0,001	0,11	-0,0004	0,0009	0,705
Logarea (L)	-0,001	0,0007	0,05.	0,0001	0,0006	0,852
T x L	-0,0008	0,001	0,43	0,0006	0,0008	0,747
<i>Germinación</i>						
Tratamiento (T)	0,64	0,97	0,51	-0,08	0,8	0,9
Logarea (L)	-0,47	0,82	0,56	-0,44	0,46	0,34
T x L	0,19	1,004	0,84	-0,1	0,69	0,88
<i>Daño foliar</i>						
Tratamiento (T)	0,34	0,74	0,65	1,66	1,41	0,24
Logarea (L)	0,39	0,42	0,35	0,65	0,81	0,42
T x F	0,48	0,59	0,42	-0,59	1,14	0,61

\* , diferencias significativas (P < 0,05)

La producción de semillas difirió entre las plantas tratamiento y en el verano del año 2011 (Estimado = -0,41; Error estándar = 0,14; P = 0,003\*) y en el año 2010 se detectaron diferencias en relación a la variable logarea (Estimado = -0,19; Error estándar = 0,05; P = 7,59 e -05\*). En el año 2011, las plantas control produjeron más semillas que aquellas en las que las hormigas fueron excluidas (Fig. 8). A pesar que el término tamaño de los fragmentos fue significativo en el año 2010,

no se observó un patrón consistente relacionado con el gradiente de fragmentación (Fig. 8). Las interacción entre los factores fijos no fue significativa en ninguno de los dos años considerados (Tabla 2).

La masa de las semillas, la germinación y el daño foliar no exhibieron diferencias significativas para los términos involucrados en el modelo (logarea, tratamiento y la interacción entre ellos) (Tabla 2). Sólo la masa de las semillas presentó valores marginalmente significativos en el año 2010 en relación a la variable logarea (Estimado = -0,001; Error estándar = 0,0007;  $P = 0,05$ ).



**Figura 8.** Gráfico de cajas para el número de semillas para las dos ramas seleccionadas por planta en los individuos control y tratamiento de *Croton lachnostachyus* ubicadas en los seis fragmentos y el bosque continuo seleccionados en los años 2010 y 2011 en Córdoba, Argentina. Abreviaturas para los fragmentos: CH1, chico 1; CH2, chico 2; M1, mediano 1; M2, mediano 2; G1, grande 1; G2, grande 2; CO, bosque continuo (ver Fig. 1). Plantas experimentales apareadas: C, control; T, tratamiento.

## Discusión

### Composición y frecuencia de visitas de hormigas a los NEFs de *C. lachnostachyus* en relación al tamaño de los fragmentos de bosque



En contraste a lo que fue hallado por Freitas *et al.* (2000), donde encontraron a 11 especies de hormigas visitando los NEFs de *C. lachnostachyus*, en este estudio detectamos 21 especies que visitan los NEFs en todos los fragmentos seleccionados. No se ha detectado un patrón claro y consistente relacionado al tamaño de los fragmentos de bosque y la composición de especies de hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus*. A pesar de que existen trabajos en que se reporta el efecto de la fragmentación del bosque en las comunidades de hormigas (Suarez *et al.* 1998; Vasconcelos *et al.* 2006), en otros estudios no han observado tal efecto (Zschokke *et al.* 2000). Por ejemplo, es interesante destacar que las hormigas generalistas y especialistas variaron de manera similar en un continuo de bosque tropical y entre los fragmentos con diferente área (Bruna *et al.* 2005; Passmore *et al.* 2010). Al contrario de los sistemas de islas oceánicas, la relación especies-área a lo largo de los fragmentos de área distinta no han mostrado frecuentemente un patrón claro (Ewers *et al.* 2007); particularmente cuando existe una influencia importante de las variables externas, tales como el contexto alrededor de los fragmentos, como pueden ser los efectos de la matriz en el paisaje circundante que pueden influenciar la habilidad de las especies a invadir y ocupar fragmentos más pequeños (Didham 2010). Considerando esto último, sería interesante indagar en la habilidad reproductiva y la capacidad de dispersión de las hormigas halladas en este estudio. Por otro lado, varias especies de hormigas que se alimentan de los nectarios extraflorales, además, poseen fuentes alternativas de alimento (Fisher *et al.* 1990); por lo tanto, este grupo funcional de hormigas no es sólo nectarívoro, al contrario de las hormigas de las plantas exclusivamente mirmecófitas, las cuales en general dependen exclusivamente de lo que obtienen de las plantas (Fonseca 1993, 1999).

### **Composición y frecuencia de hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus* en el borde e interior de los fragmentos de bosque y su relación con el daño foliar**

Estudios previos han reportado que un incremento en la radicación solar en los hábitats del borde favorece la dominancia de las especies de la subfamilia Dolichoderinae, mientras que las especies generalistas de la subfamilia Myrmicinae y las especies oportunistas pueden verse afectadas negativamente (Holway *et al.* 2002, Andersen & Majer 2004). En este sentido, se observaron cinco especies de la subfamilia Dolichoderinae en los bordes de los fragmentos (*Dorymyrmex* sp. 1, *Dorymyrmex* sp. 2, *Dorymyrmex thoracicus*, *L. humile*, *Linepithema* sp. 1),

mientras que solo una (*L. gallardoi*) se observó en el interior de los fragmentos. Además, las especies de Myrmicinae fueron más abundantes en el interior de los fragmentos; cinco especies de siete fueron colectadas únicamente en el interior de los fragmentos (Tabla 1).

Esta evidencia sugiere que la composición de hormigas asociada con los NEFs de *C. lachnostachyus* difirió entre plantas ubicadas en el interior y en el borde de los fragmentos de bosque, las cuales además, podrían modificar los patrones o procesos ecológicos debido a ciertas alteraciones en las interacciones entre las hormigas y plantas. En este sentido, el daño foliar fue mayor en las plantas ubicadas en el interior que en el borde del bosque en seis de los siete fragmentos evaluados. Este patrón podría estar relacionado a las diferencias en la composición de hormigas, ya que las hormigas de la subfamilia Dolichoderinae fueron más abundantes en los bordes, las cuales usualmente se tornan en especies dominantes y son muy agresivas (Bestelmeyer & Wiens 1996; Holway *et al.* 2002; Andersen & Majer 2004; Crist 2009). En las plantas ubicadas en los bordes, observamos que la especie *Camponotus mus* visitó frecuentemente los NEFs. Esta especie es la especie de mayor tamaño entre todas las hormigas registradas que visitaron los NEFs en los fragmentos. Usualmente, las hormigas de mayor tamaño ofrecen una mejor protección en contra de los insectos herbívoros que las especies de menor tamaño (Schemske 1982; Horvitz & Schemske 1984; Oliveira *et al.* 1987; Koptur & Lawton 1988; Rico-Gray & Thien 1989). Sin embargo, sería interesante evaluar la capacidad de disuasión de insectos herbívoros de esta especie de manera experimental, para descartar distintos factores que podrían también estar afectando este patrón.

Más aún, un incremento en el hábitat borde en los paisajes fragmentados podría facilitar la invasión de especies de hormigas no nativas, las cuales podrían alterar la composición de las comunidades de hormigas nativas (Crist 2009; Savage *et al.* 2009; Savage & Rudgers 2013). En nuestro trabajo, *L. humile* fue detectada sólo en los bordes. En consecuencia, la invasión de especies de hormigas no nativas en conjunto con los cambios ambientales (por ej., cambios en la temperatura) podrían beneficiar el remplazo de hormigas nativas. Estos cambios en la composición de hormigas modificarían las interacciones entre las hormigas y las plantas, como por ejemplo se ha observado en los matorrales de Sudáfrica; la invasión de la hormiga argentina (*L. humile*) produjo un cambio en la composición de la comunidad de plantas debido a una desproporcionada reducción en las densidades de plantas con semillas grandes (Christian 2001). Christianini & Oliveira (2013)

han observado que el efecto borde disminuye los beneficios derivados de las hormigas en las plántulas de un arbusto, debido a que este efecto produce cambios en la composición de hormigas que remueven las semillas en el borde y en el interior de los fragmentos del Cerrado, con una mayor dispersión de semillas en el interior. Considerando estos trabajos previos, sería interesante continuar estudiando el ensamble de hormigas que visitan los NEFs de *C. lachnostachyus* con la finalidad de observar si la presencia de *L. humile* modifica tanto el ensamble como la interacción entre las plantas y las hormigas que esta especie frecuenta.

### **Cambios en la composición y frecuencia de hormigas y su relación con el éxito reproductivo (producción de frutos y semillas, el peso de las semillas, la germinabilidad) y el daño foliar de *C. lachnostachyus* en un paisaje fragmentado**

El mecanismo propuesto por detrás de la hipótesis acerca la protección que ofrecen las hormigas a *C. lachnostachyus* era que las diferencias en la frecuencia de visitas y composición de especies de hormigas en plantas ubicadas en fragmentos de diferente tamaño resultaría en una mayor (o menor) eficiencia en la defensa en contra de los insectos herbívoros, aumentando o reduciendo el éxito reproductivo de las plantas. Por un lado, la masa de las semillas, la germinabilidad y el daño foliar de *C. lachnostachyus* no presentó un patrón consistente entre las plantas control y las que fueron excluidas de las hormigas a lo largo de un rango de fragmentos de distinto tamaño, una tendencia que fue consistente entre años. Por otro lado, la producción de semillas y frutos por planta fue significativamente mayor en plantas control que las plantas excluidas de las hormigas en al menos una de las dos temporadas reproductivas. Estas variables son particularmente importantes para la aptitud y dinámica poblacional de las plantas, debido a que el número de frutos y propágulos están relacionados a la capacidad de las poblaciones de plantas de persistir en un paisaje fragmentado (Aguilar *et al.* 2006). No obstante, estos resultados no mostraron un patrón consistente en relación al área de los fragmentos, es decir, no hubo relación con el gradiente de fragmentación y este resultado varió entre los años considerados (Fig. 8).

