

Tesis Doctoral

Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: consumo de semillas e impacto sobre el banco de suelo

Pirk, Gabriela Inés

2007

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Pirk, Gabriela Inés. (2007). Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: consumo de semillas e impacto sobre el banco de suelo. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Pirk, Gabriela Inés. "Granivoría por hormigas del género Pogonomyrmex en el Monte Central: consumo de semillas e impacto sobre el banco de suelo". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2007.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

**GRANIVORÍA POR HORMIGAS DEL GÉNERO
POGONOMYRMEX EN EL MONTE CENTRAL:
CONSUMO DE SEMILLAS E IMPACTO SOBRE EL
BANCO DE SUELO**

GABRIELA INÉS PIRK

Director de Tesis: JAVIER LOPEZ DE CASENAVE

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área Ciencias Biológicas

Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Buenos Aires, 2007

**GRANIVORÍA POR HORMIGAS DEL GÉNERO
POGONOMYRMEX EN EL MONTE CENTRAL: CONSUMO DE
SEMILLAS E IMPACTO SOBRE EL BANCO DE SUELO**

Miembros del Jurado

Firmas

Calificación

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

Fecha de aprobación de la tesis:

**GRANIVORÍA POR HORMIGAS DEL GÉNERO *POGONOMYRMEX* EN EL
MONTE CENTRAL: CONSUMO DE SEMILLAS E IMPACTO SOBRE EL
BANCO DE SUELO**

RESUMEN- Se estudió la ecología trófica de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* para establecer el papel que cumplen como consumidoras de semillas en el Monte central. Las semillas de gramíneas predominaron en la dieta de estas especies. La abundancia de semillas de gramíneas en el ambiente influyó en la dieta: las tres especies acarrearón una mayor proporción de estructuras vegetales e invertebrados, *P. rastratus* y *P. pronotalis* consumieron otro tipo de semillas y *P. inermis* presentó una menor actividad, cuando estas semillas eran escasas. Las semillas de gramíneas fueron también altamente preferidas en experimentos de oferta, siendo la dieta un reflejo de las preferencias. El tamaño de las semillas mostró ser un factor importante en la determinación de las preferencias y de la dieta. La actividad forrajera de *P. rastratus* y *P. inermis* disminuyó la abundancia de las semillas más consumidas en las cercanías de los nidos, al menos desde el verano hasta comienzos del otoño. El efecto de la abundancia de semillas sobre el consumo de las hormigas (“desde abajo”) parece prevalecer sobre el efecto del consumo de las hormigas sobre la abundancia de semillas (“desde arriba”) en primavera, mientras que este último podría ser más importante durante el verano y hasta comienzos del otoño. Este estudio muestra que las especies del género *Pogonomyrmex* son importantes consumidoras de semillas en el Monte central.

Palabras clave: alimentación selectiva, banco de semillas, ecología de comunidades, granivoría, hormiga, *Pogonomyrmex inermis*, *Pogonomyrmex pronotalis*, *Pogonomyrmex rastratus*, semilla, preferencias alimenticias.

**SEED HARVESTING BY ANTS OF THE GENUS *POGONOMYRMEX* IN THE
CENTRAL MONTE DESERT: SEED CONSUMPTION AND IMPACT ON THE
SOIL SEED BANK**

ABSTRACT- The trophic ecology of *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* and *P. inermis* was studied in order to determine the role they play as seed consumers in the central Monte desert. Grass seeds prevailed in their diet. Grass seed abundance in the environment influenced diet patterns: the three species carried a greater proportion of vegetative plant structures and invertebrates, *P. rastratus* and *P. pronotalis* consumed other types of seeds and the activity of *P. inermis* was lower when grass seed abundance was low. Grass seeds were also highly preferred in seed offer experiments showing that the diet of these species reflects their preferences. Seed size proved important in determining preference and diet patterns. Seed harvesting by *P. rastratus* and *P. inermis* affected seed abundance of the most consumed species close to the nest, at least from summer to the beginning of autumn. The effect of seed abundance on ant foraging behaviour ("bottom-up") was more important in spring, whereas the effect of ant consumption on seed abundance ("top-down") prevailed during the summer and the beginning of autumn. This study shows that *Pogonomyrmex* species are important seed consumers in the central Monte desert.

Key words: ant, community ecology, feeding preferences, granivory, *Pogonomyrmex inermis*, *Pogonomyrmex pronotalis*, *Pogonomyrmex rastratus*, seed, seed bank, selective feeding.

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas me han ayudado a lo largo de estos cinco años. Agradezco principalmente a mi director, Javier Lopez de Casenave, por sus invaluable aportes a este trabajo, desde el comienzo hasta el final, por la confianza que depositó en mí y por su enorme paciencia. Luis Marone, aunque desde lejos, también estuvo siempre presente y sus contribuciones han sido de vital importancia.

Agradezco a todos mis compañeros del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades del Desierto (Ecodes), especialmente a Fernando Milesi, Víctor Cueto, Rodrigo Pol, María del Mar Beaumont Fantozzi, María Cecilia Sagario y Carolina Guerra Navarro, de quienes he aprendido mucho, no solo por sus aportes directos a este trabajo, sino a través de las discusiones y charlas que compartimos en el día a día en Buenos Aires y durante las campañas en Ñacuñán. Además, agradezco especialmente a Luis Marone, Antonio Mangione, Víctor Cueto, Fernando Milesi y Rodrigo Pol por la lectura de versiones preliminares y parciales de esta tesis, la cual se ha visto enriquecida por sus aportes y sugerencias.

Varias personas colaboraron con las tareas de campo y de laboratorio. Federico di Pasquo, Beatriz Nobúa Behrman, Alejandra Ribichich, Gilda Paoletti y María del Mar Beaumont Fantozzi y Carolina González me hicieron el trabajo de campo más fácil y agradable. Fernando Milesi y Rodrigo Pol también estuvieron allí para auxiliarme cuando lo necesité. En cuanto a las tareas de laboratorio, Fernando las enriqueció con sus consejos y Federico colaboró en una parte de las mismas.

Quiero agradecer a muchas personas de las cuales recibí ayuda de diferentes formas durante estos años: Julián Faivovich, Jürgen Gadau, Robert Johnson, María Luisa Bolkovic, Susana Bravo, Alejandra Valverde, Julieta Filloy, Bernadette Saunier Rebori y Nataly O’Leary.

Gracias a todos los que me dieron ánimo y confianza. Mis padres, Tomás y Beatriz, siempre me alentaron a hacer lo que me gusta y mi hermana Cecilia, como siempre, me brindó todo su apoyo. Agradezco a mis amigos por haberme tenido paciencia durante los últimos meses, cuando mi único tema de conversación era la tesis. Agradezco a Fernando Milesi y Alejandra Ribichich por compartir su tiempo conmigo. Nuestras largas conversaciones me ayudaron a ver las dificultades desde otra perspectiva y me han sido increíblemente provechosas, no solo para el desarrollo de esta tesis.

Agradezco inmensamente a Sebastián Ilera por su comprensión y paciencia durante la escritura de esta tesis y por darme seguridad, confianza y entusiasmo en todo lo que hago.

Finalmente, sin el financiamiento de CONICET, Sigma Xi, la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica y UBACyT, la realización de este trabajo habría sido imposible.

*La Cigale, ayant chanté
Tout l'été
Se trouva fort dépourvue
Quand la bise fut venue:
Pas un seul petit morceau
De mouche ou de vermisseau
Elle alla crier famine
Chez la Fourmi sa voisine
La priant de lui prêter
Quelque grain pour subsister
Jusqu'à la saison nouvelle.
Je vous paierai, lui dit-elle,
Avant l'août, foi d'animal,
Intérêt et principal.
La Fourmi n'est pas prêteuse:
C'est là son moindre défaut.
Que faisiez-vous au temps chaud?
Dit-elle à cette emprunteuse.
-Nuit et jour à tout venant
Je chantais, ne vous déplaie.
-Vous chantiez? j'en suis fort aise:
Eh bien! dansez maintenant.*

(Jean de La Fontaine, *La Cigale et la Fourmi*)

ÍNDICE

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
ÍNDICE	viii
CAPÍTULO 1. Introducción general	1
Introducción	2
Área de estudio	7
<i>El desierto del Monte</i>	7
<i>Reserva de la Biósfera de Ñacuñán</i>	10
<i>Las semillas en Ñacuñán</i>	15
Estructura y objetivos de la tesis	18
CAPÍTULO 2. Evaluación de tres técnicas para la estimación de la dieta de hormigas granívoras	23
Resumen	23
Introducción	24
Métodos	27
Resultados	32
Discusión	33
CAPÍTULO 3. Dieta de <i>Pogonomyrmex rastratus</i>, <i>P. pronotalis</i> y <i>P. inermis</i> en el desierto del Monte: la influencia de las fluctuaciones temporales del recurso	41
Resumen	41
Introducción	42
Métodos	44
<i>Dieta</i>	44
<i>Abundancia de semillas</i>	46
Resultados	48
Discusión	62
CAPÍTULO 4. Preferencias de <i>Pogonomyrmex rastratus</i>, <i>P. pronotalis</i> y <i>P. inermis</i> por semillas de distintas especies	67
Resumen	67
Introducción	68
Métodos	70
<i>Diseño de muestreo</i>	70
<i>Análisis de datos</i>	74
Resultados	80
Discusión	81

CAPÍTULO 5. Asociación entre las preferencias de las hormigas granívoras y el tamaño de las semillas	91
Resumen	91
Introducción	92
Métodos	95
<i>Semillas del género Pappophorum</i>	95
<i>Experimentos de preferencia</i>	98
<i>Relación entre las preferencias y el tamaño de semillas de distintas especies</i>	99
<i>Selección de tamaños de semillas de Pappophorum spp. en la dieta</i>	100
<i>Tamaño de semillas en la dieta</i>	101
<i>Morfología de las hormigas</i>	102
Resultados	103
<i>Experimentos de preferencia</i>	103
<i>Relación entre las preferencias y el tamaño de semillas de distintas especies</i>	104
<i>Selección de tamaños de semillas de Pappophorum spp. en la dieta</i>	105
<i>Tamaño de semillas en la dieta</i>	107
<i>Morfología de las hormigas</i>	107
Discusión	108
CAPÍTULO 6. Efecto de las hormigas granívoras del género <i>Pogonomyrmex</i> sobre el banco de semillas en el desierto del Monte	113
Resumen	113
Introducción	114
Métodos	116
Resultados	119
Discusión	123
CAPÍTULO 7. Discusión general	129
Efectos de la abundancia de semillas sobre la dieta de las hormigas	130
Efectos del consumo de las hormigas sobre la abundancia de semillas	132
Implicancias del consumo de las hormigas sobre la dinámica de los pastos en el desierto del Monte	134
REFERENCIAS	136

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Introducción

Los desiertos constituyen uno de los ambientes terrestres más extensos, ocupando de un cuarto a un tercio de la superficie del planeta (Crawford 1981). Se encuentran sometidos a condiciones ambientales extremas, con una pérdida de agua por evapotranspiración que normalmente excede la adquirida por las precipitaciones (Crawford 1981, Polis 1991, MacMahon 2001). Puesto que las limitaciones que imponen las precipitaciones determinan una muy baja productividad, se ha considerado que la estructura de las comunidades desérticas está fuertemente controlada por factores abióticos, principalmente por la disponibilidad de agua (Noy-Meir 1973). La supuesta poca importancia de los controles bióticos, sumada a una baja diversidad de especies han fomentado la idea de que los desiertos son ecosistemas simples (Whitford 1986). Sin embargo, estudios más minuciosos y comprensivos de la ecología de los sistemas áridos han mostrado que los desiertos son mucho más complejos que lo que tradicionalmente se ha considerado, donde algunos taxa presentan una sorprendente diversidad, se establecen una gran variedad de interacciones bióticas y se registra una alta heterogeneidad espacial y temporal (Polis 1991).

Aunque la heterogeneidad está presente en todos los sistemas, sus efectos cobran importancia en los desiertos porque allí las variaciones ambientales suelen ser extremas. Las impredecibles y esporádicas precipitaciones determinan que se registren sequías por períodos largos e irregulares en áreas específicas, ocasionando grandes variaciones temporales y espaciales a diferentes escalas (e.g., variaciones diarias, mensuales, estacionales, interanuales, desde centímetros cuadrados hasta kilómetros cuadrados; Noy-Meir 1973). Esta gran heterogeneidad en las precipitaciones suele trasladarse a la

Capítulo 1

productividad (Noy-Meir 1981). Durante los períodos en los que se registran mayores niveles de productividad, la importancia de los factores abióticos en el control de estas comunidades puede disminuir, dando lugar a un control mayormente ejercido por los organismos consumidores, que opera a través de interacciones bióticas (Meserve et al. 2003). Por lo tanto, en los desiertos, el predominio del control que establecen las condiciones abióticas y los organismos productores (i.e., control “bottom-up” o “desde abajo”) y el que establecen los organismos consumidores (i.e., control “top-down” o “desde arriba”) puede oscilar en función de las variaciones en las precipitaciones (Meserve et al. 2003, Báez et al. 2006).

Las plantas de desierto presentan numerosas adaptaciones y variadas estrategias que les permiten sobrevivir durante largos períodos de sequía (MacMahon 2001). En las anuales, por ejemplo, las semillas constituyen la forma de vida más frecuente, que puede convertirse en la única manera de sobrevivir durante períodos de escasez de precipitaciones. Las semillas representan, por lo tanto, el único medio de dispersión y de acceso a nuevas regiones para muchas especies y por ello se las considera como una parte integral y crucial de estos ecosistemas (Kemp 1989). La mayor parte de las semillas en los desiertos se acumula en las capas superficiales del suelo conformando el banco de semillas, es decir, el conjunto de semillas potencialmente capaces de convertirse en plantas adultas (Baker 1989).

Los bancos de semillas de los desiertos se caracterizan por ser espacial y temporalmente muy heterogéneos y por su gran tamaño (Kemp 1989). Las semillas pueden ingresar al banco localmente a través de la lluvia de semillas (i.e., dispersión primaria) o pueden provenir de zonas más distantes, al ser acarreadas, por ejemplo, por el viento o los

Capítulo 1

animales (i.e., dispersión secundaria). Contrariamente, la germinación, la muerte por senescencia o por el ataque de patógenos, hongos o bacterias, el enterramiento profundo y el consumo por animales granívoros son las causas principales de la pérdida de semillas del banco (Kemp 1989, Chambers y MacMahon 1994, Marone et al. 1998b, Marone et al. 2000a). Según el grado de incidencia y el momento específico en que actúan los distintos procesos que regulan la dinámica de las semillas en el suelo, los bancos de semillas pueden clasificarse en transitorios (cuando las semillas no permanecen viables en el suelo por más de un año) o persistentes (cuando permanecen viables por más de un año) (Simpson et al. 1989).

Las semillas son uno de los pocos recursos “confiables” en los que los consumidores de desierto pueden especializarse (Reichman 1979). Constituyen un recurso alimenticio nutritivo, particulado, generalmente disponible en los bancos de suelo, que puede ser recolectado en los momentos de mayor abundancia y almacenado para su uso posterior (Brown et al. 1979). Los principales consumidores de semillas en los desiertos son los roedores, las aves y las hormigas. Estos granívoros pueden tener un impacto significativo sobre la abundancia de semillas del banco (Whitford 1978, Brown et al. 1979, Crist y MacMahon 1992, Mull y MacMahon 1996, Marone et al. 1998b). Varios experimentos en los que se manipuló la abundancia de granívoros han mostrado que el consumo puede disminuir la abundancia de plantas (Brown et al. 1979, Inouye et al. 1980, Samson et al. 1992, Heske et al. 1993, Guo et al. 1995). Además, a través del consumo selectivo de semillas (Pulliam y Brand 1975, Whitford 1978, MacMahon et al. 2000) y de la selección de parches de alimentación (Reichman 1979, Milesi 2006), los granívoros pueden modificar en la composición y la distribución espacial de la vegetación (Inouye et al. 1980, Samson et al. 1992, Espigares y López-Pintor 2005). En

Capítulo 1

función de su potencial impacto sobre la vegetación, suele considerarse que los granívoros son un componente fundamental en la ecología de los ecosistemas desérticos.

El conjunto de hormigas que colectan y almacenan semillas para su posterior consumo (“harvester ants”) incluye más de 150 especies pertenecientes a 18 géneros y 3 subfamilias (MacMahon et al. 2000). Estas hormigas son particularmente abundantes en áreas áridas y semiáridas aunque algunas especies también son frecuentes en hábitats más húmedos como los bosques lluviosos americanos y del sudeste asiático (Hölldobler y Wilson 1990). La mitad de las especies de hormigas granívoras conocidas del mundo pertenecen al género *Pogonomyrmex*, el cual incluye más de 60 especies (exclusivamente americanas) que poseen dos áreas de distribución independientes, una en la porción extratropical de América del Sur y otra en el sudeste de Estados Unidos y regiones colindantes de México (Kusnezov 1963, Taber 1998, MacMahon et al. 2000). El conocimiento actual sobre la ecología de estas especies proviene casi exclusivamente de estudios realizados en América del Norte, donde representan gran parte del ensamble de granívoros de los desiertos y ejercen un papel preponderante en su ecología (MacMahon et al. 2000). Allí, el impacto de la remoción de semillas por parte de estas hormigas puede ser muy importante sobre las especies más preferidas (Taber 1958, Pulliam y Brand 1975, Whitford 1978, Reichman 1979), de las cuales pueden llegar a remover la totalidad de las semillas disponibles (Crist y MacMahon 1992). Experimentos de remoción han mostrado su efecto sobre la densidad de plantas anuales, las cuales aumentan en densidad en ausencia de hormigas granívoras (Inouye et al. 1980, Samson et al. 1992). En América del Sur, la información sobre las hormigas del género *Pogonomyrmex* estaba restringida hasta hace poco tiempo únicamente a los

Capítulo 1

artículos de Nicolás Kusnezov (Kusnezov 1951, 1963). En estos trabajos se afirma que estas especies parecen tener colonias más pequeñas y menores densidades poblacionales que las especies de América del Norte, pero que coinciden en mostrarse altamente especializadas en el consumo de semillas.

Muchos investigadores han supuesto que los ensambles de hormigas granívoras son menos diversos en las zonas áridas de América del Sur que en hábitats similares de América del Norte (e.g., Mares y Rosenzweig 1978, Brown y Ojeda 1987, Hölldobler y Wilson 1990). Sin embargo, cuando el estatus granívoro de las hormigas se estableció sobre la base de observaciones directas de forrajeo y no de inferencias a partir de la taxonomía de las especies presentes en los sitios de estudio, los ensambles resultaron ser más diversos en América del Sur (Medel y Vásquez 1994, Medel 1995, Marone et al. 2000b). En la región central del desierto del Monte las hormigas son el grupo de granívoros más importante en primavera y verano (Lopez de Casenave et al. 1998, Marone et al. 2000b). Unas 26 especies son capaces de remover semillas, incluyendo especies de los géneros *Pogonomyrmex*, *Pheidole* y *Solenopsis* (Marone et al. 2000b, Lopez de Casenave et al., datos no publicados). Este trabajo de tesis se centra en las tres especies del género *Pogonomyrmex* que habitan en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, ubicada en la porción central del desierto del Monte, Argentina (Claver y Fowler 1993): *Pogonomyrmex rastratus* (Mayr), *Pogonomyrmex pronotalis* (Santschi) y *Pogonomyrmex inermis* (Forel) (Figura 1.1). Allí, su actividad se extiende desde septiembre-octubre hasta abril-mayo y son exclusivamente diurnas, con cambios estacionales en el patrón diario de actividad que responden mayormente a variaciones en la temperatura del suelo (Pol y Lopez de Casenave 2004). Los primeros estudios realizados sobre la dieta de estas especies muestran que, al igual que la mayoría de las

Capítulo 1

especies estudiadas en América del Norte, son granívoras especialistas (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006).



Figura 1.1. *Pogonomyrmex rastratus* (a), *Pogonomyrmex pronotalis* (b) y *Pogonomyrmex inermis* (c), las tres especies del género *Pogonomyrmex* que habitan en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, Mendoza.

Área de estudio

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán está ubicada en la Provincia Biogeográfica del Monte, Mendoza, Argentina. A continuación se resumen las características más relevantes del desierto del Monte y de la Reserva de Ñacuñán con relación a este estudio.

El desierto del Monte

La Provincia Biogeográfica del Monte se extiende en forma de faja por el este de la cordillera de los Andes, ensanchándose hacia el sur hasta alcanzar el Océano Atlántico (Figura 1.2). Ocupa un extenso territorio (más de 46 millones de ha.), de gran extensión latitudinal (casi 20°, más de 2000 km). Limita con las provincias biogeográficas del Chaco (al noreste y al este), con el Espinal (al este), con la Puna y/o la Prepuna (al norte, al noroeste y al oeste) y con la Patagonia (al oeste, al sudoeste y al sur) (Lopez de

Capítulo 1

Casenave 2001). A pesar de su gran extensión, las características climáticas, la fisonomía y la composición florística del Monte son muy homogéneas.

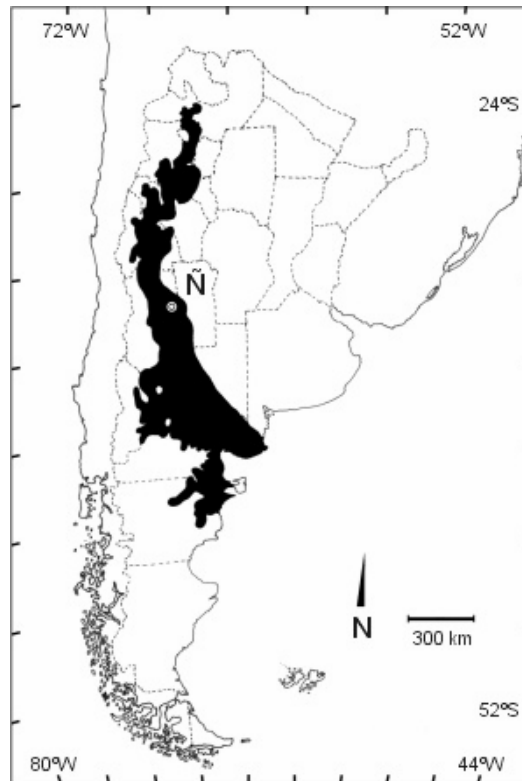


Figura 1.2. Provincia Biogeográfica del Monte (en color negro) y ubicación de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Ñ) en la Provincia de Mendoza. Tomado de Lopez de Casenave (2001).

El Monte ocupa bolsones, laderas bajas y valles intermontanos (en el norte), travesías y llanuras (en el centro y al este) y laderas, mesetas bajas y amplios valles (en el sur) (Morello 1958, Cabrera 1976, Cabrera y Willink 1980). Los Andes constituyen una barrera topográfica continua hacia el oeste y en el norte se presenta otro gradiente topográfico marcado hacia el este por la presencia de las Sierras Pampeanas. Estas dos barreras orográficas son una de las causas principales de la aridez del Monte (Mares et

Capítulo 1

al. 1985). Los suelos son predominantemente arenosos y profundos, y muy permeables (Cabrera 1976).

El clima en el Monte es cálido y seco. A pesar de su gran extensión latitudinal, las temperaturas promedio anuales solo varían entre 13.4° y 17.5°C (Cabrera 1976). Las precipitaciones muestran un marcado gradiente este-oeste y varían entre 80 mm y alrededor de 300 mm anuales (con algunos registros excepcionales), aunque en pocos lugares superan los 200 mm (Morello 1958, Mares et al. 1985). La estación seca dura hasta un máximo de nueve meses y las lluvias están restringidas al verano, excepto en el sur donde tienden a distribuirse más regularmente a lo largo del año (Morello 1958, Capitanelli 1972, Mares et al. 1985, Paruelo et al. 1998a, 1998b).

El tipo de vegetación predominante en el Monte es el matorral o estepa arbustiva xerófila, siendo la estepa de *Larrea* spp. (jarilla) la más extendida. Secundariamente, aparecen cactáceas (en el norte), árboles bajos y arbustos de porte mediano (Morello 1958, Cabrera 1976, Cabrera y Willink 1980). La cobertura de herbáceas es espacialmente variable, dependiendo de las precipitaciones locales y del impacto de la ganadería. En el Monte son comunes los bosques de *Prosopis* spp. (algarrobo) o de *Salix humboldtiana* (sauce), de poca extensión (Morello 1958), que se presentan en márgenes de ríos o en zonas de subsuelo húmedo con napa freática poco profunda (Cabrera 1976). El algarrobal es un bosque abierto con árboles espinosos de altura variable (hasta 15 m) y de follaje deciduo. La principal especie de árbol es *Prosopis flexuosa*, que puede estar acompañada por *Prosopis chilensis*, *Jodina rhombifolia*, *Geoffroea decorticans*, *Prosopis alba* y *Prosopis nigra* (Morello 1958, Cabrera 1976).

Capítulo 1

El estrato arbustivo, generalmente espinoso, suele estar bien desarrollado, mientras que el estrato herbáceo, en general, es pobre (Morello 1958).

Reserva de la Biósfera de Ñacuñán

La Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (34° 03' S, 67° 54' O) se ubica en la porción central del desierto del Monte (Figura 1.2), en la playa de divagación de las Huayquerías, en la Travesía del Tunuyán (una llanura aluvial del este de la Provincia de Mendoza). Tiene una superficie de 12800 ha y la altitud promedio es de 540 m sobre el nivel del mar. Desde 1971, cuando se construyó el alambrado perimetral, no se ha registrado pastoreo, con la excepción de una pequeña área en su interior en donde se mantienen unos pocos caballos.

El clima de Ñacuñán es árido-semiárido, estacional, con veranos cálidos y relativamente húmedos e inviernos fríos y secos. La temperatura promedio anual es de 15.9°C (1972-2004). El verano térmico (i.e., el período con temperaturas promedio diarias superiores a 20°C) abarca desde la segunda quincena de noviembre hasta la primera de marzo (Boshoven y Tognelli 1995) y el invierno térmico (i.e., el período con temperaturas promedio diarias menores a 10°C), desde la segunda quincena de mayo hasta la segunda de agosto (Boshoven y Tognelli 1995).

Las características salientes del régimen de lluvias de Ñacuñán son su gran variabilidad interanual y su marcada estacionalidad (Lopez de Casenave 2001). La precipitación promedio anual es de 343.6 mm (1972-2005), con un rango que va desde los 91 mm (2003) a los 585 mm (2001) y un coeficiente de variación de 33%. Las precipitaciones

Capítulo 1

presentan una tendencia errática (Figura 1.3). En Ñacuñán se puede diferenciar una estación relativamente húmeda entre octubre y marzo, en la que se acumula el 78% de las precipitaciones anuales, restringiéndose la producción de semillas de la mayoría de las plantas a ese período. La precipitación promedio durante la estación de crecimiento es de 263.7 mm (1972-73 a 2004-05), con un rango de entre 103.8 mm (1988-89) a 453.4 mm (1997-98) (Figura 1.4). A pesar de este período de mayor humedad, el balance hídrico es deficitario a lo largo de todo el año (i.e., la evapotranspiración siempre supera a las precipitaciones; Roig 1971). Las lluvias de la época estival suelen ser de carácter convectivo, de mayor intensidad y menor duración, asociadas a tormentas eléctricas localizadas y, a menudo, acompañadas de granizo. Por el contrario, en invierno están asociadas a frentes ciclónicos de gran escala, son de baja intensidad y de mayor duración (Capitanelli 1972).

Este estudio se realizó en el período 2001-05, el cual es representativo de la gran variación interanual y estacional en las precipitaciones que caracteriza a Ñacuñán. Durante este período se registraron los valores máximo (2001) y mínimo (2003) de precipitación anual desde 1972 (Tabla 1.1). Las precipitaciones durante la estación de crecimiento fueron superiores (2001-02), inferiores (2002-03) y similares (2003-04 y 2004-05) al promedio histórico (Tabla 1.1). Las precipitaciones mensuales variaron mucho entre años durante este período (Figura 1.5).

Los tres ambientes más representativos de Ñacuñán son el bosque abierto de *Prosopis flexuosa* (algarrobal), de suelo limo-arenoso, pardo rojizo y pobre en materia orgánica, el matorral de *Larrea cuneifolia* (jarillal), restringido a franjas de suelo arcilloso, y la comunidad de los médanos, que crece sobre un sustrato de arenas gruesas acumuladas

Capítulo 1

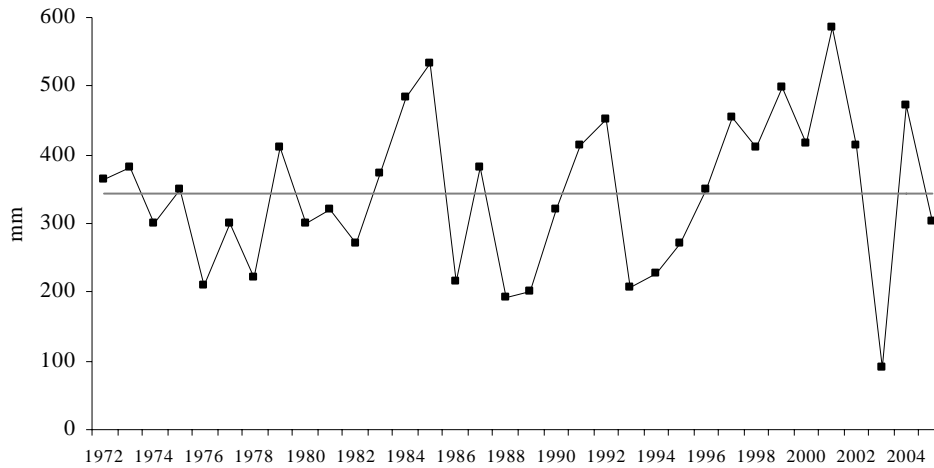


Figura 1.3. Variación interanual de las precipitaciones anuales (mm) en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Los registros fueron obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva (cerca de la Estación Biológica, Figura 1.6) excepto en 2005, cuando fue registrada en el pueblo de Ñacuñán (a 5 km de la Estación Meteorológica). El valor promedio para el período 1972-2005 se señala en gris.

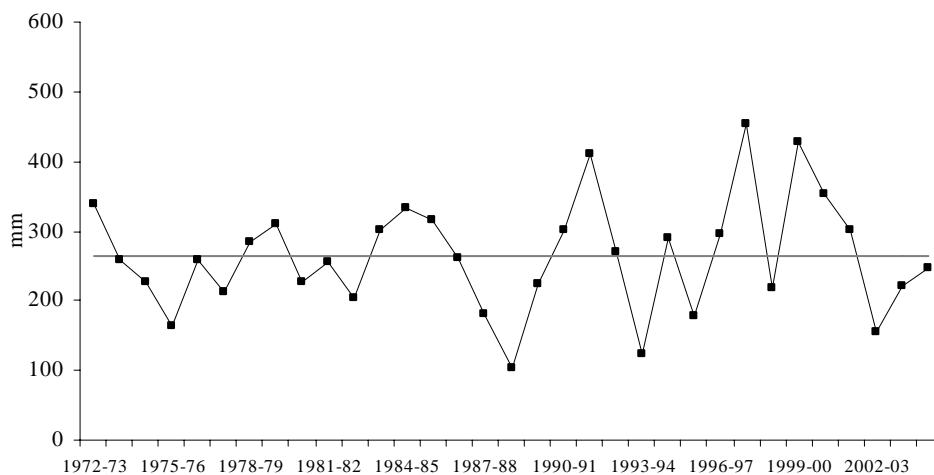


Figura 1.4. Variación interanual de las precipitaciones (mm) de la estación húmeda (octubre-marzo) en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán. Los registros obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva (cerca de la Estación Biológica, Figura 1.6). El valor promedio para el período 1972-73 – 2004-05 se señala en gris.

Capítulo 1

Año	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
2001	15.6 ± 7.9	585.4
2002	16.2 ± 6.6	414.6
2003	17.4 ± 7.2	91.2
2004	16.6 ± 6.7	471.6
2005	-	330
Promedio histórico	15.9 ± 0.9	343.6 ± 111.9
Octubre-marzo		
2001-02	21.5 ± 2.9	302
2002-03	23.1 ± 2.5	154
2003-04	23.8 ± 2.1	222.2
2004-05	-	245.7
Promedio histórico	21.2 ± 1.4	263.7 ± 81.1

Tabla 1.1- Temperaturas promedio (\pm desvío estándar) y precipitaciones totales en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán en los años en los que se realizó este estudio. Los registros fueron obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva (cerca de la Estación Biológica, Figura 1.6) excepto en 2005, cuando fue registrada en el pueblo de Ñacuñán (a 5 km de la Estación Biológica). Se muestran los valores anuales y los correspondientes a la temporada de crecimiento (octubre-marzo) y su respectivo promedio histórico (\pm desvío estándar).

por el viento (Roig 1971) (Figura 1.6). La mayor parte de la reserva está ocupada por el algarrobal, ambiente en el cual se desarrolló este estudio (Figura 1.7). Allí, los árboles (*Prosopis flexuosa* y *Geoffroea decorticans*) alcanzan hasta 7 m de altura y se encuentran dispersos en una matriz compuesta por arbustos de hasta 3 m (fundamentalmente *Larrea divaricata*; también *Capparis atamisquea*, *Condalia microphylla*, *Atriplex lampa*), arbustos bajos (*Lycium* spp., *Junellia aspera* y otros) y gramíneas (*Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Sporobolus cryptandrus*, *Aristida*

Capítulo 1

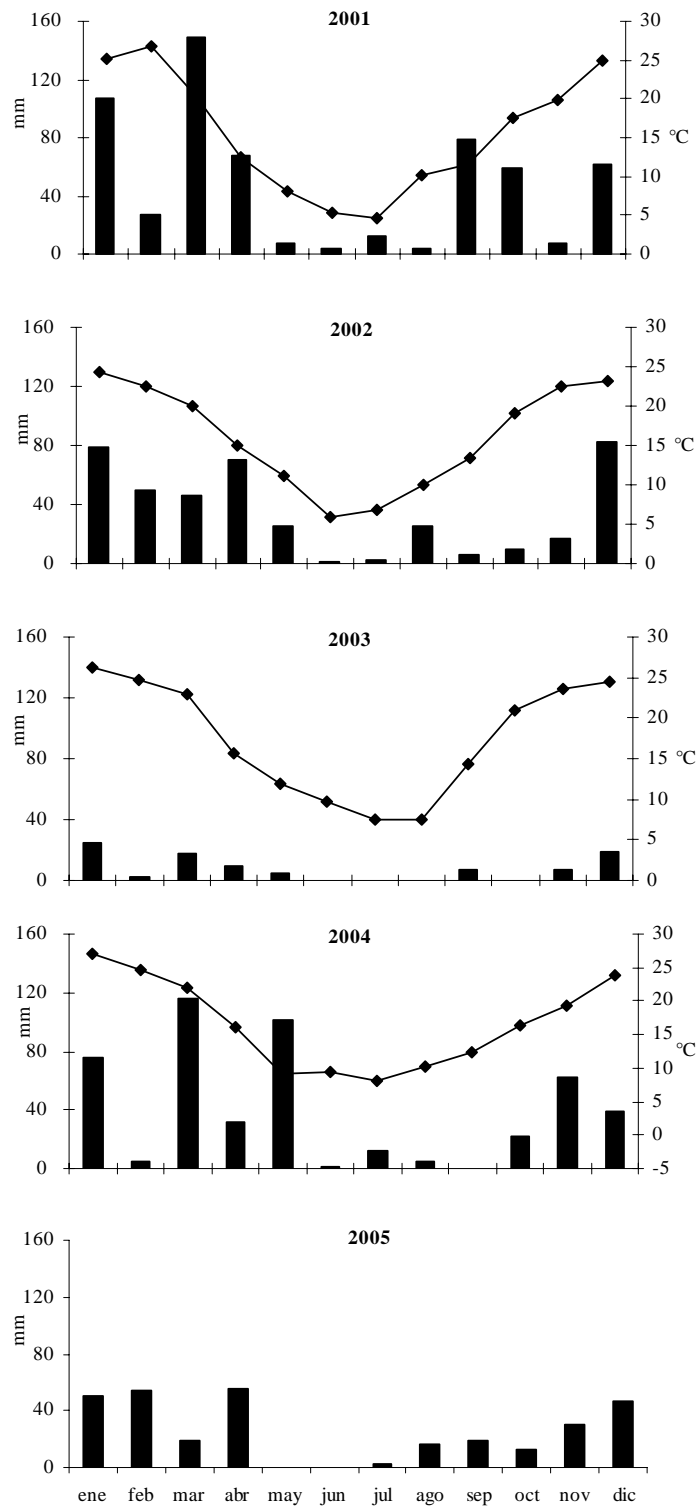


Figura 1.5. Precipitación mensual (barras negras) y temperatura promedio mensual (líneas negras) en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán entre 2001 y 2005. Los registros fueron obtenidos en la Estación Meteorológica de la reserva (cerca de la Estación Biológica, Figura 1.6) excepto por las precipitaciones en 2005, cuando fueron registradas en el pueblo de Ñacuñán (a 5 km de la Estación Meteorológica).

