Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Distribución y abundancia de la hormiga colorada Solenopsis invicta en Argentina: sus interacciones con hormigas competidoras y moscas parasitoides (Pseudacteon SPP.)

Calcaterra, Luis Alberto

2010

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:
Calcaterra, Luis Alberto. (2010). Distribución y abundancia de la hormiga colorada Solenopsis invicta en Argentina: sus interacciones con hormigas competidoras y moscas parasitoides (Pseudacteon SPP.). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Calcaterra, Luis Alberto. "Distribución y abundancia de la hormiga colorada Solenopsis invicta en Argentina: sus interacciones con hormigas competidoras y moscas parasitoides (Pseudacteon SPP.)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INVICTA* EN ARGENTINA: SUS INTERACCIONES CON HORMIGAS COMPETIDORAS Y MOSCAS PARASITOIDES (*PSEUDACTEON* SPP.)

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

Luis Alberto Calcaterra

Director de tesis: Juan A. Briano

Consejero de estudios: Ricardo E. Gürtler

Lugar de trabajo: Laboratorio Sudamericano de Control Biológico (SABCL), ARS-USDA
Bolívar 1559 (B1686EFA), Hurlingham, Buenos Aires, Argentina

Buenos Aires, Febrero 2010

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INVICTA* EN ARGENTINA: SUS INTERACCIONES CON HORMIGAS COMPETIDORAS Y MOSCAS PARASITOIDES (*PSEUDACTEON* SPP.)

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INVICTA* EN ARGENTINA: SUS INTERACCIONES CON HORMIGAS COMPETIDORAS Y MOSCAS PARASITOIDES (*PSEUDACTEON* SPP.)

RESUMEN - Se estudiaron la distribución y abundancia de la hormiga colorada *Solenopsis invicta* y sus interacciones ecológicas con hormigas competidoras y moscas parasitoides en el extremo sur de su área nativa en Sudamérica. *Solenopsis invicta* se distribuyó a través de diversos hábitats y climas en Brasil, Paraguay, Uruguay y en Argentina hasta los 33° 41´ latitud sur, los 64° 52´ longitud oeste y los 1.100 m de altitud. Sorpresivamente, no se encontró *S. invicta* en Bolivia. Diez especies de fóridos estuvieron asociadas a *S. invicta* en su área nativa, nueve en un solo sitio. El clima determinó la presencia y abundancia de la mayoría de las especies, excepto *P. litoralis* y *P. nocens*. *Pseudacteon obtusus* (grande) mostró la distribución más austral y occidental (este es el primer registro de moscas en Chile) y fue registrada a la mayor altitud (2.280 m); *P. curvatus* fue la más abundante y una de las más ampliamente distribuidas y *P. cultellatus* fue encontrada por primera vez atacando a *S. invicta*. Una especie de mosca nueva para la ciencia, *P. calderensis*, fue descubierta y descripta en este trabajo. La tasa general de parasitismo natural registrada por primera vez en esta tesis fue muy baja (0,24%), aunque el porcentaje alcanzó al 2,81% de las colonias en un sitio. Los presencia de fóridos afectó la capacidad de forrajeo de *S. invicta*, pero no su jerarquía de dominancia. *Solenopsis invicta* fue espacial (64-82%) y numéricamente (23-27%) dominante en todos los ensambles, sin mostrar la mayor biomasa y sin excluir a otras especies. Al menos 8-10 especies de hormigas fueron muy comunes en la mayoría de ensambles; el 60% correspondió al grupo funcional Myrmicinae generalizado que interactuó frecuentemente con *S. invicta.* A pesar de no ser una buena descubridora de recursos, *S. invicta* ganó el 78% de las interacciones principalmente con *P. obscurithorax* y dominó ecológicamente a sus competidoras usando cuatro mecanismos: (1) alto número de individuos, (2) sistema de reclutamiento muy desarrollado, (3) comportamiento agresivo y (4) actividad de forrajeo continua. Fue mejor descubridora y dominadora en hábitats más simples y pobres en especies. La situación en Argentina contrasta fuertemente con lo observado en Norte América. El fuerte ambiente competitivo en los ensambles de hormigas en Argentina sería el factor más importante (seguido por los enemigos naturales) que limita el éxito de *S. invicta*. La introducción de un gran número de especies de moscas parasitoides desde Sudamérica debería reducir la habilidad competitiva y la abundancia de *S. invicta* en los Estados Unidos. Las especies elegidas deberían provenir de la región de origen de las poblaciones invasoras en los Estados Unidos. El conocimiento de la relación plaga-enemigo natural-ambiente en su área nativa es de suma utilidad para proyectos de control biológico en los Estados Unidos y otras regiones invadidas por *S. invicta.*