El efecto positivo de las hormigas en el éxito reproductivo de *C. lachnostachyus* contrasta con lo hallado previamente por Freitas *et al.* (2000); ya que ellos no observaron diferencias en las variables reproductivas para aquellas plantas excluidas o no de las hormigas en un continuo de

bosque. Estos resultados inconsistentes sugieren que este tipo de interacción planta-hormiga podría ser difusa (no una especialización extrema), en gran medida fortuita y contexto dependiente o facultativa como ha sido propuesto previamente por otros autores (Schemske 1983; Rico-Gray & Oliveira 2007). En consecuencia, sería necesario realizar experimentos en un gran número de sitios para detectar un patrón general en la interacción planta-hormiga y sus consecuencias en los aspectos reproductivos de las plantas.

Un punto interesante de los resultados es que si bien se encontraron diferencias en relación a la producción de frutos y semillas no hubo diferencias en el daño foliar entre plantas aisladas o no de las hormigas. Por ende, los cambios en la producción de frutos y semillas no podrían atribuirse directamente a un efecto positivo de las hormigas en la protección frente a insectos herbívoros, es decir, a una disminución en el daño foliar. Una explicación plausible a este patrón es que las hormigas en lugar de defender a la planta del posible ataque de insectos herbívoros de las hojas, ejerzan un rol positivo atacando a posibles insectos o plagas que quieran alimentarse de los frutos y semillas de la planta. Esto ha sido descrito en otras especies (Cactáceas) en las cuales se ha observado que las hormigas obtienen néctar de los NEFS a cambio de atacar a insectos herbívoros (hemípteros, ortópteros y larvas de pollillas) que consumen los pimpollos, las flores y los frutos de las plantas que visitan (Ness *et al.* 2006; Ford *et al.* 2015). Bentley (1977) demostró que la visita de distintas especies de hormigas a los NEFs de *Bixa Orellana* disminuyó la tasa de predación a los botones florales y aumentó la producción de semillas.

En relación a la polinización, en un trabajo previo en la misma especie se hallaron 22 especies de insectos visitando las flores de *Croton*, entre los cuales sólo se halló una especie de hormiga (*Crematogaster scelerata*) visitando las flores masculinas y no llevaba polen (Freitas *et al.* 2001); por lo tanto podría descartarse que las hormigas estarían actuando como polinizadores de la planta. Más aún, dado su bajo registro en las flores, tampoco estarían ahuyentando a los verdaderos polinizadores de la planta, que en otras especies si ha sido registrado (Ness *et al.* 2006). En relación a la baja tasa de herbivoría en ambos tipos de plantas (tratamiento y control) es probable que las plantas posean otros mecanismos de defensa para la herbivoría tales como pelos látex y defensas químicas (Mariana Pereyra observaciones personales; Freitas *et al.* 2001).

Un incremento en el componente reproductivo y/o vegetativo de las plantas puede depender también de la composición de ensamble de hormigas (Ness 2003 a, b; Mody & Lisenmayer 2004). Usualmente, las hormigas de mayor tamaño ofrecen una mejor protección en contra de los insectos herbívoros que las de menor tamaño (Schemske 1982; Horvitz & Schemske 1984; Oliveira *et al.* 1987; Koptur & Lawton 1988; Rico-Gray & Thien 1989). Las cuatro especies que visitan en mayor frecuencia los NEFs de *C. lachnostachyus* en el interior de los fragmentos no exceden los 5 mm y son de menor tamaño que la mayoría de los insectos herbívoros que visitan estas plantas (González *et al.* 2014). Por otro lado, Heil *et al.* (2001) encontró que el efecto de la protección por hormigas varió notablemente entre estudios de períodos cortos y largos. En este sentido, el daño foliar en *C. lachnostachyus* fue mayor en experimentos de períodos largos (3 meses) que cortos (1 mes). Asimismo, las diferencias en la producción de frutos y semillas sólo fueron detectadas en el año 2011, cuando las plantas estuvieron aisladas por más tiempo.

### **Conclusiones**

La mayoría de los estudios que abordan la problemática de fragmentación del bosque en América Latina están enfocados en los patrones y no en los procesos (Grez & Galetto 2011). En la actualidad existen sólo unos pocos hábitats bien conservados y muchos paisajes fragmentados, por lo tanto comprender las interacciones entre diferentes especies en este contexto con la finalidad de conservar estos hábitats es de gran relevancia (Grez & Galetto 2011). En este estudio, hemos observado que la fragmentación del bosque afecta la composición de hormigas, pero este efecto fue observado únicamente cuando se comparó el borde con el interior de los fragmentos seleccionados y no entre los fragmentos de distinto tamaño. Las hormigas de la subfamilia Dolichoriderinae fueron las más abundantes en los bordes de los fragmentos, mientras que las hormigas de la subfamilia Myrmicinae fueron las más abundantes en el interior de los fragmentos. A pesar de estos cambios observados, no hemos encontrado un patrón consistente que esté relacionado con la frecuencia de visitas y la fragmentación del bosque tanto en el borde como en el interior de los fragmentos de bosque. El resultado del experimento de exclusión de hormigas sostiene parcialmente la hipótesis acerca del rol protector de las hormigas en las plantas de los insectos herbívoros. En este trabajo, hemos observado una mayor producción de frutos y semillas en las plantas control que en aquellas en las cuales las hormigas fueron excluidas en el segundo año. Sin embargo, no hemos observado grandes diferencias cuando consideramos la masa de las semillas, la germinabilidad y el daño foliar. Cuando comparamos el daño foliar entre las plantas

ubicadas en el borde y en el interior de los fragmentos, se detectó un mayor daño foliar en las plantas ubicadas en el interior de los fragmentos que en el borde. El resultado de este estudio sustenta la hipótesis de que este particular tipo de interacción entre hormigas y plantas es difusa, en gran medida fortuita, muchas veces facultativa y contexto dependiente.

## Capítulo VII

### *Discusión general*

## ***Discusión general***

Los resultados de esta tesis indican que la comunidad de hormigas epigeas estaría siendo afectada por la fragmentación del Bosque Chaqueño a distintas escalas espaciales. Los cambios globales mediados por la pérdida y fragmentación del bosque (Hooke *et al.* 2012) pueden modificar no sólo los patrones ecológicos de esta importante familia de insectos, sino también los procesos en los cuales estos organismos están involucrados. Los resultados presentados aquí respaldan la importancia de incluir a la familia Formicidae en estudios relacionados a los cambios en el uso de la tierra. Entre los resultados y conclusiones más salientes de esta tesis se pueden mencionar: la importancia de la utilización de técnicas combinadas para el estudio de la comunidad de hormigas epigeas (Cap. III), los patrones emergentes cuando se analizó la diversidad de las comunidades de obreras forrajeras a distintas escalas espaciales (Cap. IV) como la de los nidos de las especies más conspicuas (Cap. V), y los efectos de la fragmentación del bosque sobre las interacciones entre una especie nativa con nectarios extraflorales (NEFs) y las hormigas que los visitan (Cap. VI). A continuación se presenta una breve discusión general integrando estos principales resultados de cada uno de los Capítulos para cerrar con una integración y las conclusiones generales.

## **Evaluación de dos técnicas de muestreo para la colecta de hormigas en dos paisajes fragmentados del Bosque Chaqueño**

Numerosos estudios han puesto en evidencia la importancia de utilizar más de una técnica de muestreo para la colección de hormigas debido a la diversidad de hábitos que estos organismos poseen y los diversos ambientes que ocupan (Bestelmeyer *et al.* 2000; Underwood & Fisher 2006). Dos de las técnicas más ampliamente utilizadas para colectar hormigas son las trampas de caída y las colectas manuales (Gotelli *et al.* 2011, Bestelmeyer *et al.* 2000, Lach *et al.* 2010). En el presente estudio, cuando se comparó la eficiencia de ambas metodologías, las trampas de caída permitieron registrar un mayor número de especies exclusivas y una mayor riqueza total; sin embargo, cuando se evaluó la efectividad de ambos tipos de trampas a una menor escala espacial (micrositios), ambas técnicas fueron relevantes para representar a las comunidades de hormigas (Cap. III). Cada una de las técnicas de muestreo aportó especies con aspectos singulares de su biología que las hicieron ser más susceptibles de ser capturadas con alguna de los dos tipos de técnicas. Esto pone



en evidencia que, dependiendo de la hipótesis o pregunta del trabajo, es importante considerar más de un tipo de técnica para coleccionar a las especies de hormigas del Bosque Chaqueño ya que una puede ser más apropiada que la otra o bien complementarse.

### **Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en la comunidad de hormigas forrajeras**

Muchos estudios en el contexto de la fragmentación han indagado en la relación entre la riqueza de especies de diversos organismos y el área de los remanentes de bosque, influenciados principalmente por la Teoría de Biogeografía de Islas (MacArthur & Wilson 1967; Haila 2002). En tal sentido, las hormigas no parecen responder de manera consistente a esta variable composicional de las comunidades (riqueza) y el área de los fragmentos (Crist 2009). Sin embargo, pocos estudios han considerado la complejidad de este marco teórico, que involucra la interacción entre fragmentación del bosque y otros procesos interrelacionados producidos como consecuencia de la fragmentación, como por ejemplo el reemplazo por nuevos usos de la tierra, en general cultivos (Fahrig 2003; Tscharnke *et al.* 2012) y otros efectos relacionados como el “efecto borde”. Los resultados de la presente tesis indican que la comunidad de hormigas epigeas se ve afectada por los distintos factores (i.e., distintas escalas espaciales) seleccionados, vinculados éstos a los cambios en el uso de la tierra (Cap. IV). Los patrones más claros y consistentes se hallaron en relación a la escala espacial más pequeña (i.e. micrositio), particularmente la matriz de cultivo en ambos paisajes regionales, que afectó negativamente la riqueza y abundancia de especies, y además produjo cambios en la composición de especies de las comunidades presentes en ese ambiente en relación a aquellas del bosque (borde o interior). Estos resultados evidencian que estos usos simplificados de la tierra, en particular, cultivos de soja y maíz, tan frecuentes en esta región no son un hábitat favorable para la mayoría de las especies de hormigas del Bosque Chaqueño. En particular, la estructura simplificada de la vegetación, la falta de desarrollo de hojarasca (Pacheco *et al.* 2013; de Queiroz *et al.* 2013) y los cambios microambientales (temperaturas elevadas y baja humedad) (Saunders *et al.* 1991) pueden ser algunas de las explicaciones plausibles para que muchas especies se vean impedidas de establecerse y/o forrajear en estos ambientes. Estos ambientes tan hostiles en términos ambientales y además con una baja disponibilidad de recursos tanto para forrajear como para nidificar sumado a otros factores externos como el uso de

insecticidas, herbicidas y/o fungicidas (Diame *et al.* 2015, Rust *et al.* 2003) entre otros no permitirían conservar la gran diversidad de hormigas del Bosque Chaqueño.