Capítulo 1

spp., *Digitaria californica*, *Setaria leucopila*), cuya cobertura es de 25-50% (Marone 1991, Lopez de Casenave 2001). Todas las gramíneas son plantas C4 (Cavagnaro 1988), con excepción de *Stipa ichu* que es C3, y la gran mayoría es perenne. La abundancia y la cobertura de las dicotiledóneas herbáceas (e.g., *Chenopodium papulosum*, *Phacelia artemisioides*, *Parthenium hysterophorus*) son muy variables entre años (Marone 1991) y son altamente dependientes de los pulsos de precipitaciones.

Las semillas en Ñacuñán

La abundancia de semillas en el banco de suelo de Ñacuñán es muy variable espacial y temporalmente (Marone y Horno 1997, Marone et al. 1998a, 2004). Los patrones temporales de ingreso de semillas al banco reflejan la fenología de los diferentes grupos de plantas. Las semillas de dicotiledóneas herbáceas ingresan al banco a partir de la primavera y su aporte es nulo en invierno. En particular, *Phacelia artemisioides*, *Descurainia* sp., *Lappula redowski*, *Glandularia mendocina*, *Sphaeralcea miniata* y *Plantago patagonica* germinan a comienzos del otoño y dispersan sus semillas en primavera, mientras que *Chenopodium papulosum* germina a comienzos de la primavera y produce semillas a principios del verano (Marone et al. 1998a). Puesto que este grupo es altamente dependiente de las precipitaciones, la tasa de germinación y, por lo tanto, la producción subsiguiente de semillas, son muy bajas en épocas de sequía. El ingreso de semillas de arbustos al banco de suelo se inicia a finales de la primavera y comienzos del verano, siendo su aporte también nulo en invierno. Dentro de este grupo, *Atriplex lampa* y las especies del género *Lycium* dispersan sus semillas hacia fines de la primavera, mientras que *Larrea divaricata*, *Larrea cuneifolia*, *Condalia microphyla* y *Capparis atamisquea* lo hacen en general a comienzos del verano (Marone et al. 1998a).

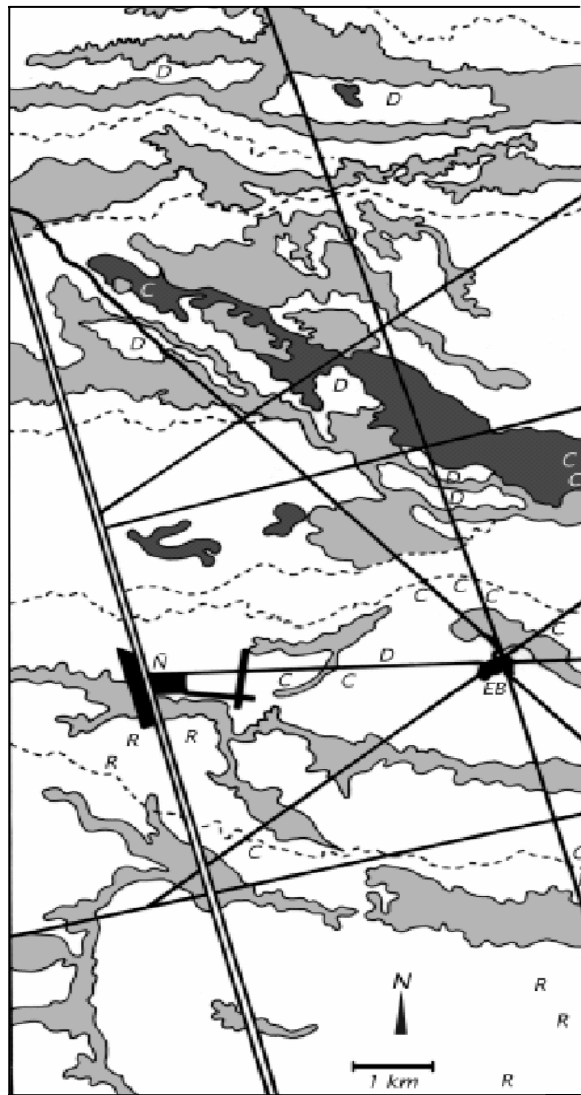


Figura 1.6. Mapa de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, Mendoza. Se muestran los ambientes predominantes: el algarrobal de *Prosopis flexuosa* (blanco), el jarillal de *Larrea cuneifolia* (gris claro) y el medanal (gris oscuro). Los ambientes de poca extensión están señalados con letras (C: chañaral; R: retamal; D: jarillal de *Larrea divaricata*). Las líneas negras corresponden a los principales caminos de la reserva, las líneas discontinuas a los cauces temporarios y la doble línea corresponde la ruta 153 y a la vía del ferrocarril. Se indica la ubicación del pueblo de Ñacuñán (Ñ) y de la Estación Biológica (EB). Tomado de Lopez de Casenave (2001).

Finalmente, el ingreso de semillas de gramíneas al banco ocurre a partir de los comienzos del verano y hasta el otoño, con un aporte muy bajo durante el invierno.

Excepto por *Stipa ichu*, cuya producción se inicia hacia fines de la primavera, la



Figura 1.7- Vista del bosque abierto de *Prosopis flexuosa*, el ambiente de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán donde se realizó este estudio.

producción de estas plantas comienza a inicios del verano y su dispersión primaria se extiende hasta el otoño (aunque *Sporobolus cryptandrus* la completa durante la primavera siguiente; Marone et al. 1998a). A diferencia de las dicotiledóneas herbáceas, los arbustos y las gramíneas producen semillas aún en años muy secos (Marone et al. 1998a). Como consecuencia del patrón temporal de dispersión de semillas, la mayor acumulación de semillas en el banco ocurre en invierno, mientras que el mínimo se produce a principios de verano (Marone y Horno 1997). En cuanto a los patrones espaciales, las semillas de dicotiledóneas herbáceas entran al banco mayormente en microhábitats ubicados bajo el dosel de árboles y arbustos y permanecen allí. Las semillas de gramíneas, en contraste, entran al banco en microhábitats con suelo desnudo y bajo plantas de gramíneas, alcanzando distribuciones más homogéneas luego de la dispersión secundaria, principalmente a causa una disminución en la abundancia en el suelo desnudo (Marone et al. 2004).

Capítulo 1

El estudio de los diferentes mecanismos involucrados en el ingreso y la pérdida de semillas de gramíneas en el banco de suelo en el algarrobal de Ñacuñán ha permitido establecer un modelo cuantitativo de la dinámica de las semillas de gramíneas (Marone et al. 2000a). Según este modelo, la granivoría en otoño-invierno (principalmente por las aves) es responsable de alrededor del 50% de las pérdidas (Marone et al 1998b), mientras que el enterramiento profundo produce el egreso del 30% de las semillas (Marone et al. 1998a). El porcentaje de semillas que se pierde por germinación es muy bajo, menor al 5% (Marone et al. 2000a). El banco de semillas de gramíneas es transitorio, presenta bajos niveles de dormición y un alto consumo por parte de animales granívoros, mientras que las semillas de dicotiledóneas herbáceas conforman un banco persistente, con altos niveles de dormición y un bajo consumo (Marone et al 1998b, Sartor 2001).

Estructura y objetivos de la tesis

El objetivo principal de este trabajo de tesis es **estudiar la ecología trófica de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el desierto del Monte para establecer el papel que cumplen en el sistema como consumidoras de semillas.**

Las semillas y sus consumidores, en este caso las hormigas granívoras, pueden tener influencias recíprocas: los consumidores pueden reducir la densidad de semillas en el suelo y, a través del consumo selectivo y de la selección de parches de alimentación, alterar la distribución espacial y la composición de las semillas restantes (efectos “desde arriba”) y, a la inversa, la disponibilidad de semillas (i.e., su abundancia, distribución,

Capítulo 1

composición, calidad) puede afectar la ecología de los consumidores (efectos “desde abajo”). Ambos tipos de efecto pueden ser importantes o puede prevalecer alguno de ellos. Para establecer la importancia relativa de ambos efectos y entender el papel de estos granívoros en el Monte, las distintas secciones de este trabajo de tesis se enfocarán en una u otra vía de influencia. Así, se estudiará la dieta de las hormigas haciendo énfasis en la influencia de las fluctuaciones en la abundancia de los recursos (efectos “desde abajo”; Capítulo 3), las preferencias de las hormigas por semillas de distintas especies, para determinar cuáles son las que podrían verse más afectadas por el consumo (efectos “desde arriba”; Capítulos 4 y 5) y los efectos directos del consumo de semillas sobre el banco en los alrededores de las colonias a lo largo de la temporada de actividad (efecto “desde arriba”; Capítulo 6).

La dieta de las hormigas granívoras ha sido evaluada por medio de diferentes técnicas en distintos estudios (Tevis 1958, Skinner 1980, Davidson 1982, Crist y MacMahon 1991a, Gross et al. 1991, Steinberger et al. 1991, Andersen et al. 2000). A pesar de que difieren en sus características, procedimientos y supuestos asociados, solo en escasas ocasiones las distintas técnicas han sido comparadas. **El Capítulo 2 tiene como objetivo comparar tres técnicas para la estimación de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central: (1) la recolección manual de los ítems acarreados al nido por obreras que retornan de su excursión de forrajeo, (2) la recolección de dichos ítems con un dispositivo semiautomático con trampas de caída, y (3) la recolección del material de desecho en los alrededores del nido.**

Capítulo 1

Las fluctuaciones en la abundancia de semillas pueden tener consecuencias sobre el comportamiento recolector de las hormigas e incidir en su dieta. En varios estudios se han registrado variaciones temporales en la composición de la dieta de las hormigas granívoras que parecen responder a las fluctuaciones de la abundancia de las semillas en el ambiente (Whitford 1978, Mehlhop y Scott 1983, Rissing 1988). En el desierto del Monte las hormigas se enfrentan a importantes fluctuaciones en la abundancia de semillas a lo largo de su temporada de actividad y, presumiblemente, también entre años. **Los objetivos del Capítulo 3 son: (1) ampliar el conocimiento general de la dieta de las tres especies, (2) analizar sus variaciones temporales y compararlas entre las tres especies, y (3) evaluar la relación entre las variaciones temporales de la dieta y de la abundancia en el ambiente de las semillas más consumidas.**

La dieta de los animales puede estar determinada tanto por las preferencias de los individuos como por la abundancia y distribución espacial del alimento en el ambiente. La mayor parte de los estudios en los que se han determinado las preferencias de las hormigas granívoras por distintas semillas nativas han mostrado que éstas efectivamente prefieren determinadas especies sobre otras (Kelrick et al 1986, Gross et al. 1991, Crist y MacMahon 1992). Para comprender de qué manera las preferencias influyen en la dieta de las tres especies de *Pogonomyrmex* estudiadas y cuáles podrían ser las semillas más afectadas por el consumo, **el objetivo del Capítulo 4 es determinar las preferencias de estas hormigas por semillas de distintas especies.** Para ello se realizarán experimentos de oferta de semillas en el campo utilizando seis especies nativas.

Capítulo 1

Varios factores pueden estar involucrados en la determinación de las preferencias de las hormigas granívoras por distintas semillas, entre ellas el tamaño y morfología de las semillas, sus cualidades nutritivas, su estado general (e.g., si están o no infectadas por hongos) y la presencia de compuestos secundarios (Pulliam y Brand 1975, Buckley 1982, Christian y Lederle 1984, Kelrick et al. 1986, Crist y MacMahon 1992, Crist y Friese 1993, Knoch et al. 1993). **El objetivo principal del Capítulo 5 es determinar si el tamaño de las semillas es un factor importante en la determinación de las preferencias y de la dieta de estas hormigas.** Para ello se realizará un experimento de preferencia a campo con cariopses de diferentes tamaños de una semilla muy consumida y preferida por las hormigas, se evaluará si en la dieta las hormigas seleccionan semillas de estas especies según su tamaño, se estudiará la relación entre las preferencias por semillas de distintas especies y sus tamaños, la distribución de frecuencias de semillas de distintos tamaños en la dieta y las potenciales restricciones morfológicas de las hormigas para el acarreo de semillas grandes.

Las hormigas son forrajeras de sitio central, es decir, transportan su alimento hacia el nido donde es almacenado, consumido o suministrado a sus crías. Esta característica determina que el acarreo de semillas se encuentre limitado a las zonas relativamente cercanas a los nidos y que, por lo tanto, las semillas en los alrededores de los mismos estén más expuestas a la predación que las que se encuentran más alejadas y fuera de su influencia (Mull y MacMahon 1996). **El objetivo del Capítulo 6 es determinar si las especies del género *Pogonomyrmex* de Ñacuñán tienen un efecto sobre la abundancia de semillas en el suelo en los alrededores de los nidos.** Para ello se estimará la abundancia de semillas en el banco de suelo a diferentes distancias de la boca de nidos de estas especies, esperando encontrar un gradiente de abundancia de las

Capítulo 1

semillas más consumidas y preferidas (con menor abundancia en las cercanías de los nidos) así como diferencias temporales en la expresión de dicho gradiente.

CAPITULO 2

EVALUACIÓN DE TRES TÉCNICAS PARA LA ESTIMACIÓN DE LA DIETA DE HORMIGAS GRANÍVORAS

Resumen- Se han utilizado diferentes técnicas para la estimación de la dieta de hormigas granívoras pero solo en escasas ocasiones las mismas han sido evaluadas. El objetivo de este trabajo es comparar tres técnicas para la estimación de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central: (1) la recolección manual de los ítems acarreados al nido por obreras que retornan de su excursión de forrajeo, (2) la recolección de dichos ítems con un dispositivo semiautomático con trampas de caída, y (3) la recolección del material de desecho en los alrededores del nido. Se emplearon las diferentes técnicas en forma simultánea en colonias de las tres especies durante tres temporadas de actividad. La recolección del material de los basureros y la recolección manual brindaron el mayor y el menor número de ítems, respectivamente. El dispositivo semiautomático estimó el mayor porcentaje de ítems diferentes a semilla, mientras que la recolección manual brindó la menor estimación de los mismos. Las técnicas resultaron similares en su estimación de la riqueza específica. Se detectó un sesgo en contra de las semillas más pequeñas para *P. pronotalis* y *P. inermis* con la recolección manual pero el impacto de este sesgo en la estimación general no resultaría relevante para estas especies puesto que las semillas pequeñas constituyen un muy bajo porcentaje de la dieta. El porcentaje de semillas de distintas especies obtenido con diferentes técnicas se correlacionó positivamente en la mayoría de las colonias. Finalmente, a pesar de sus diferencias intrínsecas, las tres técnicas fueron consistentes en la estimación de la dieta de estas especies.

Introducción

La dieta de las hormigas granívoras ha sido evaluada por medio de diferentes técnicas en distintos estudios. Dado que las hormigas son forrajeras de sitio central (i.e., transportan su alimento hacia el nido, donde es almacenado, consumido o suministrado a sus crías), la técnica más directa consiste en la recolección manual de los ítems acarreados al nido por las obreras que retornan de su excursión de forrajeo (e.g., Tevis 1958, Whitford 1978, Crist y MacMahon 1992, Wilby y Shachak 2000). En algunos estudios se ha utilizado un dispositivo semiautomático con trampas de caída que se coloca alrededor de la boca del nido (Skinner 1980, MacKay 1981, Crist y MacMahon 1991a, Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006). Otra técnica consiste en la recolección del material descartado y acumulado en los alrededores del nido (en lo que comúnmente se denomina basurero), que está constituido por los fragmentos no comestibles del alimento acarreado (Gross et al. 1991, Steinberger et al. 1991, Andersen et al. 2000). Esta técnica se basa en el supuesto de que la composición del basurero refleja la composición de la dieta, por lo que a partir de los fragmentos se puede inferir la proporción de los diferentes ítems acarreados al nido. Finalmente, el análisis de las semillas almacenadas en los granarios (cámaras subterráneas especiales en donde las hormigas disponen las semillas) también permite estimar cuál es la dieta de estas hormigas (Davidson 1982, Gross et al. 1991).

Puesto que cada una tiene características propias, el empleo de diferentes técnicas puede introducir distintos tipos de sesgos al evaluar la dieta. Por ejemplo, algunos ítems pueden resultar subestimados o sobreestimados en las muestras en comparación con su

Capítulo 2

abundancia real en la dieta. La recolección manual podría subestimar a los ítems pequeños, ya que los mismos pueden resultar difíciles de detectar o de manipular. El dispositivo semiautomático podría coleccionar, además de los ítems acarreados por las hormigas, elementos provenientes de otras fuentes (e.g., semillas provenientes de la lluvia de semillas, hojas acarreadas por el viento o invertebrados que caen y quedan atrapados) ya que las trampas permanecen abiertas durante los períodos de muestreo sin el control continuo de los investigadores. Esta técnica podría, entonces, sobreestimar esos ítems. En el material de desecho del nido, la cantidad y las características de los restos que representan a cada semilla acarreada pueden diferir entre semillas de diferentes especies. Esto podría causar un sesgo en la cuantificación de la importancia relativa de algunas especies (Andersen et al. 2000). Además, en los basureros puede hallarse material no proveniente de la actividad de las hormigas (e.g., mantillo, semillas que forman parte del banco de semillas, invertebrados). Con respecto a los granarios, es probable que no todas las semillas transportadas al nido sean almacenadas allí y que aquellas que sí lo son presenten distintos tiempos de permanencia en los mismos dependiendo del consumo relativo (Steinberger et al. 1991).

Además de las características intrínsecas de cada técnica, los procedimientos en sí mismos pueden influir en los resultados. La aplicación de algunas técnicas puede ocasionar disturbios importantes en las colonias, afectando el comportamiento forrajero y, en consecuencia, la confiabilidad de las estimaciones. La técnica manual involucra la recolección de obreras forrajeras en las cercanías de la entrada del nido, ya sea con la ayuda de pinzas o bien de un aspirador de insectos. Esta manipulación no solo afecta a la obrera involucrada sino que, además, puede provocar que se dispare una señal de alarma en la colonia si no se procede cuidadosamente. El dispositivo semiautomático es

Capítulo 2

una clausura circular que se coloca alrededor de la entrada del nido y su presencia también puede ocasionar disturbios, dificultando el forrajeo de las hormigas. El estudio de los granarios causa el peor disturbio porque, en la mayoría de los casos, para poder acceder a los mismos es necesario excavar el nido en forma exhaustiva. Constituye, por lo tanto, una técnica destructiva, no deseable tanto en los casos en los que se requiere muestrear una colonia en repetidas ocasiones como por motivos éticos.

Existen pocos estudios en los que fueron empleadas diferentes técnicas de estimación de la dieta en las mismas colonias en forma simultánea (Gross et al. 1991, Andersen et al. 2000, Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006) y muchos menos en los que las mismas han sido comparadas (Andersen et al. 2000). El objetivo de este capítulo es comparar tres técnicas para la estimación de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central: (1) la recolección manual de los ítems acarreados al nido por obreras que retornan de su excursión de forrajeo, (2) la recolección de dichos ítems con un dispositivo semiautomático con trampas de caída, y (3) la recolección del material de desecho en los alrededores del nido.

De acuerdo con las características de las tres técnicas y de las especies estudiadas se espera que (1) con el dispositivo semiautomático y la recolección de material del basurero se obtenga una mayor proporción de ítems diferentes a semillas, (2) con la recolección manual se obtenga una menor riqueza específica, (3) con la recolección manual se obtenga una menor proporción de semillas pequeñas, y (4) que a pesar de sus diferencias, las tres técnicas resulten robustas en cuanto a su estimación de la dieta, teniendo en cuenta que se ha visto que la composición de la dieta de las tres especies en el Monte central consiste principalmente de semillas, de las cuales las pequeñas

Capítulo 2

constituyen una muy baja proporción (según lo estudiado con la técnica manual y el dispositivo semiautomático; Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006).

Métodos

La dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* fue evaluada utilizando tres técnicas simultáneamente: (1) la recolección manual de los ítems acarreados al nido por obreras que retornan de su excursión de forrajeo, (2) la recolección de dichos ítems con un dispositivo semiautomático con trampas de caída, y (3) la recolección del material de desecho en los alrededores del nido. Las muestras fueron tomadas durante las temporadas de actividad (octubre-abril) de 2000-01, 2001-02 y 2002-03 en cuatro ocasiones (octubre, diciembre, febrero y abril) con dos o tres de las técnicas en 1-8 colonias de cada especie por ocasión de muestreo.

Para la técnica de recolección manual se intentó coleccionar al menos 20 obreras forrajeras con su carga en cada colonia muestreada, con la ayuda de pinzas y de una cuchara pequeña. Una vez aislada la carga, las obreras fueron inmediatamente devueltas al nido.

La técnica del dispositivo semiautomático consistió en la captura de las obreras que retornaban al nido utilizando una clausura con trampas de caída, similar a algunas utilizadas previamente con hormigas (Skinner 1980, MacKay 1981, Crist y MacMahon 1991a). En este estudio se utilizó una clausura circular de plástico (33 cm de diámetro, 10 cm de alto) que se colocó alrededor de la boca de cada nido. La clausura era lo suficientemente baja como para permitir la circulación de aire y transparente de manera que no producía sombra sobre la entrada del nido. Cada clausura tenía cuatro pares de

Capítulo 2

aberturas a 3 cm de altura sobre el suelo, ubicados a 90° unos de otros. Cada par de aberturas correspondían a una “entrada” y una “salida” (Figura 2.1). Se construyeron rampas de suelo que permitían el acceso a estas aberturas del lado correspondiente de la clausura. Puesto que estas hormigas son malas trepadoras (al igual que otras especies del mismo género; Gordon 1999), no eran capaces de trepar la pared de 3 cm del lado opuesto de cada “entrada” o “salida” y, por ende, no podían utilizar la entrada como salida y viceversa. Las trampas de caída (tarros de plástico de 3 cm de diámetro y 5 de profundidad) con cubiertas removibles fueron colocadas dentro de la clausura con su boca al mismo nivel que la entrada (i.e., 3 cm sobre el nivel del suelo). El dispositivo era colocado el día anterior al muestreo para minimizar los disturbios durante el mismo y para permitir que las obreras establecieran senderos de entrada y de salida. En cada uno de dos días de muestreo, las cubiertas de las trampas eran removidas durante los períodos de mayor actividad de la mañana y de la tarde (según Pol y Lopez de Casenave 2004), totalizando dos horas de muestreo por colonia por día. Las hormigas capturadas fueron contadas y devueltas al nido y su carga fue conservada para el posterior análisis. Las cubiertas eran colocadas nuevamente luego de cada muestreo para permitir un forrajeo normal durante los períodos comprendidos entre los muestreos.

La recolección de material de desecho acumulado cerca de la boca del nido se realizó tomando una muestra equivalente a una cucharada pequeña (aproximadamente 3 cm³) en las zonas más densas del basurero (Figura 2.2). Se evitó especialmente la recolección de suelo al tomar las muestras. *P. inermis* es la única especie que presenta basureros, los cuales resultan conspicuos únicamente al final de la temporada (febrero y abril).



Figura 2.1. Dispositivo semiautomático que consiste en una clausura circular de plástico (1) que rodea la boca del nido (2) con cuatro “entradas” (3) y cuatro “salidas” (4). En el lado interno de cada entrada se colocan recipientes (5) que, al ser abiertos, capturan a las hormigas que vuelven al nido con su carga.



Figura 2.2. Material de desecho acumulado en los alrededores de un nido de *P. inermis*. La flecha indica la ubicación de la boca del nido.

Capítulo 2

Los ítems obtenidos fueron identificados y contados en el laboratorio. Cada ítem fue asignado a una de las siguientes categorías: semillas, flores, frutos (todos los frutos excluyendo los cariopses de gramíneas que fueron incluidos en la categoría semillas; ver Whitford 1978), estructuras vegetales (estructuras no reproductivas de plantas, como hojas, fragmentos de hojas, palitos, tallos), invertebrados (individuos enteros o restos de los mismos) y otros ítems (distintos tipos de ítems que no correspondieron a ninguna de las categorías anteriores). Las semillas fueron identificadas hasta género o especie.

Para estimar el número de semillas que dieron lugar al material hallado en los basureros, las brácteas (glumas o glumelas) de las semillas de diferentes especies fueron identificadas y contabilizadas. Como las distintas brácteas que resultan de un cariopse (un par de glumas y un par de glumelas) pueden aparecer separadamente en el basurero, el tipo de bráctea más numeroso de cada especie fue tomado como el estimador del número de semillas (e.g., si se hallaban 50 pares de glumas y 60 pares de glumelas, se consideró a 60 como el número de semillas que dio lugar a estos fragmentos). En los casos en los que se hallaron glumas o glumelas simples, las mismas fueron consideradas como media semilla. Cuando el estimador no resultó un número entero, el mismo fue redondeado hacia el valor entero más próximo superior. Las semillas completas halladas en las muestras (menos del 1% del material de desecho) no fueron consideradas para la estimación de la dieta puesto que las mismas no fueron consumidas y podrían haber sido acarreadas por el viento u otras fuentes.

Se calculó el porcentaje de semillas y de ítems diferentes a semillas en la dieta, el porcentaje de semillas de distintas especies y el número de especies (riqueza específica) para cada colonia con cada técnica. Solo fueron consideradas en el análisis aquellas

Capítulo 2

colonias en las que al menos dos de las técnicas fueron empleadas en la misma ocasión de muestreo y en las que se pudieron coleccionar al menos 10 ítems con cada una.

Se realizaron pruebas pareadas de Wilcoxon de una o dos colas para comparar los resultados obtenidos con las distintas técnicas para cada especie de hormiga. Las pruebas de una cola se realizaron cuando se esperaba que una técnica en particular tuviera mayores o menores valores que otra y las de dos colas cuando no se esperaba ninguna tendencia particular (Zar 1996). En consecuencia, el número total de ítems obtenido fue comparado con la prueba de dos colas, mientras que el porcentaje de ítems diferentes a semillas y la riqueza específica (entre la recolección manual y las demás técnicas) fueron comparados con la prueba de una cola, ya que se esperaba un menor valor con la recolección manual. Las últimas dos variables se compararon con pruebas de dos colas cuando se usaba el dispositivo semiautomático y las muestras del basurero ya que no se esperaba ninguna tendencia particular en los resultados obtenidos con estas técnicas. Las réplicas en cada caso fueron las colonias en las que se realizaron dos estimaciones de la dieta con dos técnicas diferentes en una misma ocasión de muestreo. Puesto que el esfuerzo de muestreo difirió entre técnicas y, por lo tanto, el número de ítems obtenido también, se realizó una rarefacción (Simberloff 1972) antes del análisis de riqueza específica usando el programa EcoSim Versión 7.0 (Gotelli y Entsminger 2001). De esta forma, la riqueza específica estimada para cada técnica se basó en el mismo número de ítems (que correspondió al de la colonia con menor número de ítems para cada análisis). Para evaluar si alguna de las técnicas difería en su capacidad para cuantificar las semillas pequeñas, se comparó el porcentaje de semillas pequeñas (<0.1 mg: *Neobouteloua lophostachya*, *Sporobolus cryptandrus*, *Conyza* spp. y *Descurainia* sp.; Marone et al. 1998b) obtenido entre pares de técnicas con la prueba pareada de

Capítulo 2

Wilcoxon de una cola, excepto para la comparación de los basureros y el dispositivo semiautomático, para la cual se utilizó la prueba de dos colas.

Se utilizaron correlaciones de Spearman para relacionar el porcentaje de semillas de distintas especies obtenido con dos técnicas diferentes para cada colonia. Se consideraron todas las especies encontradas en la dieta en las colonias estudiadas de cada especie de hormiga para cada análisis (24, 18 y 16 especies para *P. pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis*, respectivamente). Puesto que se realizó un alto número de correlaciones, el nivel de significación estadística fue modificado con el ajuste secuencial de Bonferroni propuesto por Holm (1979) y Rice (1989).

Resultados

Con el dispositivo semiautomático se colectó un mayor número de ítems que con la recolección manual para las tres especies de hormiga. En las colonias de *Pogonomyrmex inermis*, las muestras de los basureros produjeron significativamente más ítems que la recolección manual y que el dispositivo semiautomático (Figura 2.3).

El porcentaje de ítems diferentes a semillas en la dieta resultó mayor con el dispositivo semiautomático que con la recolección manual y también resultó mayor que en las muestras de los basureros para *P. inermis*. En las colonias de esta especie se halló un mayor porcentaje de ítems distintos a semillas en los basureros que en las muestras de recolección manual (Figura 2.3).

Capítulo 2

Las tres técnicas estimaron una riqueza específica similar en la dieta. La única excepción fue *P. pronotalis* para la cual el dispositivo semiautomático estimó una mayor riqueza específica que la recolección manual de ítems (Figura 2.3).

El porcentaje de semillas pequeñas estimado con el dispositivo semiautomático fue mayor que el estimado con la recolección manual para *P. pronotalis* y *P. inermis*, pero no para *P. rastratus*. No se registraron diferencias entre las muestras de los basureros y de la recolección manual ni entre los basureros y el dispositivo semiautomático para *P. inermis* (Figura 2.3).

El porcentaje de semillas de distintas especies en la dieta estimado con el dispositivo semiautomático y con la recolección manual se correlacionó positiva y significativamente en 23 de las 24 colonias de *P. rastratus* estudiadas (Tabla 2.1), en 24 de las 25 colonias de *P. pronotalis* (Tabla 2.2), y en 13 de las 14 colonias de *P. inermis* (Tabla 2.3). Para *P. inermis*, la estimación de la dieta utilizando el dispositivo semiautomático y la recolección del basurero estuvo correlacionada positiva y significativamente en todas las colonias muestreadas con estas técnicas (11 colonias, Tabla 2.3). Para esta especie, 14 de 17 colonias mostraron correlaciones positivas y significativas al comparar la dieta estimada con la recolección manual y las muestras del basurero (Tabla 2.3).

Discusión

El uso de una única técnica de estimación en cualquier estudio ecológico puede introducir sesgos que suelen pasar inadvertidos. A pesar de que en muchos casos la

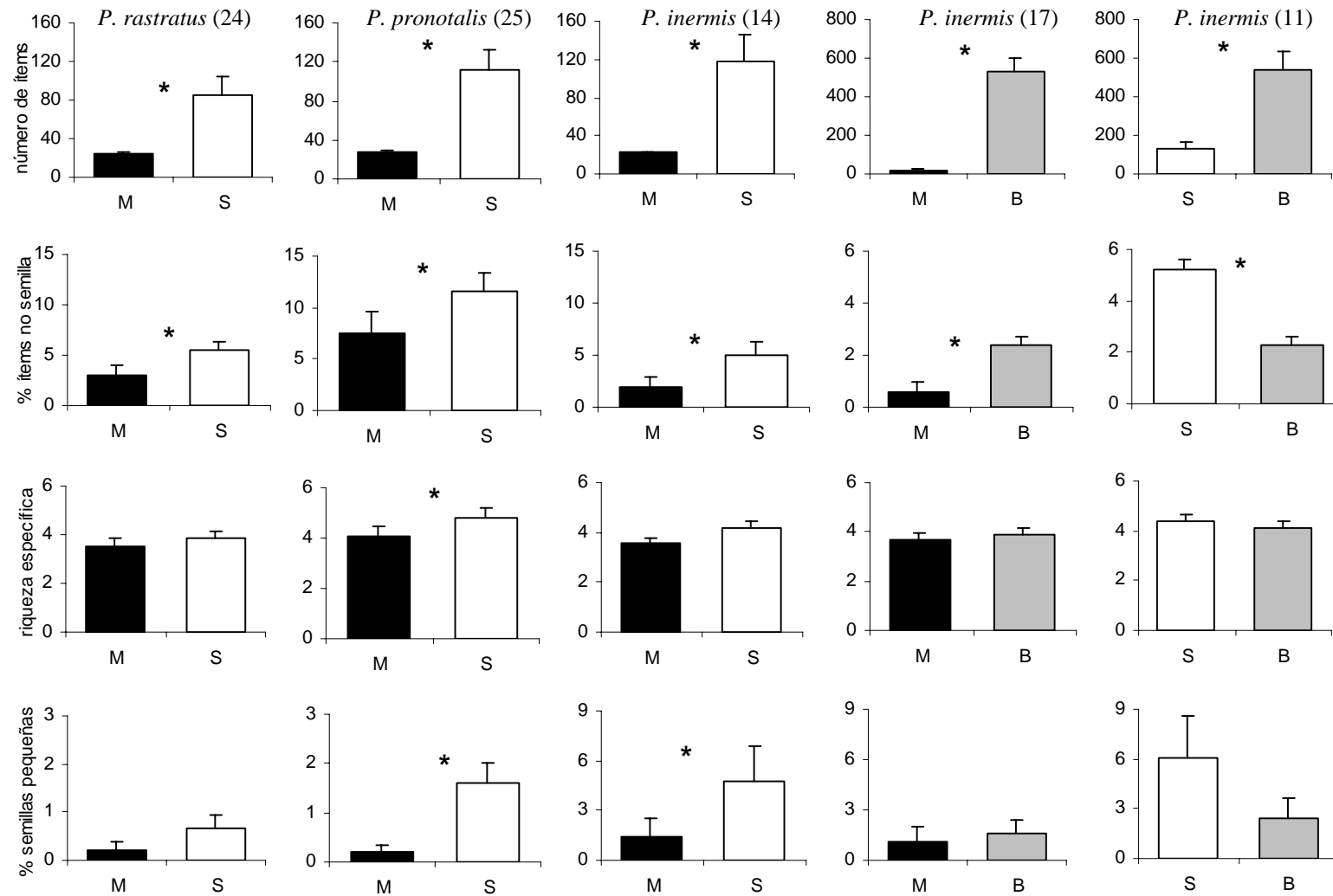


Figura 2.3. Promedio (+ error estándar) del número de ítems, del porcentaje de ítems que no eran semillas, de la riqueza específica y del porcentaje de semillas pequeñas en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* estimados con tres técnicas: recolección manual de ítems (M), recolección de ítems con un dispositivo semiautomático (S) y recolección del material de desecho (B). El número de colonias muestreadas se indica entre paréntesis. Las diferencias entre técnicas fueron evaluadas con pruebas pareadas de Wilcoxon (* : $p < 0.05$).