Palabras clave: riqueza de hormigas, diversidad, ensambles de hormigas, fenología, tasas de parasitismo, biogeografía, disturbio, mecanismos competitivos, jerarquías de dominancia, control biológico, Sudamérica, invasiones biológicas

DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF THE FIRE ANT *SOLENOPSIS INVICTA* IN ARGENTINA: ITS INTERACTIONS WITH COMPETITOR ANTS AND PARASITOID FLIES (*PSEUDACTEON* SPP.)

ABSTRACT- The distribution and abundance of the fire ant, *Solenopsis invicta,* and its ecological interactions with competitor ants and parasitoid flies were studied in its native land in southern South America. *Solenopsis invicta* was distributed in diverse habitats and climates in Brazil, Paraguay, Uruguay, and in Argentina up to 33° 41´ S, 64° 52´ W and 1100 m of altitude. Surprisingly, *S. invicta* was not found in Bolivia. Ten phorid species were associated with *S. invicta* in its native land and up to nine in the same site. Climate determined the presence and abundance of most species except *P. litoralis* and *P. nocens*. *Pseudacteon obtusus* (big) showed the southernmost and westernmost (it is the first record for Chile) distribution and was recorded at the highest altitude (2280 m); *P. curvatus* was the most abundant and one of the most widely distributed and *P. cultellatus* was found for the first time attacking *S. invicta*. A fly species new for science, *P. calderensis*, was discovered and described in this work. The overall natural parasitism rate, recorded for the first time in this thesis, was very low (0.24%), although the rate reached 2.81% of the colonies at one site. The presence of phorids affected the foraging capacity of *S. invicta* but not its hierarchy of dominance. *Solenopsis invicta* was spatially (64-82%) and numerically (23-27%) dominant in all ensembles without showing the highest biomass and not excluding other species. At least 8-10 ant species were very common in most ensembles; 60% corresponded to the Generalized Myrmicinae functional group, which frequently interacted with *S. invicta.* Despite not being a good discoverer of resources, *S. invicta* won 78% of the interactions mainly with *P. obscurithorax,* and ecologically dominated its competitors using four mechanisms: (1) large numbers of individuals, (2) well developed recruitment system, (3) aggressive behavior, and (4) not-interrupted-foraging activity. It was a better discoverer and dominant in simpler and poorer habitats. The situation in Argentina strongly contrasts with that observed in North America. The strong competitive environment in the ant ensembles in Argentina would be the most important factor (followed by natural enemies) limiting the success of *S. invicta*. The introduction of a large number of parasitoid fly species from South America should decrease the competitive ability and abundance of *S. invicta* in the United States. The species chosen should come from the region of origin of the invasive populations in the United States. The knowledge of the relationship pest-natural enemy-environment in its native land is greatly useful for biological control projects in the United States and other regions invaded by *S. invicta.*

Keywords: ant richness, diversity, ant ensembles, phenology, parasitism rates, biogeography, disturbance, competitive mechanisms, hierarchies of dominance, biological control, South America, biological invasions

AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a mi director de tesis, por sus valiosos aportes que le dieron claridad y calidad al trabajo, por la confianza que depositó en mí, por su enorme paciencia y comprensión en los momentos difíciles y principalmente por la libertad con la que me dejó trabajar durante todos estos años. También por su disposición y ayuda durante la escritura de esta tesis. Gracias por reconocer mi trabajo en el laboratorio y darme la confianza y el entusiasmo para encarar todos los proyectos en los que hemos trabajado juntos. Por su capacidad, dedicación, honestidad e imparcialidad, arriesgo a decir, el mejor director que ha tenido nuestro laboratorio.

En segundo lugar, agradezco a Sanford Porter (CMAVE, ARS-USDA), quien aunque desde lejos, estuvo siempre presente y sus consejos y contribuciones han sido de vital importancia para mi formación científica. Su pasión y dedicación al trabajo me han motivado en todo momento. Hago extensivo el agradecimiento a Andrew Suárez (Universidad de Illinois, en Urbana), con quien compartí varias campañas. Con él me interesé por la mirmecología y las invasiones biológicas. Él es responsable del enfoque que tomó esta tesis.