Una explicación plausible para la ausencia de efecto borde en la riqueza de especies, podría relacionarse a los resultados anteriores; ya que en diversos trabajos donde se ha hallado un efecto positivo del borde de los fragmentos en la riqueza de especies este se explica por una confluencia de las especies que habitan en la matriz que rodea a los fragmentos y las especies que habitan en el interior de los fragmentos lo que da como resultado un aumento en el número de especies (Ingham & Samways 1996; Magura 2002; Ewers & Didham 2006). Pero tal como fue discutido anteriormente, la matriz de estos paisajes afectó negativamente la comunidad de hormigas. A pesar de no haber hallado patrones en relación a la riqueza si se observaron cambios en la composición en uno de los paisajes seleccionados, lo que da cuenta probablemente de la respuesta diferencial especie-específica a este micrositio (Ewers & Didham 2006).

Cuando se evaluaron los eventuales efectos producto de la disminución del área de los fragmentos remanentes de bosque, no se encontraron relaciones claras con la riqueza de especies tal como se ha descrito para muchos trabajos con hormigas en el contexto de la fragmentación del bosque (Ribas *et al.* 2005; Debuse *et al.* 2007; Crist 2009; Tawatao *et al.* 2014). Considerando el contexto, de que las matrices constituidas por monocultivos estarían siendo más similares a océanos en términos de la biodiversidad de hormigas; es que los fragmentos de bosque serían muy importantes desde el punto de vista de la conservación de las especies de hormigas. Y en este contexto, adquiriría relevancia el tamaño de los fragmentos, ya que se ha visto en muchos casos que los fragmentos más grandes son capaces de albergar poblaciones más grandes y más viables y por lo tanto con mayor probabilidad de persistencia que lo que ocurre en los fragmentos más pequeños (Connor *et al.* 2000). Además, se ha visto que los fragmentos más pequeños con frecuencia contienen hábitats de menor calidad que aumentan los niveles de estrés ambiental a los que se ven sometidos tanto los individuos como las poblaciones (Lens *et al.* 2002), y por lo tanto son más susceptibles a la extinción local por eventos estocásticos.

Ahora bien, aunque no se hayan detectado cambios en la riqueza en relación al área de los fragmentos esto no indica que sean todas las mismas especies las que se mantienen en los fragmentos de diferente tamaño, en relación a esto, aunque no fueron patrones tan fuertes, si se

detectaron algunos cambios en la composición de especies, estos patrones fueron más marcados en el paisaje con menor pérdida de bosque. En este sentido, es importante estudiar también la conectividad funcional de estos fragmentos remanentes y más aún, teniendo en cuenta la biología reproductiva particular de estos organismos eusociales, que se reproducen por medio de individuos alados (aunque no en todos los casos) en ciertos momentos del año (Hölldobler & Wilson 1990; Lach *et al.* 2010). Consecuentemente con esto último, es que resulta importante también, profundizar los estudios de la biología e historia natural de las 66 especies detectadas en el presente trabajo para de esa manera revelar algunas especies que podrían ser más sensibles a estos efectos y realizar estudios de la estructura genética poblacional de estas especies que en otras regiones se ha visto que puede verse negativamente afectada en estos contextos (Pérez-Espona *et al.* 2012; Soare *et al.* 2014).

En relación a lo expresado anteriormente y a las posibles explicaciones de los patrones hallados, sería interesante en estudios posteriores aumentar el número de paisajes para corroborar si los patrones hallados en el presente estudio se mantienen y, además pensar en experimentos a campo que permitan poner a prueba las explicaciones mencionadas anteriormente y en el desarrollo del capítulo (Cap. IV). Además, desde el punto de vista de la conservación, y en el contexto actual sería importante evaluar paisajes con una matriz de uso diferente, teniendo en cuenta que en otros lugares se ha observado que matrices más complejas pueden tener efectos positivos en las especies de hormigas (Perfecto & Vandermeer 2002; Gámez- Virués *et al.* 2015). En este sentido, existen trabajos recientes para los artrópodos que ponen en evidencia que la diversidad de usos de la tierra (heterogeneidad composicional de los paisajes) tiene efectos más consistentes en los filtros a distintas escalas espaciales que el área media de los fragmentos de vegetación nativa (heterogeneidad en la configuración del paisaje), y que esto afectaría la riqueza y abundancia de especies, así como también el tipo de especies que se ven favorecidas o no en estos contextos (Gámez- Virués *et al.* 2015). También sería interesante evaluar la capacidad de muchas de las especies halladas en el trabajo como controladoras biológicas; ya que en otros lugares del mundo, algunas de las especies halladas aquí como, por ejemplo, *Pheidole radowskowskii* fueron consideradas importantes predadoras en cultivos (Perfecto & Snelling 1995).

## **Fragmentación del bosque a distintas escalas y patrones de cambio en los nidos conspicuos de hormigas: ¿Afectan la estructura y la composición de las especies que nidifican en el suelo?**

Uno de los aspectos particulares de la biología de estos insectos eusociales, al igual que otros insectos que poseen este mismo modo de vida, es que se caracterizan por poseer complejas colonias que, en algunos casos, pueden llegar a albergar millones de individuos (Hölldobler & Wilson 1990; Lach *et al.* 2010). Por lo general, solo unos pocos individuos de la colonia de la casta reproductiva podrán reproducirse, el resto, en cambio, son obreras estériles que se encargarán de diversas actividades, tales como el forrajeo, la defensa y reparación de los nidos (Hölldobler & Wilson 1990; Lach *et al.* 2010). La información obtenida con técnicas de muestreo centradas en los nidos es distinta a la obtenida con técnicas que colectan principalmente obreras que se mueven en la superficie del suelo. Así, los conteos de nidos permiten obtener información sobre las preferencias ecológicas de las reinas para fundar la colonia, los sitios más adecuados para su establecimiento final y también ofrecen información sobre los patrones de distribución de las colonias de una misma especie o especies distintas (Bestelmeyer *et al.* 2000). La selección de los sitios donde se fundan y finalmente se establecen las colonias pueden ser influenciados por diversos factores físicos y biológicos (por ejemplo, temperatura, características del suelo y vegetación), como también por las características intrínsecas de las especies (Blüthgen & Feildhar 2010) y las interacciones intra e interespecíficas entre hormigas (Phillpott 2005; Blüthgen & Feildhar 2010). Los resultados obtenidos en esta tesis con los muestreos de colonias de especies con nidos conspicuos indican que en el paisaje con menor pérdida de bosque nidificaron tres especies exclusivas en la matriz de cultivo, dos especies del género *Pheidole* y una especie del género *Dorymyrmex*: *D. thoracicus*; mientras que en el paisaje con mayor pérdida de bosque ninguna especie nidificó exclusivamente en la matriz. Relacionando estos datos con los patrones hallados para las obreras (Cap. IV) donde se encontró una especie exclusiva en el paisaje con menor pérdida de bosque del género *Pheidole*; esto permite inferir que podría haber una especie que habite exclusivamente la matriz de cultivo de este paisaje. En cambio, se habían colectado dos especies exclusivas de obreras en el paisaje con mayor pérdida de bosque, pero no se halló ninguna especie exclusiva nidificando en la matriz de este paisaje, lo que indicaría probablemente que podría haberse tratado de un artefacto muestral o del efecto derrame (“Spillover”) de los fragmentos de bosque como fue mencionado previamente (Cap. IV).

En relación a la composición de especies que nidificaron en los distintos sitios, en el paisaje con mayor pérdida de bosque se hallaron claros cambios en relación con el tamaño del fragmento, no así en el paisaje con menor pérdida de bosque. Estos patrones fueron opuestos a los patrones hallados para las obreras en el paisaje con menor pérdida de bosque (Cap. IV), pero los gráficos de ordenamiento en el caso de las obreras fueron contruidos con presencia-ausencia de las especies y en caso de los nidos con abundancia; los nidos de las especies de hormigas representan de mejor manera la abundancia real de las especies en la comunidad (Gotelli *et al.* 2011). Por ello, la información brindada es diferente; es decir, es probable que en el paisaje con menor pérdida de bosque se vea afectado el establecimiento de las especies de hormigas por la presencia de diferentes filtros físicos o ecológicos en los fragmentos de diferente tamaño (Cap. IV), pero que la distribución de especies con nidos más conspicuos en relación a la abundancia haya sido similar entre fragmentos de diferente tamaño (Wilson 2012). El caso del paisaje con mayor pérdida de bosque podría tratarse de una diversidad de hormigas menor pero más homogénea a escala regional y que las especies de obreras detectadas se distribuyan de manera más uniforme entre los fragmentos de bosque de distinto tamaño (Cap. IV), pero que distintas especies con nidos conspicuos vean favorecidas sus abundancias en fragmentos de diferentes tamaños (Cap. V). Estos resultados también están avalados por el mayor número de especies registradas en el paisaje con menor pérdida de bosque en términos generales; es decir, considerando los resultados tanto de los registros de obreras como de especies con nidos conspicuos.

En relación al micrositio (la menor escala de estudio) con condiciones más extremas que fue la matriz de cultivo, se hallaron patrones consistentes en ambos paisajes regionales cuando se consideró el número de nidos (estructura), riqueza de especies con nidos conspicuos e índice de Margaleff. En todos los casos la matriz de cultivo presentó los valores más bajos en comparación a los micrositios de bosque para estos indicadores de la diversidad de hormigas. Este patrón coincide con los resultados hallados para las obreras (Cap. IV), lo que indica la severidad de los efectos que tienen estos nuevos usos simplificados de la tierra en las comunidades de hormigas (Cap. IV y V).