Capítulo 2

Colonias	D 2000	F 2001	A 2001	D 2001	F 2002	A 2002
R10	0.86*	0.69*	-	0.63*	0.58*	-
R13	0.71*	-	-	-	-	-
R26	0.63*	-	-	-	-	-
R27	0.75*	0.90*	-	-	-	-
R11	-	0.90*	1.00*	-	-	-
PR1	-	0.89*	-	-	-	-
PR2	-	0.89*	-	-	-	-
PR3	-	0.99*	-	-	-	-
R40	-	-	-	0.77*	-	1.00*
R41	-	-	-	0.85*	-	-
R42	-	-	-	0.42	0.73*	-
R43	-	-	-	0.73*	0.62*	-
R31	-	-	-	-	0.85*	-
R45	-	-	-	-	0.83*	1.00*
R49	-	-	-	-	-	0.91*

Tabla 2.1. Coeficientes de correlación de Spearman entre estimaciones de la dieta usando la técnica manual y el dispositivo semiautomático en colonias de *Pogonomyrmex rastratus*. *: correlaciones significativas después de realizar el ajuste secuencial de Bonferroni (Holm 1979, Rice 1989). O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril.

técnica utilizada puede ser adecuada, resulta imprescindible la puesta a prueba de sus supuestos o la utilización de varias aproximaciones alternativas para asegurar que las estimaciones provistas son buenas y confiables.

La utilización de diferentes técnicas para la obtención de una estimación puede brindar resultados diferentes o aproximadamente equivalentes. En el primer caso, alguna de las

Capítulo 2

Colonias	O 2000	D 2000	F 2001	A 2001	D 2001	F 2002
P1	0.40	0.75*	0.72*	0.53*	0.85*	-
P8	0.82*	-	-	-	-	-
P4	-	0.75*	0.67*	-	-	-
P10	-	0.77*	0.78*	-	-	-
P12	-	0.82*	-	-	-	-
P15	-	-	0.83*	-	-	-
P17	-	-	0.90*	-	-	-
PP1	-	-	0.62*	-	-	-
PP2	-	-	0.82*	-	-	-
PP3	-	-	0.63*	-	-	-
P16	-	-	-	0.58*	-	-
P21	-	-	-	0.68*	0.57*	0.68*
P5	-	-	-	-	0.72*	0.74*
P18	-	-	-	-	0.75*	-
P23	-	-	-	-	0.80*	0.66*

Tabla 2.2. Coeficientes de correlación de Spearman entre estimaciones de la dieta usando la técnica manual y el dispositivo semiautomático en colonias de *Pogonomyrmex pronotalis*. (Ver referencias en la Tabla 2.1)

técnicas (o todas) puede estar introduciendo sesgos importantes y, por lo tanto, el uso de una única técnica podría resultar en una estimación pobre. Los investigadores deberían explorar las posibles fuentes que originan las diferencias halladas y analizar la confiabilidad de las estimaciones obtenidas. En el último caso, cuando varias técnicas proveen estimaciones similares, el uso aparentemente redundante de las mismas constituye una prueba de robustez para los resultados obtenidos, siempre y cuando las mismas estén asociadas a un conjunto diferente y particular de supuestos.

Capítulo 2

Colonias	M vs. S			S vs. B			M vs. B		
	D 2001	F 2002	A 2002	F 2002	A 2002	F 2002	A 2002	F 2003	A 2003
I5	0.60*	-	-	-	-	-	-	-	-
I9	0.64*	-	-	-	-	-	-	-	-
I6	-	0.70*	-	0.60*	-	0.86*	-	-	-
I10	-	0.87*	0.94*	-	0.70*	-	0.77*	-	-
I11	-	0.48	-	0.79*	-	0.32	-	0.98*	0.90*
I12	-	1.00*	-	0.70*	-	0.70*	-	0.83*	-
I13	-	0.74*	0.66*	0.94*	0.69*	0.75*	0.78*	-	-
I15	-	0.82*	0.82*	0.76*	0.88*	0.47	0.71*	-	-
IP1	-	0.64*	-	0.67*	-	0.31	-	-	-
IP3	-	0.86*	-	0.97*	-	0.89*	-	-	-
I17	-	-	0.99*	-	0.74*	-	0.75*	-	-
IP4	-	-	-	-	-	-	-	0.83*	-
IP5	-	-	-	-	-	-	-	-	0.92*
IP6	-	-	-	-	-	-	-	-	0.70*

Tabla 2.3. Coeficientes de correlación de Spearman entre estimaciones de la dieta usando la técnica manual y el dispositivo semiautomático (M vs. S), el dispositivo semiautomático y las muestras del basurero (S vs. B) y la recolección manual y las muestras del basurero (M vs. B) en colonias de *Pogonomyrmex inermis* (Ver referencias en la Tabla 2.1).

En este estudio, la recolección del material del basurero y la recolección manual brindaron el mayor y el menor número de ítems, respectivamente, para la estimación de la dieta de las hormigas granívoras. Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que se podrían coleccionar más ítems con cada una de estas técnicas simplemente incrementando el tiempo de muestreo (para el dispositivo semiautomático y la recolección manual) o tomando

Capítulo 2

muestras más grandes (para la recolección de muestras del basurero). En este sentido, el dispositivo semiautomático podría ser más eficiente que la recolección manual cuando se desea obtener un alto número de ítems, ya que puede ser empleado en muchas colonias simultáneamente.

Las técnicas difirieron en su estimación del porcentaje de ítems diferentes a semillas (flores, frutos, estructuras vegetales, invertebrados y otros ítems). Como se esperaba, la técnica de recolección manual brindó la menor estimación de estos ítems y además, con el dispositivo semiautomático se obtuvo un mayor porcentaje de los mismos que con la recolección del basurero. Estas diferencias pueden deberse a la caída de hojas, restos de las mismas o palitos en las trampas, las cuales permanecieron abiertas sin un control continuo. Del mismo modo, ítems que no formaban parte del material desechado podrían haberse acumulado en los basureros, resultando en una sobreestimación de los mismos en la dieta con esta técnica. Sin embargo, como las estimaciones con dos de las técnicas mostraron que más del 90% de la dieta de las especies estudiadas consistía en semillas, este posible sesgo podría no ser relevante, excepto al comienzo de la temporada, cuando suele detectarse un mayor porcentaje de ítems diferentes a semillas (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006).

En general, las técnicas resultaron similares en su estimación de la riqueza para un número dado de ítems. El dispositivo semiautomático, sin embargo, estimó una mayor riqueza que la recolección manual para *P. pronotalis*. Esto puede deberse a un sesgo en contra de algunas especies que pueden resultar difíciles de recolectar manualmente. Sin embargo, solo fue detectado para una de las tres especies de hormiga y la dieta de las tres es bastante similar (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006). Algunas

Capítulo 2

características particulares del comportamiento de *P. pronotalis* podrían explicar esta diferencia: sus colonias presentan una mayor actividad con respecto a las de las otras dos especies (Pol y Lopez de Casenave 2004) y, por lo tanto, las muestras manuales fueron tomadas en un período de tiempo más corto que las de las otras especies, cubriendo un período más corto de forrajeo y, probablemente, una menor variedad de ítems. Si esta explicación fuera correcta, entonces el sesgo podría reducirse cambiando el diseño de muestreo de manera tal que los ítems sean recolectados por unidad de tiempo y no estableciendo previamente un número determinado de ítems a coleccionar, como se hizo en este caso. A pesar de la estimación similar de la riqueza entre técnicas, debe tenerse en cuenta que una estimación más exacta dependerá del número total de ítems recolectado.

En este estudio, se detectó un sesgo en contra de las semillas más pequeñas cuando se estimó la dieta con la técnica manual para *P. pronotalis* y *P. inermis*. Los ítems pequeños podrían estar menos representados por la dificultad que esta técnica presenta para su detección y recolección (Skinner 1980). Esto podría afectar la estimación de la dieta si estos ítems fueran abundantes en ella. Este no es el caso para las especies estudiadas ya que las semillas pequeñas constituyeron menos del 6% de su dieta, cuando se la estimó con la técnica manual y el dispositivo semiautomático (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006), razón por la cual el impacto de este sesgo podría no ser tan relevante.

El porcentaje de semillas de distintas especies en la dieta estimado con las diferentes técnicas estuvo altamente correlacionado prácticamente en todas las colonias estudiadas. Esto significa que, a pesar de sus diferencias intrínsecas, las tres técnicas fueron

Capítulo 2

consistentes en las estimaciones de la dieta de las tres especies. El hecho de que los resultados no cambiaron al ser estimados con las distintas técnicas hace más robusta a la evaluación de la dieta.

Es importante considerar que la confiabilidad de las diferentes técnicas puede cambiar con el contexto ecológico. Los supuestos asociados a cada técnica pueden cumplirse o no dependiendo del contexto. Por eso, para cada caso particular (i.e., el objetivo de un estudio específico o la especie en cuestión) existen técnicas que resultan más apropiadas que otras (Marone 2006). Con respecto a las técnicas evaluadas aquí, uno de los supuestos de la estimación con el dispositivo semiautomático es que éste no afecta el comportamiento de la colonia. Algunas especies podrían ser más sensibles que otras al disturbio asociado a la presencia del dispositivo, produciendo estimaciones menos confiables. La técnica manual podría provocar un mayor sesgo contra los ítems pequeños en especies de movimientos más veloces y, por ende, más difíciles de recolectar. Finalmente, algunas técnicas simplemente no pueden aplicarse para determinadas especies. En este trabajo, no fue posible recolectar muestras del material de desecho en colonias de *P. rastratus* y *P. pronotalis* porque estas especies no acumulan la basura en forma conspicua en los alrededores de sus nidos.

Es de particular importancia en estudios comparativos tener en cuenta que los resultados obtenidos pueden depender de la técnica que se utilice y de sus supuestos (Marone et al. 2000b). Cualquier comparación descuidada de los resultados obtenidos con diferentes técnicas sobreestimaré las diferencias, con las consiguientes consecuencias negativas para la puesta a prueba de hipótesis ecológicas (Marone 2006).

CAPITULO 3

DIETA DE *POGONOMYRMEX RASTRATUS*, *P. PRONOTALIS* Y *P. INERMIS* EN EL DESIERTO DEL MONTE: LA INFLUENCIA DE LAS FLUCTUACIONES TEMPORALES DEL RECURSO

Resumen- En el desierto del Monte, *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* se enfrentan con importantes fluctuaciones en la abundancia de las semillas en el ambiente a lo largo de su estación de actividad. Este trabajo tiene como objetivos: (1) ampliar el conocimiento general de la dieta de las tres especies, (2) analizar sus variaciones temporales y compararlas entre especies, y (3) evaluar la relación entre las variaciones temporales de la dieta y de la abundancia en el ambiente de las semillas más consumidas (*Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Digitaria californica* y *Stipa ichu*). Si bien las semillas siempre predominaron en la dieta, se registró una mayor diversidad de distintos tipos de ítems cuando la abundancia de semillas en el ambiente era baja. *P. rastratus* y *P. pronotalis* incluyeron mayores porcentajes de semillas de dicotiledóneas herbáceas y arbustos cuando las gramíneas fueron poco abundantes y el porcentaje de las cinco gramíneas estudiadas aumentó en su dieta al aumentar su abundancia en el ambiente. La actividad de *P. inermis* fue muy baja mientras la abundancia de semillas de gramíneas era baja y casi no incluyó semillas distintas a las cinco especies estudiadas en su dieta. Las tres especies presentaron cierto grado de flexibilidad en la dieta, aunque menos pronunciado en el caso de *P. inermis*. Los resultados apoyarían algunas predicciones de la teoría de forrajeo óptimo y muestran que los efectos “desde abajo” son relevantes en este sistema.

Introducción

La dieta de la mayor parte de las especies del género *Pogonomyrmex* está constituida principalmente por semillas (Whitford 1978, Mehlhop y Scott 1983, Hölldobler y Wilson 1990, MacMahon et al. 2000, Pirk y Lopez de Casenave 2006), con la excepción de algunas especies que habitan en regiones más húmedas, como *P. mayri*, cuya dieta está compuesta casi exclusivamente de artrópodos (Kugler e Hincapié 1983). Además de semillas, estas hormigas recolectan una gran variedad de otros ítems (aunque en bajas proporciones), tanto comestibles como no comestibles, como por ejemplo flores, frutos, restos de hojas, insectos y heces de vertebrados (Whitford 1978, MacKay 1991, Mehlhop y Scott 1983). En los desiertos, donde la producción primaria es altamente dependiente de las precipitaciones (Noy-Meir 1973), la especialización en semillas permite a las hormigas cierto grado de independencia de los patrones temporales de producción, porque éstas constituyen un recurso de larga vida, muy abundante en los suelos desérticos (Kemp 1989), que puede ser recolectado en los momentos de mayor abundancia y almacenado en los granarios para posterior consumo (Brown et al. 1979).

La abundancia y composición específica de las semillas en el ambiente presentan variaciones temporales que normalmente son el reflejo de los patrones fenológicos de distintos grupos de plantas (Kemp 1989, Marone et al. 1998a). Las hormigas granívoras, por lo tanto, se enfrentan con fluctuaciones en la abundancia de semillas de diferentes especies, tanto preferidas como no preferidas, durante su período de actividad forrajera, pudiendo esto incidir en la dieta. En varios estudios se ha observado que las variaciones temporales en la composición de la dieta parecen responder a las fluctuaciones de la abundancia de semillas en el ambiente (Whitford 1978, Mehlhop y Scott 1983, Rissing

Capítulo 3

1988). Whitford (1978) observó que *P. desertorum* acarrea semillas en función de su disponibilidad al comienzo de la temporada mientras que se concentraba en las semillas de gramíneas hacia el final de la estación de crecimiento, cuando las mismas aumentaban su abundancia; en cambio, *P. rugosus* era muy poco selectiva durante una temporada con baja abundancia de semillas. Estudios en especies granívoras de otros géneros también han mostrado que las hormigas cambian su dieta y acarrean semillas menos preferidas cuando las más preferidas se tornan menos abundantes (Tevis 1958, Hölldobler y Wilson 1990, Wilby y Shachak 2000). Los resultados de estos estudios, además de ser consistentes con algunas de las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo (que establece que los alimentos poco preferidos no serán incluidos en la dieta a menos que los alimentos preferidos disminuyan su abundancia y que, por lo tanto, la dieta será más variada cuando los alimentos preferidos sean escasos; MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986), sugieren que la influencia del recurso sobre el comportamiento de los consumidores (i.e., efectos "desde abajo") puede ser relevante en el sistema hormigas-semillas.

En el desierto del Monte, *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* concentran su actividad desde la primavera hasta el otoño (Pol y Lopez de Casenave 2004). Estudios previos indican que las tres especies consumen mayormente semillas de gramíneas (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006). En este sistema los pastos producen semillas hacia finales del verano (Marone y Horno 1997) y lo hacen aún en años muy secos (Pol et al., datos no publicados). Las dicotiledóneas herbáceas germinan con las primeras lluvias de la temporada húmeda, al comienzo de la primavera, y dispersan sus semillas a diferentes tiempos posteriores, dependiendo de la especie. Estas especies presentan tasas de germinación muy bajas en épocas de sequía, y, por lo tanto,

Capítulo 3

su producción de semillas resulta casi nula en esas condiciones. Los arbustos generalmente producen semillas antes que los pastos y son menos sensibles a las precipitaciones (Marone et al. 1998a). Tal como sucede con las hormigas granívoras en otros sistemas, la variación temporal de la abundancia de los recursos en el Monte podría tener influencia en la composición de la dieta de las tres especies del género *Pogonomyrmex*. Este trabajo tiene como objetivos: (1) ampliar el conocimiento general de la dieta de las tres especies, (2) analizar sus variaciones temporales y compararlas entre especies, y (3) evaluar la relación entre las variaciones temporales de la dieta y de la abundancia en el ambiente de las semillas más consumidas.

Métodos

Dieta

Para estimar la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* se emplearon tres técnicas: (1) recolección manual de los ítems acarreados al nido por hormigas que retornan de su excursión de forrajeo, (2) recolección de los ítems mediante el uso de un dispositivo semiautomático con trampas de caída, y (3) recolección del material de desecho en los alrededores del nido. En el Capítulo 2 se encuentra una descripción detallada de las tres técnicas, así como una evaluación comparativa en cuanto a su aptitud para la estimación de la dieta de estas hormigas.

El muestreo se llevó a cabo durante las temporadas de actividad (i.e., entre octubre y abril; Pol y Lopez de Casenave 2004) de 2001-02, 2002-03, 2003-04 y 2004-05. A lo largo de cada temporada se tomaron muestras en hasta cuatro ocasiones (octubre,

Capítulo 3

diciembre, febrero y abril) en 1 a 6 colonias de cada especie con 1 a 3 de las técnicas. Solo se analizaron los datos correspondientes a las colonias en las que pudieron recolectarse al menos 10 ítems. Excepto en octubre de 2002, ocasión en la que no se realizó el muestreo de dieta en las colonias de ninguna de las tres especies, la ausencia de estimaciones en diciembre de 2002 para *P. inermis* y en octubre de 2003 para *P. rastratus* y *P. inermis* se debió a la ausencia de colonias activas o a que había una muy baja actividad forrajera, lo cual permitió la recolección de un número muy bajo de ítems. Por lo tanto, la dieta de *P. pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* fue estimada en un total de 15, 14 y 13 ocasiones, respectivamente.

Los ítems recolectados fueron identificados y contados en el laboratorio. Cada ítem fue asignado a una de las siguientes categorías: semillas, flores, frutos (todos los frutos excluyendo los cariopses de gramíneas, que fueron incluidos en la categoría semillas; ver Whitford 1978), estructuras vegetales (estructuras no reproductivas de plantas, como hojas, fragmentos de hojas, palitos, tallos), invertebrados (individuos enteros o partes de los mismos) y otros ítems (distintos tipos de ítems que no correspondieron a ninguna de las categorías anteriores). Las semillas fueron identificadas hasta género o especie. Se calculó el porcentaje que representaba cada categoría de ítem sobre el total de los ítems y el porcentaje de las semillas de cada especie sobre el total de las semillas para cada colonia. En los casos en los que se empleó más de una técnica, los porcentajes fueron calculados sumando todos los ítems obtenidos con cada una de ellas, ya que mostraron ser efectivas y equivalentes en su estimación de la dieta de estas especies (Capítulo 2). Se promediaron los porcentajes de las distintas categorías de ítems y de semillas de distintas especies en la dieta de las colonias de cada especie de hormiga por ocasión de muestreo.

Capítulo 3

Se estimó la diversidad de categorías de ítems y la diversidad de semillas en la dieta con el índice de Shannon-Wiener. Puesto que el número total de ítems y de semillas difirió entre colonias, el valor del índice fue estimado para un número igual de ítems o de semillas (i.e., 10 ítems o semillas), utilizando el programa EcoSim Versión 7.0 (Gotelli y Entsminger 2001). Debido a que el número de semillas obtenido en algunas de las colonias fue menor a diez (en 3, 2 y 1 colonias de *P. rastratus* en octubre de 2001, diciembre de 2002 y octubre de 2004, respectivamente, en una colonia de *P. pronotalis* en febrero de 2002, octubre de 2003 y diciembre de 2003, y en una colonia de *P. inermis* en diciembre de 2003 y 2004), las mismas fueron excluidas de este análisis. Se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis para comparar la diversidad de categorías de ítems y de semillas en la dieta entre especies. Cuando la prueba de Kruskal–Wallis resultó significativa, se realizaron contrastes de Dunn entre cada par de especies (Zar 1996).

Abundancia de semillas

Se evaluó la abundancia de semillas de *Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Digitaria californica* y *Stipa ichu*, las especies más consumidas por *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006), en el bosque abierto de *Prosopis flexuosa*, en un proyecto conjunto con otros miembros del grupo de investigación (Pol et al., datos no publicados). Se estimó la abundancia de semillas en pie en plantas de estas cinco especies durante las temporadas de crecimiento 2001-02, 2002-03 y 2003-04. En cada ocasión de muestreo (octubre, diciembre, febrero y abril) se extrajeron todas las panojas de 10 individuos reproductivos de cada especie

Capítulo 3

elegidos al azar. Se registró el número de panojas por planta, se contaron las semillas y se determinó bajo lupa su estado general. Si bien estas hormigas forrajejan principalmente en el suelo (Pol y Lopez de Casenave, datos no publicados), se ha observado que acarrear semillas en buen estado, producidas durante la misma temporada y probablemente dispersadas inmediatamente después de su maduración (obs. pers.). Por esta razón, y al igual que en otros estudios similares (Whitford 1978), la abundancia de semillas se estimó contabilizando las semillas que estaban en pie con signos de haberse producido en la misma temporada: completamente formadas, que no colapsaban al ser presionadas entre las pinzas y que no mostraban rastros de ataque por hongos.

Para calcular la abundancia de semillas recién producidas por hectárea, se estimó la densidad de plantas de las cinco especies en el área de estudio en diciembre de 2003 (Pol et al., datos no publicados), contando los individuos en cuadrados de 1 x 1 m ubicados a 10 m de distancia en una grilla de 40 x 10 (i.e., 400 cuadrados en un área de 4 ha.). Se calculó la abundancia de semillas en pie por hectárea de cada especie para cada ocasión de muestreo como el número promedio de semillas en pie por individuo multiplicado por el número promedio de individuos por hectárea, el cual se supuso constante en el período abarcado. La abundancia de semillas de las cinco especies fue sumada para obtener la abundancia del conjunto de las especies más consumidas.

Se realizaron correlaciones de Spearman para estudiar la asociación entre (1) la diversidad de categorías de ítems, (2) la diversidad de semillas y (3) el porcentaje que representan en la dieta las semillas más consumidas, y la abundancia de semillas de las cinco especies más consumidas para cada ocasión de muestreo y cada especie de

Capítulo 3

hormiga. Para todas estas correlaciones se utilizaron los valores promedio obtenidos de las colonias estudiadas en cada ocasión de muestreo.

Resultados

Las semillas constituyeron la mayor parte de los ítems acarreados por *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* a lo largo de las cuatro temporadas de estudio. Aunque siempre predominaron por sobre las otras categorías de ítems, su porcentaje presentó variaciones temporales, que fueron similares para las tres especies. Los valores más bajos correspondieron a octubre y diciembre, mientras que en febrero y en abril representaron casi la totalidad de la dieta (Figura 3.1). Las otras categorías más representadas en la dieta, que cobraron una relativa importancia en octubre y en diciembre, fueron las estructuras vegetales, los invertebrados y otros ítems (e.g., heces de vertebrados, fragmentos de suelo, hongos), aunque nunca superaron el 30%. Los frutos y las flores estuvieron, en general, muy poco representados (Figura 3.1).

La diversidad de categorías de ítems en la dieta disminuyó gradualmente desde el comienzo hasta el final de cada temporada y no difirió significativamente entre especies en ninguna ocasión de muestreo (Prueba de Kruskal-Wallis, $p > 0.05$, Figura 3.2), aún cuando en algunas ocasiones las diferentes categorías no estuvieron representadas de manera similar entre especies (e.g., diciembre de 2003; Figura 3.1).

Entre las semillas, *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* fueron las más importantes en la dieta de *P. rastratus* (Tabla 3.1), *Aristida* spp. y *Pappophorum* spp. en la dieta de *P. pronotalis* (Tabla 3.2) y *Pappophorum* spp.,

Capítulo 3

Digitaria californica, *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* en la dieta de *P. inermis* (Tabla 3.3). *P. rastratus* y *P. pronotalis* incluyeron semillas de dicotiledóneas herbáceas y de arbustos en proporciones promedio relativamente altas: *Atriplex lampa* fue importante en la dieta de *P. rastratus* en 2003-04, y *Parthenium hysterophorus* en la de *P. pronotalis* en 2004-05. En contraste, la dieta de *P. inermis* estuvo constituida casi exclusivamente por gramíneas en todas las temporadas (Tabla 3.3). Otras especies, tanto de gramíneas como de dicotiledóneas herbáceas o arbustos, fueron importantes en ocasiones particulares de muestreo, pero no constituyeron, en promedio, un ítem principal de la dieta: *Sporobolus cryptandrus*, *Digitaria californica* y *Parthenium hysterophorus* para *P. rastratus*, *Sporobolus cryptandrus*, *Stipa ichu*, *Trichloris crinita*, *Digitaria californica*, *Cryptandra mendocina*, *Atriplex lampa* y *Larrea* spp. para *P. pronotalis*, y *Aristida* spp. para *P. inermis*. En cuanto a las variaciones temporales, las semillas de dicotiledóneas herbáceas y de arbustos presentaron mayores porcentajes en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* al comienzo de la temporada y, en varias ocasiones, las especies más representadas coincidieron para ambas especies de hormiga (e.g., *Parthenium hysterophorum* en diciembre de 2002, *Atriplex lampa* en diciembre de 2003) (Tablas 3.1 y 3.2). Los porcentajes de las especies más consumidas para cada especie presentaron variaciones entre las ocasiones de muestreo, sin mostrar patrones temporales definidos. Algunas excepciones fueron *Stipa ichu*, que tendió a predominar al comienzo de la temporada en la dieta de las tres especies, y *Trichloris crinita* y *Digitaria californica*, que tendieron a aumentar hacia el final de la temporada, la primera en la dieta de *P. rastratus* y la última, en la de *P. inermis*.

La diversidad de semillas en la dieta mostró variaciones entre ocasiones de muestreo pero no se observó un patrón consistente entre temporadas (Figura 3.3). Si bien la dieta

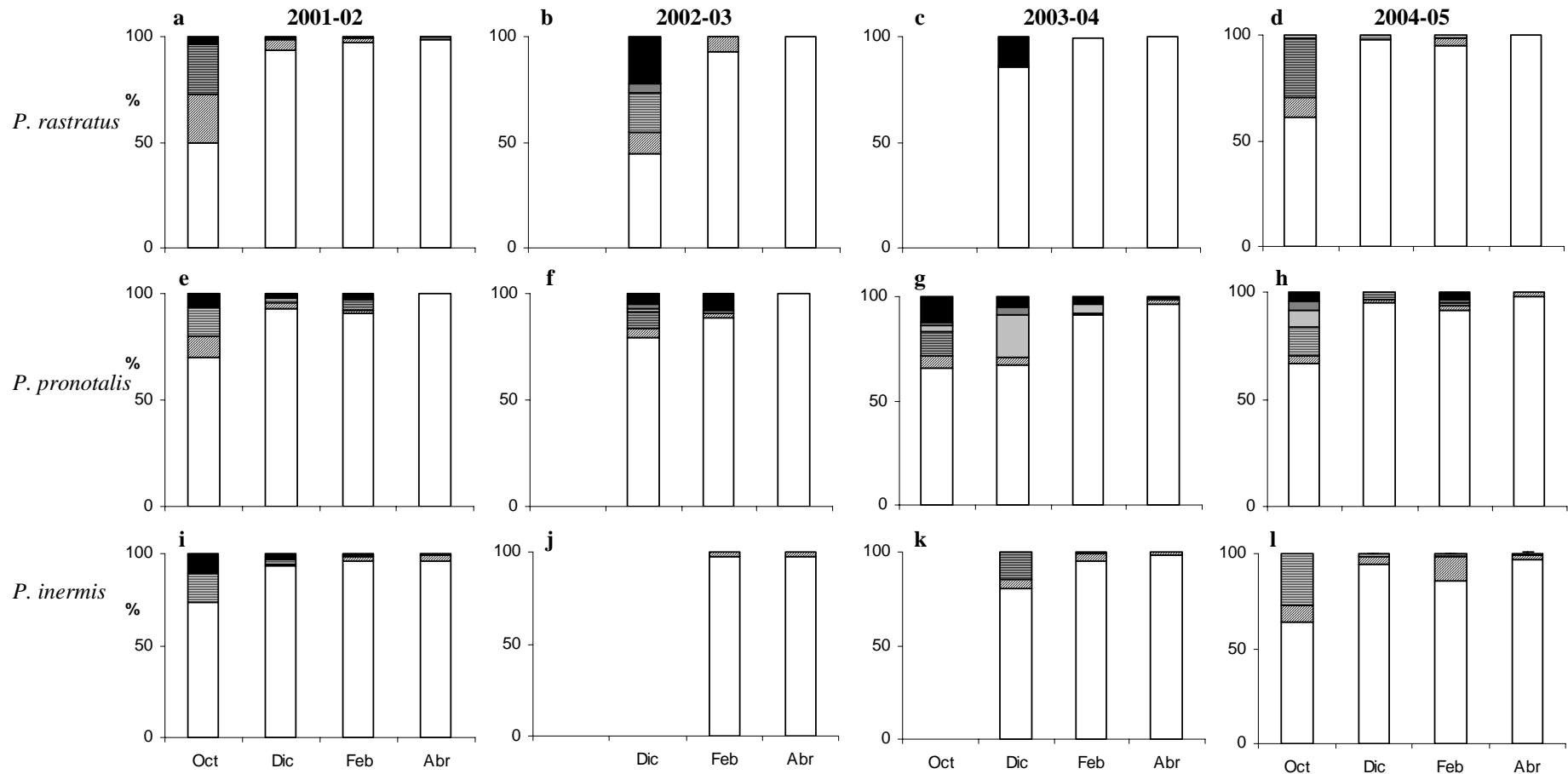


Figura 3.1. Porcentaje de semillas (blanco), estructuras vegetales (líneas inclinadas), invertebrados (líneas verticales), frutos (gris claro), flores (gris oscuro) y otros ítems (negro) en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus* (a-d), *P. pronotalis* (e-h) y *P. inermis* (i-l) a lo largo de las temporadas 2001-02 (a, e, i), 2002-03 (b, f, j), 2003-04 (c, g, k) y 2004-05 (d, h, l). El número de colonias empleado en cada caso se indica en las Tablas 3.1, 3.2 y 3.3.

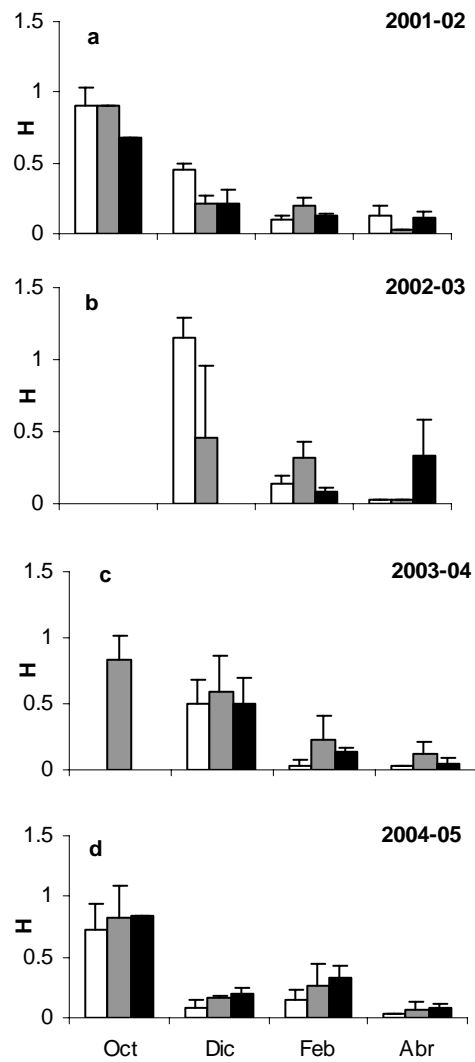


Figura 3.2. Promedio (+ error estándar) de la diversidad de categorías de ítems (H: índice de diversidad de Shannon-Wiener) en la dieta de *P. rastratus* (barras blancas), *P. pronotalis* (barras grises) y *P. inermis* (barras negras) a lo largo de las temporadas 2001-02 (a), 2002-03 (b), 2003-04 (c) y 2004-05 (d). El número de colonias empleado en cada caso se indica en las Tablas 3.1, 3.2 y 3.3.

de *P. pronotalis* tendió a ser más diversa, solo fue significativamente diferente a la de las otras especies en diciembre de 2001 (cuando difirió de la de *P. rastratus*) y de 2004 (cuando difirió de la de las otras dos especies) (Pruebas de Kruskal–Wallis, $p < 0.05$ y Contrastes de Dunn, $p < 0.05$; Figura 3.3). En esas dos ocasiones, la dieta de *P. rastratus*

<i>Pogonomyrmex rastratus</i>	2001-02					2002-03				2003-04				2004-05					
	O	D	F	A	P	D	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P	
Gramíneas																			
<i>Aristida</i> spp.	43.06 ± 9.72	4.13 ± 2.49	45.58 ± 10.14	24.54 ± 5.70	29.33	16.67 ± 9.62	23.03 ± 1.97	5.00	14.90	1.67 ± 1.67	17.75 ± 9.00	4.76 ± 4.76	8.06	30.37 ± 15.20	1.67 ± 1.67	14.07 ± 7.07	100	36.53	
<i>Trichloris crinita</i>	12.50 ± 12.50	7.22 ± 2.67	15.34 ± 7.46	52.37 ± 11.02	21.86	-	49.08 ± 14.08	80.00	43.03	-	3.11 ± 0.14	10.71 ± 8.99	4.61	-	-	5.19 ± 2.89	-	1.30	
<i>Pappophorum</i> spp.	11.11 ± 11.11	1.50 ± 1.10	13.40 ± 3.00	6.40 ± 3.70	8.10	10.68 ± 5.35	-	-	3.56	20.67 ± 12.21	37.24 ± 10.21	77.38 ± 11.36	45.10	-	10.00 ± 10.00	55.37 ± 25.66	-	16.34	
<i>Digitaria californica</i>	-	0.05 ± 0.05	4.63 ± 2.47	4.17 ± 2.39	2.21	-	2.50 ± 2.50	-	0.83	-	40.00 ± 20.82	5.95 ± 4.29	15.32	6.67 ± 6.67	-	5.00 ± 5.00	-	2.92	
<i>Stipa ichu</i>	11.11 ± 11.11	83.36 ± 6.05	9.05 ± 4.47	6.26 ± 3.78	27.45	13.25 ± 6.88	20.13 ± 14.87	5.00	12.79	-	-	-	-	42.22 ± 29.90	86.67 ± 13.33	-	-	32.22	
<i>Setaria leucopila</i>	-	0.08 ± 0.08	0.34 ± 0.34	-	0.10	-	-	-	-	-	1.90 ± 1.90	1.19 ± 1.19	1.03	1.85 ± 1.85	-	-	-	0.46	
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	22.22 ± 22.22	-	-	-	5.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Chloris castilloana</i>	-	0.05 ± 0.05	1.52 ± 0.99	4.17 ± 4.17	1.44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Diplachne dubia</i>	-	-	-	2.08 ± 2.08	0.52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Neobouteloua lophostachya</i>	-	0.05 ± 0.05	-	-	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Bromus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.67 ± 1.67	-	-	0.42	
Total	100	96.45	89.87	100	96.58	40.60	94.74	90.00	75.11	22.34	100	100	74.11	81.11	100	79.63	100	90.19	

Tabla 3.1. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de semillas de diferentes especies en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus* en cada ocasión de muestreo (O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril) a lo largo de cuatro temporadas. Se indica también el porcentaje promedio para toda la temporada (P).