Agradezco a todos y cada uno de mis compañeros del Laboratorio Sudamericano de Control Biológico, mi segundo hogar, de quienes he aprendido mucho sobre la ciencia y la vida en general a través de las charlas y discusiones que compartimos cada día en los almuerzos, oficinas, pasillos, jardines del laboratorio y durante los viajes de campo en todos estos años.

Varias personas colaboraron con las tareas de campo y laboratorio (ver al final de cada capítulo). A todas ellas les estoy muy agradecido, ya que hicieron el trabajo de campo y laboratorio mucho más fácil y agradable. Sin ellos estos estudios no hubiesen sido posibles.

A Ricardo Gürtler, mi consejero de estudios, le agradezco su disposición y consejo y a Cristina Wisnivesky, quien iba a ser mi directora de tesis y consejera de estudios, por haberme ofrecido un lugar de trabajo en un momento muy especial de mi vida.

Muchos colegas leyeron y criticaron alguna de las innumerables versiones preliminares de los capítulos de este trabajo. Estoy en deuda con cada uno de ellos porque sus correcciones, sugerencias y comentarios ayudaron a mejorar su contenido. Quiero agradecer a muchas personas e instituciones de las cuales recibí ayuda de diferentes formas durante la realización de esta tesis. Espero no haberme olvidado de ninguno (ver al final de cada capítulo).

Gracias a todos los que me brindaron ánimo y confianza. En especial a mis padres, Luis y Elsa, quienes siempre me dieron su afecto y la libertad para elegir.

Finalmente lo más importante, agradezco infinitamente la paciencia que tuvo mi familia, en especial durante los últimos meses, y todo su apoyo y comprensión. A Milena, mi gran amor y compañera durante todos estos años hermosos, y a Iván Caetano y Vera Sima, mis hijos, a quienes descuidé innumerables y preciosas horas, le agradezco el amor, el cariño, el aguante y todo lo demás también. Ellos son el mejor regalo que me ha dado la vida y por eso les dedico este trabajo de tesis.

A Milena, Iván y Sima.

ÍNDICE

Resumen ..... **ii**

Abstract ..... **iv**

Agradecimientos ..... **v**

Índice ..... **vii**

CAPÍTULO 1. Introducción general **1**

Las invasiones de hormigas 2

Las interacciones ecológicas 4

El caso de las hormigas coloradas 5

Objetivos y organización de la tesis 8

CAPÍTULO 2. Distribución y abundancia de hormigas coloradas y sus moscas parasitoides en el sur de Sudamérica **11**

Resumen. 12

Introducción 14

Materiales y Métodos 14

Resultados y Discusión 17

CAPÍTULO 3. *Pseudacteon calderensis*, una nueva especie de mosca parasitoide de la hormiga colorada *Solenopsis interrupta* en el noroeste argentino **33**

Resumen 33

Introducción 34

Materiales y Métodos 34

Resultados 35

CAPÍTULO 4. Patrones de actividad y tasas de parasitismo de moscas parasitoides de hormigas coloradas en el noreste de Argentina **39**

Resumen 39

Materiales y Métodos 41

Resultados y Discusión 45

CAPÍTULO 5. Dominancia espacial y numérica de la hormiga colorada *Solenopsis invicta* en ensambles de hormigas terrestres en el noreste Argentino: efecto del hábitat y pastoreo **62**

Resumen 62

Introducción 63

Materiales y Métodos 64
Resultados 69
Discusión 74

CAPÍTULO 6. Dominancia ecológica de la hormiga colorada *Solenopsis invicta* en dos hábitats del noreste argentino: sus interacciones con hormigas competidoras y moscas parasitoides 84
Resumen 84
Introducción 85
Materiales y Métodos 88
Resultados 92
Discusión 97

CAPÍTULO 7. CONCLUSIONES 107
Distribución de *S. invicta* y sus interacciones con moscas parasitoides 107
Interacciones entre *S. invicta* y sus principales competidoras 108
Implicancias en la conservación y control de especies de hormigas 109