## **Relación del efecto borde y el tamaño del fragmento en la interacción de las plantas de *Croton lachnostachyus* y las hormigas que visitan sus nectarios extraflorales (NEFs) en un paisaje fragmentado del Bosque Chaqueño**

Se ha visto que la fragmentación del bosque a distintas escalas puede afectar negativamente las interacciones entre los animales y las plantas (García & Chacoff 2005; Valiente-Banuet *et al.* 2014; Brudvig *et al.* 2015). Las hormigas establecen una diversidad de interacciones con las plantas, y algunas de ellas suelen ser interacciones más bien oportunistas como las que muchas especies establecen con las plantas con NEFs (Rico-Gray & Oliveira 2007). En el presente trabajo no se hallaron patrones claros y consistentes ni cuando se consideró la composición de especies o la frecuencia de visitas de hormigas a los NEFs en relación a los fragmentos de diferente tamaño. La ausencia de tendencias claras en relación a las interacciones funcionales entre esta planta y las hormigas visitantes y el proceso de fragmentación coincide con la ausencia de tendencias claras para las comunidades de las obreras en general (Cap. IV). Vale destacar que para el paisaje con menor pérdida de bosque sí se hallaron algunos cambios en la composición de especies cuando se compararon las comunidades a partir de los datos de las obreras entre los fragmentos más pequeños y los más grandes. A su vez, la variación en la composición de especies que visitaron los NEFs de las plantas entre años es grande, lo que indicaría posiblemente que las especies posean fuentes de alimento alternativas al néctar que obtienen de los nectarios de *Croton lachnostachyus* ya que es poco probable que una especie de hormiga desaparezca de un año a otro de un fragmento de bosque (Lach *et al.* 2010). Aunque *Pheidole radowskowskii* fue una de las especies registradas más abundantes, sólo apareció visitando las plantas en un solo fragmento lo que indicaría que en otros sitios podría obtener su alimento de otras fuentes. Por otro lado, otra especie muy abundante (*Linepithema gallardoi*) fue hallada visitando los plantas de *C. lachnostachyus* en varios fragmentos, lo que podría indicar que esta especie posee una dieta donde el néctar de las plantas sería un componente importante. En el borde de los fragmentos de bosque se hallaron algunas especies visitando a los NEFs que no fueron halladas en el interior de los mismos, como *Dorymyrmex thoracicus* que fue encontrada exclusivamente en los bordes. Es interesante destacar que esta especie fue una de las únicas que se halló nidificando en la matriz de cultivo, lo que evidencia que pueden utilizar los recursos que se encuentran en la intersección matriz-fragmentos, es decir, el borde de los mismos (Cap. V). Esto último sustenta lo que

Bestelmeyer (*et al.* 2000) propuso inicialmente para Australia donde se observó que las especies de la subfamilia Dolichoderinae están asociadas a ambientes abiertos de temperaturas elevadas. Si estas especies fueran competitivamente dominantes y si su defensa ante herbívoros fuese más eficaz para las plantas, las especies de plantas del borde con NEFs podrían verse beneficiadas por la presencia de estas especies de hormigas, como así sugieren los datos obtenidos de daño foliar para las plantas del borde vs. las del interior de los fragmentos de bosque (Cap. VI).

Los resultados del experimento de exclusión sugieren que las hormigas estarían teniendo un efecto positivo en las plantas, ya que se registró un aumento la producción de frutos y semillas en uno de los dos años en que se realizó el experimento. Estos resultados fueron más evidentes en el segundo año, cuando las plantas permanecieron aisladas por más tiempo lo cual también fue observado en otros ambientes (Rico-Gray & Oliveira 2007). Además, las variables afectadas fueron el número de frutos y semillas, las cuales son muy importantes desde el punto de vista reproductivo para las plantas (Aguilar *et al.* 2006); ya que un mayor número de frutos y semillas pueden influir positivamente en la persistencia poblacional de una determinada especie. Ahora bien, en relación al proceso de fragmentación (tamaño de los fragmentos) las variables no mostraron patrones consistentes, por lo tanto el área de los fragmentos no estaría afectando a esta interacción, es decir, que el beneficio que las hormigas otorgarían a las plantas sería independiente del tamaño del fragmento. Sería interesante repetir el experimento en los bordes de los fragmentos, teniendo en cuenta que se registraron cambios en la composición de especies de hormigas y también cambios en los niveles de daño foliar que sufrieron las plantas, por lo cual sería interesante evaluar de manera experimental el efecto de las hormigas en el éxito reproductivo.

Otro punto interesante lo constituye el hecho de que en el presente capítulo se analizó sólo una de las tantas posibles interacciones que las plantas establecen con otros organismos y de las que dependen para sostener sus poblaciones, así se ha visto que otro tipo de interacciones antagónicas y mutualistas se ven también afectadas en estos contextos, tales como la herbivoría (Brudvig *et al.* 2015), la polinización (Aguilar *et al.* 2006), la predación de semillas previo a la dispersión (Magrach *et al.* 2014) entre otros. Además, según la bibliografía previa se ha observado que la variación temporal y espacial caracteriza a este tipo de interacciones entre las hormigas y las plantas en diversos hábitats (Rico-Gray & Oliveira 2007). Esto pone en evidencia la complejidad de este tipo de interacciones y la multiplicidad de factores a los que se ven sometidas. Además,

también evidencia que este tipo de interacciones hormiga-planta son más bien interacciones redundantes (Valiente-Banuet *et al.* 2014) en relación a otro tipo de interacciones mucho más específicas, por lo cual podrían ser más resilientes a estos procesos de cambio en el uso de la tierra (Valiente-Banuet *et al.* 2014).

### **Conclusiones**

La fragmentación del bosque y el remplazo por nuevos usos de la tierra producidos como consecuencia del avance de la frontera agropecuaria estarían produciendo importantes cambios en la comunidad de hormigas epigeas del Bosque Chaqueño. El resultado de estos complejos procesos interrelacionados genera paisajes en donde se ven intercalados fragmentos de vegetación nativa con nuevos usos humanos de la tierra; muchas veces la percepción humana de estos paisajes no coincide con la percepción y uso de los distintos componentes del paisaje que hacen los distintos organismos que viven en ellos. Los componentes composicionales y estructurales de la comunidad de hormigas epigeas, analizados a partir de la información provista por distintas técnicas de muestreo con aproximaciones diferentes, se vieron afectados por los distintos factores indicadores del proceso de fragmentación, siendo algunos patrones más claros y coincidentes con las predicciones, mientras que otros no. Los resultados sobre el componente funcional, abordado mediante el estudio de una interacción entre hormigas y un arbusto con NEFs, también evidenciaron que los procesos relacionados a la fragmentación del bosque estarían afectando a las interacciones funcionales entre hormigas y plantas. En resumen, es necesario seguir profundizando con nuevos estudios los cambios en la biodiversidad en el contexto de los rápidos cambios en el uso de la tierra cada vez más comunes a escala mundial, donde ya son pocos los lugares donde no confluyen el ser humano y la naturaleza, y más aún el estudio de este importante grupo de organismos eusociales que se ven involucrados en diversas interacciones ecológicas y muchas de ellas de gran interés para el hombre.



## **Bibliografía**

- Abensperg-Traun M, Smith GT, Arnold GW, Steven DE (1996) The effects of habitat fragmentation and livestock-grazing on animal communities in remnants of gimlet *Eucalyptus salubris* woodland in the Western Australian wheatbelt. I. Arthropods. *Journal of Applied Ecology* 33: 1281-1301
- Abril S, Gómez C (2013) Rapid assessment of ant assemblages in public pine forests of the central Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 293: 79-84
- Adams RMM, Longino JT (2007) Nesting biology of the arboreal fungus-growing ant *Cyphomyrmex cornutus* and behavioral interactions with the social-parasitic ant *Megalomyrmex mondabora*. *Insectes Sociaux* 54: 136-143
- Adis J (1979) Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zoologischer Anzeiger* 202: 177-184
- Agrawal AA, Rutter MT (1998) Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. *Oikos* 83: 227–236
- Agosti D, Alonso LE (2000) The ALL protocol. En: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA
- Agosti D, Schultz T, Majer JD (2000) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA
- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9: 968–980
- Aguilar R, Ashworth L, Cagnolo L, Jausoro M, Quesada M, Galetto L (2009) Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En: *Ecología y evolución de interacciones animal-planta: conceptos y aplicaciones*. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Cooperación Iberoamericana, Editorial Universitaria de Chile, Santiago de Chile
- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Yvonne-Herrerías D, Lobo J (2008) Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17: 5177-5188
- Albrecht M, Gotelli NJ (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141
- Albuquerque NLD, Brandão CRF (2004) A revision of the Neotropical Solenopsidini ant genus *Oxyepocus* Santschi, 1926 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). 1. the *Vezenyii* species-group. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 44: 55-80

- Andersen AN (1991) Sampling communities of ground-foraging ants: Pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology* 16: 273-279
- Andersen AN (1997) Using ants as bioindicators: multiscale issues in ant community ecology. *Conservation Ecology* 1: 1-8
- Andersen A, Majer JD (2004) Ants show the way down under: invertebrates as bioindicator in land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 291-298
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683-693
- Andrén H (1994) Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366
- Armbrecht I, Perfecto I, Silverman E (2006) Limitation of nesting resources for ants in Colombian forests and coffee plantations. *Ecological Entomology* 31: 403-410
- Armbrecht I, Perfecto I, Vandermeer J (2004) Enigmatic biodiversity correlations: ant diversity responds to diverse resources. *Science* 304: 284-286
- Armbrecht I, Rivera L, Perfecto I (2005) Reduced Diversity and Complexity in the Leaf-Litter Ant Assemblage of Colombian Coffee Plantations. *Conservation Biology* 19: 897-907
- Ashworth L, Aguilar R, Galetto L, Aizen MA (2004) Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation?. *Journal of Ecology* 92: 717-719
- Attwood SJ, Maron M, House APN, Zammit C (2008) Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management?. *Global Ecology and Biogeography* 17: 585-599
- Badano EI, Regidor HA, Nunez HA, Acosta R, Gianoli E (2005) Species richness and structure of ant communities in a dynamic archipelago: effects of island area and age. *Journal of Biogeography* 32: 221-227
- Banschbach VS, Yeaman R, Brunelle A, Gulka A, Holmes M (2012) Edge effects on community and social structure of Northern Temperate Deciduous forest ants. *Psyche: A Journal of Entomology* 1: 1-7
- Barrera CA, Buffa LM, Valladares G (2015) Do leaf-cutting ants benefit from forest fragmentation? Insights from community and species-specific responses in a fragmented dry forest. *Insect Conservation and Diversity* 8: 856-863