<i>Pogonomyrmex rastratus</i>	2001-02					2002-03				2003-04				2004-05					
	O	D	F	A	P	D	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P	
Dicotiledóneas herbáceas																			
<i>Chenopodium papulosum</i>	-	-	0.18 ± 0.18	-	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conyza</i> spp.	-	0.29 ± 0.29	0.71 ± 0.51	-	0.25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lactuca serriola</i>	-	0.05 ± 0.05	0.65 ± 0.51	-	0.17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parthenium hysterophorus</i>	-	3.03 ± 1.48	8.41 ± 4.47	-	2.86	46.15 ± 19.63	5.26 ± 5.26	5.00	18.81	-	-	-	-	-	-	18.52 ± 18.52	-	-	4.63
<i>Sphaeralcea miniata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.85 ± 1.85	-	-	-	-	0.46
<i>Plantago patagonica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.85 ± 1.85	-	-	-	-	0.46
Total	-	3.37	9.95	-	3.33	46.15	5.26	5.00	18.81	-	-	-	-	3.70	-	18.52	-	-	5.56
Árboles y arbustos																			
<i>Atriplex lampa</i>	-	-	-	-	-	2.56 ± 2.56	-	-	0.85	77.66 ± 13.87	-	-	25.89	15.19 ± 12.01	-	-	-	-	3.80
<i>Junellia aspera</i>	-	-	-	-	-	8.12 ± 4.82	-	5.00	4.37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Larrea</i> spp.	-	0.08 ± 0.08	-	-	0.02	2.56 ± 2.56	-	-	0.85	-	-	-	-	-	-	1.85 ± 1.85	-	-	0.46
Total	-	0.08	-	-	0.02	13.25	-	5.00	6.08	77.66	-	-	25.89	15.19	-	1.85	-	-	4.26
No identificado	-	0.11 ± 0.11	0.18 ± 0.18	-	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Número de colonias	3	5	5	4		3	2	1		3	3	3		3	3	3	1		
Número de semillas	17	804	550	158		25	39	20		64	97	84		37	52	57	10		

Tabla 3.1. Continuación.

<i>Pogonomyrmex pronotalis</i>	2001-02					2002-03				2003-04					2004-05				
	O	D	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P	O	D	F	A	P
Gramíneas																			
<i>Aristida spp.</i>	85.71	27.72 ± 11.94	50.01 ± 10.02	42.11	51.39	1.39 ± 1.39	25.90 ± 12.56	12.00 ± 12.00	13.10	11.67 ± 7.88	-	7.40 ± 4.70	32.13 ± 16.01	12.80	12.28 ± 12.28	3.51 ± 3.51	11.39 ± 3.41	85.18 ± 5.22	28.09
<i>Trichloris crinita</i>	-	9.03 ± 3.40	19.12 ± 9.90	34.21	15.59	-	9.23 ± 5.82	25.00 ± 15.00	11.41	11.90 ± 7.90	-	9.17 ± 4.68	20.63 ± 10.39	10.43	-	-	10.97 ± 3.05	2.56 ± 2.56	3.38
<i>Pappophorum spp.</i>	-	10.25 ± 6.96	8.78 ± 7.38	2.63	5.42	9.93 ± 6.12	26.84 ± 13.64	57.00 ± 33.00	31.25	19.82 ± 9.02	9.43 ± 6.84	70.84 ± 4.20	20.36 ± 10.30	30.11	5.92 ± 3.62	25.55 ± 3.72	1.85 ± 1.85	-	8.33
<i>Digitaria californica</i>	-	1.04 ± 0.73	10.22 ± 4.12	21.05	8.08	-	5.90 ± 3.02	-	1.97	-	1.52 ± 1.52	8.08 ± 2.58	20.63 ± 3.60	7.56	3.84 ± 1.94	2.08 ± 2.08	1.85 ± 1.85	-	1.94
<i>Stipa ichu</i>	4.76	41.60 ± 13.35	0.63 ± 0.63	-	11.75	3.82 ± 2.41	6.08 ± 0.82	2.00 ± 2.00	3.97	4.17 ± 4.17	-	-	-	1.04	-	37.72 ± 8.64	5.00 ± 5.00	-	10.68
<i>Setaria leucopila</i>	-	0.94 ± 0.62	1.50 ± 0.68	-	0.61	2.50 ± 2.50	6.08 ± 0.82	2.00 ± 2.00	3.53	3.59 ± 2.08	-	1.08 ± 1.08	1.79 ± 1.79	1.61	5.59 ± 3.06	-	4.17 ± 4.17	-	2.44
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26.66 ± 7.92	-	-	4.46 ± 4.46	7.78	-	-	-	-	-
<i>Chloris castilloana</i>	-	-	1.98 ± 1.66	-	0.49	2.50 ± 2.50	-	-	0.83	7.42 ± 4.29	1.85 ± 1.85	-	-	2.32	-	-	-	-	-
<i>Schismus barbatus</i>	-	1.53 ± 0.57	-	-	0.38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neobouteloua lophostachya</i>	-	-	0.44 ± 0.44	-	0.11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bromus sp.</i>	-	0.64 ± 0.39	-	-	0.16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	90.48	92.75	92.67	100	93.97	20.13	80.03	98.00	66.05	85.22	12.79	96.57	100	73.65	27.63	68.86	35.23	87.75	54.87

Tabla 3.2. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de semillas de diferentes especies en la dieta de *Pogonomyrmex pronotalis* en cada ocasión de muestreo (O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril) a lo largo de cuatro temporadas. Se indica también el porcentaje promedio para toda la temporada (P).

<i>Pogonomyrmex pronotalis</i>	2001-02					2002-03				2003-04					2004-05				
	O	D	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P	O	D	F	A	P
Dicotiledóneas herbáceas																			
<i>Chenopodium papulosum</i>	-	0.19 ± 0.19	-	-	0.05	-	-	-	-	1.67 ± 1.67	-	-	-	0.42	-	-	-	-	-
Compositae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.92 ± 1.92	-	-	-	0.48	-	-	-	-	-
<i>Conyza</i> spp.	-	0.27 ± 0.27	0.96 ± 0.70	-	0.31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cryptandra mendocina</i>	-	-	-	-	-	20.20 ± 12.02	-	-	6.73	-	-	-	-	-	31.69 ± 12.91	7.35 ± 1.62	-	-	9.76
<i>Descurainia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.75 ± 1.75	-	-	-	0.44
<i>Glandularia mendocina</i>	-	-	-	-	-	-	11.45 ± 2.69	-	3.82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lactuca serriola</i>	-	-	0.25 ± 0.25	-	0.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lappula redowski</i>	4.76	0.19 ± 0.19	0.22 ± 0.22	-	1.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.08 ± 2.08	-	-	-	0.52
<i>Parthenium hysterophorus</i>	-	1.80 ± 1.80	5.11 ± 2.95	-	1.73	13.89 ± 5.00	-	-	4.63	-	1.85 ± 1.85	-	-	0.46	4.17 ± 4.17	23.79 ± 9.46	63.10 ± 3.93	10.59 ± 5.80	25.41
<i>Phacelia artemisioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.08 ± 1.08	-	0.27	3.51 ± 3.51	-	-	1.67 ± 1.67	1.29
<i>Sphaeralcea miniata</i>	-	0.57 ± 0.35	-	-	0.14	2.50 ± 2.50	1.67 ± 1.67	-	1.39	1.92 ± 1.92	-	-	-	0.48	4.17 ± 4.17	-	-	-	1.04
Total	4.76	3.01	6.54	-	3.58	36.59	13.12	-	16.57	5.51	1.85	1.08	-	2.11	47.37	31.14	63.10	12.25	38.47
Árboles y arbustos																			
<i>Atriplex lampa</i>	-	-	-	-	-	35.16 ± 13.16	-	-	11.72	-	41.08 ± 22.56	-	-	10.27	2.08 ± 2.08	-	-	-	0.52
<i>Junellia aspera</i>	4.76	-	-	-	1.19	4.17 ± 4.17	5.19 ± 2.89	2.00 ± 2.00	3.78	-	9.85 ± 7.69	-	-	2.46	-	-	1.67 ± 1.67	-	0.42
<i>Larrea</i> spp.	-	-	-	-	-	3.95 ± 3.95	-	-	1.32	9.26 ± 3.42	34.43 ± 20.88	2.36 ± 1.19	-	11.51	-	-	-	-	-
<i>Lycium</i> spp.	-	2.78 ± 2.15	0.79 ± 0.79	-	0.89	-	1.67 ± 1.67	-	0.56	-	-	-	-	-	16.67 ± 8.33	-	-	-	4.17
Total	4.76	2.78	0.79	-	2.08	43.27	6.85	2.00	17.38	9.26	85.35	2.36	-	24.24	18.75	-	1.67	-	5.10
No identificada	-	1.46 ± 0.94	-	-	0.37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.25 ± 3.61	-	-	-	1.56
Número de colonias	1	5	4	1		4	3	2		4	3	3	4		3	3	3	3	
Número de semillas	21	486	382	38		62	51	45		47	44	90	103		51	54	54	50	

Tabla 3.2. Continuación.

<i>Pogonomyrmex inermis</i>	2001-02					2002-03			2003-04				2004-05				
	O	D	F	A	P	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P
Gramíneas																	
<i>Aristida</i> spp.	-	1.26 ± 0.62	22.27 ± 5.85	10.21 ± 3.82	8.44	16.02 ± 2.94	3.54 ± 3.38	9.78	-	3.26 ± 1.15	0.86 ± 0.86	1.37	-	1.33 ± 1.16	12.18 ± 6.76	0.51 ± 0.29	3.50
<i>Trichloris crinita</i>	7.14	36.79 ± 36.79	12.20 ± 4.65	17.19 ± 6.21	18.33	30.72 ± 8.21	15.10 ± 13.45	22.91	3.33 ± 3.33	16.61 ± 10.01	3.45 ± 3.45	7.80	-	6.48 ± 5.45	20.47 ± 13.98	16.75 ± 13.63	10.93
<i>Pappophorum</i> spp.	42.86	8.65 ± 8.65	17.73 ± 11.90	1.92 ± 0.87	17.79	14.98 ± 9.79	70.48 ± 21.46	42.73	88.33 ± 7.26	44.84 ± 13.63	-	44.39	-	0.58 ± 0.54	14.03 ± 4.53	15.08 ± 9.70	7.42
<i>Digitaria californica</i>	50.00	0.32 ± 0.32	38.43 ± 8.69	67.87 ± 10.51	39.15	17.57 ± 9.78	2.57 ± 1.46	10.07	-	30.95 ± 11.25	86.07 ± 9.13	39.01	-	18.61 ± 5.88	32.94 ± (10.76	55.11 ± 14.11	26.66
<i>Stipa ichu</i>	-	49.80 ± 29.05	2.58 ± 0.47	0.44 ± 0.18	13.20	20.60 ± 8.58	8.10 ± 3.60	14.35	8.33 ± 8.33	0.88 ± 0.54	-	3.07	100	72.26 ± 6.17	7.96 ± 3.52	3.66 ± 2.83	45.97
<i>Setaria leucopila</i>	-	1.28 ± 1.28	0.51 ± 0.51	-	0.45	0.06 ± 0.06	-	0.03	-	-	-	-	-	0.07 ± 0.07	0.46 ± 0.28	-	0.13
<i>Sporobolus cryptandrus</i>	-	-	0.91 ± 0.76	-	0.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chloris castilloana</i>	-	-	2.78 ± 2.03	1.14 ± 0.79	0.98	-	0.05 ± 0.05	0.03	-	-	-	-	-	-	10.83 ± 10.34	6.70 ± 6.70	4.38
<i>Diplachne dubia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.68 ± 0.68	1.82 ± 1.82	0.63
<i>Schismus barbatus</i>	-	1.89 ± 1.89	-	-	0.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Neobouteloua lophostachya</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.34 ± 2.13	9.62 ± 9.62	4.32	-	-	-	-	-
<i>Bromus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.05 0.05	-	-	0.01
<i>Cottea pappophoroides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.46 0.46	-	-	0.12
Total	100	100	97.41	98.76	99.04	99.94	99.85	99.90	100	99.89	100	99.96	100	99.85	99.54	99.62	99.75

Tabla 3.3. Porcentaje promedio (\pm error estándar) de semillas de diferentes especies en la dieta de *Pogonomyrmex inermis* en cada ocasión de muestreo (O: octubre, D: diciembre, F: febrero, A: abril) a lo largo de cuatro temporadas. Se indica también el porcentaje promedio para toda la temporada (P).

<i>Pogonomyrmex inermis</i>	2001-02					2002-03			2003-04				2004-05				
	O	D	F	A	P	F	A	P	D	F	A	P	O	D	F	A	P
Dicotiledóneas herbáceas																	
Compositae	-	-	0.08 ± 0.08	-	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conyza</i> spp.	-	-	2.20 ± 1.55	0.88 ± 0.37	0.77	0.06 ± 0.06	-	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cryptandra mendocina</i>	-	-	0.06 ± 0.06	-	0.02	-	-	-	-	0.11 ± 0.11	-	0.04	-	-	-	-	-
<i>Lappula redowski</i>	-	-	0.13 ± 0.13	-	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	0.15 ± 0.15	-	0.09 ± 0.09	0.06
<i>Sphaeralcea miniata</i>	-	-	-	-	-	-	0.10 ± 0.10	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parthenium hysterophorus</i>	-	-	-	-	-	-	0.05 ± 0.05	0.03	-	-	-	-	-	-	0.22 ± 0.22	0.26 ± 0.16	0.12
Total	-	-	2.47	0.88	0.84	0.06	0.15	0.10	-	0.11	-	0.04	-	0.15	0.22	0.35	0.18
Arbustos																	
<i>Larrea</i> spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.23 ± 0.23	0.03 ± 0.03	0.07
Total	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.23	0.03	0.07
No identificado	-	-	0.13 ± 0.13	0.37 ± 0.27	0.12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Número de colonias	1	2	5	5		3	3		3	6	4		1	6	5	5	
Número de semillas	14	209	735	512		1889	1307		37	1484	104		7	1492	897	1923	

Tabla 3.3. Continuación.

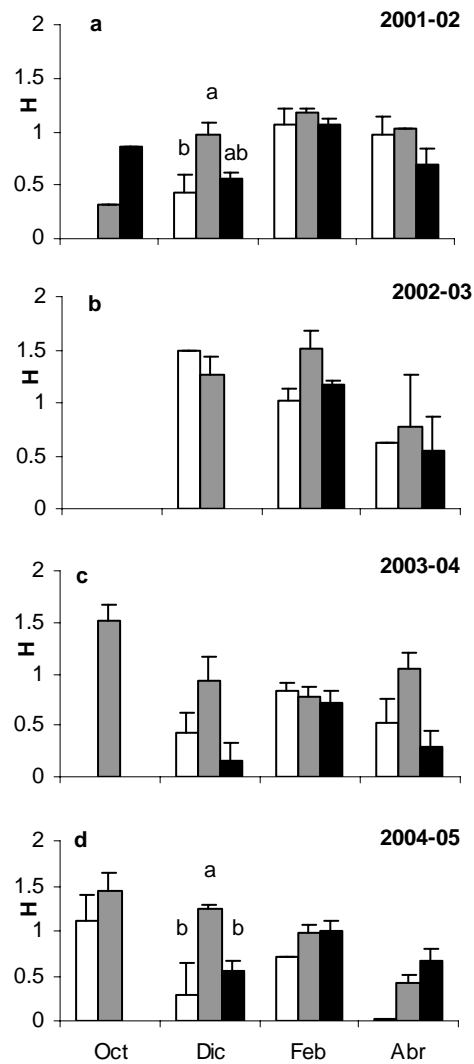


Figura 3.3. Promedio (+ error estándar) de la diversidad de semillas (H: índice de diversidad de Shannon-Wiener) en la dieta de *P. rastratus* (barras blancas), *P. pronotalis* (barras grises) y *P. inermis* (barras negras) a lo largo de las temporadas 2001-02 (a), 2002-03 (b), 2003-04 (c) y 2004-05 (d). Las letras diferentes indican diferencias significativas (contrastes de Dunn; $p < 0.05$). La ausencia de letras indica diferencias no significativas ($p > 0.05$), excepto en octubre de 2001 y 2004, cuando no se realizaron pruebas estadísticas debido al bajo número de colonias. El número de colonias empleado en cada caso se indica en Métodos.

y *P. inermis* estuvo compuesta casi exclusivamente de *Stipa ichu*, mientras que *P. pronotalis* también incluyó altas proporciones de otras especies (Tablas 3.1, 3.2 y 3.3).

Capítulo 3

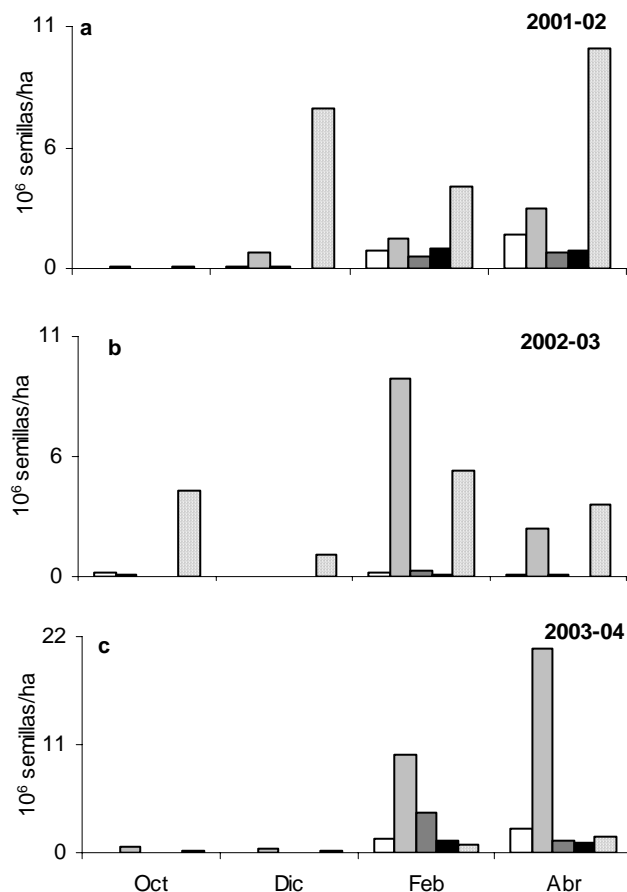


Figura 3.4. Abundancia de semillas en pie por hectárea de *Aristida* spp. (blanco), *Trichloris crinita* (gris claro), *Pappophorum* spp. (gris oscuro), *Digitaria californica* (negro) y *Stipa ichu* (barras punteadas) en las temporadas 2001-02 (a), 2002-03 (b) y 2003-04 (c).

La abundancia de semillas en pie de *Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Digitaria californica* y *Stipa ichu* varió mucho a lo largo de cada temporada (Figura 3.4). La abundancia de semillas fue menor en octubre y diciembre que en febrero y abril, excepto para *Stipa ichu*, cuya producción se inició más temprano en las dos primeras temporadas de estudio (en diciembre en 2001-02 y en octubre en 2002-03). Las especies que presentaron una mayor abundancia de semillas fueron *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* (Figura 3.4).

Capítulo 3

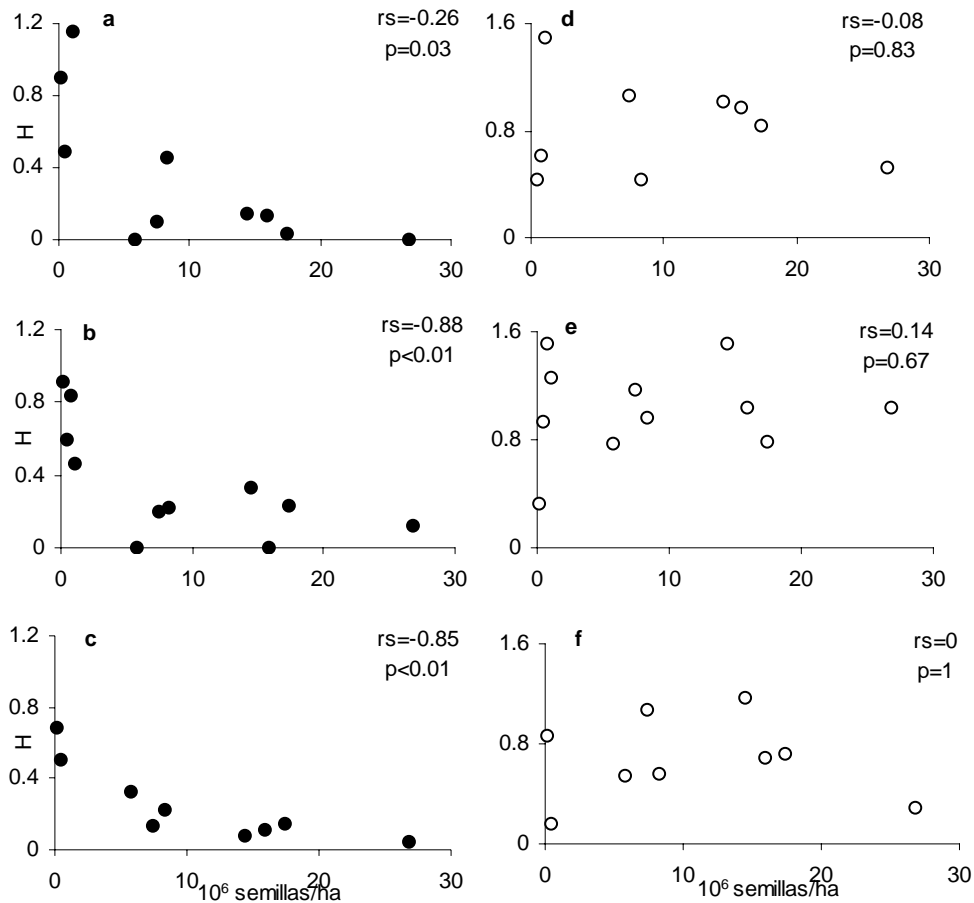


Figura 3.5. Diversidad promedio (H) de ítems (círculos negros) y de semillas (círculos blancos) en la dieta de *P. rastratus* (a y d), *P. pronotalis* (b y e) y *P. inermis* (c y f) en cada ocasión de muestreo en función de la abundancia sumada de las semillas de las especies más consumidas (*Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Digitaria californica* y *Stipa ichu*). Se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y su significación estadística (p).

La diversidad promedio de categorías de ítems en la dieta se correlacionó negativamente con la abundancia de las semillas más consumidas, observándose una marcada disminución a partir de $1-6 \times 10^6$ semillas/ha. (Figura 3.5). La diversidad promedio de semillas en la dieta, en cambio, no se correlacionó con la abundancia de las semillas más consumidas en ninguna de las tres especies (Figura 3.5).

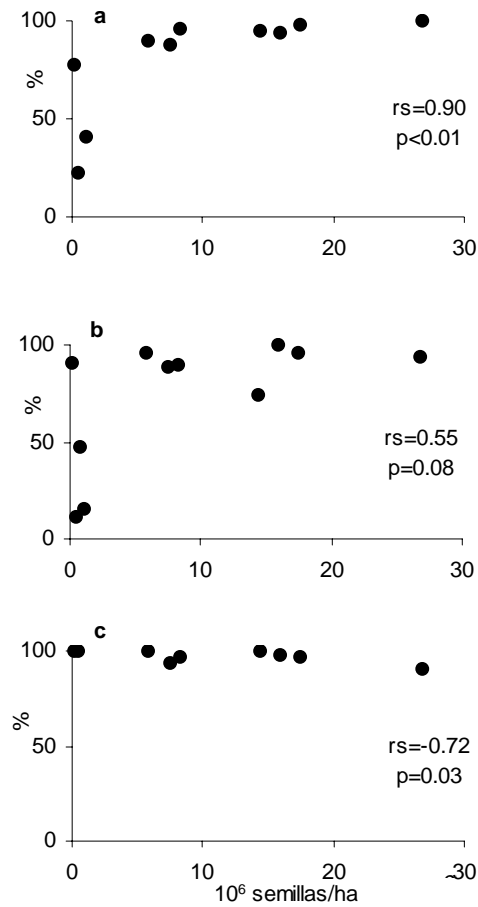


Figura 3.6. Porcentaje promedio que representan las semillas más consumidas (*Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp., *Digitaria californica* y *Stipa ichu*) en la dieta de *P. rastratus* (a), *P. pronotalis* (b) y *P. inermis* (c) en cada ocasión de muestreo en función de su abundancia en el ambiente. Se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (rs) y su significación estadística (p).

El porcentaje que representan las cinco especies más consumidas en la dieta de *P. rastratus* se correlacionó positivamente con la abundancia de éstas en el ambiente (Figura 3.6a). Una tendencia similar fue observada para *P. pronotalis*, aunque la correlación no resultó significativa al 5% (Figura 3.6b). Para estas dos especies parece haber un valor umbral de abundancia de estas semillas por encima del cual las hormigas pasan a utilizarlas de manera casi excluyente. *P. inermis* acarrió un muy alto porcentaje

Capítulo 3

de las cinco especies en todas las ocasiones (i.e., aún cuando la abundancia de estas semillas era muy baja), presentando una correlación negativa y significativa, aunque de baja pendiente (Figura 3.6c).

Discusión

Las semillas predominaron en la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* a lo largo de las cuatro temporadas de este estudio, al igual que en temporadas anteriores (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006). A pesar de este alto grado de especialización, la dieta de las tres especies se tornó más generalista cuando la abundancia de las semillas más consumidas era baja. Durante estos períodos, las hormigas incluyeron una mayor proporción de artrópodos, estructuras vegetales y otros ítems, incrementándose la diversidad de su dieta. Una tendencia similar fue observada en el desierto de Sonora, donde *Messor pergandei* acarreó un mayor porcentaje de insectos y un menor porcentaje de semillas durante un período de sequía que durante un período más húmedo en el que la abundancia de semillas era mayor (Tevis 1958).

Las semillas predominantes en la dieta de las tres especies fueron *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita*, *Digitaria californica* y *Stipa ichu*, coincidiendo con lo observado en estudios anteriores (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006). Estas semillas aumentaron su proporción en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* al incrementarse su abundancia en el ambiente, mientras que constituyeron en forma casi exclusiva la porción de semillas en la dieta de *P. inermis* en todas las ocasiones de muestreo. Las colonias de esta especie presentaron una muy baja actividad (i.e., ninguna colonia activa o pocas con muy baja actividad forrajera) durante las

Capítulo 3

ocasiones de muestreo en que había mayor escasez de semillas. Si bien estos períodos coincidieron con las épocas de bajas temperaturas en el suelo del comienzo de la temporada, que se asocian a una menor actividad general de las hormigas (Pol y Lopez de Casenave 2004), *P. inermis* también presentó una muy baja actividad en ocasiones en las que las temperaturas del suelo eran mayores y la actividad de *P. rastratus* y *P. pronotalis* era alta, pero la abundancia de semillas de gramíneas aún era baja (e.g., diciembre de 2002). Esto podría deberse a una mayor limitación en la dieta de *P. inermis* con una consecuente baja tasa de retorno de obreras cargadas cuando las semillas de gramíneas son escasas. Experimentos realizados en colonias de *P. barbatus* han demostrado que la disminución en la tasa de retorno de obreras cargadas reduce la actividad forrajera de las colonias (Gordon 1991). Algo similar podría estar ocurriendo con *P. inermis* durante períodos de escasez de recursos. En Arizona también se ha observado una drástica disminución en la actividad de las colonias de *P. rugosus* y *Messor pergandei* ante la disminución de los recursos preferidos (Mehlhop y Scott 1983).

Cuando la abundancia de semillas de gramíneas en el ambiente era baja, *P. rastratus* y *P. pronotalis* cosecharon cantidades relativamente altas de semillas de algunas dicotiledóneas herbáceas y de arbustos. A pesar de que no se realizó una estimación de la abundancia de estas semillas en simultáneo con este estudio, el patrón general de su fenología en el Monte central es conocido (Marone et al. 1998a). Las dicotiledóneas herbáceas dispersan sus semillas a comienzos de la primavera y los arbustos suelen hacerlo en diciembre y en enero (Marone et al. 1998a). Por lo tanto, las semillas recién producidas de dicotiledóneas herbáceas y arbustos se encuentran disponibles cuando la abundancia de semillas de gramíneas aún es baja. En esas ocasiones la diversidad de

Capítulo 3

semillas en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* no aumentó, sino que se observó que semillas de diferentes especies fueron alternando su predominio, coincidiendo en varias ocasiones en la dieta de las dos especies. Es probable que las hormigas hayan acarreado las especies que en cada ocasión eran más abundantes. Por ejemplo, en octubre y diciembre de 2003 fue notable la alta proporción de semillas de arbustos (*Atriplex lampa* y *Larrea* spp.) en la dieta de estas hormigas. Durante esa temporada, las lluvias importantes, que usualmente comienzan a partir de agosto-septiembre comenzaron recién en enero (Capítulo 1). Ese período de sequía estacional afectó notablemente el crecimiento de las dicotiledóneas herbáceas, muy dependientes de las precipitaciones, y ante la escasez de semillas de dicotiledóneas herbáceas y de gramíneas, estas dos especies consumieron altos porcentajes de semillas de arbustos, relativamente más abundantes en ese momento porque su producción es menos dependiente de las precipitaciones de la misma temporada. En cuanto a las gramíneas, las tres especies acarrearón un alto porcentaje de semillas de *Stipa ichu* al comienzo de la temporada, especialmente en diciembre. Esta gramínea, la única C3 de las especies estudiadas, comienza a producir sus semillas más temprano que las demás, a mediados-fines de la primavera (Pol et al., datos no publicados). A pesar de que las semillas de esta especie continúan siendo muy abundantes durante el verano y los comienzos del otoño, su predominio en la dieta disminuye a la vez que *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Digitaria californica* aumentan su abundancia en el ambiente y su predominio en la dieta, aunque con porcentajes variables entre especies y ocasiones de muestreo. Aparentemente, al comienzo de la temporada la proporción de las semillas de distintas especies en la dieta está asociada con su abundancia en el ambiente, mientras que cuando la abundancia de semillas de gramíneas aumenta, otros factores, como las preferencias relativas de las hormigas, cobran importancia.

Los resultados de este estudio apoyan algunas de las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo (MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986), aunque harían falta estudios detallados sobre las preferencias de estas hormigas por semillas para ponerlas a prueba más adecuadamente (las preferencias por semillas de seis especies nativas se estudian en el Capítulo 4). Una de las predicciones es que la inclusión en la dieta de semillas poco preferidas dependerá únicamente de la abundancia de las semillas más preferidas (Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986). Las semillas de diferentes especies de dicotiledóneas herbáceas, arbustos y de *Stipa ichu* solo fueron acarreadas cuando las semillas de *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Digitaria californica* fueron poco abundantes. De ser estas últimas más preferidas por las hormigas que las primeras, se confirmaría aquella predicción para este sistema. En el marco de la teoría también se espera que la amplitud de la dieta sea mayor cuando los alimentos más preferidos son escasos en el ambiente (Schoener 1971). En este estudio la diversidad de la dieta en cuanto a tipos de ítems se incrementó cuando la abundancia de las semillas más consumidas (y posiblemente preferidas) era más baja. No ocurrió lo mismo con la diversidad de la dieta granívora, posiblemente porque la diversidad de las semillas recién producidas (i.e., las que mayormente acarrearán las hormigas) es baja al comienzo de la temporada, al no coincidir el momento de dispersión primaria de varias especies. En numerosos estudios se ha observado una mayor selectividad de las hormigas al aumentar la abundancia de los ítems preferidos (Whiford 1978, Mehlhop y Scott 1983, Crist y MacMahon 1992, Wilby y Shachak 2000) y una mayor amplitud en la dieta durante los períodos de escasez de los mismos (Tevis 1958, Mehlhop y Scott 1983, Wilby y Shachak 2000).

Capítulo 3

Este estudio muestra que la dieta de las tres especies se encuentra asociada a la abundancia de los recursos. Si bien las tres especies consumen mayormente semillas de gramíneas, las cuales en general son producidas aún durante sequías severas (Kemp 1989), el período de actividad de las hormigas coincide con algunas ocasiones en las que la producción de semillas nuevas es aún escasa. La flexibilidad observada en la dieta de *P. pronotalis* y *P. rastratus* podría permitirles a estas hormigas mantener sus niveles de actividad (e.g., reproducción, mantenimiento y alimentación de las crías) durante estos períodos. Las semillas almacenadas en los granarios podrían funcionar como "amortiguadores" durante estas épocas para especies menos flexibles como *P. inermis* (Reyes-López y Fernández-Haeger 2002), aunque se desconoce la abundancia de semillas en los mismos y si se conservan entre temporadas. El estudio conjunto de la dinámica temporal de la dieta y del recurso permitió establecer la importancia de los efectos del recurso sobre los consumidores (i.e., efectos "desde abajo") en este sistema. Si la dieta no presentara cierto grado de flexibilidad ante un recurso que varía temporalmente, el potencial efecto del consumo de las hormigas sobre las reservas de semillas sería mayor en los momentos en que las especies preferidas son escasas (Crist y MacMahon 1992). Sin embargo, los resultados aquí presentados estarían indicando que el comportamiento flexible de las hormigas podría mitigar los efectos esperados durante los períodos de baja abundancia de recursos.

CAPITULO 4

PREFERENCIAS DE *POGONOMYRMEX* *RASTRATUS*, *P. PRONOTALIS* Y *P. INERMIS* POR SEMILLAS DE DISTINTAS ESPECIES

Resumen- La dieta de un consumidor es el resultado de la interacción entre sus preferencias y restricciones impuestas por el ambiente. En el desierto del Monte la dieta de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* está constituida principalmente por semillas de gramíneas. El objetivo de este trabajo es determinar las preferencias de estas especies por semillas para conocer en qué grado la dieta de estas hormigas refleja las preferencias y/o restricciones ambientales en condiciones naturales. Se realizaron experimentos de oferta de semillas con un diseño de comparaciones de a pares en cinco colonias de cada especie a lo largo de dos temporadas de actividad. Las tres especies mostraron marcadas preferencias por las semillas de gramíneas ofrecidas (*Aristida* spp., *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*), las cuales fueron preferidas por igual, a excepción *Setaria leucopila* que ocupó el tercer lugar en las preferencias de *P. inermis*. Las otras especies ofrecidas, dos dicotiledóneas herbáceas (*Parthenium hysterophorus* y *Chenopodium papulosum*) y un arbusto (*Larrea divaricata*), resultaron muy poco preferidas. En general, los resultados muestran que la dieta está determinada por las preferencias aunque se detectaron algunas discrepancias: *Setaria leucopila* fue altamente preferida pero estuvo muy poco representada en la dieta y *Larrea divaricata* y *Parthenium hysterophorus* estuvieron altamente representadas en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* en algunas ocasiones a pesar de ser poco preferidas. Si bien el potencial efecto de los consumidores sobre los recursos (efecto “desde arriba”) está dado, en definitiva, por la dieta, el conocimiento de que ésta es una expresión de las preferencias permite hacer predicciones fuertes acerca de qué semillas se verán más afectadas por el consumo si es que éste es importante.

Introducción

La dieta de un animal es el resultado de la interacción entre sus preferencias y una serie de restricciones impuestas por el ambiente. Las preferencias dependen de las características físicas y químicas de los alimentos, de los requerimientos energéticos y nutricionales y de las características propias de los consumidores (e.g., morfología, fisiología, comportamiento). Las preferencias de algunos animales (e.g., los carnívoros) se basan exclusivamente en el valor energético de los alimentos, resultando más preferidos aquellos que proveen más energía (Davies 1977, Elner y Hughes 1978). Otros animales muestran preferencias por ítems que contribuyan a una dieta mixta y balanceada en cuanto a su contenido de nutrientes (Crawley 1983). Algunos alimentos pueden ser evitados sistemáticamente por poseer altas concentraciones de sustancias tóxicas, muy difíciles de digerir y metabolizar (Crawley 1983), o bien por presentar impedimentos físicos para su consumo, como espinas o pelos urticantes (Begon et al. 1996). En el caso de los animales que deben transportar el alimento a un sitio central (i.e., los forrajeros de sitio central), el tamaño de los ítems también es importante en la determinación de las preferencias, ya que los costos de transporte pueden resultar muy altos cuando los alimentos sobrepasan un determinado tamaño (Orians y Pearson 1979, Stephens y Krebs 1986).