BIBLIOGRAFÍA 111

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas han alterado profundamente la biota del planeta (Simberloff 1997), no siendo un fenómeno nuevo ni consecuencia exclusiva de la actividad humana. Estas invasiones pueden producirse cuando al menos una hembra fecundada de una especie o una semilla son transportados a áreas nuevas, a menudo distantes, donde sus descendientes (animales o plantas) proliferan, se dispersan y subsisten en el tiempo. Sin embargo, la magnitud geográfica, la frecuencia y el número de especies involucradas han crecido enormemente en los últimos 200 años como consecuencia directa de la expansión del transporte y el comercio (Deyrup *et al*. 2000; Ruiz *et al*. 2000; Suárez *et al.* 2005). Las fuentes y rutas de introducción de organismos invasores incluyen actualmente: (1) introducciones accidentales en viajes comerciales y turísticos, (2) comercio global de organismos vivos (viveros y acuarios), (3) caza y pesca deportiva de animales exóticos que son criados en masa y (4) prácticas agropecuarias (animales y plantas anuales y perennes) (Simberloff 1997).

Las especies exóticas invasoras son consideradas una amenaza importante para la conservación de la biodiversidad ya que afectan a todo tipo de ecosistemas naturales y modificados, causando además enormes pérdidas económicas y problemas sanitarios. Las especies invasoras causan miles de millones de dólares en pérdidas por año en concepto de inspecciones para prevenir el ingreso de especies no deseadas, programas de erradicación y control, reducción de productividad y restauración de hábitats (Pimentel *et al*. 2000). El daño ambiental se manifiesta principalmente en la reducción de biodiversidad y extinción de especies causada por invasores exóticos que desplazan y reducen las poblaciones de las especies nativas (Kupferberg 1997) modificando las estructuras tróficas dentro de la comunidad o induciendo perturbaciones que afectan a los ecosistemas (Vitousek *et al.* 1996). Por eso es importante identificar los factores que hacen vulnerable a una comunidad ante una invasión y las características que convierten a una especie en un buen invasor.

¿Es la composición de la comunidad la que determina la susceptibilidad a la invasión? ¿Cómo una especie introducida puede ser tan exitosa frente a especies nativas que se han adaptado a su medioambiente en una escala evolutiva, a pesar de los problemas asociados con los pequeños tamaños poblacionales y su consecuente pérdida de diversidad genética? Éstas son sólo algunas preguntas o paradojas que aborda la biología de las invasiones (Allendorf & Lundquist 2003; Dunn *et al*. 2007).

Las invasiones de hormigas

Las hormigas son componentes importantes de los ecosistemas terrestres en términos de biomasa y diversidad, pudiendo representar el 15-20% del total de la biomasa animal terrestre y hasta el 25% en algunos bosques tropicales (Fittkau & Klinge 1973). Las hormigas pertenecen a una familia hiperdiversa (12 mil especies descriptas y estimaciones que alcanzan las 14-20 mil especies) y uno de los grupos ecológicamente más dominante, a pesar de su pequeño tamaño individual (0.75-52 mm de largo) (Hölldobler & Wilson 1990). Sin embargo, la introducción no intencional de especies exóticas de hormigas ha sido en muchos casos responsable de la pérdida de diversidad (número y abundancia de especies) de hormigas y otros artrópodos (Carey *et al*. 1996, Vitousek *et al*. 1996, Porter & Savignano 1990, Holway 1998). Alrededor del 35% de las especies de hormigas del estado de Florida en los Estados Unidos son exóticas (Deyrup 1991, Ferster & Prusak 1994). Aunque algunas especies de hormigas pueden no ser particularmente dominantes en su tierra nativa donde ellas coexisten co-evolucionando con competidores, parásitos, patógenos y predadores, ellas a menudo eliminan o reemplazan a sus especies competidoras más similares cuando son introducidas en nuevas regiones.

Sin embargo, no todas las especies introducidas en un nuevo ambiente son exitosos invasores (Williamson & Fitter 1996). Por ejemplo, sólo el 12% de las 232 especies de hormigas introducidas entre 1927 y 1985 en los Estados Unidos se establecieron con éxito (Suárez *et al*. 2005). ¿Pero qué les permitió a estas especies invadir, cuando la mayoría no pudo? El éxito en este caso dependió de la oportunidad (números de veces que fue introducida y lugar de la introducción) y de los atributos de cada especie (plasticidad y/o amplia tolerancia fisiológica). Los invasores que han sido exitosos son en general especies que en su lugar de origen tienen cierta predisposición a ser transportadas por humanos y a soportar las difíciles condiciones o

procesos de selección que se dan durante el transporte, introducción, establecimiento y dispersión (Suárez & Tsutsui 2008).