- Barton AM (1986) Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67: 495–504
- Bates D, Sarkar D, Bates MD, Matrix L (2007) The lme4 package. *R package version*, 2(1)
- Bennett AF, Saunders DA (2010) Habitat fragmentation and landscape change. *Conservation biology* 93: 1544-1550
- Bentley BL (1977) The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *Journal of Ecology* 65: 27-38
- Bernhard F (1966) Contribution à l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoidées (Euphorbiacees). *Memories del'Institut Fondamental d'Afrique Noire* 75: 71–156
- Bestelmeyer BT, Agosti D, Alonso LE, Brandão CR, Brown WJ, Delabie JH, Silvestre R (2000). Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description and evaluation. En: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press, Washington, USA*
- Bestelmeyer BT, Wiens JA (1996) The effect of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6:1225–1240
- Bieber AGD, Silva PS, Sendoya SF, Oliveira PS (2014) Assessing the Impact of Deforestation of the Atlantic Rainforest on Ant-Fruit Interactions: A Field Experiment Using Synthetic Fruits. *PLoS one* 9: e90369
- Blüthgen N, Feldhaar H (2010) Food and shelter: how resources influence ant ecology. *Ant ecology*, 115-136
- Blüthgen N, Stork EN, Fiedler K (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106: 344–358
- Bolton B (2003) Synopsis and classification of Formicidae. *American Entomological Institute, Gainesville, USA*
- Bolton B, Ficken L (1994) Identification guide to the ant genera of the world. *Harvard University Press, Cambridge, UK*
- Brandão CR, Feitosa RM, Schmidt FA, Solar RRA (2008) Rediscovery of the putatively extinct ant species *Simopelta minima* (Brandão) (Hymenoptera, Formicidae), with a discussion on rarity and conservation status of ant species. *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 480–483
- Brandão CRF, Silva RR, Feitosa RM (2011) Cerrado ground-dwelling ants (Hymenoptera: Formicidae) as indicators of edge effects. *Zoologia* 28: 79–87

- Braschler B, Baur B (2003) Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology* 28: 651–658
- Bridgewater PB, Arico S (2002) Conserving and managing biodiversity sustainably: The roles of science and society. En: Natural Resources Forum. Blackwell Publishers Ltd
- Bronstein JL (1998) The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30: 150–161
- Brudvig LA, Damschen EI, Haddad NM, Levey DJ, Tewksbury JJ (2015) The influence of habitat fragmentation on multiple plant-animal interactions and plant reproduction. *Ecology* 96: 2669-2678
- Brühl CA, Eltz T, Lisenmair KE (2003) Size does matter?—effects of tropical rainforest fragmentation on the leaf litter ant community in Sabah, Malaysia. *Biodiversity & Conservation* 12: 1371–1389
- Bruna EM, Vasconcelos HL, Heredia S (2005) The effect of habitat fragmentation on communities of mutualists: amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* 124: 209–216
- Cabido M, Carranza ML, Acosta A, Páez S (1991) Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia* 19: 547–566
- Cáceres DM (2015) Accumulation by Dispossession and Socio-Environmental Conflicts Caused by the Expansion of Agribusiness in Argentina. *Journal of Agrarian Change* 15: 116–147
- Cagnolo L, Cabido M, Valladares G (2006) Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132: 510-519
- Cagnolo L, Valladares G, Salvo A, Cabido M, Zak M (2009) Habitat Fragmentation and Species Loss across Three Interacting Trophic Levels: Effects of Life-History and Food-Web Traits. *Conservation Biology* 23: 1167-1175
- Calcaterra LA, Cabrera SM, Cuezco F, Pérez IJ, Briano JA (2010) Habitat and grazing influence on terrestrial ants in subtropical grasslands and savannas of Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 103: 635-646
- Calcaterra LA, Di Blanco Y, Srur M, Briano J (2014) Fire effect on ground-foraging ant assemblages in northeastern Argentina. *Journal of insect conservation* 18: 339-352
- Cardoso DC, Sobrinho TG, Schoereder JH (2010) Ant community composition and its relationship with phytophysiognomies in a Brazilian Restinga. *Insectes sociaux* 57: 293–301
- Carvalho KS, Vasconcelos HL (1999) Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 92: 151–157

- Cerda NV, Tadey M, Farji-Brener AG, Navarro MC (2012) Effects of leaf-cutting ant refuse on native plant performance under two levels of grazing intensity in the Monte Desert of Argentina. *Applied Vegetation Science* 15: 479-487
- Chacoff NP, Aizen MA (2006) Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* 43: 18-27
- Christian CE (2001) Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635–639
- Christianini AV, Oliveira PS (2013) Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions* 7: 191–199
- Clifford HT, Stephenson W (1975) An introduction to numerical classification. *Academic Press*, London, UK
- Collinge SK (2009) Ecology of Fragmented Landscapes. *The Johns Hopkins University Press*, Baltimore, MD, USA
- Connor EF, Courtney AC, Yoder JM (2000) Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81: 734-748
- Corley J, Sackmann P, Rusch V, Bettinelli J, Paritsis J (2006) Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest ecology and management* 222: 162-166
- Costa AN, Vasconcelos HL, Vieira-Neto EH, & Bruna EM (2008) Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science* 19: 849-854
- Crist TO (2009) Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. *Myrmecological News* 12: 3–13
- Croizat L (1941) Preliminaries for the study of Argentine and Uruguayan species of *Croton*. *Darwiniana* 5:417–462
- Crowder DW, Northfield TD, Strand MR, Snyder WE (2010) Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature* 466: 109–112
- da Silva Freitas JM, Lacau S, Delabie JHC (2014) Composition and diversity of ant species into leaf litter of two fragments of a semi-deciduous seasonal forest in the Atlantic forest biome in Barra do Choça, Bahia, Brazil. *Sociobiology* 61: 9-20

- Dauber J, Hirsch M, Simmering D, Waldhardt R, Otte A, Wolters V (2003) Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98: 321-329
- Dauber J, Wolters V (2004) Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity & Conservation* 13: 901-915
- De la Mora A, García-Ballinas JA, Philpott SM (2015) Local, landscape, and diversity drivers of predation services provided by ants in a coffee landscape in Chiapas, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 201: 83-91
- de Queiroz ACM, Ribas CR, França FM (2013) Microhabitat characteristics that regulate ant richness patterns: the importance of leaf litter for epigaeic ants. *Sociobiology* 60: 367-373
- de Souza JLP, Baccaro FB, Landeiro VL, Franklin E, Magnusson WE (2012) Trade-offs between complementarity and redundancy in the use of different sampling techniques for ground-dwelling ant assemblages. *Applied Soil Ecology* 56: 63-73
- Debinski DM, Holt RD (2000) A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology* 14: 342-355
- Debusse VJ, King J, House AP (2007) Effect of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. *Landscape Ecology* 22: 731-745
- Dejean A, Céréghino R, Leponce M, Rossi V, Roux O, Compin A, Delabie JHC, Corbara B (2015) The fire ant *Solenopsis saevissima* and habitat disturbance alter ant communities. *Biological Conservation* 187: 145–15
- Delabie JH, Fisher BL, Majer JD, Wright IW (2000) Sampling effort and choice of methods. En: *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, 122-144
- Diame L, Blatrix R, Grechi I, Rey JY, Sane CAB, Vayssieres JF, de Bon H, Diarra K (2015) Relations between the design and management of Senegalese orchards and ant diversity and community composition. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 212: 94-105
- Dias NS, Zanetti R, Santos MS, Louzada J, Delabie JHC (2008) Interação de fragmentos florestais com agroecossistemas adjacentes de café e pastagem: respostas das comunidades de formigas (Hymenoptera, Formicidae). *Iheringia* 98: 136-142
- Díaz Vélez MC, Silva WR, Pizo MA, Galetto L (2015) Movement Patterns of Frugivorous Birds Promote Functional Connectivity among Chaco Serrano Woodland Fragments in Argentina. *Biotropica* 47: 475-483

- Didham RK (2010) Ecological consequences of habitat fragmentation. *Encyclopedia of Life Sciences*, Wiley
- Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, Eggleton P, Stork NE (1998) Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68: 295-323
- Didham RK, Kapos V, Ewers RM (2012) Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121: 161–170
- Dornhaus A, Powell S (2010) Foraging and defence strategies. En: *Ant ecology*, 220-228
- Driscoll DA, Banks SC, Barton PS, Lindenmayer DB, Smith AL (2013) Conceptual domain of the matrix in fragmented landscapes. *Trends in ecology and evolution* 28: 605–613
- Dunn RR (2004) Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302–309
- Dunn RR, Parker CR, Sanders NJ (2007) Temporal patterns of diversity: assessing the biotic and abiotic controls on ant assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 191–201
- Ehrlich PR (1988) The loss of diversity, causes and consequences. En: Biodiversity. *National Academy Press*, Washington, USA
- Ellis EC, Kaplan JO, Fuller DQ, Vavrus S, Goldewijk KK, Verburg H (2013) Used planet: A global history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 7978-7985
- Espadaler X, López Soria L (1991) Rareness in certain mediterranean ant species: fact or artifact? *Insectes Sociaux* 38: 365- 377
- Evans DM, Turley NE, Tewksbury JJ (2013) Habitat edge effects alter ant-guard protection against herbivory. *Landscape ecology* 28: 1743-1754
- Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142
- Ewers RM, Didham RK (2007) The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology* 21: 926–936
- Ewers RM, Thorpe S, Didham RK (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* 88: 96–106
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487–515
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40: 1649-1663