Las preferencias pueden no manifestarse en la dieta porque el ambiente normalmente impone restricciones relacionadas con la disponibilidad y la distribución espacial del alimento. Cuando los alimentos preferidos presentan una baja disponibilidad, es probable que la dieta refleje las restricciones ambientales más que las preferencias, simplemente por la dificultad de los animales para hallar sus alimentos preferidos.

Capítulo 4

Contrariamente, si los alimentos preferidos presentan una alta disponibilidad en el ambiente (i.e., si las restricciones del ambiente son despreciables), la dieta reflejará las preferencias (Horton 1964, Crawley 1983). A disponibilidades intermedias, con distintas abundancias relativas de alimentos preferidos y evitados, es muy difícil establecer si la ausencia de un alimento en la dieta se debe a su baja disponibilidad o a que es poco preferido (Crawley 1983). En cualquier estudio de dieta llevado a cabo en el campo, los efectos de la disponibilidad y de las preferencias se encuentran entrelazados, por lo que es complejo desentrañar cuál de ellos tiene mayor influencia. Por lo tanto, la medición de las preferencias queda restringida a situaciones experimentales en las que la oferta de recursos es controlada. Se supone que ante una oferta equivalente de diferentes tipos de alimentos la dieta de los organismos será el reflejo de las preferencias, ya que las restricciones ambientales estarán controladas (Johnson 1980).

La mayor parte de los estudios experimentales para determinar preferencias de hormigas granívoras por semillas nativas han mostrado que las hormigas presentan marcadas preferencias por semillas de determinadas especies cuya identidad varía dependiendo del sistema de estudio y del subgrupo de semillas ofrecidas (Kelrick et al. 1986, Gross et al. 1991, Crist y MacMahon 1992, Reyes-López y Fernández-Haeger 2002). En general, las semillas de gramíneas se encuentran entre las más preferidas, aunque eventualmente también lo son semillas de otras familias (*Purshia tridentata*, Rosaceae, Kelrick et al. 1986; *Trifolium subterranea*, Leguminosae, Reyes-López y Fernández-Haeger 2002). En ocasiones, algunas especies de gramíneas son evitadas (*Bromus tectorum*, Kelrick et al. 1986, Crist y MacMahon 1992).

Capítulo 4

En el desierto del Monte la dieta de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* consiste principalmente de semillas de gramíneas (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006, Capítulo 3), aunque presenta variaciones temporales asociadas a la abundancia de estas semillas en el ambiente (Capítulo 3). No se sabe en qué grado la dieta de estas hormigas refleja las preferencias o restricciones ambientales. El objetivo de este trabajo es determinar experimentalmente las preferencias de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* por semillas de distintas especies nativas en el desierto del Monte. La hipótesis que se pondrá a prueba es que las tres especies presentan preferencias por semillas de gramíneas, siendo la dieta un reflejo de las mismas.

Métodos

Diseño de muestreo

Para estudiar las preferencias de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* por semillas de distintas especies de plantas se realizaron experimentos de oferta con un diseño de comparaciones de a pares. Este tipo de diseño se basa en la comparación de varios elementos, un par por vez, por un juez o jueces, respecto a un aspecto específico. El objetivo principal es determinar si las comparaciones pueden combinarse en un ranking consistente de elementos (David 1988, de Vries 1998). En este trabajo, los elementos que se compararon fueron las semillas de distintas especies, los jueces fueron las obreras que evaluaron la oferta y el aspecto evaluado fue la preferencia alimentaria de las colonias de cada especie. Se ofrecieron pares de semillas (cada una de una especie diferente) en cada colonia y se consideró que cuando una hormiga removía en primer término una de las semillas ofrecidas y la transportaba al nido, la misma era preferida

Capítulo 4

sobre la otra ofrecida simultáneamente y, por lo tanto, la especie removida resultaba “ganadora” mientras que la remanente resultaba “perdedora” en esa comparación.

Los experimentos de preferencia se realizaron en cinco colonias de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* a lo largo de dos temporadas de actividad (octubre-abril de 2002-03 y 2003-04). Las colonias estudiadas en cada ocasión correspondieron a aquellas que presentaban altos niveles de actividad y que respondían a la oferta experimental de semillas. Así, dos colonias de *P. pronotalis* (PP1 y PP2) y una de *P. inermis* (PI1) fueron estudiadas en febrero de 2003, una de *P. pronotalis* (PP3) y una de *P. inermis* (PI11) en abril de 2003, dos de *P. rastratus* en diciembre de 2003 (PR408 y PR543), tres de *P. rastratus* (PR342, PR355 y PR708), dos de *P. pronotalis* (PP12 y PP167) y dos de *P. inermis* (PI355 y PI482) en enero de 2004, y una de *P. inermis* en febrero de 2004 (PI362). En cada colonia se ofrecieron semillas de cinco o seis especies en todas las combinaciones posibles de dos semillas de distintas especies (i.e., 15 combinaciones para 6 especies y 10 combinaciones para 5 especies). Se intentó realizar 5 ensayos por combinación totalizando 75 o 50 ensayos por colonia (i.e., 15 combinaciones x 5 ensayos y 10 combinaciones x 5 ensayos, para seis y cinco especies, respectivamente). Sin embargo, para algunas combinaciones particulares de especies el nivel de respuesta de las hormigas fue muy bajo, pudiéndose realizar un menor número de ensayos o un único ensayo, en el que ninguna especie era removida, y que fue considerado un “empate”. Las distintas combinaciones fueron ofrecidas en un orden aleatorio y los cinco ensayos correspondientes a cada combinación fueron realizados en forma consecutiva. Las semillas fueron colocadas directamente sobre el suelo, a menos de 10 cm de la entrada del nido y separadas entre sí por menos de 1 cm, para facilitar la detección y evaluación conjunta de ambas por parte de las obreras (Figura 4.1). En cada

Capítulo 4

ensayo se registró la semilla removida y llevada al nido en primer término. Los experimentos fueron realizados durante las horas de máxima actividad forrajera (Pol y Lopez de Casenave 2004) y, dependiendo de los niveles de actividad de cada colonia, fueron completados en el transcurso de una o varias jornadas. En el último caso, los ensayos de días subsiguientes incluían tanto combinaciones de especies aún no ofrecidas como repeticiones de pares de especies ya ofrecidos.

Las seis especies utilizadas en los experimentos fueron especies nativas, elegidas por representar una variedad de tamaños y morfologías, por pertenecer a varias familias y por haber presentado distintas proporciones en la dieta de las hormigas (Capítulo 3). Tres de las especies ofrecidas fueron gramíneas (*Aristida* spp., *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*, Gramineae), dos dicotiledóneas herbáceas (*Chenopodium papulosum* y *Parthenium hysterophorus*, Chenopodiaceae y Compositae, respectivamente) y la otra un arbusto (*Larrea divaricata*, Zygophyllaceae) (Figura 4.2). Las semillas ofrecidas fueron colectadas en el área de estudio durante la temporada previa a la realización de los experimentos, cuando se encontraban maduras. Se las colocó en bolsas de papel que luego fueron guardadas en bolsas plásticas selladas, con sílica gel en su interior. Las mismas se mantuvieron en heladera hasta su inspección bajo lupa. Durante la inspección se seleccionaron las que se encontraban en buen estado (i.e., aquellas que no colapsaban al ser presionadas con las pinzas y que no presentaban signos de infección por hongos) y maduras (a juzgar por su coloración y tamaño). En todo momento se evitó el contacto directo con las semillas, las cuales fueron manipuladas exclusivamente con pinzas y en cajas de Petri. Las semillas fueron ofrecidas en la forma en la que normalmente se las encuentra en el banco de suelo, es decir, simulando la situación natural de una hormiga que encuentra una semilla en el campo. Por lo tanto, las semillas de gramíneas fueron

Capítulo 4

ofrecidas con las glumas y glumelas, *Chenopodium papulosum* sin el cáliz o el pericarpio membranáceo, *Parthenium hysterophorus* con los restos de flores y *Larrea divaricata* con el mericarpo piloso (Figura 4.2). En las colonias de *P. rastratus* la semilla de *Larrea divaricata* fue ofrecida sin el mericarpo piloso; los resultados no son analizados aquí para no introducir un potencial factor distinto en el análisis.



Figura 4.1. Obrera de *P. inermis* manipulando una semilla de *Aristida* spp. durante un experimento de oferta de a pares en el que se ofreció simultáneamente una espiguilla de *Pappophorum* spp. (derecha).

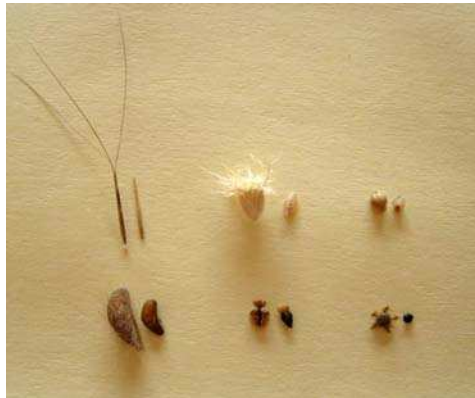


Figura 4.2. Semillas ofrecidas en los experimentos de oferta de a pares. De izquierda a derecha, arriba: *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila*; de izquierda a derecha, abajo: *Larrea divaricata*, *Parthenium hysterophorus* y *Chenopodium papulosum*. Para cada especie se muestra la semilla con sus estructuras accesorias (izquierda) y sin ellas (derecha).

Capítulo 4

Análisis de datos

Para ordenar a las semillas de las distintas especies en función de las preferencias de las hormigas, así como para adjudicarle a cada una un valor que represente la magnitud en la que fue preferida por sobre las demás, los resultados de los experimentos de preferencia fueron analizados usando matrices de comparaciones de a pares (Appleby 1983, Boyd y Silk 1983). Las mismas son matrices de doble entrada de dimensión $N \times N$, siendo N el número de elementos comparados, en este caso, las semillas de distintas especies. Cada celda ij representa una díada (i.e., un par de especies) y su valor es el número de veces en que la especie i (fila) fue preferida por una obrera en el conjunto de ensayos en los que fue ofrecida con la especie j (columna). En las combinaciones en las que se pudo realizar un único ensayo en el cual ninguna semilla fue removida, el valor asignado a cada especie fue de 0.5, puesto que se lo consideró un empate basado en un único ensayo.

Existen varias técnicas para ordenar jerárquicamente los elementos en un diseño de comparaciones de a pares (David 1988), las cuales no están exentas de supuestos y restricciones que normalmente se cumplen con un diseño experimental adecuado. Estas técnicas requieren que las comparaciones que se replican para un mismo par de elementos sean independientes (David 1988). En los experimentos de este trabajo, esto se puede lograr controlando que las obreras participantes en cada ensayo sean diferentes o bien logrando que la memoria previa no afecte el resultado de los experimentos. Si bien en el diseño de este estudio las obreras que removían semillas no fueron marcadas, en la mayoría de los casos se puede suponer que los individuos participantes en cada ensayo eran distintos. Por un lado, porque en las colonias más activas varias obreras

Capítulo 4

evaluaban la oferta simultáneamente y muchas veces los ensayos sucesivos eran repetidos y completados cuando la obrera del ensayo anterior aún estaba retornando a la colonia. Por otro lado, porque en las colonias con menores niveles de actividad los experimentos se llevaron a cabo en diferentes horarios o días. Por lo tanto, si bien no se puede asegurar que las obreras participantes en los ensayos hayan sido efectivamente individuos diferentes cada vez, existen altas probabilidades de que así haya ocurrido. Otro requisito deseable de las técnicas de análisis de comparaciones de a pares es que el número de comparaciones sea el mismo para cada par de elementos, ya que cuanto más difiere, los resultados obtenidos van a estar más sesgados hacia los pares de elementos que más se hayan comparado (de Vries 1998, de Vries et al. 2006). Si bien en este estudio se intentaron realizar cinco ensayos para todas las combinaciones de especies, en algunos casos los mismos no pudieron ser completados por el bajo nivel de respuesta de las hormigas. Debido a esto, se eligió un índice de preferencia que disminuye los sesgos originados por comparaciones desbalanceadas.

Para poder ordenar a las especies según la magnitud en la que son preferidas, las preferencias deben representar una jerarquía, porque si no el orden asignado carecería de sentido (Boyd y Silk 1983). Cuando todos los elementos pueden ordenarse siguiendo un estricto orden de jerarquías se dice que la misma es lineal. Una jerarquía lineal perfecta requiere que todas las relaciones triádicas (i.e., entre tres elementos) posibles sean transitivas (no circulares), es decir, que si la semilla A es preferida sobre la B y la B es preferida sobre la C entonces A es preferida sobre la C. Además, para que la linealidad sea perfecta todas las relaciones diádicas deben ser asimétricas, es decir, debe existir una semilla “ganadora” y otra “perdedora” para cada par (Boyd y Silk 1983). Se han desarrollado varios índices que permiten medir la linealidad de las jerarquías, los

Capítulo 4

cuales se basan en una matriz binaria. En este trabajo, para construir una matriz binaria, se le asignó un valor de 1 a cualquier celda ij en la que la especie i fue removida más veces que j al ser ofrecidas i y j conjuntamente y, a la inversa, se le asignó el valor de 0 a la celda ji correspondiente. Todos los empates fueron reemplazados por un valor de 0.5 (de Vries 1995). Se calculó el valor del índice K de Kendall para N par (Kendall 1962) para cada una de estas matrices. Este índice es recomendado para los casos en los que todas las relaciones entre dos elementos son conocidas pero existen empates (de Vries 1995). El índice K es:

$$K = 1 - \frac{d}{maxd},$$

siendo d el número de tríadas circulares, que se calcula como:

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - 1/2 \sum (Si)^2,$$

donde N es el número especies que se comparan y Si es la suma de los valores de la fila de la matriz binaria para el elemento i , mientras que $maxd$ es el máximo número de tríadas circulares posibles en una matriz de $N \times N$:

$$maxd = \frac{1}{24}(N^3 - 4N).$$

El valor del índice K varía entre 0 y 1, indicando el 1 una linealidad perfecta. Appleby (1983) desarrolló una prueba estadística, basada en una propuesta por Kendall (1962), para asignar una probabilidad al grado de linealidad observado. Esta prueba se basa en calcular la probabilidad de obtener un d menor al observado (Appleby 1983). En las matrices pequeñas (a partir de 5 elementos) ningún orden jerárquico posible puede tener una linealidad estadísticamente significativa ya que, dado este bajo N , la probabilidad de que la jerarquía lineal ocurra al azar es siempre mayor a 5% (Appleby 1983). Entonces, en este trabajo, solamente se puso a prueba la linealidad en las matrices de 6×6 . A

Capítulo 4

pesar de esta restricción, puesto que los experimentos fueron replicados en 5 colonias de cada especie, de encontrarse jerarquías similares y consistentes entre las colonias, esto se consideró una prueba más de que las jerarquías halladas no son producto del azar.

Una vez que se determinó que las preferencias siguen una jerarquía lineal, el orden de las especies puede derivarse directamente de la matriz original, para lo cual se deben acomodar los elementos de manera tal de evitar la mayor cantidad de valores diferentes a cero bajo la diagonal. Así, el elemento de mayor jerarquía ocupará la primera fila de la matriz, siendo el último el menos preferido. A pesar de su sencillez, la escala ordinal obtenida de esta manera no refleja completamente la información que se encuentra en las matrices; particularmente, no mide cuán fuerte es la diferencia en las preferencias entre dos especies con respecto a otras dos (Boyd y Silk 1983). La relación entre un par de semillas puede ser más ambigua que la relación entre otros pares. Por ejemplo, si la semilla A es preferida 5 veces de 5 sobre la B pero la B solo es preferida 3 veces de 5 sobre la C, se podría decir que A es más preferida sobre B que lo que es B sobre C. Solamente los índices cardinales pueden medir la magnitud de la diferencia entre dos elementos en un ranking. El índice cardinal que se usó en este trabajo fue el índice de David (“David score”; David 1987, 1988) normalizado y corregido por azar (de Vries 1998, de Vries et al. 2006). Este índice está basado en una suma pesada y no pesada de las proporciones diádicas de ensayos “ganados”, combinadas con una suma pesada y no pesada de la proporción diádica de los ensayos “perdidos”. Según de Vries et al. (2006), una de las ventajas de este índice es que tiene en cuenta la importancia relativa de cada elemento: si una semilla es removida ante otra de mayor preferencia, entonces pesa más que si es removida ante una semilla de menor jerarquía en el ranking. Gammell et al.

Capítulo 4

(2003) mostraron que este índice es el que mejor refleja el éxito individual de cada uno de los elementos en comparaciones de a pares. El índice para una especie i es:

$$DS = w + w2 - l - l2 ,$$

donde w representa la suma de las proporciones de ensayos en los que i fue preferida sobre las otras especies (P_{ij}):

$$w = \sum P_{ij}, (j = 1, \dots, N, i \neq j), \text{ y}$$

$$P_{ij} = \frac{s_{ij}}{n_{ij}},$$

siendo s_{ij} el número de veces que i fue preferida sobre j y n_{ij} el número de ensayos en los que i y j fueron ofrecidas juntas. En el índice DS , $w2$ representa la suma de los valores de w de las especies con las cuales i fue ofrecida (w_j), pesados por su correspondiente P_{ij} :

$$w2 = \sum w_j \cdot P_{ij}, (j = 1, \dots, N, i \neq j),$$

l representa la suma de la proporción de éxitos de una especie j sobre i (P_{ji}):

$$l = \sum P_{ji}, (j = 1, \dots, N, i \neq j),$$

$$P_{ji} = 1 - P_{ij},$$

y $l2$ representa la suma de los valores de l de las especies con las cuales i fue ofrecida (l_j), pesados por su correspondiente P_{ji} :

$$l2 = \sum l_j \cdot P_{ji}, (j = 1, \dots, N, i \neq j).$$

de Vries et al. (2006) desarrollaron una forma de normalizar el índice de David de manera que los valores estén comprendidos entre 0 y $N-1$.

Capítulo 4

$$NormDS = \{DS + MaxDS(N)\} / N = \{DS + N(N - 1) / 2\} / N ,$$

donde $MaxDs$ es el máximo índice de David que podría obtener una especie en un grupo de N especies.

Los valores P_{ij} de las proporciones diádicas pueden no ser del todo adecuados cuando el número de ensayos varía mucho entre díadas. Por ejemplo, P_{ij} tomará un valor de 1 tanto si la semilla i es preferida sobre la j en 2 de 2 ensayos como si i es preferida sobre j en 10 de 10 ensayos. de Vries (1998) introdujo un índice diádico d_{ij} en el que la proporción observada de ensayos “ganados” (P_{ij}) es corregida por la probabilidad de que ese resultado sea producto del azar. de Vries et al. (2006) propusieron calcular dicha probabilidad sobre la base de una distribución uniforme, en la cual dado un número determinado de comparaciones (n_{ij}), por azar, cualquier división de las mismas en “ganancias” o “pérdidas” es igualmente probable. Esta corrección, también llamada corrección por azar, se define de la siguiente forma:

$$d_{ij} = \text{prop. observada} - \{(\text{prop. observada} - \text{prop. esperada}) \cdot Pb[\text{prop. observada}]\},$$

es decir,

$$d_{ij} = P_{ij} - \{(P_{ij} - 0.5) \cdot Pb[P_{ij}]\},$$

donde

$$Pb[P_{ij}] = \frac{1}{n_{ij} + 1} .$$

Finalmente, se calculó la proporción de ensayos en los cuales las semillas de gramíneas eran removidas en primer término cuando eran ofrecidas junto a semillas de no gramíneas. Puesto que la Prueba de Heterogeneidad de Chi-cuadrado (Zar 1996) indicó que las colonias de las tres especies son homogéneas para esa variable (*P. rastratus*:

Capítulo 4

$X^2_4=0.90$, $p=0.76$; *P. pronotalis*: $X^2_4=0.11$, $p=0.99$; *P. inermis*: $X^2_4=1.69$, $p=0.21$), se realizó una Prueba de Chi-cuadrado de una vía por especie combinando los datos de todas las colonias, para establecer si las semillas eran removidas en primer término en iguales proporciones independientemente de su clase (gramínea o no gramínea). En todos los casos se aplicó la corrección por continuidad de Yates (Zar 1996).

Resultados

P. rastratus, *P. pronotalis* y *P. inermis* presentaron una jerarquía lineal en sus preferencias por distintas semillas (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3). Los valores del índice de linealidad de Kendall fueron muy altos en todas las colonias y en los casos en los que se pudo evaluar su significación estadística (en las matrices de 6 x 6, ver Métodos), la mayoría de las colonias presentaron valores significativos o marginalmente significativos (i.e., $p < 0.05$ o $p = 0.051$, Tablas 4.2 y 4.3). Las excepciones fueron las colonias PP1, PP2 (Tabla 4.2) y PI355 (Tabla 4.3). Tanto PP1 como PP2 presentaron cuatro empates (el mayor número de empates registrado de todas las colonias estudiadas), la mayoría de los cuales ocurrió entre pares de especies que, en general, fueron poco preferidas (ver más abajo). Por su parte, en la colonia PI355 se registró el único caso de intransitividad, donde *Aristida* spp. fue preferida sobre *Pappophorum* spp. y ésta sobre *Setaria leucopila*, pero esta última fue preferida sobre *Aristida* spp. Sin embargo, en cada una de estas combinaciones, la especie preferida fue removida tan solo en 3 de los 5 ensayos. En las colonias en las que no se pudo estudiar la significación estadística de los valores del índice de linealidad de Kendall (todas las colonias de *P. rastratus*, Tabla 4.1; las colonias PP3 y PI11, Tablas 4.2 y 4.3, respectivamente), estos fueron relativamente altos (entre 0.85 y 1) y, en el caso de las

Capítulo 4

colonias de *P. pronotalis* y *P. inermis*, los patrones de preferencia fueron similares a los de las otras colonias de la misma especie cuya linealidad resultó significativa. A partir de las matrices se observa que las tres especies coincidieron en las semillas más preferidas, que fueron *Aristida* spp., *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila* (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3).

De acuerdo al índice de preferencia cardinal (i.e., el índice de David normalizado y corregido por azar), en 14 de las 15 colonias estudiadas las tres especies más preferidas fueron *Aristida* spp., *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*, cuyo orden relativo varió, excepto para *P. inermis*, para la cual *Setaria leucopila* ocupó casi siempre la tercera posición (Figura 4.3). *Chenopodium papulosum*, *Parthenium hysterophorus* y *Larrea divaricata* tuvieron valores del índice muy inferiores a los de las gramíneas y similares entre sí (Figura 4.3).

Cuando se analizaron únicamente los ensayos en los que semillas de gramíneas fueron ofrecidas junto con semillas de no gramíneas, se observó que las semillas de gramíneas fueron removidas primero en una proporción muy alta, estadísticamente mayor que para las semillas de no gramíneas ($p < 0.001$ para cada especie, Prueba de Chi-cuadrado de una vía; Tabla 4.4).

Discusión

Pogonomyrmex rastratus, *P. pronotalis* y *P. inermis* presentaron una jerarquía de preferencias bien definida para las semillas de las seis especies nativas ofrecidas experimentalmente. Las semillas de las tres gramíneas (*Aristida* spp., *Pappophorum*

PR342	Pa	Se	Ar	Pr	Ch	
Pa	-	4	5	5	3	d=0
Se	1	-	3	5	5	K=1
Ar	0	2	-	5	5	
Pr	0	0	0	-	1	
Ch	0	0	0	0	-	

PR355	Se	Pa	Ar	Ch	Pr	
Se	-	4	3	5	5	d=0.25
Pa	1	-	4	5	5	K=0.95
Ar	2	1	-	3	5	
Ch	0	0	2	-	0.5	
Pr	0	0	0	0.5	-	

PR408	Ar	Pa	Se	Pr	Ch	
Ar	-	3	5	5	5	d=0.25
Pa	2	-	4	5	5	K=0.95
Se	0	1	-	0.5	1	
Pr	0	0	0.5	-	1	
Ch	0	0	0	0	-	

PR543	Pa	Ar	Se	Pr	Ch	
Pa	-	5	4	5	5	d=0.25
Ar	0	-	4	5	4	K=0.95
Se	1	0	-	3	1	
Pr	0	0	0	-	0.5	
Ch	0	1	0	0.5	-	

PR708	Ar	Pa	Se	Pr	Ch	
Ar	-	3	4	4	5	d=0.25
Pa	2	-	4	4	3	K=0.95
Se	1	1	-	4	4	
Pr	0	1	0	-	0.5	
Ch	0	0	1	0.5	-	

Tabla 4.1. Matrices de preferencias para las cinco colonias de *P. rastratus* estudiadas. Cada celda indica el número de ensayos de oferta en los que una semilla de la especie correspondiente a la fila fue removida primero al ser ofrecida junto con una semilla de la especie correspondiente a la columna. Se indican también el número de tríadas circulares (d) y el valor del índice de Kendall (K). Ar: *Aristida* spp.; Pa: *Pappophorum* spp.; Se: *Setaria leucopila*; Pr: *Parthenium hysterophorus*; La: *Larrea divaricata*; Ch: *Chenopodium papulosum*.

PP1	Ar	Se	Pa	La	Par	Ch	
Ar	-	4	4	5	5	5	d=1.75
Se	1	-	4	5	5	1	K=0.80
Pa	0	1	-	1	5	5	0.051<p<0.120
La	0	0	1	-	0.5	0.5	
Par	0	0	0	0.5	-	0.5	
Ch	0	0	0	0.5	0.5	-	

PP2	Ar	Se	Pa	Ch	La	Pr	
Ar	-	5	5	5	5	4	d=2.25
Se	0	-	2	0.5	1	4	K=0.74
Pa	0	0	-	4	5	3	p>0.120
Ch	0	0.5	0	-	0.5	0.5	
La	0	0	0	0.5	-	0.5	
Pr	0	0	0	0.5	0.5	-	

PP12	Se	Pa	Ar	La	Pr	Ch	
Se	-	3	4	5	5	5	d=1
Pa	2	-	5	5	5	5	K=0.89
Ar	0	0	-	3	4	5	p=0.051
La	0	0	1	-	0.5	0.5	
Pr	0	0	0	0.5	-	1	
Ch	0	0	0	0.5	1	-	

PP167	Se	Pa	Ar	Pr	La	Ch	
Se	-	3	3	5	5	5	d=0.25
Pa	2	-	5	5	5	5	K=0.97
Ar	1	0	-	4	3	5	0.022<p<0.051
Pr	0	0	0	-	1	3	
La	0	0	0	0	-	0.5	
Ch	0	0	0	1	0.5	-	

PP3	Ar	Pa	Se	Pr	Ch	
Ar	-	4	4	5	5	d=0.75
Pa	1	-	5	5	5	K=0.85
Se	1	0	-	0.5	5	
Pr	0	0	0.5	-	0.5	
Ch	0	0	0	0.5	-	

Tabla 4.2. Matrices de preferencias para las cinco colonias de *P. pronotalis* estudiadas. Cada celda indica el número de ensayos de oferta en los que una semilla de la especie correspondiente a la fila fue removida primero al ser ofrecida junto con una semilla de la especie correspondiente a la columna. Se indican también el número de tríadas circulares (d), el valor del índice de Kendall (K) y la probabilidad de que la linealidad observada sea producto del azar (p). Referencias en Tabla 4.1.

PI1	Pa	Ar	Se	La	Pr	Ch
Pa	-	5	5	5	5	4
Ar	0	-	3	4	4	5
Se	0	2	-	2	4	1
La	0	1	0	-	0.5	0.5
Pr	0	1	1	0.5	-	0.5
Ch	0	0	0	0.5	0.5	-

d=1
K=0.89
p=0.051

PI355	Ar	Pa	Se	Pr	Ch	La
Ar	-	3	2	5	5	5
Pa	2	-	3	5	5	5
Se	3	2	-	2	5	5
Pr	0	0	1	-	0.5	0.5
Ch	0	0	0	0.5	-	0.5
La	0	0	0	0.5	0.5	-

d=2
K=0.77
p=0.120

PI 362	Ar	Pa	Pr	Se	Ch	La
Ar	-	5	5	4	5	5
Pa	0	-	5	4	5	5
Pr	0	0	-	5	3	5
Se	1	1	0	-	3	0.5
Ch	0	0	0	0	-	0.5
La	0	0	0	0.5	0.5	-

d=0.75
K=0.91
0.022<p<0.051

PI482	Ar	Pa	Se	Pr	Ch	La
Ar	-	5	4	5	5	5
Pa	0	-	4	5	5	5
Se	1	1	-	4	5	5
Pr	0	0	1	-	0.5	0.5
Ch	0	0	0	0.5	-	0.5
La	0	0	0	0.5	0.5	-

d=1
K=0.89
p=0.051

PI11	Ar	Pa	Se	Pr	Ch
Ar	-	4	5	5	5
Pa	1	-	5	5	3
Se	0	0	-	0.5	0.5
Pr	0	0	0.5	-	0.5
Ch	0	0	0.5	0.5	-

d=0.75
K=0.85

Tabla 4.3. Matrices de preferencias para las cinco colonias de *P. inermis* estudiadas. Cada celda indica el número de ensayos de oferta en los que una semilla de la especie correspondiente a la fila fue removida primero al ser ofrecida junto con una semilla de la especie correspondiente a la columna. Se indican también el número de tríadas circulares (d), el valor del índice de Kendall (K) y la probabilidad de que la linealidad observada sea producto al azar (p). Referencias en Tabla 4.1.

	% semillas de gramíneas		
	removidas primero	N	p
<i>P. rastratus</i>	96.1	121	<0.0001
<i>P. pronotalis</i>	98.9	179	<0.0001
<i>P. inermis</i>	94.8	191	<0.0001

Tabla 4.4. Porcentaje de ensayos en los cuales las semillas de gramíneas (*Aristida* spp., *Pappophorum* spp. y *Setaria leucopila*) fueron removidas en primer término cuando eran ofrecidas junto a semillas de no gramíneas (*Parthenium hysterophorus*, *Larrea divaricata*, *Chenopodium papulosum*) en cinco colonias de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis*. Se muestra la significación estadística obtenida con la Prueba de Chi-cuadrado de una vía (gl=1).

spp. y *Setaria leucopila*) fueron altamente preferidas en todas las colonias, mientras que las semillas de no gramíneas (*Parthenium hysterophorus*, *Chenopodium papulosum* y *Larrea divaricata*) fueron muy poco preferidas. Dentro del grupo de las gramíneas, no se registró una jerarquía entre las especies, con la excepción de *Setaria leucopila* que presentó una menor preferencia en las colonias de *P. inermis*. Dentro del grupo de las no gramíneas, las tres especies presentaron preferencias muy bajas y similares, sin observarse que ninguna prevaleciera sobre las demás. Adicionalmente, en casi todos los ensayos en los que se ofreció una semilla de gramínea junto con una no gramínea, la primera fue la removida en primer término, mientras que cuando se ofrecieron dos especies de no gramíneas, en un gran número de casos no ocurrió remoción alguna. Estos resultados coinciden con lo hallado en otras especies de hormigas granívoras, las cuales ante una oferta equivalente de semillas prefirieron algunas especies por sobre las demás y, en muchos de los casos, semillas de gramíneas (Kelrick et al. 1986, Gross et al. 1991, Crist y MacMahon 1992, Reyes-López y Fernández-Haeger 2002).

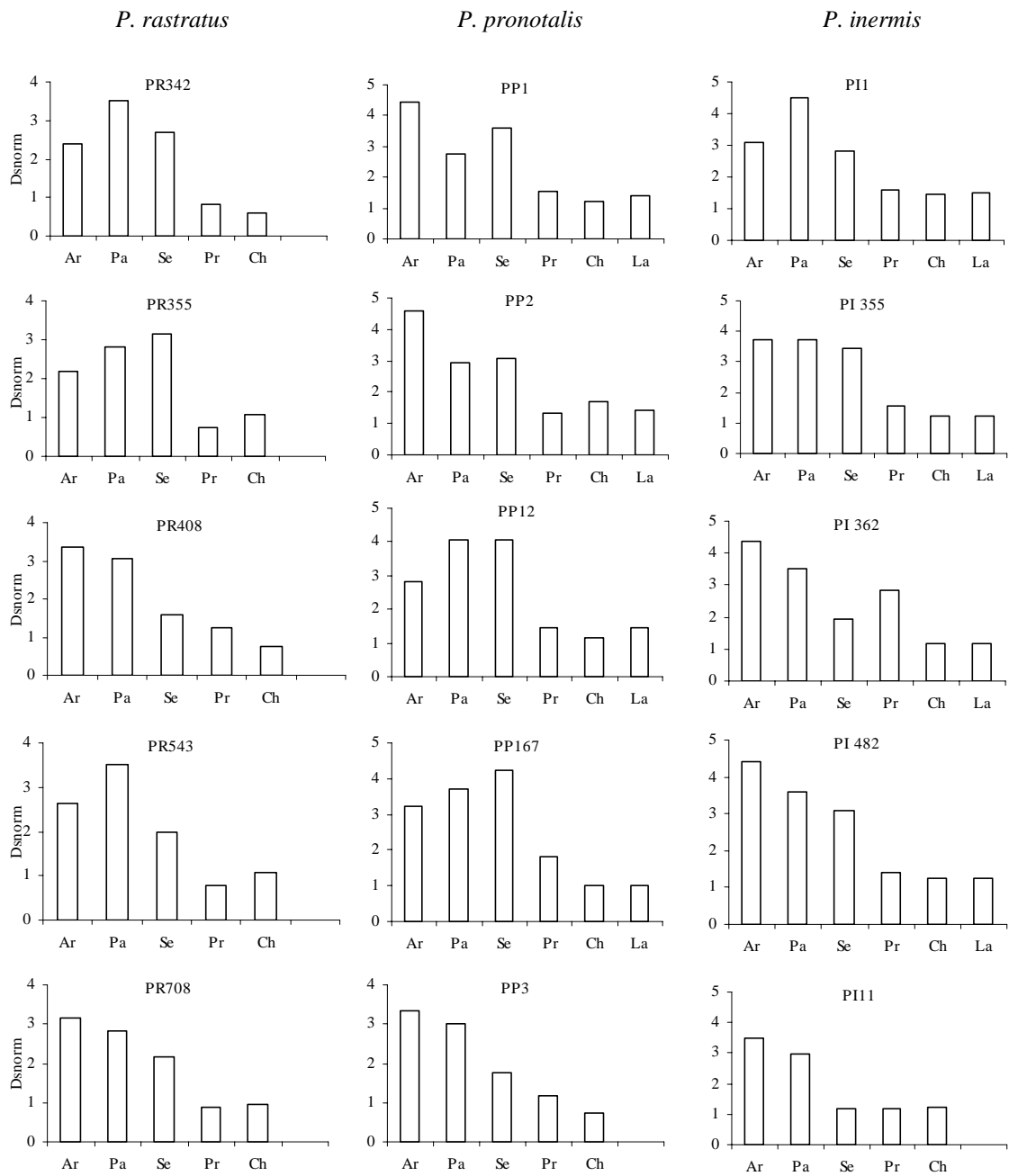


Figura 4.3. Preferencias de *P. rastratus*, *P. inermis* y *P. pronotalis* por semillas de *Aristida* spp. (Ar), *Pappophorum* spp. (Pa), *Setaria leucopila* (Se), *Parthenium hysterophorus* (Pr), *Chenopodium papulosum* (Ch) y *Larrea divaricata* (La) estimadas mediante el índice de David normalizado y corregido por azar (Dsnorm) a partir de los resultados de los experimentos de oferta de a pares.