Uno de los mayores desafíos de la biología de las invasiones consiste en identificar los patrones comunes que poseen las especies de hormigas invasoras y los factores que le permiten establecerse y dispersarse con éxito en los nuevos ambientes que han colonizado (Kareiva 1996, Williamson 1996, Holway *et al*. 2002). Sin embargo, la identificación de tales patrones y factores se ve limitada debido a que la mayor parte de los estudios han sido dedicados a describir el impacto de hormigas invasoras particulares sobre la comunidad de hormigas invadida. Menor es el número de trabajos donde se intentó determinar por qué son tan exitosas.

Varias hipótesis han sido formuladas para intentar explicar la abundancia desproporcionada que mantienen las especies invasoras en las regiones invadidas. La más aceptada es que las especies invasoras se benefician por la ausencia de un ensamble de parásitos, predadores y competidores superiores en su nuevo ecosistema (Bruno *et al*. 2003, Porter *et al*. 1997). Sin embargo, las especies invasoras podrían ser dominantes incluso en ausencia de todas estas interacciones interespecíficas simplemente por el hecho de tolerar un espectro más amplio de variables ambientales (plasticidad), por estar mejor adaptadas que las especies nativas a ambientes altamente modificados por la actividad humana (estrés ambiental) (Suárez *et al*. 1998, Deyrup *et al*. 2000), porque son más eficientes que las especies nativas en consumir exudados de plantas y homópteros (Tobin 1994, Davidson 1997) o por no defender territorios contra con-específicos (Hölldobler & Wilson 1977, Macom & Porter 1996, Holway *et al*. 1998). Esto último debido, por ejemplo, a que su biología fue alterada durante la introducción favoreciendo su establecimiento y dispersión, como es el caso de la hormiga argentina *Linepithema humile* (Tsutsui *et al*. 2000). Actualmente se cree que la respuesta a la presión de selección y rápida evolución podría ser muy importante. Si bien estos mecanismos son claramente no excluyentes, es probable que no todos tengan la misma importancia.

Pocos estudios han considerado a las especies invasoras en su lugar de origen para determinar si la presencia de parásitos, predadores y competidores tiene un efecto regulador importante sobre sus poblaciones o si las perturbaciones antropogénicas facilitan su establecimiento y dominancia como se vio en los sitios invadidos (Ross *et al*. 1996, Porter *et al*. 1997, Orr & Seike 1998, Tsutsui *et al*. 2000, Callaway & Aschehoug 2000, LeBrun *et al*. 2007). Las poblaciones de algunas de las hormigas invasoras (*L. humile, Solenopsis invicta* y

Wasmannia auropunctata) son muy abundantes en hábitats poco estables (Lee & Gelembiuk 2008). Estudios moleculares revelaron recientemente que las poblaciones introducidas de estas especies podrían haberse originado en este tipo de hábitats inestables, tal como planicies de inundación (LeBrun *et al*. 2007, Suárez & Tsutsui 2008, Caldera *et al*. 2008, Orivel *et al.* 2009). Sin embrago, se sabe muy poco sobre los mecanismos que promueven el alto número de especies de hormigas que coexisten con las especies invasoras y los factores que afectan sus interacciones en su tierra nativa.

Las interacciones ecológicas

Las comunidades de hormigas están conformadas por grupos de poblaciones de distintas especies que viven en una misma área y que están potencialmente interactuando (Begon 1996). Cada especie interactúa de diferentes maneras con una o varias especies formando complejas redes (Bascompte *et al.* 2006). Las especies están relacionadas entre sí por su ubicación en el flujo de materia y energía que conforma la estructura trófica. El conjunto de especies que comparten un mismo recurso y lo utilizan en forma semejante se denomina gremio. Ejemplos de gremios pueden ser: insectívoros, granívoros, folívoros u omnívoros. La estructura de gremios de una comunidad dependerá de la disponibilidad de nichos que haya en el ambiente.