- Farji-Brener AG, Corley JC & Bettinelli J (2002) The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions* 8: 235-243
- Feener Jr DH, Orr MR, Wackford KM, Longo JM, Benson WW, Gilbert LE (2008) Geographic variation in resource dominance-discovery in Brazilian ant communities. *Ecology* 89: 1824-1836
- Fellner T, Borovsky V, Fiedler K (2009) First records of the dacetine ant species *Pyramica argiola* (EMERY, 1869)(Hymenoptera: Formicidae) from Austria. *Myrmecological News* 12: 167-169
- Fernández F (2003) Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia
- Fischer J, Lindenmayer DB (2006) Beyond fragmentation: the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos* 112: 473-480
- Fisher BL (1999) Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications* 9: 714-731
- Fisher BL, Malsch AK, Gadagkar R, Delabie JH, Vasconcelos HL, Majer JD (2000) Applying the ALL protocol: selected case studies. En: *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA
- Fisher BL, Sternberg LDSL, Price D (1990) Variation in the use of orchid extrafloral nectar by ants. *Oecologia* 83: 263–266
- Fletcher JrRJ, Ries L, Battin J, Chalfoun AD (2007) The role of habitat area and edge in fragmented landscapes: definitively distinct or inevitably intertwined? This review is one of a series dealing with some aspects of the impact of habitat fragmentation on animals and plants. This series is one of several virtual symposia focussing on ecological topics that will be published in the Journal from time to time. *Canadian journal of zoology* 85: 1017-1030
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter, SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N, Snyder PK (2005) Global consequences of land use. *Science* 309: 570–574
- Foley JA, Ramankutty N, Brauman KA, Cassidy ES, Gerber JS, Johnston M , Mueller ND, O'Connell C, Ray DK, West PC, Balzer C, Bennett EM, Carpenter SR, Hill J, Monfreda C, Polasky S, Rockström J, Sheehan J, Siebert S, Tilman D, Zaks DP (2011) Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478: 337-342
- Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity & Conservation* 7: 1221-1244



- Fonseca CR (1993) Nesting space limits colony size of the plant- ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 67: 473–482
- Fonseca CR (1999) Amazonian ant- plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 15: 807–825
- Ford KR, Ness JH, Bronstein JL, Morris WF (2015) The demographic consequences of mutualism: ants increase host-plant fruit production but not population growth. *Oecologia* 179: 435–446
- Fortuna MA, Bascompte J (2006) Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9: 281–286
- Frankel OH, Soulé ME (1981) *Conservation and evolution*. CUP Archive
- Freitas AVL, Oliveira PS (1996) Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology* 65: 205–210
- Freitas L, Bernardello G, Galetto L, Paoli AA (2001) Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 267–277
- Freitas L, Galetto L, Bernardello G, Paoli AAS (2000) Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195: 398–402
- Fürst MA, McMahon DP, Osborne JL, Paxton RJ, Brown MJF (2014) Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature* 506: 364–366
- Galetto L, Aguilar R, Musicante M, Astegiano J, Ferreras A, Jausoro, M, Torres C, Ashworth L, Eynard C (2007) Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología austral* 17: 67–80
- Gámez-Virués S, Perović DJ, Gossner MM, Börschig C, Blüthgen N, de Jong H, Simons NK, Klein AM, Krauss J, Maier G, Scherber C, Steckel J, Rothenwöhler C, Steffan-Dewenter I, Weiner CN, Weisser W, Werner M, Tscharnke T, Westphal C (2015) Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature communications* 6
- García D, Chacoff NP (2007) Scale-Dependent Effects of Habitat Fragmentation on Hawthorn Pollination, Frugivory, and Seed Predation. *Conservation Biology* 21: 400–411
- Gasparri NI, Grau HR (2009) Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972–2007). *Forest ecology and Management* 258: 913–921
- Golden DM, Crist TO (2000) Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge?. *Oikos* 90: 525–538
- Gonçalves CR (1961) O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hym. Formicidae). *Studia Entomologica* 4: 113–180

- González E, Salvo A, Valladares G (2015) Arthropods on plants in a fragmented Neotropical dry forest: a functional analysis of area loss and edge effects. *Insect science* 22: 129-138
- Gordon DM, Dektar KN, Pinter-Wollman N (2013) Harvester ant colony variation in foraging activity and response to humidity. *PLoS One* 8: e63363
- Gordon DM, Kulig AW (1996) Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. *Ecology* 77: 2393–2409
- Gordon DM, Wagner D (1997) Neighborhood density and reproductive potential in harvester ants. *Oecologia* 109: 556–560
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4: 379–391
- Gotelli NJ, Ellison AM, Dunn RR, Sanders NJ (2011) Forthcoming. Counting ants (Hymenoptera: Formicidae): Biodiversity sampling and statistical analysis for myrmecologists. *Myrmecological News* 15: 13–19
- Gotwald Jr WH (1995) *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press
- Grau HR, Aide TM, Gasparri NI (2005) Globalization and soybean expansion into semiarid ecosystems of Argentina. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 34: 265-266
- Grez A, Galetto L (2011) Fragmentación del paisaje en América Latina: ¿en qué estamos?. En: Simonetti J, Dirzo R (eds) Conservación biológica: perspectivas desde América Latina. *Editorial Universitaria*, Santiago, Chile
- Grilli G (2012) Hongos micorrícicos arbusculares en fragmentos de Bosque chaqueño: diversidad y efectos sobre el desarrollo de plantas exóticas y nativas. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultades de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba
- Grilli G, Urcelay C, Galetto L (2012) Forest fragment size and nutrient availability: complex responses of mycorrhizal fungi in native–exotic hosts. *Plant Ecology* 213: 155-165
- Grilli G, Urcelay C, Galetto L (2013) Linking mycorrhizal fungi and soil nutrients to vegetative and reproductive ruderal plant development in a fragmented forest at central Argentina. *Forest Ecology and Management* 310: 442–449
- Groc S, Delabie JH, Céréghino R, Orivel J, Jaladeau F, Grangier J, Mariano CSF, Dejean A (2007) Ant species diversity in the ‘Grands Causses’(Aveyron, France): in search of sampling methods adapted to temperate climates. *Comptes rendus biologies* 330: 913-922
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD, Cook WM, Damschen EI, Ewers RM, Foster BL, Jenkins CN, King AJ, Laurance WF, Levey

- DJ, Margules CR, Melbourne BA, Nicholls AO, Orrock JL, Song D, Townshend JR (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1: e1500052
- Hagen M, Kissling WD, Rasmussen C, Carstensen DW, Dupont YL, Kaiser-Bunbury CN, O'Gorman EJ, Olesen JM, De Aguiar MAM, Brown LE, AlvesDos-Santos I, Guimarães PR, Maia KP, Marquitti FMD, Vidal MM, Edwards FK, Genini J, Jenkins GB, Trøjelsgaard K, Woodward G, Jordano P, Ledger ME, Mclaughlin T, Morellato LPC, Tylianakis JM (2012) Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. *Advances in Ecological Research* 46: 89-120
- Haila Y (2002) A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological applications* 12: 321-334
- Hall LS, Krausman PR, Morrison ML (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173–182
- Hanski I, Gaggiotti OE (2004) Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. *Academic Press*
- Hayward T (2013) Ecology, Ethics and Global Justice. En: Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action, Ecology and Ethics. *Springer Science+Business Media*, Dordrecht
- Heads PA, Lawton JH (1985) Bracken, ants and extrafloral nectaries. III. How insect herbivores avoid ant predation. *Ecological Entomology* 10: 29–42
- Heil M (2008) Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist* 178: 41–61
- Heil M, Fiala B, Maschwitz U, Linsenmair KE (2001) On benefits of indirect defense: short- and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* 126: 395–403
- Hobbs RJ, Yates CJ (2003) Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471–488
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, UK
- Holway DA, Lach L, Suarez AV, Tsutsui ND, Case TJ (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 33: 181–233
- Hooke RL, Martín-Duque JF, Pedraza J (2012) Land transformation by humans: a review. *GSA today* 22: 4-10
- Horvitz CC, Schemske DW (1984) Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65: 1369–1378
- House AP, Burwell CJ, Brown SD, Walters BJ (2012) Agricultural matrix provides modest habitat value for ants on mixed farms in eastern Australia. *Journal of Insect Conservation* 16: 1-12

- Hunter MD (2002) Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 159–166
- Ingham DS, Samways MJ (1996) Application of fragmentation and variegation models to epigeic invertebrates in South Africa. *Conservation Biology* 10: 1353-1358
- Jaccard P (1908) Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin Society Vaudoise Science Nature* 44: 223-270
- Jordani MX, Hasui É, da Silva VX (2015) Natural enemies depend on remnant habitat size in agricultural landscapes. *Journal of Forestry Research* 26: 469-477
- Kaspari M, O'Donnell S (2003) High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evolutionary Ecology Research* 5: 933-939
- Kaspari M, O'Donnell S, Kercher JR (2000) Energy, density, and constraints to species richness: ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist* 155: 280–293
- Kaspari M, Weiser MD (2000) Ant Activity along Moisture Gradients in a Neotropical Forest. *Biotropica* 32: 703–711
- Kempf WW, Francisco CS (1965) A Revision of the Neotropical Fungus-Growing Ants of the Genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: Group oí rimosus (Spinola) (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica* 8: 60-200.
- Kindt R, Coe R (2008) BiodiversityR: GUI for biodiversity and community ecology analysis. *R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria*
- King JR, Porter SD (2005) Evaluation of sampling methods and species richness estimators for ants in upland ecosystems in Florida. *Environmental Entomology* 34: 1566-1578
- King JR, Tschinkel WR (2007) Range expansion and local population increase of the exotic ant, *Pheidole obscurithorax*, in the southeastern United States (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 90: 435-439
- King JR, Tschinkel WR (2016) Experimental evidence that dispersal drives ant community assembly in human-altered ecosystems. *Ecology* 97: 236-249
- Klein AM, Vaissiere BE, Cane JH, Steffan-Dewenter I, Cunningham SA, Kremen C, Tscharntke T (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences* 274: 303-313
- Koptur S (1984) Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of Neotropical Inga trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38: 1130–1143