Capítulo 4

Las preferencias de las hormigas pueden presentar variaciones temporales asociadas a distintos factores. El grado de saturación de la colonia es uno de ellos, como ha sido observado en *Messor barbarus*, para quien las preferencias fueron más marcadas cuando la abundancia de semillas almacenadas en los granarios era menor (Reyes-López y Fernández-Haeger 2002). El momento del ciclo de vida de la colonia (i.e., crecimiento o reproducción) también puede influir en las preferencias. Judd (2005) observó que colonias de *Pheidole ceres* preferían alimentos con mayor concentración de proteínas que de carbohidratos en los períodos en los que albergaban un mayor número de larvas. En este trabajo se encontró que las preferencias de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* fueron muy similares entre colonias aún cuando las mismas fueron muestreadas en diferentes ocasiones y temporadas, cuando seguramente tanto el grado de saturación de los granarios como el momento del ciclo de vida eran diferentes. Estos resultados indican que las preferencias de estas especies son muy marcadas y poco variables temporalmente.

Las preferencias halladas coinciden, en términos generales, con la composición de la dieta de estas especies. El orden de importancia decreciente en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* de las seis especies de semillas fue, aproximadamente: *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Parthenium hysterophorus*, *Setaria leucopila*, *Larrea divaricata* y *Chenopodium papulosum*. Para *P. inermis* el orden fue un poco diferente: *Pappophorum* spp., *Aristida* spp., *Setaria leucopila*, *Parthenium hysterophorus*, *Larrea divaricata* y *Chenopodium papulosum* (Capítulo 3). Las semillas más representadas en la dieta, *Aristida* spp. y *Pappophorum* spp., fueron también las más preferidas, mientras que las menos representadas, *Larrea divaricata* y *Chenopodium papulosum*, fueron muy poco preferidas. La mayor discrepancia entre la dieta y las preferencias fue el caso de *Setaria*

Capítulo 4

leucopila, la cual presentó proporciones muy bajas en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* a pesar de ser altamente preferida. Esta especie también estuvo poco representada en la dieta de *P. inermis* pero, en este caso, fue menos preferida que las otras dos gramíneas. En algunas ocasiones, las cuales coincidieron con una baja abundancia de semillas de gramíneas en el ambiente, *Larrea divaricata* y *Parthenium hysterophorus* mostraron altos porcentajes en la dieta de *P. rastratus* y *P. pronotalis* (Capítulo 3). Esto sugiere que en las épocas en las que las semillas preferidas se encuentran en baja abundancia las hormigas acarrean semillas menos preferidas y la dieta tiende a reflejar más las restricciones ambientales que las preferencias. Sin embargo, y a pesar de estas discrepancias (principalmente para *P. rastratus* y *P. pronotalis*), en términos generales puede concluirse que los resultados confirman la hipótesis de que la dieta de estas especies refleja primariamente sus preferencias.

En pocos estudios se ha comparado la dieta de hormigas granívoras con sus preferencias por semillas nativas. Gross et al. (1991) encontraron que varias especies granívoras de los géneros *Chelaner*, *Meranoplus* y *Pheidole* en una sabana tropical en Australia almacenaban en sus granarios casi exclusivamente semillas de gramíneas cuando en el ambiente había una alta abundancia de semillas de gramíneas y de leguminosas.

Experimentos de cafetería mostraron que la dieta de estas especies refleja las preferencias ya que las semillas de gramíneas también eran altamente preferidas por sobre las de leguminosas. Crist y MacMahon (1992) estudiaron la dieta de *Pogonomyrmex occidentalis* en una estepa arbustiva de Wyoming, Estados Unidos, conjuntamente con sus preferencias. En este caso, se encontraron algunas discrepancias entre la dieta y las preferencias, ya que algunas semillas muy poco representadas en la dieta eran altamente preferidas. Los autores consideraron que estas discrepancias se

Capítulo 4

relacionan con el comportamiento de las obreras y con la disponibilidad de semillas. Las obreras tendrían poca oportunidad de manifestar sus preferencias en el campo debido a la baja tasa de encuentro por excursión de forrajeo con las semillas preferidas por esta especie (Crist y MacMahon 1991b). En este trabajo, la relación entre los altos niveles de preferencia y bajos de consumo en el campo de *Setaria leucopila* puede explicarse en forma similar. Si bien la abundancia de estas semillas en el algarrobal de Ñacuñán es baja en comparación con la de otras gramíneas (e.g., *Stipa ichu*, *Trichloris crinita*, *Pappophorum* spp.), no difiere demasiado de la de especies altamente representadas en la dieta, como *Aristida* spp. y *Digitaria californica* (Capítulo 3). La densidad de individuos de *Setaria leucopila* también es relativamente baja, aunque no menor a la de *Digitaria californica* (2125 ind/ha. y 1600 ind/ha. para *Setaria leucopila* y *Digitaria californica*, respectivamente; Pol et al., datos no publicados). Sin embargo, esta especie sí difiere de otras muy representadas en la dieta en su distribución espacial. La mayor parte de los individuos de *Setaria leucopila* se encuentra bajo la cobertura de los árboles, principalmente algarrobos (Rossi y Villagra 2003), a diferencia de las otras gramíneas que presentan mayores densidades en mesohábitats abiertos o bajo arbustos (Pol et al., datos no publicados). La abundancia de semillas de esta especie en el banco de suelo también es mayor bajo la cobertura de árboles y arbustos altos, mientras que las otras gramíneas predominan en las depresiones naturales o bajo gramíneas (Marone et al. 2004). Puesto que las hormigas forrajean en una muy baja proporción bajo la cobertura de los árboles (6, 7 y 5 % para *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis*, respectivamente; Pol y Lopez de Casenave, datos no publicados), la tasa de encuentro de las obreras forrajeras con las semillas de esta especie podría ser menor que la de otras especies con similares abundancias, resultando esto en una baja representación de estas semillas en la dieta.

Capítulo 4

Los resultados de este trabajo coinciden con lo hallado en aves granívoras en el mismo sistema de estudio (Cueto et al. 2006). Cuatro especies de emberízidos que fueron sometidas a experimentos de oferta de semillas mostraron altas preferencias por semillas de gramíneas, pero no por semillas de dicotiledóneas herbáceas. En ese caso, el patrón de preferencias también coincidió con la dieta (Marone et al. 1998b, Lopez de Casenave 2001). Por consiguiente, en el Monte central tanto la dieta de las aves granívoras como la de las hormigas granívoras están determinadas por las preferencias y éstas, a su vez, son muy similares. Sin embargo, las aves y las hormigas difieren en el período en el que concentran su consumo: otoño-invierno para las primeras y primavera-verano para las últimas (Lopez de Casenave et al. 1998). Si bien el potencial efecto de los consumidores sobre los recursos (efecto “desde arriba”) está dado, en definitiva, por la dieta (i.e., por lo que efectivamente consumen en el campo), el conocimiento de que ésta es una expresión de las preferencias permite hacer predicciones más fuertes acerca de qué semillas se verán más afectadas por el consumo si es que éste es importante (Capítulo 6).

CAPITULO 5

ASOCIACIÓN ENTRE LAS PREFERENCIAS DE LAS HORMIGAS GRANÍVORAS Y EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS

Resumen- Varias características físicas y químicas de las semillas pueden influir en las preferencias de las hormigas granívoras. El objetivo de este trabajo es evaluar si el tamaño de las semillas es un factor importante en la determinación de las preferencias y de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central. Para ello, se evaluaron experimentalmente las preferencias de estas especies por cariopses grandes y pequeños del género *Pappophorum*. Los cariopses grandes fueron preferidos por las tres especies aunque la tendencia resultó menos marcada para *P. inermis*, posiblemente a causa de mayores restricciones morfológicas debidas a su menor tamaño corporal. Se estudió también la asociación entre las preferencias por semillas de distintas especies y el tamaño de las mismas. *P. pronotalis* y *P. inermis* prefirieron semillas de tamaños intermedios, posiblemente por el menor beneficio que aportarían las más pequeñas y el mayor costo implicado en el acarreo de las más grandes. En la dieta, a diferencia de lo observado en el experimento de preferencia, las hormigas no seleccionaron cariopses (*P. rastratus*) o espiguillas (*P. inermis* y *P. pronotalis*) de *Pappophorum* spp. según su tamaño, quizás por la baja frecuencia de cariopses y espiguillas grandes en el sistema. La dieta de las tres especies presentó una mayor frecuencia de semillas de tamaños intermedios, aunque *P. inermis* tendió a incluir semillas más pequeñas que *P. rastratus* y ésta que *P. pronotalis*, coincidiendo con el patrón de la morfología de las tres especies, donde *P. inermis* es la más pequeña, seguida por *P. rastratus*, y *P. pronotalis* es mayor de las tres. Finalmente, el tamaño es un factor importante en la determinación de las preferencias y la dieta de las *Pogonomyrmex* en el Monte central y posiblemente actúa en conjunto con otros factores, dentro de los cuales la composición química de las semillas y la presencia de compuestos secundarios podrían ser muy relevantes.

Introducción

Las hormigas granívoras manifiestan claras preferencias por semillas de determinadas especies en diferentes sistemas (Kelrick et al. 1986, Gross et al. 1991, Crist y MacMahon 1992, Reyes-López y Fernández-Haeger 2002, Capítulo 4). Pero, ¿qué determina que algunas especies sean altamente preferidas mientras que otras sean evitadas? En muchos estudios se ha intentado buscar la respuesta a este interrogante en las características propias de las semillas, es decir, en sus atributos físicos y químicos.

Varias características químicas de las semillas suelen estar relacionadas con las preferencias. La calidad nutritiva (e.g., el contenido calórico y el porcentaje de carbohidratos solubles) se asocia positivamente con las preferencias (Kelrick et al. 1986, Crist y MacMahon 1992), mientras que muchas semillas evitadas poseen una alta concentración de compuestos secundarios (e.g., taninos y alcaloides), los cuales resultan tóxicos para las hormigas (Carroll y Janzen 1973, Whitford 1978, Davidson 1982, Buckley 1982). Además, el estado general de las semillas (e.g., si están o no infectadas por hongos o bacterias) puede influir en las preferencias. Algunos estudios muestran que las semillas infectadas por hongos saprofitos o endofitos son evitadas por las hormigas, debido a la toxicidad causada por la producción de micotoxinas (Crist y Friese 1993, Knoch et al. 1993).

Entre las características físicas de las semillas que se relacionan con las preferencias, la morfología y el tamaño han sido las más estudiadas. Algunos trabajos muestran que las semillas más alargadas y con mayor número de proyecciones son más consumidas que las más redondeadas y lisas (Pulliam y Brand 1975, Azcárate et al. 2005). Este patrón ha

Capítulo 5

sido atribuido a la dificultad de las obreras para sostener y acarrear semillas redondeadas a causa de las limitaciones impuestas por la morfología de sus mandíbulas (Pulliam y Brand 1975). En cuanto al tamaño, las preferencias de varias especies de hormigas se han correlacionado positivamente con el peso de las semillas (Kelrick et al. 1986, Crist y MacMahon 1992), seguramente debido al mayor contenido nutricional que poseen las semillas de mayor tamaño (Kelrick et al. 1986). Una de las predicciones derivadas de la teoría de forrajeo óptimo sostiene que los animales se alimentan de manera tal de maximizar la obtención de energía por unidad de tiempo (Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986), por lo que ante una oferta de semillas de distintos tamaños las más grandes les ofrecerían mayores beneficios. Sin embargo, las hormigas pueden presentar restricciones morfológicas que dificulten el acarreo de semillas mayores a determinados tamaños. Existe una estrecha relación entre el tamaño de las obreras y la carga que pueden llevar, donde especies de menor tamaño corporal prefieren semillas más pequeñas y las de mayor tamaño, semillas más grandes (e.g., las hormigas granívoras de los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos; Davidson 1977) o bien semillas de un mayor rango de tamaños, incluyendo las más grandes (e.g., especies granívoras de la selva tropical en Costa Rica; Kaspari 1996). Este patrón también se ha observado en la dieta de especies cuyas obreras son polimórficas (e.g. *Messor bouveri*, Willot et al 2000; *Messor barbarus*, Heredia y Detrain 2005). Las especies o los individuos más pequeños podrían encontrarse más restringidos para el acarreo de semillas grandes, por su dificultad para sostener (pues poseen cabeza y mandíbulas pequeñas) o para mover cargas grandes (porque poseen tórax y patas más pequeños). En consecuencia, los patrones observados en cuanto al tamaño de semillas que las hormigas prefieren o acarrear son el resultado de un compromiso entre los beneficios de una

Capítulo 5

mayor recompensa energética y las restricciones morfológicas de las especies en cuestión.

Muchos estudios en los que se analiza la relación entre las preferencias de las hormigas y los atributos de las semillas se basan en correlaciones entre el grado de preferencia y los valores de los atributos de semillas de distintas especies (Kelrick et al. 1986, Crist y MacMahon 1992). En estos casos puede ocurrir que atributos importantes se correlacionen con otros que nada tienen que ver con las preferencias y, por lo tanto, que estos últimos también sean considerados importantes sobre la base de correlaciones espurias. Por eso, para establecer que una determinada característica determina las preferencias de las hormigas es necesario realizar experimentos de oferta de semillas en los que se modifique dicha característica mientras que las demás permanecen constantes. Por ejemplo, para evaluar la influencia de diferentes nutrientes en las preferencias se han usado geles de agar en los que se modifican las concentraciones de los diferentes nutrientes, manteniendo constantes las demás características (Kay 2004), y para evaluar la importancia del tamaño de las semillas se han utilizado fragmentos de semillas comerciales de diferentes tamaños (Davidson 1977, Bailey y Polis 1987). A pesar de que estos experimentos ayudan a desentrañar los mecanismos asociados a las preferencias, es posible que las hormigas no se comporten del mismo modo frente a estos alimentos modificados que frente a su alimento natural. Por lo tanto, las conclusiones sobre el funcionamiento del sistema derivadas de estos estudios tendrán un menor alcance que cuando se realizan este mismo tipo de experimentos pero empleando semillas nativas.

Capítulo 5

En la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, los cariopses de las semillas de las especies del género *Pappophorum* presentan una gran variedad de tamaños. Estas semillas están altamente representadas en la dieta de las tres especies del género *Pogonomyrmex* que habitan la reserva (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006, Capítulo 3) y son altamente preferidas en experimentos de oferta (Capítulo 4). Por lo tanto, ofrecen una oportunidad única para evaluar con semillas nativas la influencia del tamaño en las preferencias. El objetivo de este trabajo es evaluar si el tamaño de las semillas es un factor importante en la determinación de las preferencias y de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central. Para ello, se evaluarán experimentalmente las preferencias de estas especies por cariopses de distintos tamaños del género *Pappophorum* spp. Se analizará también la relación entre el tamaño de las semillas de distintas especies y el grado en el que son preferidas (Capítulo 4). Además, para evaluar si los patrones hallados se manifiestan en la dieta se estudiará si las hormigas seleccionan cariopses y espiguillas de *Pappophorum* spp. según su tamaño y se analizará la distribución de tamaños de las semillas acarreadas por las tres especies (Capítulo 3). Finalmente, se estudiará la morfología de las tres especies para evaluar si los resultados obtenidos pueden estar relacionados con restricciones morfológicas de las obreras.

Métodos

Semillas del género *Pappophorum*

Las semillas del género *Pappophorum* que se utilizaron en los experimentos de preferencia fueron colectadas en algarrobal de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán en

Capítulo 5

diciembre de 2004, momento en que la producción era alta y las semillas se encontraban maduras. Se cosecharon espiguillas de diferentes individuos de *Pappophorum* spp. en varios sitios del área de estudio. Hasta el momento de ser utilizadas, las espiguillas fueron mantenidas en bolsas de papel madera conservadas en bolsas plásticas cerradas al vacío con agregado de sílica gel en una heladera a 4°C.

El 12% de las espiguillas de *Pappophorum* spp. cosechadas no contenía ningún cariopse, mientras que el 28, 46 y 14% contenía uno, dos y tres cariopses, respectivamente. Se registró la longitud y el ancho (i.e., la longitud del eje mayor y la longitud del menor eje perpendicular al mayor, respectivamente) de los cariopses contenidos en las diferentes clases de espiguilla bajo lupa estereoscópica (precisión: 0.017 mm). En las espiguillas con tres cariopses se pudo distinguir un cariopse grande, uno mediano y uno pequeño (Figura 5.1). Para el experimento de preferencia se seleccionaron, bajo lupa estereoscópica, los cariopses más pequeños y los más grandes de las espiguillas con tres cariopses (Figura 5.2). Los cariopses fueron manipulados únicamente con pinzas y se seleccionaron aquellos cuyo estado general era bueno (i.e., no mostraban signos de infección por hongos y no colapsaban al ser presionados entre las pinzas) y que estaban maduros (a juzgar por su coloración y tamaño). Se caracterizó una muestra de cada clase de tamaño de cariopse en cuanto a su peso, dimensiones y forma. Para ello, 100 cariopses de cada grupo fueron pesados en cinco muestras de 20 semillas (precisión: 0.05 mg) a partir de las cuales se obtuvieron las estimaciones de los pesos individuales. El ancho y la longitud fueron medidos en 20 cariopses de cada clase y la forma de cada cariopse fue estimada como el cociente entre la longitud y el ancho. Los cariopses grandes y pequeños difirieron significativamente en el peso, la longitud y el ancho, pero no en su forma (Tabla 5.1). Las condiciones generales y el estado de

Capítulo 5

madurez de los cariopses de diferentes tamaños fueron similares. La composición de nutrientes y sustancias químicas de los cariopses grandes y pequeños, que provienen de las mismas espiguillas, se supuso similar.

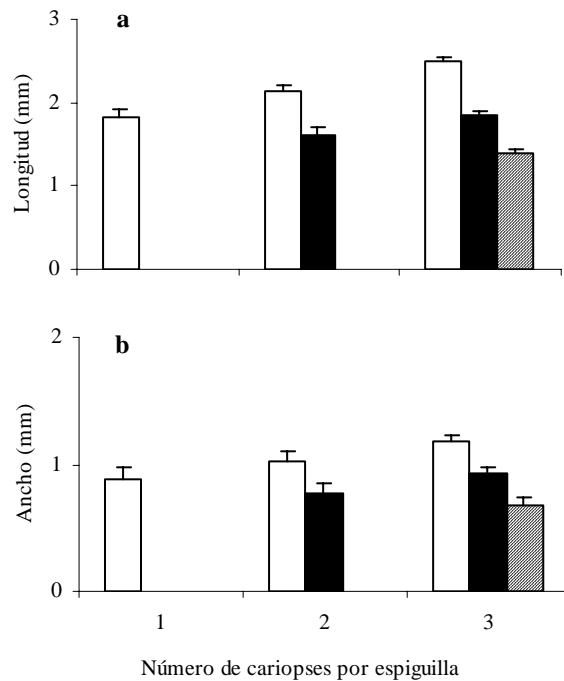


Figura 5.1. Longitud (a) y ancho (b) promedio (+ error estándar) de los cariopses encontrados en espiguillas de *Pappophorum* spp. que contenían 1, 2 y 3 cariopses. Las diferentes barras indican las medidas de los cariopses más grandes a más pequeños hallados en las espiguillas (N=17, 20 y 15 para espiguillas de 1, 2 y 3 cariopses, respectivamente).



Figura 5.2. Cariopses grandes (izquierda) y pequeños (derecha) de *Pappophorum* spp. utilizados en los experimentos de preferencia.

	Grandes	Pequeños	p
Peso (mg)	1.29 ± 0.01	0.42 ± 0.03	<0.001
Longitud (mm)	2.37 ± 0.03	1.60 ± 0.03	<0.001
Ancho (mm)	1.15 ± 0.02	0.75 ± 0.01	<0.001
Forma	2.07 ± 0.02	2.14 ± 0.03	0.08

Tabla 5.1. Peso, longitud, ancho y forma (longitud/ancho) promedio (\pm error estándar) de los cariopses grandes y pequeños de *Pappophorum* spp. utilizados en los experimentos de preferencia. Se muestra el resultado de los análisis de la varianza de un factor para cada variable (N=5 muestras de 20 cariopses para el peso y N=20 para las medidas).

Experimentos de preferencia

Se realizaron experimentos de oferta de cariopses de *Pappophorum* spp. en colonias de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en febrero de 2005. Se seleccionaron 5 colonias de cada especie al azar, a las que se les ofreció en forma simultánea un cariopse grande y uno pequeño, separados entre sí por menos de 1 cm, en las cercanías de la entrada del nido durante los períodos de mayor actividad forrajera (Pol y Lopez de Casenave 2004). Se realizaron 10 ensayos por colonia, registrándose en cada caso cuál era el cariopse removido en primer lugar (Figura 5.3).

Se estimó la frecuencia de remoción en primer término de cariopses grandes y pequeños en cada colonia. Puesto que las colonias de cada especie fueron homogéneas para esta variable (Prueba de Heterogeneidad de Chi-cuadrado: *P. rastratus*: $X^2_4=0.32$, $p=0.99$; *P. pronotalis*: $X^2_4=0.80$, $p=0.93$; *P. inermis*: $X^2_4=3.68$, $p=0.45$; Zar 1996), se combinaron

Capítulo 5

los datos de todas las colonias de cada especie para los análisis. Se realizó una Prueba de Chi-cuadrado de una vía por especie para establecer si la remoción de cariopses era independiente del tamaño de los mismos. También se realizó una Prueba de Homogeneidad de Chi-cuadrado para establecer si la proporción de cariopses grandes y pequeños removidos en primer lugar era homogénea entre especies de hormiga. Se realizaron particiones a posteriori de la tabla de contingencia original para estudiar cuál o cuáles de las especies diferían de las demás en su frecuencia de remoción de cariopses grandes (Siegel y Castellán 1988). En todos los casos se realizaron las correspondientes correcciones de Yates como recomienda Zar (1996).



Figura 5.3. Obrera de *Pogonomyrmex pronotalis* ante la oferta de un cariopse pequeño y uno grande de *Pappophorum* spp. durante un experimento de preferencia.

Relación entre las preferencias y el tamaño de semillas de distintas especies

Para evaluar si el tamaño de las semillas es un criterio importante en la determinación de las preferencias de las hormigas por semillas de distintas especies, se evaluó la relación entre el tamaño de las semillas de cada especie ofrecida en los experimentos de preferencia y las preferencias manifestadas por las hormigas (Capítulo 4). Para ello se pesaron las semillas utilizadas en los experimentos con sus estructuras acompañantes (i.e., tal como fueron ofrecidas) y sin las mismas. Los propágulos y cariopses de *Aristida* spp., *Setaria leucopila* y *Parthenium hysterophorus* fueron pesados en cuatro

Capítulo 5

grupos de cinco en una balanza (precisión: 0.05 mg). En el caso de *Larrea divaricata*, se pesaron 20 semillas y propágulos individualmente. Veinte espiguillas de *Pappophorum* spp. fueron pesadas individualmente y 50 cariopses en cinco grupos de diez.

Se utilizó el promedio de los valores del índice de David normalizado y corregido por azar para las colonias de cada especie de hormiga como estimador del grado de preferencia por las semillas de las distintas especies (Capítulo 4). La relación entre el tamaño de las semillas y las preferencias de las hormigas fue evaluada mediante gráficos de dispersión. Se analizó tanto el peso de las semillas sin las estructuras acompañantes como el de los propágulos completos. En el primer caso, de existir una relación, ésta indicaría que las hormigas evalúan los beneficios nutricionales que aporta cada semilla, mientras que en el segundo caso reflejaría las restricciones para su acarreo, ya que las semillas fueron ofrecidas experimentalmente con sus estructuras acompañantes. Puesto que las espiguillas de *Pappophorum* spp. que se ofrecieron contenían entre 1 y 3 cariopses, y teniendo en cuenta la distribución de frecuencias relativas de las distintas clases de espiguilla (ver arriba), se consideró el peso de dos cariopses al estudiar la relación entre las preferencias y el peso de estas semillas sin las estructuras acompañantes.

Selección de tamaños de semillas de *Pappophorum* spp. en la dieta

Para estudiar si *P. rastratus* selecciona cariopses de *Pappophorum* spp. según su tamaño, se compararon los pesos de los cariopses acarreados al nido por esta especie en febrero de 2004 con los tamaños de los cariopses presentes en las plantas en esa misma ocasión. Los cariopses fueron obtenidos y conservados de la misma manera que las

Capítulo 5

semillas utilizadas en el experimento de preferencia (ver arriba). Tanto los cariopses acarreados por las hormigas como los obtenidos de las plantas fueron pesados en diez grupos de cinco cariopses (precisión: 0.05 mg). Los pesos de los cariopses en la dieta y en las plantas fueron comparados mediante un Anova de un factor, previa corroboración de los supuestos de normalidad y homocedacia.

Puesto que *P. pronotalis* y *P. inermis* acarrean principalmente espiguillas enteras de *Pappophorum* spp. y no cariopses desnudos (Pirk y Lopez de Casenave 2006, Capítulo 2), para estudiar la selección de estas semillas según su tamaño se comparó la proporción de espiguillas con diferente número de cariopses acarreadas por estas especies con dicha proporción en las plantas. Las espiguillas con diferente número de cariopses difieren significativamente en su peso (Anova de un factor, $p < 0.05$), excepto por aquellas sin cariopse y con un cariopse (contrastes de Scheffé, $p = 0.09$; Figura 5.4). En consecuencia, se empleó el número de cariopses como una medida del peso de las espiguillas. Se estimó la frecuencia relativa de espiguillas con distinto número de cariopses acarreadas por *P. inermis* y *P. pronotalis* en febrero de 2004 ($N = 61$ y $N = 55$, respectivamente) y en 60 espiguillas tomadas al azar de la muestra de espiguillas de *Pappophorum* spp. extraídas de las plantas en esa misma ocasión (ver arriba). Se realizaron pruebas de Chi-cuadrado de Independencia para establecer si la frecuencia de cada tipo de espiguilla era la misma en la dieta de las dos especies y en las plantas.

Tamaño de semillas en la dieta

Para obtener la distribución de frecuencias de los pesos de las semillas en la dieta de las hormigas se calculó el porcentaje promedio que representa cada especie en la dieta

Capítulo 5

durante las cuatro temporadas (Capítulo 3). Los pesos de las semillas de cada especie fueron tomados de Peralta y Rossi (1997) y de las mediciones descritas más arriba para las semillas ofrecidas en los experimentos de preferencia. Para las especies cuyo peso no fue reportado en la bibliografía, fueron pesadas algunas semillas de las muestras de dieta. La caracterización de la dieta se realizó únicamente para las semillas carentes de estructuras acompañantes, puesto que estos son los datos registrados en Peralta y Rossi (1997). Dado que *P. inermis* y *P. pronotalis* acarrean espiguillas de *Pappophorum* spp. que pueden contener más de un cariopse, se calculó el número promedio de cariopses por espiguilla de las espiguillas acarreadas por estas especies y se lo multiplicó por el peso promedio de un cariopse, resultando 0.59 mg para *P. inermis* y 0.71 para *P. pronotalis*.

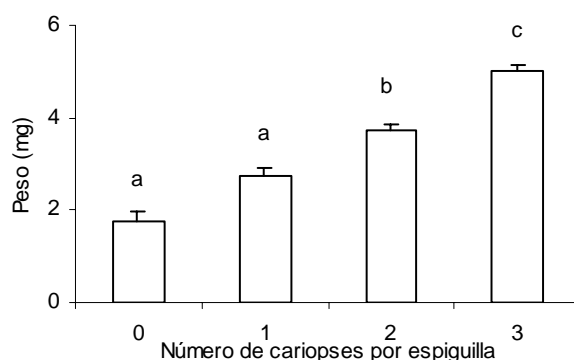


Figura 5.4. Peso promedio (+ error estándar) de espiguillas de *Pappophorum* spp. con 0, 1, 2 y 3 cariopses (N=5, 17, 20 y 15, respectivamente) cosechadas en Ñacuñán. Las diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas (contrastes de Scheffé; $p < 0.05$).

Morfología de las hormigas

Se colectaron obreras forrajeras (i.e., obreras con o sin ítems que retornaban o se alejaban de la colonia en un radio mayor a 25 cm de la entrada del nido, que

Capítulo 5

presumiblemente estaban involucradas en las tareas de forrajeo; Pol y Lopez de Casenave 2004) en 5 colonias de cada especie en diciembre de 2005 y febrero de 2006. Las hormigas fueron conservadas en frascos con alcohol 96% hasta dos semanas antes de que se realizaran las mediciones. En cada individuo se midió el ancho de la cabeza (incluyendo los ojos), la longitud de las mandíbulas (a lo largo de su superficie externa, desde su articulación con la cabeza hasta el límite del denticulo más saliente) y la longitud del fémur de la tercera pata izquierda. Se eligieron estas variables porque se supone que se relacionan con la capacidad de forrajeo de las obreras: la morfología de la cabeza está asociada con la capacidad de sostener una carga, mientras que la morfología de las patas está asociada con la capacidad de mover una carga (Morehead y Feener 1998, Willot et al. 2000). En todos los casos se separaron las partes a medir del resto del cuerpo para que las mediciones resultaran más precisas. La medición se realizó bajo lupa estereoscópica (precisión: 0.0125 mm). Se tomaron medidas de 25 obreras de cada especie, 5 por colonia. Se promediaron los valores de las variables morfológicas de las 5 obreras para obtener un valor único por colonia. Se realizaron análisis de la varianza de un factor para comparar los valores de cada variable entre especies, luego de verificar que los datos se distribuyeran normalmente y que las varianzas fueran homogéneas. Las diferencias entre pares de especies se analizaron con contrastes de Scheffé a posteriori.

Resultados

Experimentos de preferencia

En los experimentos de preferencia, el porcentaje de cariopses grandes de *Pappophorum* spp. removidos en primer término fue muy alto en las colonias de *P. pronotalis* y *P.*

Capítulo 5

rastratus y, aunque en las colonias de *P. inermis* fue un poco menor, nunca fue inferior al 50% (Tabla 5.2). En el conjunto de las colonias de cada especie la frecuencia de cariopses grandes removidos en primer término fue significativamente mayor que la frecuencia de remoción de cariopses pequeños (Prueba de Chi-cuadrado de Homogeneidad; *P. rastratus*: $X^2_1=30.42$, $p<0.001$; *P. pronotalis*: $X^2_1=27.38$, $p<0.001$; *P. inermis*: $X^2_1=4.5$, $p=0.03$). Sin embargo, la frecuencia no fue homogénea entre especies (Prueba de Chi-cuadrado de Homogeneidad; $X^2_2=11.68$, $p<0.01$). Las particiones a posteriori de la tabla de contingencia mostraron que la frecuencia de remoción de cariopses grandes fue homogénea entre *P. rastratus* y *P. pronotalis* ($X^2_1=0.02$, $p=0.89$) pero no entre *P. inermis* y las otras dos especies ($X^2_1=11.71$, $p<0.001$). *P. inermis* presentó una frecuencia de remoción de cariopses grandes menor que la de las otras.

Relación entre las preferencias y el tamaño de semillas de distintas especies

De las semillas ofrecidas en los experimentos de preferencia (Capítulo 4), *Larrea divaricata* es la más pesada, seguida por *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila*, *Aristida* spp., *Parthenium hysterophorus* y *Chenopodium papulosum* (Figura 5.5) El orden relativo de estas especies según su tamaño es igual para las semillas con estructuras acompañantes o sin ellas.

Pogonomyrmex pronotalis y *P. inermis* presentaron mayores preferencias por las semillas de pesos intermedios, tanto si se tienen en cuenta las estructuras acompañantes en el peso como cuando no se las considera (Figura 5.5). En el caso de *P. rastratus* hubo una tendencia a un aumento en las preferencias con el tamaño de las semillas, pero

Capítulo 5

debe considerarse que para esta especie no se analizaron las preferencias por *Larrea divaricata*, la semilla más pesada.

Colonias	<i>P. pronotalis</i>	<i>P. rastratus</i>	<i>P. inermis</i>
1	100	90	80
2	90	90	80
3	90	90	70
4	90	90	50
5	80	80	50
Todas las colonias	90	88	66

Tabla 5.2. Porcentaje de ensayos en los que un cariopse grande de *Pappophorum* spp. fue removido en primer término al ser ofrecido junto con un cariopse pequeño en colonias de *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* (N=10 ensayos por colonia).

Selección de tamaños de semillas de *Pappophorum* spp. en la dieta

El peso de los cariopses de *Pappophorum* spp. acarreados por *P. rastratus* en febrero de 2004 no difirió de los que se encontraban presentes en las plantas en la misma ocasión (0.63 ± 0.06 y 0.55 ± 0.04 mg para los cariopses en la dieta y en las plantas, respectivamente; Anova de un factor, $p=0.25$). La proporción de espiguillas con distinto número de cariopses fue similar para las espiguillas acarreadas por *P. pronotalis* y *P. inermis* y para las espiguillas extraídas de las plantas en febrero de 2004 (Prueba de Chi-cuadrado de Independencia, $X^2_8=11.48$, $p=0.18$; Figura 5.6). Ambos resultados indican que estas tres especies no seleccionan semillas de *Pappophorum* spp. de un tamaño determinado, sino que las acarrean en función de su disponibilidad.

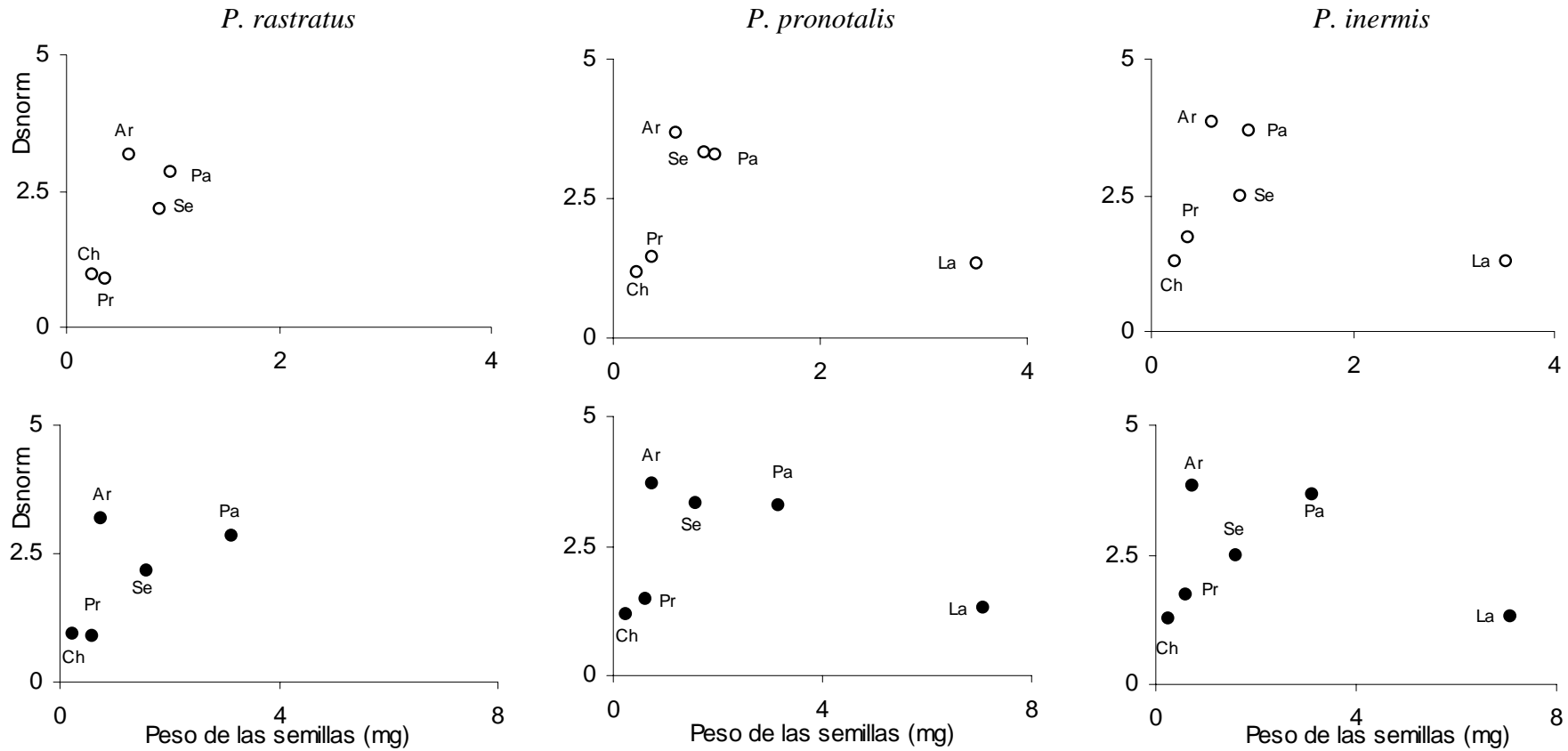


Figura 5.5. Valores de preferencia de *P. pronotalis*, *P. inermis* y *P. rastratus* por semillas de *Aristida* spp. (Ar), *Pappophorum* spp. (Pa), *Setaria leucopila* (Se), *Parthenium hysterophorus* (Pr), *Chenopodium papulosum* (Ch) y *Larrea divaricata* (La), estimadas mediante el índice de David normalizado y corregido por azar (Dsnorm) a partir de los resultados de los experimentos de oferta de a pares (Capítulo 4), en función de su peso sin estructuras acompañantes (círculos blancos) y con estructuras acompañantes (círculos negros).

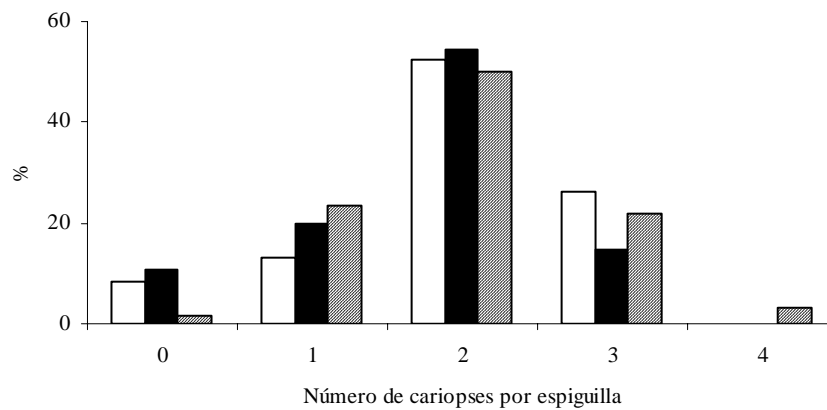


Figura 5.6. Porcentaje de espiguillas de *Pappophorum* spp. con 0, 1, 2, 3 y 4 cariopses acarreadas por *P. pronotalis* (blanco), por *P. inermis* (negro) y presentes en las plantas (rayado) en febrero de 2004.

Tamaño de semillas en la dieta

Las semillas de más de 1 mg y de menos de 0.1 mg fueron muy poco frecuentes en la dieta de las tres especies (Figura 5.7). *P. pronotalis* acarreó semillas más grandes que *P. rastratus* y *P. inermis*, las cuales prácticamente no acarrearán semillas mayores a 0.70 mg. *P. inermis* tendió a acarrear semillas de menor peso que *P. rastratus* (Figura 5.7).

Morfología de las hormigas

Las tres especies difieren en el ancho de la cabeza, la longitud de las mandíbulas y la longitud del fémur de la tercera pata izquierda (Anova de un factor para cada variable, $p < 0.05$ en todos los casos). Excepto por la longitud del fémur que no difiere significativamente entre *P. rastratus* y *P. inermis* (contraste de Scheffé a posteriori, $p = 0.22$), los valores de todas las variables resultaron diferentes entre pares de especies (contrastos de Scheffé a posteriori,

Capítulo 5

$p < 0.05$), siendo las obreras de *P. inermis* las de menor tamaño y las de *P. pronotalis* las de mayor tamaño (Tabla 5.3). No se detectaron polimorfismos.

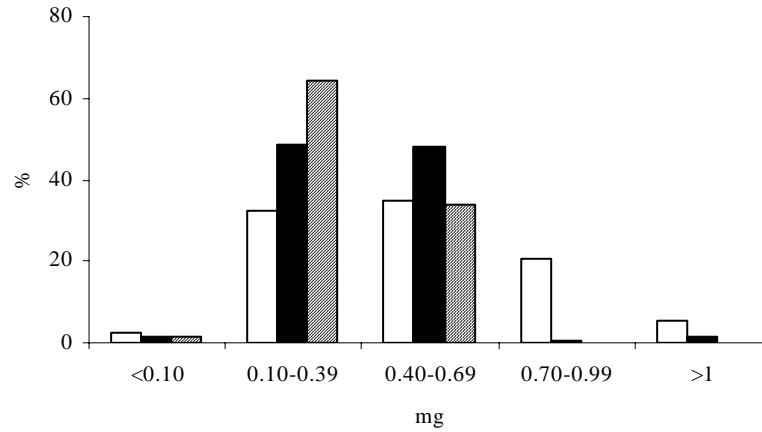


Figura 5.7. Frecuencia de ocurrencia (%) de semillas de distintos pesos en la dieta de *P. pronotalis* (blanco), *P. rastratus* (negro) y *P. inermis* (rayado) en Ñacuñán.

	AC (mm)	LM (mm)	FI (mm)
<i>P. inermis</i>	1.8 ± 0.03 a	1.05 ± 0.01 a	1.82 ± 0.01 a
<i>P. rastratus</i>	2.03 ± 0.01 b	1.22 ± 0.02 b	1.87 ± 0.02 a
<i>P. pronotalis</i>	2.16 ± 0.02 c	1.32 ± 0.02 c	2.21 ± 0.02 b

Tabla 5.3. Promedio (\pm error estándar) del ancho de la cabeza (AC), de la longitud de las mandíbulas (LM) y de la longitud del fémur de la tercera pata izquierda (FI) de obreras forrajeras de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis*. Los valores provienen de 5 colonias de cada especie (el número de muestras del análisis), en cada una de las cuales se midieron 5 obreras. Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (contrastes de Scheffé a posteriori; $p < 0.05$).

Discusión

El tamaño de las semillas es un factor importante en la determinación de las preferencias de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis*. Los experimentos de preferencia

Capítulo 5

mostraron que estas hormigas prefieren los cariopses más grandes de *Pappophorum* spp. cuando los mismos se ofrecen junto con cariopses pequeños. Esta tendencia también fue observada en otros sistemas, como en Baja California del Sur (México), donde las obreras de *Pogonomyrmex californicus* prefirieron fragmentos medianos y grandes de avena ante una oferta de fragmentos de distintos tamaños (Bailey y Polis 1987). Estos resultados apoyan la predicción derivada de la teoría de forrajeo óptimo que establece que los animales se alimentan de manera tal de maximizar la obtención de energía por unidad de tiempo (Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986). Las semillas grandes ofrecen más beneficios ya que en una sola excusión de forrajeo la cantidad de nutrientes acarreados es mayor. Sin embargo, a pesar de que las tres especies estudiadas presentaron una preferencia por cariopses de mayor tamaño, ésta fue menos marcada en *P. inermis*. Esta especie es la más pequeña de las tres en el tamaño de su cabeza y mandíbulas, las cuales se encuentran asociadas a la capacidad de sostener una carga, y más pequeña que *P. pronotalis* en la longitud de sus patas, asociada a la capacidad de mover una carga (Morehead y Feener 1998, Willot et al. 2000). En los desiertos de Estados Unidos, Davidson (1977) advirtió que las especies de mayor tamaño corporal llevaban fragmentos de cebada más grandes y propuso que la correlación entre el tamaño corporal y el tamaño del alimento puede deberse a las limitaciones mecánicas para el encaje de las semillas entre las mandíbulas, entre otras causas. Es posible entonces que *P. inermis* presente mayores restricciones morfológicas para transportar cargas muy pesadas, con un costo mayor que podría no compensar los beneficios nutritivos de las semillas grandes y que, en consecuencia, se traduciría en una preferencia menos marcada por semillas de mayor tamaño.

Cuando se analizó la relación entre las preferencias por semillas de diferentes especies y sus tamaños, se observó que *P. pronotalis* y *P. inermis* prefirieron semillas de tamaños

Capítulo 5

intermedios. Por un lado las especies de menor tamaño (*Chenopodium papulosum* y *Parthenium hysterophorus*) ofrecerían menores beneficios nutricionales en comparación con otras más pesadas. Por el otro, aunque *Larrea divaricata* es posiblemente la que ofrece mayores beneficios por su gran tamaño, posee un propágulo que es mucho más pesado que los de las especies más preferidas (7.1 mg vs. 3.1, 1.6 y 0.7 mg para *Pappophorum* spp., *Setaria leucopila* y *Aristida* spp., respectivamente) y que, cuando está acompañado por las estructuras asociadas, llega a pesar unos 3.6 mg más. Los costos asociados al acarreo de esta semilla deberían ser mucho mayores. En este caso, las hormigas presentaron patrones similares a pesar de sus diferencias corporales. Es posible que, debido a su gran tamaño, *Larrea divaricata* imponga restricciones a estas tres especies por igual. En el caso de *P. rastratus* se observó un aumento en las preferencias con el tamaño de las semillas pero para esta especie no se analizaron las preferencias por *Larrea divaricata*. Es posible que, al igual que las otras dos especies, también prefiera especies de tamaños intermedios.

Puesto que en los experimentos de preferencia por semillas de distintas especies el tamaño varía simultáneamente con otros atributos (e.g., forma, presencia de proyecciones, concentración y tipo de nutrientes y compuestos secundarios), existen otras explicaciones para los patrones observados. En cuanto a la morfología de las semillas, las más preferidas tuvieron formas dispares, entre ellas se encontraron la más alargada (*Aristida* spp.) y la más redondeada (*Setaria leucopila*). Lo mismo ocurrió con las no preferidas, ya que *Chenopodium papulosum* es redondeada mientras que *Larrea divaricata* es más bien alargada. Las proyecciones de las semillas no parecieron explicar los patrones, porque entre las preferidas dos especies presentan proyecciones (*Aristida* spp., *Pappophorum* spp.) y una no (*Setaria leucopila*), al igual que entre las menos preferidas una especie tiene proyecciones (*Parthenium hysterophorus*) y dos carecen de las mismas (*Chenopodium papulosum* y *Larrea*

Capítulo 5

divaricata). Por lo tanto, la hipótesis planteada por Pulliam y Brand (1975) que afirma que las semillas más redondeadas y sin proyecciones son menos acarreadas debido a las restricciones morfológicas de las obreras, no parece explicar las preferencias observadas en las *Pogonomyrmex* en este trabajo.

La presencia de compuestos secundarios en las semillas es una explicación alternativa a las preferencias observadas. Las tres especies más preferidas fueron especies de gramíneas, mientras que las no preferidas están representadas por diversas familias: Chenopodiaceae (*Chenopodium papulosum*), Compositae (*Parthenium hysterophorus*) y Zygophyllaceae (*Larrea divaricata*). Las semillas de gramíneas poseen una menor concentración de compuestos secundarios, principalmente de taninos y alcaloides, en comparación con las de otras familias (Díaz 1996) y estos pueden ser tóxicos para las hormigas (Carroll y Janzen 1973, Whitford 1978, Davidson 1982, Buckley 1982). De esta manera, la importancia de los compuestos secundarios no se puede descartar y podría ser una explicación alternativa o complementaria al tamaño de las semillas para el patrón observado. Se requieren análisis bioquímicos detallados de estas semillas para poner a prueba hipótesis sobre la importancia de los compuestos secundarios y también sobre la calidad nutricional de las semillas en la determinación de las preferencias.

A pesar de que *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* prefieren los cariopses grandes de *Pappophorum* spp. en condiciones experimentales, en el campo acarrean cariopses (*P. rastratus*) y espiguillas (*P. pronotalis* y *P. inermis*) cuyos tamaños no difieren de los hallados en las plantas (i.e., los acarrean según su disponibilidad). Esta ausencia de una selección de tamaños sugiere que existen restricciones en el ambiente que impiden que se expresen las preferencias. Tanto los cariopses más grandes de *Pappophorum* spp. como las espiguillas con

Capítulo 5

más de dos cariopses son poco frecuentes en el ambiente (el 86% de las espiguillas poseen dos cariopses o menos; ver más arriba), por lo que la tasa de encuentro resultaría relativamente baja para estas hormigas y, por lo tanto, la búsqueda activa de cariopses o espiguillas grandes debería tener importantes costos asociados en energía y tiempo.

Las tres especies incluyeron en su dieta una mayor proporción de semillas de tamaños intermedios que de semillas pequeñas o grandes. Si bien las semillas más frecuentes en la dieta de las tres especies pesan entre 0.10 y 0.69 mg, *P. pronotalis* tuvo una tendencia a consumir semillas más grandes, *P. inermis* a consumir semillas más pequeñas y *P. rastratus* tuvo una tendencia intermedia. Este patrón coincide con el observado en los experimentos de preferencia por diferentes especies y puede explicarse de manera similar: la baja proporción de semillas pequeñas podría deberse a que éstas ofrecen un menor beneficio energético que las más grandes y el límite superior podría deberse a restricciones impuestas por la morfología, siendo *P. pronotalis* la menos restringida y *P. inermis* la más restringida de las tres.

CAPITULO 6

EFECTO DE LAS HORMIGAS GRANÍVORAS DEL GÉNERO *POGONOMYRMEX* SOBRE EL BANCO DE SEMILLAS EN EL DESIERTO DEL MONTE

Resumen- Como forrajeras de sitio central, las hormigas pueden reducir las reservas de semillas en los sitios más cercanos a sus nidos. El objetivo de este trabajo es determinar si las hormigas del género *Pogonomyrmex* tienen un efecto sobre la abundancia de semillas, especialmente en las cercanías del nido, en el banco de suelo en un bosque abierto de *Prosopis flexuosa* en el Monte central. Para ello, se midió la abundancia de semillas de las especies más preferidas y más consumidas por estas hormigas (las gramíneas *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu*) a diferentes distancias de la boca de nidos de *Pogonomyrmex rastratus* y *P. inermis*, sobre suelo desnudo como con mantillo, esperándose hallar una menor abundancia de estas semillas en las cercanías de los nidos. El muestreo se realizó en tres momentos diferentes de la estación de actividad de las hormigas: octubre, diciembre y abril, esperándose hallar un gradiente variable en el tiempo. No se observó una menor abundancia de semillas en las cercanías de los nidos para el total de las semillas analizadas en octubre, posiblemente por el bajo consumo de semillas que presentan estas hormigas a comienzos de la temporada de actividad. En diciembre tampoco se observó el patrón esperado para el conjunto de las especies, pero la abundancia de *Stipa ichu*, la especie más consumida en esa ocasión, fue menor en el suelo con mantillo en las cercanías de los nidos. En abril la abundancia de semillas en el mantillo fue menor a menores distancias de la boca del nido, posiblemente debido al alto consumo que presentan las hormigas a partir de mediados del verano, el cual se reparte entre las cinco gramíneas estudiadas. La ausencia de efecto en el suelo desnudo puede deberse al menor consumo que presentan las hormigas sobre este sustrato o la mayor redistribución horizontal de semillas en los sitios expuestos. Este trabajo sugiere que las colonias de *Pogonomyrmex* incrementan la heterogeneidad del tamaño y composición del banco de semillas en el desierto del Monte, al menos desde el verano hasta los comienzos del otoño.

Introducción

Las semillas que se acumulan en el suelo conforman el banco de semillas, es decir, el conjunto de semillas que, desde las capas superficiales del suelo, son potencialmente capaces de convertirse en plantas adultas (Baker 1989). En los desiertos, los bancos de suelo se caracterizan por la gran abundancia de semillas y por su marcada heterogeneidad espacial y temporal (Kemp 1989). Las semillas pueden ingresar al banco a través de la lluvia de semillas local (i.e., por dispersión primaria) o pueden provenir de zonas más distantes, al ser acarreadas por el viento o por animales, entre otros posibles factores abióticos y bióticos (i.e., por dispersión secundaria). Son varios los procesos que están involucrados en el egreso de semillas del banco. Las semillas pueden morir por senescencia, la cual depende de las condiciones de temperatura y humedad, o por ataque de patógenos, hongos y bacterias, el cual puede producir necrosis o desechos metabólicos altamente tóxicos (Chambers y MacMahon 1994). Muchas semillas pueden perderse del banco por enterramiento profundo, ya que se considera que por debajo de los 7 cm de profundidad las semillas no están involucradas en los procesos relacionados con la dinámica del banco (Kemp 1989, Chambers y MacMahon 1994). La germinación es otro de los procesos involucrados en la pérdida de semillas (Chambers y MacMahon 1994, Marone et al. 2000a). Finalmente, una gran cantidad de semillas puede perderse por el consumo de los animales granívoros, principalmente aves, roedores y hormigas (Kemp 1989, Chambers y MacMahon 1994, Marone et al. 1998b, 2000b).

Las hormigas granívoras no suelen remover más del 10% de la producción total de semillas (Pulliam y Brand 1975, Whitford 1978). Sin embargo, el impacto puede resultar muy importante sobre las especies más preferidas (Whitford 1978, Reichman 1979), de las cuales pueden llegar a remover todas las semillas disponibles (Crist y MacMahon 1992). Las hormigas son forrajeras de sitio central, es decir, transportan su alimento hacia el nido, donde

Capítulo 6

es almacenado, consumido o suministrado a sus crías. Esta característica determina que el acarreo de semillas se encuentre limitado a las zonas relativamente cercanas al nido y que, por lo tanto, las semillas de los alrededores del nido estén más expuestas a la predación que las que se encuentran más alejadas y fuera de su área de influencia. Se han realizado pocos estudios para establecer la magnitud del efecto del consumo de semillas por hormigas sobre el banco de semillas en los alrededores del nidos. En una estepa arbustiva en América del Norte, Mull y MacMahon (1996) hallaron que *Pogonomyrmex occidentalis* afecta la abundancia de semillas, aunque el efecto solo fue observado en una de dos temporadas de estudio y únicamente en los espacios abiertos entre los senderos de forrajeo. En el mismo sistema, Anderson y MacMahon (2001) determinaron, por medio de experimentos de clausura, que el efecto de las hormigas sobre el banco de suelo en los alrededores de los nidos era muy bajo y que otras actividades de las colonias (e.g., el mantenimiento de un área sin vegetación alrededor de la entrada del nido) podrían tener un efecto mucho mayor sobre la vegetación que el consumo de semillas. Así, al menos en ese sistema, los efectos del consumo de semillas por parte de las hormigas no parecen ser muy importantes.

En el Monte central, el impacto de los granívoros sobre el banco de semillas ha sido estudiado en los meses de otoño e invierno, obteniéndose evidencia de que las aves son las mayores responsables de la pérdida de semillas durante ese período (Marone et al. 1998b). Aún no se ha estudiado el impacto de la granivoría sobre el banco en primavera y verano, período en que las hormigas son los granívoros más importantes (Lopez de Casenave et al. 1998). Al menos dos de las tres especies del género *Pogonomyrmex* que habitan en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (*P. rastratus* y *P. pronotalis*) presentan tasas de remoción de semillas relativamente altas a lo largo de la temporada de actividad (6 y 5×10^4 semillas por colonia, respectivamente; Pirk y Lopez de Casenave 2006). Tanto estas dos especies como *P. inermis* consumen

Capítulo 6

semillas principalmente del suelo, es decir, presentan un consumo mayormente posdispersivo (Pol y Lopez de Casenave, datos no publicados). El objetivo de este trabajo es determinar si las hormigas del género *Pogonomyrmex* tienen un efecto sobre la abundancia de semillas en el suelo, especialmente en las cercanías del nido.

Las estimaciones de la dieta de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* realizadas durante varias temporadas sucesivas han coincidido en que las semillas más consumidas son las de las gramíneas *Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita*, *Digitaria californica* y *Stipa ichu* (Pirk et al. 2004, Pirk y Lopez de Casenave 2006, Capítulo 3). De estas especies, *Aristida* spp. y *Pappophorum* spp. son también altamente preferidas por las hormigas cuando se las ofrece experimentalmente (Capítulo 4). Por lo tanto, de haber un efecto de las hormigas sobre el banco de semillas, se espera que el mismo se observe especialmente sobre la abundancia de estas especies y que se manifieste como un gradiente espacial, siendo mayor el impacto (y, por consiguiente, las semillas menos abundantes) en las cercanías del nido. Además, puesto que la actividad forrajera (Pol y Lopez de Casenave 2004), la tasa de remoción de semillas (Pirk y Lopez de Casenave 2006) y la dieta (Capítulo 3) de estas hormigas presentan variaciones a lo largo de la temporada de actividad, se espera que el gradiente de abundancia de semillas en los alrededores del nido sea variable en el tiempo.

Métodos

La abundancia de semillas presentes en la superficie del suelo fue medida a diferentes distancias de la entrada de nidos de las tres especies del género *Pogonomyrmex* ubicados en el bosque abierto de *Prosopis flexuosa* en Ñacuñán. Para ello se buscaron colonias activas de *P. pronotalis*, *P. inermis* y *P. rastratus* que se encontraran a más de 20 m de distancia de otras

Capítulo 6

colonias de este género, de manera de evitar la superposición del forrajeo de más de una colonia y poder así atribuir el efecto a la colonia estudiada. Para establecer la ausencia de otras colonias se trazaron dos rectas perpendiculares, con centro en la entrada del nido elegido, delimitando una circunferencia de 20 m de radio, la cual fue revisada durante las horas de mayor actividad de las hormigas en dos días diferentes en cada ocasión de muestreo.

La estimación de la abundancia de semillas se llevó a cabo en tres ocasiones de muestreo: al comienzo (octubre de 2004), a mediados (diciembre de 2004) y al final (abril 2005) de la temporada de actividad de las hormigas. Se buscaron colonias de las tres especies en octubre y la intención original fue realizar los muestreos en las mismas colonias en las tres ocasiones. Seis colonias de *P. inermis* fueron estudiadas en octubre y diciembre, pero en abril se detectó que otra colonia de esta especie se había activado en las cercanías de una de ellas y dos de las colonias muestreadas cesaron su actividad, reduciéndose así el número de colonias estudiadas de esta especie a tres. En cuanto a *P. rastratus*, solo se hallaron dos colonias activas en octubre y una nueva colonia fue incorporada en diciembre. En abril se detectaron colonias de otras especies del género *Pogonomyrmex* que se activaron alrededor de una de ellas, por lo que solo dos de las tres colonias pudieron muestrearse en esa ocasión. No se hallaron colonias de *P. pronotalis* activas dentro del algarrobal en ninguna ocasión durante todo el período de muestreo. Esta especie está asociada a los caminos que atraviesan la reserva (Pirk et al. 2004) y en los años previos a este trabajo se observó una disminución marcada en la densidad de colonias en el algarrobal (obs. pers.).

En cada ocasión de muestreo se dispusieron dos transectas de 10 m desde la entrada del nido, a 180° una de la otra, en una dirección elegida al azar. En diciembre y en abril, la dirección de las transectas se modificó en al menos 15° con respecto a la de las ocasiones anteriores para

Capítulo 6

minimizar la influencia de posibles disturbios producidos por los muestreos previos. Sobre cada transecta se tomaron hasta 4 muestras del banco de semillas a cada una de 6 distancias de la entrada del nido (0.5, 1, 2, 4, 7 y 10 m), totalizando un máximo de 48 muestras por colonia. Debido a la alta heterogeneidad en la abundancia de semillas entre distintos tipos de sustrato en Ñacuñán (Marone et al. 2004, Milesi 2006), se tomaron muestras en sitios de suelo desnudo como con mantillo. En cada una de las seis distancias, dos muestras correspondieron a suelo desnudo y las otras dos a mantillo, excepto en algunos casos en los que solo un sustrato se encontraba presente en el punto de muestreo. Cada muestra abarcó una superficie circular de 64 cm² y tuvo 0.5 cm de profundidad. Esta profundidad fue elegida porque se consideró que solo las semillas superficiales están disponibles para las hormigas por la incapacidad de las mismas para desenterrar semillas (Reichman 1979, Crist y MacMahon 1992, Mull y MacMahon 1996). Para tomar las muestras se utilizó la tapa de una caja de Petri de las dimensiones mencionadas, la cual fue presionada en el suelo con el extremo abierto hacia abajo. Para separar la porción de suelo contenida en la tapa, se colocó una espátula por debajo del borde inferior de la misma. Las muestras aisladas de esta manera fueron guardadas en frascos y llevadas al laboratorio para su análisis. Allí, fueron tamizadas bajo presión de agua usando tamices de malla de 0.27 mm, la cual no permite el paso de las semillas de gramíneas más pequeñas encontradas en el banco de suelo de Ñacuñán (Marone y Horno 1997). Una vez eliminadas las partículas de suelo más pequeñas, las muestras se dejaron secar. Posteriormente, se registraron y contabilizaron las semillas de gramíneas o los restos de las mismas bajo lupa estereoscópica. Las semillas que no colapsaban al ser presionadas entre las pinzas fueron consideradas semillas en buen estado (Mull y MacMahon 1996).

Para los análisis solo se consideraron las semillas en buen estado de *Aristida* spp., *Pappophorum* spp. *Trichloris crinita*, *Stipa ichu* y *Digitaria californica* halladas en cada una

Capítulo 6

de las muestras. Se estimó el promedio de la abundancia de semillas (semillas/m²) de cada una de estas especies y del total de las mismas sobre cada sustrato (mantillo y suelo desnudo) para cada distancia y ocasión de muestreo en todas las colonias. Se comparó la abundancia de semillas entre las distintas distancias para cada tipo de sustrato por separado con la prueba no paramétrica de Friedman para un diseño de bloques aleatorizados (Zar 1996). Debido a que el número de colonias de *P. rastratus* resultó muy bajo en las tres ocasiones y el de *P. inermis* también lo fue en abril, se realizó un análisis conjunto para ambas especies para que resultara más representativo. Si bien lo más deseable habría sido un análisis por especie, el interés de este trabajo está centrado en el impacto sobre el banco de semillas y no en la especie causante del mismo. Además, ambas especies presentan patrones muy similares en su dieta (Capítulo 3) y en sus preferencias (Capítulo 4), por lo que se espera un impacto cualitativamente similar. Se consideró cada colonia como un bloque; por lo tanto, el número de bloques fue de 8, 9 y 5 para octubre, diciembre y abril, respectivamente. El factor distancia tuvo 6 niveles: 0.5, 1, 2, 4, 7 y 10 m. Cuando se observaron diferencias significativas entre las distancias, se realizaron comparaciones múltiples con la Prueba de Tukey adaptada a un diseño de bloques aleatorizado (Zar 1996).

Resultados

La densidad de semillas en buen estado de *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* difirió entre sustratos, siendo de aproximadamente un orden de magnitud superior en el suelo con mantillo que en el suelo desnudo en todas las ocasiones de muestreo (Figura 6.2). En general, se observaron diferencias temporales en la abundancia de semillas en ambos sustratos, con valores levemente inferiores en diciembre que en octubre y en abril (Figura 6.2).

Capítulo 6

La abundancia de semillas de las cinco especies de gramíneas estudiadas no difirió significativamente entre las diferentes distancias desde la entrada de los nidos en octubre y en diciembre, ni en mantillo ni en suelo desnudo (Prueba de Friedman: $X^2_{r_{6,8}}=3.48$ y $X^2_{r_{6,8}}=3.79$ en octubre y $X^2_{r_{6,9}}=6.05$ y $X^2_{r_{6,9}}=0.62$ en diciembre, para mantillo y suelo desnudo, respectivamente; $p>0.1$ en todos los casos). En abril, por el contrario, se detectaron diferencias significativas, aunque solamente en mantillo (Prueba de Friedman: $X^2_{r_{6,5}}=14.51$, $p<0.005$ para mantillo y $X^2_{r_{6,5}}=6.03$, $p>0.1$ para suelo desnudo). Las comparaciones múltiples mostraron que las densidades de semillas que difirieron significativamente entre sí fueron las de 0.5, 1 y 4 m con las de 7 y 10 m y la de 2 m con la de 10 m, siendo las abundancias de semillas de las muestras más cercanas a la entrada del nido siempre menores que las de las más lejanas (comparaciones múltiples de Tukey, $p<0.05$; Figura 6.1e). En función de estos resultados, se pueden definir dos áreas en cuanto a la abundancia de semillas en el mantillo. Por un lado, el área comprendida desde la entrada del nido hasta un radio de al menos 4 m, donde se registró un promedio de aproximadamente 380 semillas/m², y, por el otro, el área comprendida por distancias mayores a los 4 m, con abundancias de alrededor de 945 semillas/m² (Figura 6.1e).

Los patrones de abundancia de semillas de las distintas especies fueron similares en suelo desnudo y mantillo (Figura 6.2). En octubre, las especies que presentaron mayores abundancias fueron *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp. y *Trichloris crinita* y no se observó un gradiente en la abundancia desde la entrada del nido para ninguna de las especies (Figura 6.2a y b). En diciembre, las abundancias de todas las especies disminuyeron, con excepción de *Stipa ichu*, para la cual se observó un gradiente de abundancia tanto en mantillo como en suelo desnudo, con mayores densidades a mayores distancias de la entrada del nido

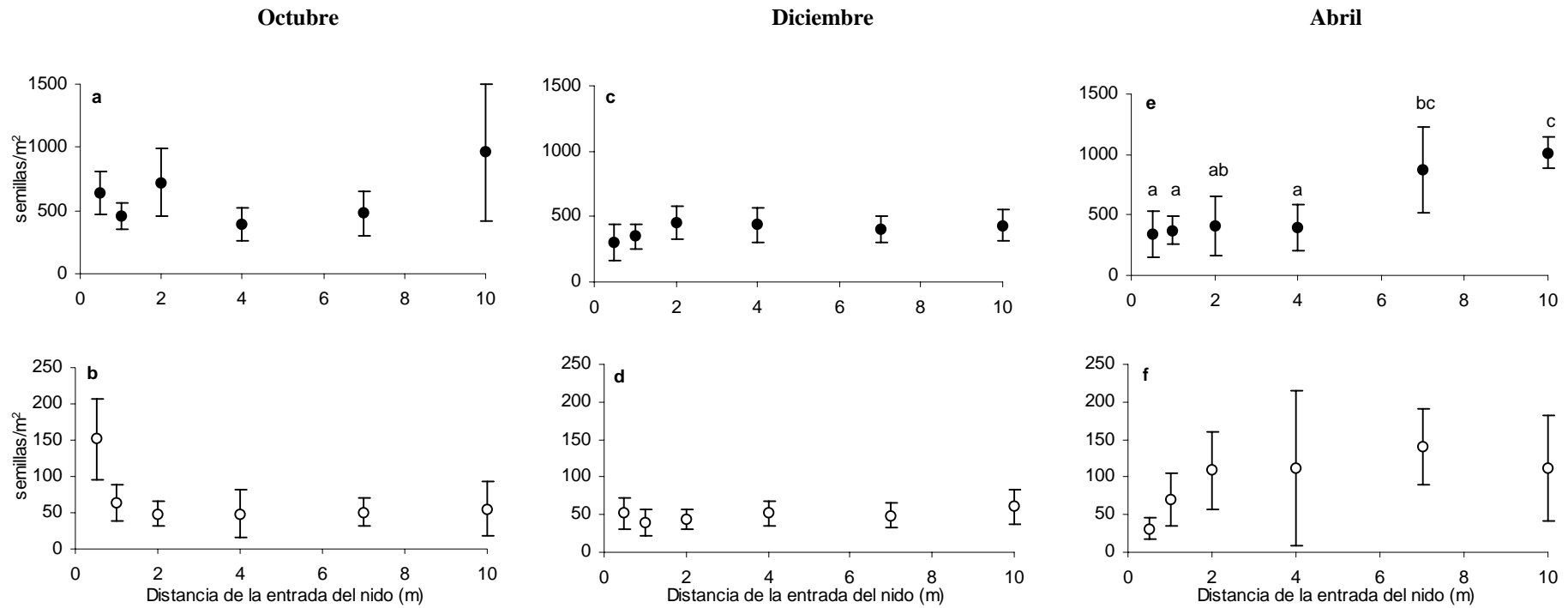


Figura 6.1. Promedio (\pm error estándar) de la densidad de semillas de *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* a distintas distancias de la entrada de nidos de *Pogonomyrmex rastratus* y *P. inermis*. Se muestran los valores obtenidos en suelo con mantillo (arriba, círculos negros) y en suelo desnudo (abajo, círculos abiertos) en 8 colonias en octubre (a y b), 9 en diciembre (c y d) y 5 en abril (e y f). Las letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas (Prueba de Friedman y contrastes múltiples de Tukey; $p < 0.05$).