- Koptur S (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. En: Insect-plant interactions. *CRC Press*, Boca Raton
- Koptur S, Lawton JH (1988) Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69: 278–283
- Kupfer JA, Malanson GP, Franklin SB (2006) Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global ecology and biogeography* 15: 8–20
- Kusnezov N (1956) *Claves para la identificación de las hormigas de la fauna argentina*. Ministerio de Agricultura y Ganadería
- Lach L, Parr CL, Abott KL (2010) *Ant Ecology*. Oxford University Press, UK
- Larson BMH (2013) The Metaphorical Links Between Ecology, Ethics, and Society. En: Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action, Ecology and Ethics. *Springer Science+Business Media*, Dordrecht
- Lattke JE (1995) Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 4: 137-193
- Laurance WF, Nascimento HE, Laurance SG, Andrade A, Ewers RM, Harms KE, Luizão RCC, Ribeiro JE (2007) Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoSOne* 2: 1–7
- Leal IR, Filgueiras BK, Gomes JP, Iannuzzi L, Andersen AN (2012) Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation* 21: 1687–1701
- Lens L, Van Dongen S, Norris K, Githiru M, Matthysen E (2002) Avian persistence in fragmented rainforest. *Science* 298: 1236-1238
- Lessard JP, Dunn RR, Parker CR, Sanders NJ (2007) Rarity and diversity in forest ant assemblages of Great Smoky Mountains National Park. *Southeastern Naturalist* 6: 215-228
- Levins (1970) Extincion. En: Some Mathematical Problems in Biology. Providence, American Mathematical Society, USA
- Levings SC (1983) Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: Some causes of patchy species distributions. *Ecology* 53: 435–455
- Lindenmayer DB, Fischer J (2006) Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. *Island Press*, Washington, USA

- Lindenmayer DB, Fischer J (2007) Tackling the habitat fragmentation patchwork. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 127-132
- Livingston G, Philpott SM, de la Mora Rodriguez A (2013) Do species sorting and mass effects drive assembly in tropical agroecological landscape mosaics?. *Biotropica* 45: 10-17
- Lomolino MV (2002) Correspondence. *Journal of Biogeography* 29: 555–557
- Longino JT, Coddington J, Colwell RK (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689–702
- Longino JT, Fernández F (2007) Taxonomic review of the genus *Wasmannia*. *Memoirs of the American Entomological Institute* 80: 271-289
- Lopes CT, Vasconcelos HL (2008) Evaluation of three methods for sampling ground-dwelling ants in the Brazilian cerrado. *Neotropical Entomology* 37: 399-405
- Luti R, Beltrán de Solís MA, Galera FM, Ferreira NM, Berzal M, Nores M, Herrera MA, Cabrera JAC (1979) VI. Vegetación. En: Geografía física de la provincia de Córdoba. Boldt, Buenos Aires, Argentina
- Lutinski JA, Lutinski CJ, Iop S, Mello Garcia FR (2013) Evaluation of an ant sampling protocol (Hymenoptera: Formicidae) in three modified environments located inside an austral Atlantic Forest area of Brazil. *Ecología austral* 23: 37-43
- Mac Nally R, Bennett AF, Horrocks G (2000) Forecasting the impacts of habitat fragmentation. Evaluation of species-specific predictions of the impact of habitat fragmentation on birds in the box–ironbark forests of central Victoria, Australia. *Biological Conservation* 95: 7-29
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The Theory of Island Biogeography. *Princeton University Press*, Princeton, New Jersey
- MacGown JA, Hill JG, Deyrup MA (2007) *Brachymyrmex patagonicus* (Hymenoptera: Formicidae), an emerging pest species in the southeastern United States. *Florida Entomologist* 90: 457–464
- Madureira MS, Sobrinho TG, Schoereder JH (2012) Why do Ant Species Occur in the Matrix and Not in the Forests? Invasion from Other Habitats or Expansion from Forest Gaps (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 59: 1137–1149
- Maeto K, Sato S (2004) Impacts of forestry on ant species richness and composition in warm-temperate forests of Japan. *Forest Ecology and Management* 187: 213-223
- Magrath A, Laurance WF, Larrinaga AR, Santamaria L (2014) Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology* 28: 1342-1348

- Magura T (2002) Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and management* 157: 23-37
- Magurran AE, McGill BJ (2011) Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment. *Oxford University Press*, UK
- Majer JD, Delabie JHC, McKenzie NL (1997) Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 44: 255–266
- Marinho CG, Zanetti R, Delabie JH, Schlindwein MN, Ramos LDS (2002) Diversidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da serapilheira em eucaliptais (Myrtaceae) e área de cerrado de Minas Gerais. *Neotropical Entomology* 31: 187-195
- Massuh G (2012) Renunciar al bien común. Extractivismo y (pos) desarrollo en América Latina. *Mardulce*, Buenos Aires, Argentina
- McGarigal K, Cushman SA (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological applications* 12: 335-345
- Meine C (2013) Aldo Leopold: Connecting Conservation Science, Ethics, Policy, and Practice. En: Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action, Ecology and Ethics. *Springer Science+Business Media Dordrecht*
- Melbourne BA (1999) Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology* 24: 228-239
- Menkel SB, Vachter N (2015) A Comparison of the Effectiveness of Pitfall Traps and Winkler Litter Samples for Characterization of Terrestrial Ant (Formicidae) Communities in Temperate Savannas. *The Michigan entomological society* 47: 149
- Mody K, Linsenmair KE (2004) Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecological Entomology* 29: 217–225
- Moglia G, Giménez AM (1998) Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Revista de Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 7: 53–71
- Mooney HA (1988) Lessons from Mediterranean-climate regions. Pages 157-165 in E. O. Wilson, editor. Biodiversity. *National Academy Press*, Washington, DC, USA
- Morello J, Pengue W, Rodríguez AF (2005) Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. *Fronteras* 4: 1-17

- Moreno ML, Perez-Harguindeguy N, Valladares G (2011) El tamaño del fragmento y los invertebrados de suelo: ¿afectan la descomposición inicial de hojarasca en el Chaco Serrano?. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 2: 9-14
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 58–62
- Ness JH (2003a) *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia* 134: 210–218
- Ness JH (2003b) Contrasting exotic *Solenopsis invicta* and native *Forelius pruinosus* ants as mutualists with *Catalpa bignonioides*, a native plant. *Ecological Entomology* 28: 247–251
- Ness JH, Morris WF, Bronstein JL (2006) Integrating quality and quantity of mutualistic service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology* 87: 912–921
- Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology* 4: 355-364
- Noss RF, Cooperrider AY (1994) Saving nature's legacy: protecting and restoring biodiversity. *Island Press*, Washington, DC, USA
- Nupp TE, Swihart RK (2000) Landscape-level correlates of small-mammal assemblages in forest fragments of farmland. *Journal of Mammalogy* 81: 512-526
- O'Dowd DJ, Catchpole EA (1983) Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.—ant interactions. *Oecologia* 59: 191–200
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) M. A. S. S. Package 'vegan'. *Community ecology package* 2(0)
- Oliveira PS, Brandão CRS (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. En: Ant-plant interactions. *Oxford University Press*, Oxford, UK
- Oliveira PS, Oliveira-Filho AT, Cintra R (1987) Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *Journal of Tropical Ecology* 3: 193–200
- Pacheco do Nascimento R (2011) Estrutura de comunidades de formigas no Cerrado: Diversidade, composição e atividade predatória em monoculturas e ecossistemas naturais. Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais
- Pacheco R, Vasconcelos HL, Groc S, Camacho GP, Frizzo TL (2013) The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. *Biodiversity & Conservation* 22: 983–997



- Palacio EE, Fernández F (2003) Claves para las subfamilias y géneros. En: Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity & Conservation* 13: 2567-2586
- Park MG, Blitzer EJ, Gibbs J, Losey JE, Danforth BN (2015) Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 282: 20150299
- Parr CL, Chown SL (2001) Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation* 5: 27-36
- Parr CL, Gibb H (2010) Competition and the role of dominant ants. En: Ant ecology. *Oxford University Press, UK*
- Passmore HA, Bruna EM, Vasconcelos HL, Heredia S (2010) Network structure of ant-plant mutualists resists effects of habitat fragmentation. Dissertation, 95th ESA Annual Meeting
- Pebesma E, Graeler B (2013) gstat: spatial and spatio-temporal geostatistical modelling, prediction and simulation. *R package versión 1(0)*
- Pereira MF, Trigo JR (2013) Ants have a negative rather than a positive effect on extrafloral nectaried *Crotalaria pallida* performance. *Acta Oecologica* 51: 49–53
- Pereyra M, Pol RG, Galetto L (2015) Does edge effect and patch size affect the interaction between ants and *Croton lachnostachyus* in fragmented landscapes of Chaco forest?. *Arthropod-Plant Interactions* 9: 175–186
- Pérez-Espona S, McLeod JE, Franks NR (2012) Landscape genetics of a top neotropical predator. *Molecular ecology* 21: 5969-5985
- Perfecto I, Snelling R (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological applications* 5: 1084-1097
- Perfecto I, Vandermeer J (2002) Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174–182
- Perfecto I, Vandermeer J (2010) The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 5786–5791
- Perfecto I, Vandermeer J, Hanson P, Cartín V (1997) Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity & Conservation* 6: 935-945

- Philpott SM (2005) Trait-mediated effects of parasitic phorid flies (Diptera: Phoridae) on ant (Hymenoptera: Formicidae) competition and resource access in coffee agroecosystems. *Environmental Entomology* 34: 1089-1094
- Philpott SM, Perfecto I, Vandermeer J (2006) Effects of management intensity and season on arboreal ant diversity and abundance in coffee agroecosystems. En: *Arthropod Diversity and Conservation. Springer Netherlands, Holanda*
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D (2009) The nlme package: linear and nonlinear mixed effects models. *R package version, 3(1)*
- Pol R, de Casenave JL (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *Journal of insect behavior* 17: 647–661
- Pol RG, Sagario MC, Marone L (2014) Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica* 55: 58-65
- Prevedello JA, Vieira MV (2010) Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19: 1205-1223
- Quirán EM, Martínez JJ, Bachmann AO (2004) El género *Brachymyrmex* Mayr en la Argentina. *Acta Zoologica Mexicana* 20: 273-285
- R Core Development Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL [http:// www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)
- Radford JQ, & Bennett AF (2007) The relative importance of landscape properties for woodland birds in agricultural environments. *Journal of Applied Ecology* 44: 737-747
- Ramos LDS, Marinho CG, Zanetti R, Delabie JH, Schlindwein MN (2003) Impacto de iscas formicidas granuladas sobre a mirmecofauna não-alvo em eucaliptais segundo duas formas de aplicação. *Neotropical Entomology* 32: 231-237
- Rettenmeyer CW (1963) Behavioral studies of army ants. *Kansas University Science Bulletin* 44: 281-465
- Ribas CR, Schoereder JH (2007) Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazilian Pantanal. *Biodiversity and Conservation* 16: 1511-1520
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314