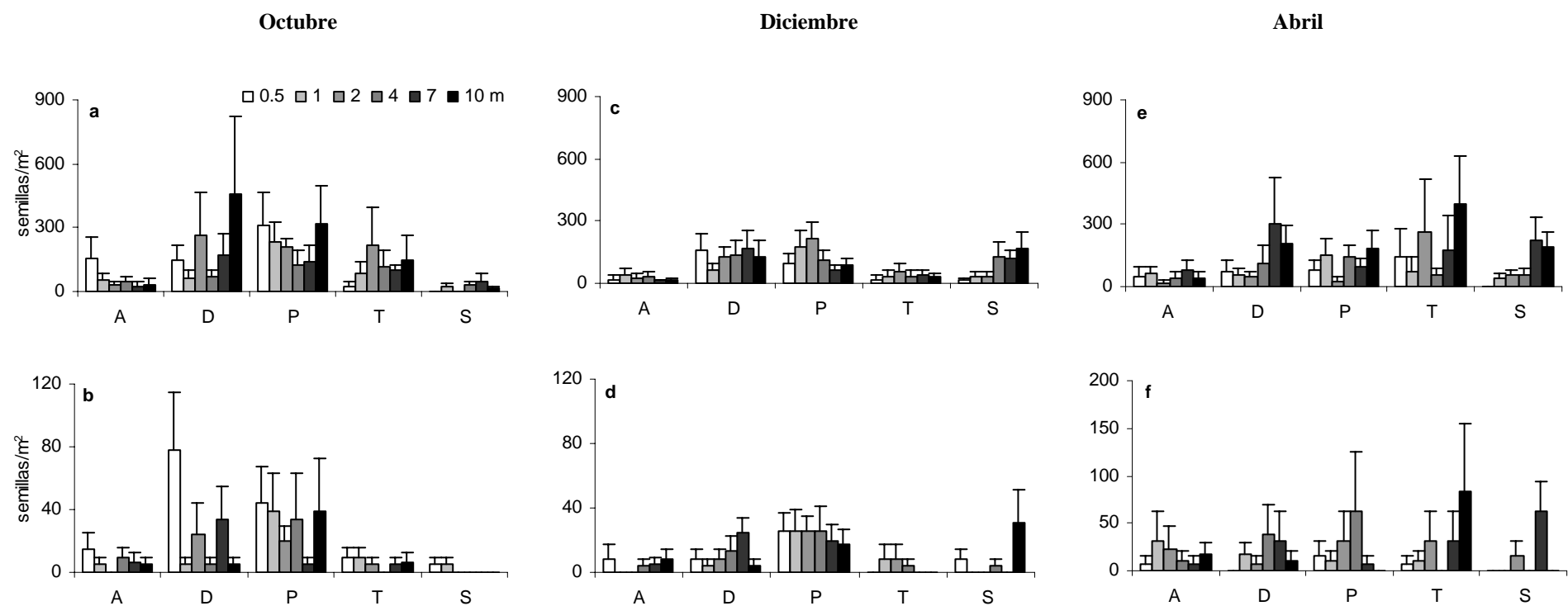


Figura 6.2. Promedio (+ error estándar) de la densidad de semillas de *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu* a distintas distancias (0.5-10 m) de la entrada de nidos de *Pogonomyrmex rastratus* y *P. inermis*. Se muestran los valores obtenidos en suelo con mantillo (arriba) y en suelo desnudo (abajo) en 8 colonias en octubre (a y b), 9 en diciembre (c y d) y 5 en abril (e y f). A: *Aristida* spp., D: *Digitaria californica*, P: *Pappophorum* spp., T: *Trichloris crinita*, S: *Stipa ichu*.

Capítulo 6

(Figura 6.2c y d). En abril, finalmente, se registró un aumento en la abundancia de *Trichloris crinita* (tanto en mantillo como en suelo desnudo) y las demás especies presentaron densidades mayores en mantillo, pero solo en las muestras más alejadas de la entrada del nido (Figura 6.2d y f). Se observó una tendencia general a un gradiente de abundancias desde la boca del nido, que fue más marcado para *Stipa ichu* y *Digitaria californica* en mantillo y para *Trichloris crinita* en mantillo y en suelo desnudo (Figura 6.2e y f).

Discusión

La actividad de forrajeo de *P. rastratus* y *P. inermis* parece afectar la abundancia de semillas en el banco de suelo en el algarrobal del desierto del Monte. Se observó una menor abundancia de las semillas más consumidas por las dos especies (i.e., *Aristida* spp., *Digitaria californica*, *Pappophorum* spp., *Trichloris crinita* y *Stipa ichu*) en las cercanías del nido, donde se concentra la mayor actividad de forrajeo, que en áreas más alejadas y ajenas a la influencia de las hormigas, aunque este efecto fue variable tanto en el tiempo (solo se manifestó hacia el final de la temporada de actividad) como en el espacio (preponderó en sustratos con presencia de mantillo y no en suelo desnudo).

La variación temporal del efecto de las hormigas sobre el banco de semillas puede explicarse analizando la dinámica temporal del consumo. A mediados de la primavera (i.e., octubre-noviembre), la actividad forrajera de las hormigas es baja (Pol y Lopez de Casenave 2004) y su dieta contiene una menor proporción de semillas (Capítulo 3). Durante la temporada correspondiente a este estudio (2004-05), la proporción de semillas en la dieta de las dos especies en octubre fue más baja que en el resto de la

Capítulo 6

temporada (61% vs. >95% para *P. rastratus* y 64% vs. >85% para *P. inermis*, en octubre y en el resto de la temporada, respectivamente; Capítulo 3). La ausencia de un efecto de estas hormigas sobre el banco de suelo en octubre podría deberse, entonces, a una baja tasa de consumo por parte de las obreras, determinada por una baja actividad de las colonias y por un menor porcentaje de semillas en la dieta. A comienzos del verano (i.e., diciembre), la actividad es mayor que en primavera (Pol y Lopez de Casenave 2004) y la dieta se concentra en las semillas de *Stipa ichu*, la gramínea C3 cuya producción comienza más temprano que la de las gramíneas C4 (Capítulo 3). Más específicamente, en diciembre de 2004 las dos especies acarrearon principalmente *Stipa ichu*, que representó el 100 y el 86% de la dieta de *P. inermis* y *P. rastratus*, respectivamente (Capítulo 3). Durante ese período, si bien no se observó un gradiente marcado para el conjunto de las semillas analizadas, se registró una tendencia muy marcada de menores abundancias de *Stipa ichu* en las cercanías de los nidos. A comienzos del otoño (i.e., abril) la actividad de las hormigas disminuye, pero su dieta, al igual que durante el verano, se reparte entre *Pappophorum* spp., *Aristida* spp., *Trichloris crinita*, *Digitaria californica* y *Stipa ichu*, especies a las cuales consumen casi exclusivamente (Capítulo 3). El alto consumo de estas semillas a partir de mediados del verano tuvo un efecto detectable sobre el banco en abril de 2005, ya que se registró una menor abundancia del conjunto de estas especies en los alrededores de los nidos. En síntesis, el patrón temporal observado se puede explicar teniendo en cuenta que cuando las hormigas presentan niveles altos (o aún intermedios) de actividad, tienen un efecto sobre la abundancia de las semillas que están o que han estado consumiendo (e.g., *Stipa ichu* en diciembre y las demás gramíneas en abril).

Capítulo 6

La evidencia que sugiere que la disminución en la abundancia de semillas se debe al consumo de las hormigas parece convincente. Por un lado, las especies más afectadas en cada ocasión coinciden con las más consumidas. Por otro lado, Pol y Lopez de Casenave (datos no publicados) encontraron que *P. rastratus* y *P. inermis* tienen una distancia promedio de forrajeo de alrededor de 4 m a partir de la entrada del nido. Precisamente, las mayores diferencias en la abundancia de semillas que se registraron en abril en este trabajo ocurrieron entre las distancias menores a los 4 m y las mayores a los 7 m, es decir, entre la zona comprendida mayormente dentro del área de forrajeo y la zona fuera de la misma.

A pesar de la evidencia que apoya que el consumo de las hormigas sería el proceso que ocasiona el patrón observado en abril, existen explicaciones alternativas que deben ser analizadas. Una menor densidad de gramíneas adultas (i.e., plantas) en las cercanías de los nidos (ocasionada, por ejemplo, por la propia actividad de las hormigas o utilizada como clave ambiental por las hormigas para elegir su sitio de nidificación) podría generar una lluvia de semillas menos densa durante la dispersión primaria en las cercanías de la entrada del nido. Para evaluar esa posibilidad, en abril se registró la presencia de individuos adultos de las cinco especies de gramíneas estudiadas a lo largo de cada una de las transectas de muestreo. No se observó una mayor cobertura de gramíneas a mayores distancias de la boca del nido (el 60, 40, 20, 10, 30 y 50% de los puntos de muestreo a 0.5, 1, 2, 4, 7 y 10 m de la entrada de los nidos, respectivamente, presentaba gramíneas adultas). Por lo tanto, es poco plausible que la distribución espacial de las gramíneas haya generado el patrón observado en el banco de suelo. En cuanto al potencial consumo de otros granívoros, la actividad de las aves y de los roedores es relativamente baja en primavera-verano en el Monte central (Lopez de

Capítulo 6

Casenave et al. 1998), y no se espera que su consumo genere un gradiente en el banco de suelo asociado a las entradas de los nidos de estas hormigas.

El efecto del consumo de las hormigas solo se manifestó en el suelo con mantillo, mientras que no fue registrado en el suelo desnudo en ninguna ocasión. Las tres especies del género *Pogonomyrmex* que se encuentran en Ñacunán extraen semillas más frecuentemente del mantillo que del suelo desnudo (el 75, 61 y 78% del consumo posdispersivo de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis*, respectivamente, ocurre en suelo con mantillo; Pol y Lopez de Casenave, datos no publicados), lo cual explica, en principio, los resultados obtenidos. Una explicación alternativa a la falta de efecto del consumo en el suelo desnudo está relacionada con la redistribución horizontal de las semillas. Aunque la mayor parte de las semillas de gramíneas se incorpora al banco de suelo en los sitios expuestos (fuera de la influencia de árboles y arbustos, en donde hay menor cantidad de mantillo), su abundancia se empareja rápidamente entre distintos microhábitats, fundamentalmente por la acción del viento, que acumularía semillas en las áreas cubiertas de vegetación con abundante mantillo (Marone et al. 1998a). De esta manera, de existir un efecto del consumo sobre las semillas en el suelo desnudo, el mismo podría ser efímero y no observarse debido a la mayor redistribución horizontal.

Los resultados obtenidos difieren de los de trabajos realizados en una estepa arbustiva en Wyoming (Estados Unidos) con *Pogonomyrmex occidentalis* (Mull y MacMahon 1996, Anderson y MacMahon 2001). Esta especie afectó la abundancia de semillas en el banco de suelo de dos maneras diferentes: por un lado, la abundancia de semillas fue mayor a mayores distancias de los senderos de forrajeo en microhábitats abiertos, y por otro, las semillas de *Bromus tectorum* fueron más abundantes cerca de los nidos, en

Capítulo 6

contraposición con lo esperado. Los autores propusieron que la actividad de las hormigas estaría facilitando indirectamente el establecimiento de esta especie en las cercanías de las colonias (Mull y MacMahon 1996). En un experimento de exclusión de roedores y hormigas a distintas distancias de la entrada de los nidos de *P. occidentalis*, Anderson y MacMahon (2001) observaron que los roedores tuvieron un efecto mucho mayor sobre la abundancia de semillas que las hormigas, y que otras actividades de las hormigas, como el mantenimiento del disco desprovisto de vegetación en los alrededores del nido, podrían tener un mayor efecto sobre la vegetación. Una de las diferencias de estos trabajos con respecto al presentado aquí es que los autores evaluaron la totalidad de las semillas en el banco, sin discriminar las más consumidas, las cuales quizás podrían haberse visto afectadas. Además, *P. occidentalis*, a diferencia de *P. inermis* y *P. rastratus*, presenta senderos de forrajeo bien definidos y la entrada de sus nidos está rodeada por un área sin vegetación que es clareada por las propias obreras. Por otro lado, los roedores son granívoros importantes en aquel sistema, a diferencia de lo que ocurre en el desierto del Monte (Lopez de Casenave et al. 1998, Marone et al 2000b), por lo que su efecto podría superponerse con el de las hormigas, resultando en un patrón menos claro.

Tanto la composición como el tamaño del banco de semillas en el Monte central son muy heterogéneos entre diferentes microhábitats (Marone et al. 2004), al igual que en otros desiertos (Kemp 1989, Chambers y MacMahon 1994). Mientras que las semillas de gramíneas prevalecen en las depresiones naturales y en las áreas abiertas, las semillas de dicotiledóneas herbáceas son más abundantes bajo los árboles (Marone et al. 2004). Este trabajo muestra que las colonias de *Pogonomyrmex inermis* y *P. rastratus* podrían incrementar la heterogeneidad observada, al menos desde el verano hasta los comienzos

Capítulo 6

del otoño. Las hormigas disminuyen la abundancia de semillas sobre el mantillo en las áreas que rodean la entrada del nido, generando parches de menor abundancia.

Adicionalmente, puesto que las hormigas consumen mayormente gramíneas, la abundancia relativa de estas semillas será menor y las de otras, como las de dicotiledóneas herbáceas y de arbustos, será mayor en estos parches, provocando un cambio en la composición específica del banco.

CAPITULO 7

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

A lo largo de este trabajo de tesis se estudiaron diferentes aspectos de la ecología trófica de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* que permitieron profundizar los conocimientos previos sobre el papel que estas especies cumplen como consumidoras de semillas en el Monte central. A continuación se discuten e integran los resultados obtenidos en los capítulos precedentes en el marco conceptual de los efectos recíprocos consumidor-recurso y se analizan las implicancias de los efectos del consumo de semillas por parte de las hormigas sobre la dinámica de la vegetación en el desierto del Monte.

Efectos de la abundancia de semillas sobre la dieta de las hormigas

El consumo de semillas por parte de *Pogonomyrmex rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* en el Monte central se vio afectado por la abundancia del recurso (Capítulo 3). A pesar de ser especialistas en semillas, las tres especies acarrearón una mayor proporción de otro tipo de ítems, principalmente de estructuras vegetales e invertebrados, cuando la abundancia de semillas de gramíneas en el ambiente era baja, incrementando la diversidad de su dieta. Teniendo en cuenta que los experimentos de preferencia realizados a campo mostraron que al menos dos de las especies más consumidas (*Aristida* spp. y *Pappophorum* spp.) son también altamente preferidas (Capítulo 4), los resultados coinciden con una de las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo: la amplitud de la dieta se incrementa cuando los recursos preferidos son escasos (Schoener 1971).

Capítulo 7

Durante los períodos en que había baja abundancia de las semillas más consumidas, *P. rastratus* y *P. pronotalis*, acarrearón semillas de dicotiledóneas herbáceas y arbustos, las cuales en general se encuentran en baja proporción en su dieta (Capítulo 3). Los experimentos de preferencia mostraron que las tres especies prefieren semillas de gramíneas por sobre las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos (Capítulo 4). En consecuencia, *P. rastratus* y *P. pronotalis* estarían aumentando el consumo de semillas sub-óptimas cuando las semillas preferidas son poco abundantes, coincidiendo con lo predicho por la teoría de forrajeo óptimo (MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, Stephens y Krebs 1986). Un comportamiento similar ha sido observado en las aves granívoras en el Monte central. En particular, la proporción de semillas sub-óptimas se incrementa en la dieta de *Zonotrichia capensis* en los años de baja producción de semillas (Marone et al., datos no publicados).

P. inermis, a diferencia de las otras dos especies, consumió exclusivamente semillas de gramíneas, y, cuando éstas eran escasas en el ambiente, sus niveles de actividad fueron muy bajos (Capítulo 3). La menor flexibilidad en la dieta de *P. inermis* podría ser consecuencia de su menor tamaño corporal (Capítulo 5). *P. inermis* presentó una tendencia menos marcada al acarreo de cariopses grandes de *Pappophorum* spp. en experimentos de preferencia y en su dieta se observó una menor proporción de semillas grandes y una mayor proporción de semillas pequeñas en comparación con las otras dos especies, de mayor tamaño corporal (Capítulo 5), evidenciándose así una posible restricción morfológica a la incorporación de un espectro amplio de alimentos. Puesto que *P. inermis* solo consume semillas de gramíneas, cuando la abundancia éstas en el ambiente es baja la tasa de retorno de obreras cargadas posiblemente también lo sea, lo

Capítulo 7

cual podría provocar una disminución en la actividad forrajera de las colonias, como se ha reportado para otras especies (Gordon 1991).

Efectos del consumo de las hormigas sobre la abundancia de semillas

La similitud entre la dieta (Capítulo 3) y las preferencias (Capítulo 4) de *P. rastratus*, *P. pronotalis* y *P. inermis* permitió hacer predicciones fuertes sobre las semillas que podrían verse más afectadas por el consumo de las hormigas. Al estudiar la abundancia de estas semillas (*Aristida* spp., *Pappophorum* spp., *Stipa ichu*, *Digitaria californica* y *Trichloris crinita*) en el banco del suelo a diferentes distancias de la entrada de nidos de *P. rastratus* y *P. inermis* se observó una disminución en la abundancia de *Stipa ichu* a comienzos del verano y del conjunto de las semillas al final de la temporada en suelos con mantillo en las cercanías de los nidos (Capítulo 6).

La ausencia de efecto de las hormigas sobre la abundancia de semillas al comienzo de la temporada estaría asociada a los menores niveles de actividad de las colonias (Pol y Lopez de Casenave 2004) y al menor consumo de semillas de gramíneas por parte de las tres especies (Capítulo 3). Estos cambios en la dieta en los momentos de baja abundancia podrían estar amortiguando los efectos de las hormigas sobre el banco de suelo, ya que si la dieta fuera menos flexible, las hormigas presentarían un mayor efecto sobre las reservas de semillas justo cuando las especies preferidas son escasas (Crist y MacMahon 1992).

La importancia relativa de los efectos recíprocos que se ejercen mutuamente las hormigas y las semillas cambia temporalmente puesto que el efecto de la abundancia de

Capítulo 7

semillas sobre el consumo de las hormigas (“desde abajo”) parece prevalecer sobre el efecto del consumo de las hormigas sobre la abundancia de semillas (“desde arriba”) en primavera, mientras que este último podría ser más importante durante el verano y hasta comienzos del otoño. Este cambio está asociado con los patrones de producción de semillas de las gramíneas, los cuales, a su vez, están estrechamente relacionados con las precipitaciones. Los niveles de producción de semillas de las gramíneas C3 dependen de las precipitaciones de primavera, mientras que los de las C4 dependen de las precipitaciones de verano (Pol et al., datos no publicados). Además, la producción de semillas de gramíneas es baja en años muy secos (como ocurrió en la temporada 2002-03) y puede comenzar más tardíamente si el inicio de las lluvias estivales se retrasa (como pasó en 2003-04) (ver Capítulos 1 y 3). Por lo tanto, las precipitaciones cumplirían un papel importante en el sistema hormigas-semillas en el Monte central, el cual resulta más evidente durante las sequías.

Se ha propuesto que en los ecosistemas desérticos el predominio del control que establecen los organismos productores y el que establecen los organismos consumidores oscila en función de las variaciones en las precipitaciones (Meserve et al. 2003, Báez et al. 2006). En los períodos con mayores niveles de productividad, el papel de los factores abióticos en el control de estas comunidades puede disminuir en favor de un control ejercido por los consumidores (Meserve et al. 2003). Aunque a una menor escala temporal y espacial, en el Monte central podría estar ocurriendo algo similar con las influencias recíprocas entre hormigas y semillas. En este caso, los cambios ocurrirían al menos a escala de temporada de actividad, con las precipitaciones y, por ende, con los niveles de producción de semillas, los cuales ejercen una mayor influencia en primavera, y con las hormigas ejerciendo una mayor influencia desde el verano hasta el

Capítulo 7

otoño. Sin embargo, cabe destacar que para poder establecer si los efectos recíprocos se traducen en un control de un nivel trófico sobre el otro habría que realizar estudios a escalas temporales mayores y sobre las respectivas abundancias poblacionales (i.e., la de las hormigas y la de las gramíneas).

Implicancias del consumo de las hormigas sobre la dinámica de los pastos en el desierto del Monte

El consumo de semillas por parte de las hormigas del género *Pogonomyrmex* podría tener implicancias en la dinámica de los pastos perennes en el Monte central. Las hormigas disminuyen la abundancia de semillas sobre el mantillo en el área que rodea la entrada del nido, generando parches de menor abundancia (Capítulo 6). Además, puesto que las hormigas consumen mayormente semillas de gramíneas, la abundancia relativa de otras semillas, como las de dicotiledóneas herbáceas y arbustos, será mayor en estos parches, produciéndose un cambio en la composición del banco. Si el patrón espacial generado por las hormigas coincidiera con una alta tasa de germinación, la cual en Ñacuñán tiene un pico en los meses más cálidos y está positivamente relacionada con las precipitaciones (Marone et al. 2000a), se esperaría una menor densidad de plántulas de gramíneas germinando en las cercanías de las colonias. De establecerse exitosamente, la densidad de gramíneas sería menor en las cercanías de los nidos.

En varios estudios se han documentado los efectos de la predación de las hormigas granívoras sobre la densidad de plantas anuales en diferentes sistemas (Inouye et al. 1980, Samson et al. 1992, Espigares y López-Pintor 2005). En general, se ha observado un aumento en la densidad de plantas adultas y un cambio en la composición de

Capítulo 7

especies luego de la remoción de las hormigas. Sin embargo, no se han estudiado los efectos de las hormigas sobre poblaciones de plantas perennes. A diferencia de las anuales, cuyo reclutamiento está limitado principalmente por las reservas de semillas (Andersen 1989), el reclutamiento de las plantas perennes parece estar mayormente limitado por la abundancia de sitios adecuados para el establecimiento (Putwain et al. 1968, Grice y Westoby 1987). En consecuencia, los patrones de reclutamiento en las poblaciones de plantas perennes son generalmente complejos y es muy difícil de determinar cuál es el significado de las pérdidas de semillas a nivel poblacional (Andersen 1989). Es necesario estudiar detalladamente los procesos que limitan el reclutamiento de las gramíneas perennes en el desierto del Monte para comprender las implicancias que podría tener el consumo de semillas por parte de las hormigas en la dinámica de la vegetación.

REFERENCIAS

Referencias

- Andersen, A. N. (1989) How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Andersen, A. N., Azcárate, F. M. & Cowie, I. D. (2000) Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology* 69: 975-984.
- Anderson, C. J. & MacMahon, J. A. (2001) Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments* 49: 343-355.
- Appleby, M. C. (1983) The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour* 31: 600-608.
- Azcárate, F. M., Arqueros, L., Sánchez, A. M. & Peco, B. (2005) Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology* 19: 273-283.
- Baéz, S., Collins, S. L., Lightfoot, D. & Koontz, T. L. (2006) Bottom-up regulation of plant community structure in an aridland ecosystem. *Ecology* 87: 2746-2754.
- Bailey, K. H. & Polis, G. A. (1987) Optimal and central-place foraging theory applied to a desert harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Oecologia* 72: 440-448.
- Baker, H. (1989) Some aspects of the natural history of seed banks. Pp. 9-21 en: *Ecology of soil seed banks*. Alessio Leck, M., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds.). Academic Press, San Diego.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*. Tercera edición. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Boshoven, J. & Tognelli, M. (1995) La Reserva de Biósfera de Ñacuñán. Relevamiento ecológico, cultural y de manejo actual. Informe inédito, IADIZA, CRICYT, Mendoza.
- Boyd, R. & Silk, J. B. (1983) A method for assigning cardinal dominance ranks. *Animal Behaviour* 31: 45-58.
- Brown, J. H. & Ojeda, R. A. (1987) Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 337-349.
- Brown, J. H., Reichman, O. J. & Davidson, D. W. (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- Buckley, R. C. (1982) Ant-plant interactions: a world review. Pp. 111-141 en: *Ant-plant interactions in Australia*. Buckley, R. C. (ed.). W. Junk, The Hague.
- Cabrera, A. L. (1976) Regiones Fitogeográficas argentinas. Pp. 1-85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo II. Fascículo I. Acme, Buenos Aires.

Referencias

- Cabrera, A. L. & Willink, A. (1980) Biogeografía de América Latina. Segunda edición. Monografía 13, Serie de Biología. OEA, Washington D. C.
- Capitanelli, R. (1972) Geomorfología y clima de la Provincia de Mendoza. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 13: 15-48.
- Carroll, C. R. & Janzen, D. H. (1973) Ecology of foraging by ants. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 231-257.
- Cavagnaro, J. B. (1988) Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. Oecologia 76: 273-277.
- Chambers, J. C. & MacMahon, J. A. (1994) A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 263-292.
- Christian, D. P. & Lederle, P. E. (1984) Seed properties and water balance in desert granivores. Southwestern Naturalist 29: 181-188.
- Crawford, C. S. (1981) Biology of desert invertebrates. Springer-Verlag, New York.
- Crawley, M. J. (1983) Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Claver, S. & Fowler, H. G. (1993) The ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) of the Ñacuñán Biosphere Reserve. Naturalia 18: 189-193.
- Crist, T. O. & Friese, C. F. (1993) The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub-steppe. Ecology 74: 2231-2239.
- Crist, T. O. & MacMahon, J. A. (1991a) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. Environmental Entomology 20: 265-275.
- Crist, T. O. & MacMahon, J. A. (1991b) Individual foraging components of harvester ants: movement patterns and seed patch fidelity. Insectes Sociaux 38: 379-396.
- Crist, T. O. & MacMahon, J. A. (1992) Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. Ecology 73: 1768-1779.
- Cueto, V. R., Marone, L. & Lopez de Casenave, J. (2006) Seed preferences in sparrow species of the Monte desert, Argentina; implications for seed-granivore interactions. The Auk 123: 358-367.
- David, H. A. (1987) Ranking from unbalanced paired-comparison data. Biometrika 74: 432-436.
- David, H. A. (1988) The method of paired comparisons. C. Griffin, London.

Referencias

- Davidson, D. W. (1977) Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Davidson, E. A. (1982) Seed utilization by harvester ants Pp. 1-6 en: Ant-plant interactions in Australia. Buckley, R. C. (ed.). W. Junk, The Hague.
- Davies, N. B. (1977) Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves: Motacillidae). *Journal of Animal Ecology* 46: 37-57.
- de Vries, H. (1995) An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50: 1375–1389.
- de Vries, H. (1998) Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour* 55: 827-843.
- de Vries, H., Stevens, J. M. & Vervaecke, H. (2006) Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour* 71: 585-594.
- Díaz, M. (1996) Food choice by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology* 113A: 239-246.
- Elner, R. W. & Hughes, R. N. (1978) Energy maximisation in the diet of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of Animal Ecology* 47: 103-116.
- Espigares, T. & López-Pintor, A. (2005) Seed predation in a Mediterranean pasture: can ants modify the floristic composition of soil seed banks? *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 615-622.
- Gammell, M. P., de Vries, H., Jennings, D. J., Carlin, C. M. & Hayden, T. J. (2003) David's score: a more appropriate dominance ranking method than Clutton-Brock et al.'s index. *Animal Behaviour*: 66: 601-605.
- Gordon, D. M. (1991) Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *American Naturalist* 138: 379-411.
- Gordon, D. M. (1999) *Ants at work: how an insect society is organized*. Norton & Company, New York.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. (2001) *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Grice, A. C. & Westoby, M. (1987) Aspects of the dynamics of the seed-banks and seedling populations of *Acacia victoriae* and *Cassia* spp. in arid western New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 12: 209-215.
- Gross, C. L., Whalen, M. A. & Andrew, M. H. (1991) Seed selection and removal by ants in tropical savana woodland in Northern Australia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 99-112.

Referencias

- Guo, Q., Thompson, D. B., Valone, T. J. & Brown, J. H. (1995) The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan desert. *Oikos* 73: 251-259.
- Heredia, A. & Detrain, C. (2005) Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes* 70: 289-300.
- Heske, E. J., Brown, J. H. & Guo, Q. (1993) Effects of kangaroo rat exclusion on vegetation structure and plant species diversity in the Chihuahuan desert. *Oecologia* 95: 520-524.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990) *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Holm, S. (1979) A simple sequential rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Horton, K. (1964) Deer prefer jack pine. *Journal of Forestry* 62: 497-499.
- Inouye, R. S., Byers, G. & Brown, J. H. (1980) Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Johnson, D. H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Judd, T. M. (2005) The effects of water, season, and colony composition on foraging preferences of *Pheidole ceres* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behaviour* 18: 781-803.
- Kaspari, M. (1996) Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- Kay, A. (2004) The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. *Behavioral Ecology* 15: 63-70.
- Kelrick, M. I., MacMahon, J. A., Parmenter, R. R. & Sisson, D. V. (1986) Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Kemp, P. R. (1989) Seed bank and vegetation processes in deserts. Pp. 257-281 en: *Ecology of soil seed banks*. Alessio Leck, M., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds.). Academic Press, San Diego.
- Kendall, M. G. (1962) *Rank Correlation Methods*. C. Griffin, London.
- Knoch, T. R., Faeth, S. H. & Arnott, D. L. (1993) Endophytic fungi alter foraging and dispersal by desert harvesting ants. *Oecologia* 95: 470-473.
- Kugler, C. & Hincapié, M. C. (1983) Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: distribution, abundance, nest structure and diet. *Biotropica* 15: 190-198.
- Kusnezov, N. (1951) El género *Pogonomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zool. Lilloana* 11: 227-333.
- Kusnezov, N. (1963) Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. *Acta Zoológica Lilloana* 19: 3-186.

Referencias

- Lopez de Casenave, J. (2001) Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Lopez de Casenave, J., Cueto, V. R. & Marone, L. (1998) Granivory in the Monte desert: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 197-204.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966) On optimal use of patchy environment. *American Naturalist* 100: 903-909.
- MacKay, W. P. (1981) A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 88:25-74.
- MacKay, W. P. (1991) The role of ants and termites in desert communities. Pp. 113-150 en: *The Ecology of Deserts*. Polis, G. (ed.). University of Arizona Press, Tucson.
- MacMahon, J. A. (2001) Desert ecosystems. Pp 37-59 en: *Encyclopedia of biodiversity*, vol 2. Levis, S. A. (ed.). Academic Press, San Diego.
- MacMahon, J. A., Mull, J. F. & Crist, T. O. (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 265-291.
- Mares, M. A., Morello, J. & Goldstein, G. (1985) The Monte Desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid areas. Pp. 203-237 en: *Hot deserts and arid shrublands*. Evenary, M., Noy-Meir, I. & Goodall, D. W. (eds.). Elsevier, Amsterdam.
- Mares, M. A. & Rosenzweig, M. L. (1978) Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- Marone, L. (1991) Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte desert, Argentina. *Ecología Austral* 1: 77-86.
- Marone, L. (2006) Los alcances y los límites de la investigación en ecología evolutiva. Pp. 231-247 en: *La investigación desde sus propagandas. Senderos y estrategias*. Gotthelf, R. (ed.). Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza.
- Marone, L., Cueto, V. R., Milesi, F. A. & Lopez de Casenave, J. (2004) Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany* 82: 1809-1816.
- Marone, L. & Horno, M. E. (1997) Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661-670.
- Marone, L., Horno, M. E. & González del Solar, R. (2000a) Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal of Ecology* 88: 1-11.

Referencias

- Marone, L., Lopez de Casenave, J. & Cueto, V. R. (2000b). Granivory in southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132.
- Marone L., Rossi, B. E. & Horno, M. E. (1998a) Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South America warm desert. *Plant Ecology* 137: 143-150.
- Marone, L., Rossi, B. E. & Lopez de Casenave, J. (1998b) Granivore impact on soil-seed reserves in the Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12: 640-645.
- Medel, R. G. (1995) Convergence and historical effects in harvester ant assemblages of Australia, North America, and South America. *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 29-44.
- Medel, R. G. & Vásquez, R. A. (1994) Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *Journal of Arid Environments* 26: 363-371.
- Melhop, P. & Scott, N. J. (1983) Temporal patterns of seed use and availability in a guild of desert ants. *Ecological Entomology* 8: 69-85.
- Meserve, P. L., Kelt, D. A., Milstead, W. B. & Gutiérrez, J. R. (2003) Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53: 633-646.
- Milesi, F. A. (2006) Selección de sitios de alimentación por aves granívoras en el desierto del Monte. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Morehead, S. A. & Feener, D. H. Jr. (1998) Foraging behavior and morphology: seed selection in the harvester ant genus *Pogonomyrmex*. *Oecologia* 114: 548-555.
- Morello, J. (1958) La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 1-155.
- Mull, J. F. & MacMahon, J. A. (1996) Factors determining the spatial variability of seed densities in a shrub-steppe ecosystem: the role of harvester ants. *Journal of Arid Environments* 32: 181-192.
- Noy-Meir, I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-52.
- Noy-Meir, I. (1981) Spatial effects in the modeling of arid ecosystems. Pp. 411-432 en: *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management*, vol. 2. Goodall, D. & Perry, R. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Orians, G. H. & Pearson, N. E. (1979) On the theory of central place foraging. Pp 154-177 en: *Analysis of Ecological Systems*. Horn, D. J., Mitchell, R. D. & Stairs, G. R. (eds.). Ohio State University Press, Columbus.

Referencias

- Paruelo, J. M., Beltrán A., Jobbágy, E., Sala, O. E. & Golluscio, R. A. (1998a) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101.
- Paruelo, J. M., Jobbágy, E. & Sala, O. (1998b) Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 8: 145-153.
- Peralta, I. E. & Rossi, B. E. (1997) Guía para el reconocimiento de especies del banco de semillas de la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán (Mendoza, Argentina). *Boletín de Extensión Científica de IADIZA* 3: 1-24.
- Pirk, G. I. & Lopez de Casenave, J. (2006) Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Insectes Sociaux* 53: 119-125.
- Pirk, G. I., Lopez de Casenave, J. & Pol, R. (2004) Asociación de las hormigas granívoras *Pogonomyrmex pronotalis*, *P. rastratus* y *P. inermis* con caminos en el Monte central. *Ecología Austral* 14: 65-76.
- Pol, R. & Lopez de Casenave, J. (2004) Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the Central Monte Desert, Argentina. *Journal of Insect Behavior* 17: 647-661.
- Polis, G. A. (1991) Desert communities: an overview of patterns and processes. Pp. 1-26 en: *The ecology of desert communities*. Polis, G. A. (ed.). University of Arizona Press, Tucson.
- Pulliam, H. R. & Brand, M. R. (1975) The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Putwain, P. D., Machin, D. & Harper, J. L. (1968) Studies in the dynamics of plant populations. II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. *Journal of Ecology* 56: 421-431.
- Reichman, O. J. (1979) Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- Reyes-López, J. L. & Fernández-Haeger, J. (2002) Food storage in the nest and seed selectivity in the harvester ant *Messor barbarus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 39: 123-128.
- Rice, W. R. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223-225.
- Rissing, S. W. (1988) Dietary similarity and foraging range of two seed-harvester ants during resource fluctuations. *Oecologia* 75: 362-366.
- Roig, F. A. (1971) Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1: 21-239.
- Rossi, B. E. & Villagra, P. E. (2003) Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14: 543-550.
- Samson, D. A., Philippi, T. E. & Davidson, D. W. (1992) Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* 64: 61-80.

Referencias

- Sartor, C. E. (2001) Mecanismos que afectan las pérdidas de semillas del banco de suelo: germinación de gramíneas perennes y dicotiledóneas anuales en el Monte central. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional de San Luis.
- Schoener, T. W. (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369-404.
- Siegel, S. y Castellán, N. J. Jr. (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill, Singapore.
- Simberloff, D. S. (1972) Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106: 414-418.
- Simpson, R. L., Allessio Leck, M. & Parker, V. T. (1989) Seed Banks: general concepts and methodological issues. Pp. 3-8 en: *Ecology of soil seed banks*. Allessio Leck, M., Parker, V. T. & Simpson, R. L. (eds.). Academic Press, San Diego.
- Skinner, G. J. (1980) The feeding habits of the wood-ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae), in limestone woodland in north-west England. *Journal of Animal Ecology* 49:417-433.
- Steinberger, Y., Leschner, H. & Shmida, A. (1991) Chaff piles of harvester ant (*Messor* spp.) nests in a desert ecosystem. *Insectes Sociaux* 38: 241-250.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Taber, S. W. (1998) *The world of the harvester ants*. Texas A & M University Press, College Station.
- Tevis, L. Jr. (1958) Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology* 39: 695-704.
- Whitford, W. G. (1978) Foraging in seed harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* 59: 185-189.
- Whitford, W. G. (1986) Decomposition and nutrient cycling in deserts. Chapter 5 en: *Pattern and process in desert ecosystems*. Whitford, W. G. (ed.). University of New Mexico Press, Albuquerque.
- Wilby, A. & Shachak, M. (2000) Harvester ant response to spatial and temporal heterogeneity in seed availability: pattern in the process of granivory. *Oecologia* 125: 495-503.
- Willott, S. J., Compton, S. G. & Incoll, L. D. (2000) Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia* 125: 35-44.
- Zar, J. H. (1996) *Biostatistical Analysis*. Tercera edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.