- Ribas CR, Schmidt FA, Solar RR, Campos RB, Valentim CL, Schoereder JH (2012) Ants as indicators of the success of rehabilitation efforts in deposits of gold mining tailings. *Restoration Ecology* 20: 712–720
- Ribas CR, Sobrinho TG, Schoereder JH, Sperber CF, Lopes-Andrade C, Soares SM (2005) How large is large enough for insects? Forest fragmentation effects at three spatial scales. *Acta Oecologica* 27: 31-41
- Ricketts TH (2001) The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99
- Rico-Gray, Oliveira PS (2007) The ecology and evolution of ant-plant interactions. *The University of Chicago Press*, Chicago, USA
- Rico-Gray V, Thien L (1989) Effect of different ant species on the reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* 81: 487–489
- Ries L, Fletcher Jr RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 491–522
- Rivera LF, Armbrrecht I, Calle Z (2013) Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, ecosystems & environment* 181: 188-194
- Romero H, Jaffe K (1989) A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21: 348-352
- Rossetti MR, González E, Salvo A, Valladares G (2014) Not all in the same boat: trends and mechanisms in herbivory responses to forest fragmentation differ among insect guilds. *Arthropod-Plant Interactions* 8: 593-603
- Rosumek FB, Silveira FA, Neves FDS, Barbosa NPDU, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160: 537–549
- Rozzi R (2013) Biocultural Ethics: From Biocultural Homogenization Toward Biocultural Conservation. En: Linking Ecology and Ethics for a Changing World: Values, Philosophy, and Action, Ecology and Ethics. *Springer Science+Business Media Dordrecht*
- Ruiz-Guerra B, Guevara R, Mariano NA, Dirzo R (2010) Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos* 119: 317-325

- Rust MK, Reiersen DA, Klotz JH (2003) Pest management of argentine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Entomological Science* 38: 159-169
- Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I (1998) Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491-494
- Sackmann P, Farji-Brener A (2006) Effect of fire on ground beetles and ant assemblages along an environmental gradient in NW Patagonia: Does habitat type matter?. *Ecoscience* 13: 360-371
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, LeRoy Poff N, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR (1991) Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation biology* 5: 18-32
- Savage AM, Rudgers JA (2013) Non-additive benefit or cost? Disentangling the indirect effects that occur when plants bearing extrafloral nectaries and honeydew-producing insects share exotic ant mutualists. *Annals of Botany* 11: 1295-1307
- Savage AM, Rudgers JA, Whitney KD (2009) Elevated dominance of extrafloral nectary-bearing plants is associated with increased abundances of an invasive ant and reduced native ant richness. *Diversity and Distributions* 15: 751-761
- Schemske DW (1982) Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 63: 932-941
- Schemske DW (1983) Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. *Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, USA
- Schlick-Steiner BC, Steiner FM, Moder K, Bruckner A, Fiedler K, Christian E (2006) Assessing ant assemblages: pitfall trapping versus nest counting (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 53: 274-281
- Schmidt FA, Ribas CR, Schoereder JH (2013) How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications for their use as bioindicators. *Ecological Indicators* 24: 158-166
- Schoereder JH, Sobrinho TG, Ribas CR, Campos RB (2004) Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology* 29: 391-398

- Schoereder JH, Galbiati C, Ribas CR, Sobrinho TG, Sperber CF, DeSouza O, Lopes-Andrade C (2004) Should we use proportional sampling for species–area studies?. *Journal of Biogeography* 31: 1219-1226
- Silva RR, Machado Feitosa RS, Eberhardt F (2007) Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management* 240: 61-69
- Silva EM, Medina AM, Nascimento IC, Lopes PP, Carvalho KS, Santos GM (2014) Does ant richness and composition respond to phytophysiological complexity and seasonality in xeric environments? *Sociobiology* 61: 155-163
- Skvarla M, Larson J, Dowling A (2014) Pitfalls and preservatives: a review. *Journal of the Entomological Society of Ontario* 145
- Soare TW, Kumar A, Naish KA, O'Donnell S (2014) Genetic evidence for landscape effects on dispersal in the army ant *Eciton burchellii*. *Molecular ecology* 23: 96–109
- Sobrinho TG, Schoereder JH (2007) Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 16: 1459-1470
- Sobrinho TG, Schoereder JH, Sperber CF, Madureira MS (2003) Does fragmentation alter species composition in ant communities (Hymenoptera: Formicidae)?. *Sociobiology* 42: 329-342
- Solar RRDC, Barlow J, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Thomson JR, Louzada J, Maues M, Moura NG, Oliveira VHF, Chaul JCM, Schoereder JH, Guimaraes Vieira IC, Mac Nally R, Gardner TA (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes?. *Ecology letters* 18: 1108-1118
- Sork VL, Smouse PE (2006) Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape ecology* 21: 821-836
- Spiesman BJ, Cumming GS (2008) Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology* 23: 313–325
- Stewart MM (1995) Climate driven population fluctuations in rain forest frogs. *Journal of Herpetology* 437-446
- Suarez AV, Bolger DT, Case TJ (1998) Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology* 76: 2041-2056
- Tadey M, Farji-Brener AG (2007) Indirect effects of exotic grazers: livestock decreases the nutrient content of refuse dumps of leaf-cutting ants through vegetation impoverishment. *Journal of Applied Ecology* 44: 1209-1218

- Tavares AA, Bispo PC, Zanzini AC (2008) Effect of collect time on communities of epigaeic ants (Hymenoptera: Formicidae) in areas of Eucalyptus cloeziana and cerrado. *Neotropical entomology* 37: 126-130
- Tawatao N, Lucey JM, Senior M, Benedick S, Khen CV, Hill JK, Hamer KC (2014) Biodiversity of leaf-litter ants in fragmented tropical rainforests of Borneo: the value of publically and privately managed forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 23: 3113-3126
- Templeton AR, Shaw K, Routman E, Davis SK (1990) The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 7: 13-27
- Thompson JN (1988) Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 65-87
- Tilman D (1978) Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. *Ecology* 59: 686-692
- Tista M, Fiedler K (2011) How to evaluate and reduce sampling effort for ants. *Journal of Insect Conservation* 15 : 547-559
- Torrella SA, Adámoli J (2005) Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. *La situación ambiental Argentina 2005*: 73-75
- Trager MD, Bhotika S, Hostetler JA, Andrade GV, Rodriguez-Cabal MA, McKeon CS, Osenberg CW, Bolker BM (2010) Benefits for plants in ant-plant protective mutualisms: a meta-analysis. *PLoS One* 5: e14308
- Tscharntke T, Brandl R (2004) Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Reviews in Entomology* 49: 405-430
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, Vandermeer J, Whitbread A (2012) Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation* 151: 53-59
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters* 8: 857-874
- Tschinkel WR (2006) *The fire ants*. Harvard University Press
- Underwood EM, Fisher BL (2006) The role of ants in conservation monitoring: if, when, and how. *Biological Conservation* 132: 166-182
- Valiente-Banuet A, Aizen MA , Alcántara JM, Arroyo J, Cocucci A, Galetti M, García MB, García D, Gómez JM, Jordano P, Medel R, Navarro L, Obeso JR, Oviedo R, Ramírez N, Rey PJ, Traveset A,

- Verdú M, Zamora R (2015) Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* 29: 299-307
- Valladares G, Salvo A, Cagnolo L (2006) Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology* 20: 212-217
- van der Gucht K, Vandekerckhove T, Vloemans N, Cousin S, Muylaert K, Sabbe K, Gillis M, Decler KS, De Meester L, Vyverman W (2005) Characterization of bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure. *FEMS Microbiology Ecology* 53: 205–220
- Van Oudenhove L, Boulay R, Lenoir A, Bernstein C, Cerda X (2012) Substrate temperature constrains recruitment and trail following behavior in ants. *Journal of chemical ecology* 38: 802-809
- Vanbergen AJ (2014) Landscape alteration and habitat modification: impacts on plant–pollinator systems. *Current Opinion in Insect Science* 5: 44-49
- Vandermeer J, Perfecto I (2007) The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21: 274–277
- Vasconcelos HL (1999) Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity & Conservation* 8: 407–418
- Vasconcelos HL, Vilhena JMS, Magnusson WE, Albernaz ALK (2006) Long-term effects of forest fragmentation on Amazonian ant communities. *Journal of Biogeography* 33: 1348–1356
- Viana-Silva FEC, Jacobi CM (2012) Myrmecofauna of ironstone outcrops: composition and diversity. *Neotropical entomology* 41: 263-271
- Vitousek PM (1992) Global environmental change: an introduction. *Annual review of Ecology and Systematics* 23: 1-14
- Wang WY, Foster WA (2015) The effects of forest conversion to oil palm on ground-foraging ant communities depend on beta diversity and sampling grain. *Ecology and evolution* 5: 3159-3170
- Ward PS (1987) Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. University of California
- Ward PS (1990) The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. *Systematic Entomology* 15: 449-489
- Weber MG, Keeler KH (2013) The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany* 111: 1251–1261
- Webster GL (1993) A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42: 793–823

- Webster GL (1994) Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 3-32
- Wetterer JK, Porter SD (2003) The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology* 42: 1-42
- Whalen MA, Mackay DA (1988) Patterns of ant and herbivore activity on five understory euphorbiaceous saplings in submontane Papua New Guinea. *Biotropica* 20: 294-300
- Wiescher PT, Pearce-Duvet JM, Feener DH (2012) Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia* 169: 1063-1074
- Wilcove DS, McLellan CH, Dobson AP (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*, Sinauer Associates
- Wilsey BJ, Potvin C (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* 81: 887-892
- Wilson EO (1987) The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). *Conservation Biology* 4: 344-346
- Wilson EO (2003) *Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus (Vol. 1)*. Harvard University Press, Harvard, UK
- Wilson EO (2012) *On human nature*. Harvard University Press, Harvard, UK
- Zak MR, Cabido M, Hodgson JG (2004) Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future?. *Biological Conservation* 120: 589-598
- Zheng D, Chen J (2000) Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling* 132: 175-190
- Zschokke S, Dolt C, Rusterholz HP, Oggier P, Braschler B, Thommen GH, Ludin E, Erhardt A, Baur B (2000) Short-term responses of plants and invertebrates to experimental grassland fragmentation. *Oecologia* 125: 559-572
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, Berlin, Alemania