La presencia, abundancia y distribución espacial de las especies (biogeografía) depende principalmente de las interacciones con especies situadas en el mismo nivel trófico o gremio (competencia interespecífica) o en otros niveles (disponibilidad de presas o abundancia de depredadores, parásitos y parasitoides) y de la dinámica interna de la población (pautas de comportamiento individual) (Legendre & Legendre, 1998; Perry *et al*., 2002).

Las hormigas ocupan una gran variedad de nichos ecológicos y son capaces de explotar una amplia gama de recursos alimenticios actuando como herbívoras directas o indirectas, depredadoras y carroñeras. La mayor parte de las especies son omnívoras generalistas pero algunas se alimentan de forma especializada. A su vez, las hormigas son presa de depredadores especialistas como ser reptiles (Pianka & Parker 1975), mamíferos (Redford 1987), arañas (Porter & Eastmond 1982) e insectos (Gotelli 1996), y hospedadores de dípteros (Disney 1994) e himenópteros parasitoides (Heraty 1994). Todas estas interacciones bióticas pueden influenciar la

evolución de las especies. Sin embargo, también existen factores tales como la heterogeneidad ambiental, el clima o la disponibilidad de recursos que afectan su distribución y abundancia. En las comunidades de hormigas se dan diversos tipos de interacciones ecológicas, como ser la competencia, depredación, parasitismo, mutualismo y comensalismo (Hölldobler & Wilson 1990).

Las hormigas son un buen modelo para estudiar interacciones ecológicas y para evaluar el efecto del hábitat y las perturbaciones sobre su estructura y composición de especies y grupos funcionales de los ensambles en diversos ecosistemas. Uno de los principales factores que gobiernan la estructura de la comunidad de artrópodos predadores, en especial de hormigas, es la competencia interespecífica por recursos tanto por mecanismos de explotación como por interferencia (Wilson 1971, Fellers 1987, Hölldobler & Wilson 1990, Davidson 1998, Holway 1999, Morrison 2000).

El compromiso para descubrir y dominar un recurso (Feller 1987, Holldöbler & Wilson 1990, Holway 1999) y para hacerlo en la presencia de enemigos naturales (LeBrun & Feener 2002, 2007), el tipo y complejidad del hábitat (Majer & Camer-Pesci 1991, Andersen 1997), el estrés ambiental (Savolainen & Vepsäläinen 1989, Cerdá *et al*. 1998, Morrison 2000) e incluso la distribución al azar de especies (Ribas & Schoereder 2002) son todos factores importantes que afectan las interacciones interespecíficas y pueden influenciar la habilidad de las especies para dispersarse en nuevos ambientes. Sin embargo, ellas pueden también promover la coexistencia de especies incrementando la diversidad de hormigas al cambiar transitoriamente (temporalmente) las relaciones de dominancia de las especies en la comunidad (Savolainen & Vepsalainen 1989, Begon *et al*. 1995, LeBrun 2005).

El caso de las hormigas coloradas

Las hormigas coloradas del género *Solenopsis* (Fig. 1.1) causan importantes perjuicios económicos, agrícola-ganaderos y sanitarios en ambientes rurales y urbanos, pero también colonizan hábitats naturales presumiblemente

Figura 1.1. Nidos de hormigas coloradas.

desplazando a hormigas nativas y otros artrópodos (Glancey *et al*. 1973; Porter *et al*. 1988; Porter & Savignano 1990). Las pérdidas económicas causadas por estas hormigas alcanzan sólo en los Estados Unidos los 6 mil millones de dólares al año (Vander Meer *et al*. 2007). Algunas especies de hormigas coloradas (*Solenopsis geminata, S. richteri* y *S. invicta*) son exitosas invasoras en los Estados Unidos, Australia, China, Taiwan, Galápagos y el Caribe (Tschinkel 2006).

Solenopsis richteri fue accidentalmente introducida desde Sudamérica en 1918 en los Estados Unidos por el puerto de Mobile, en Alabama (Lofgren *et al*. 1975). *S. invicta* ingresó unos años después (1933-45) en este país y se dispersó rápidamente a través de gran número de condados del sur de los Estados Unidos, desplazando a *S. richteri* y a otra especie invasora, la hormiga Argentina *Linepithema humile*, que había sido introducida a fines del siglo XIX. (Fig. 1.2).

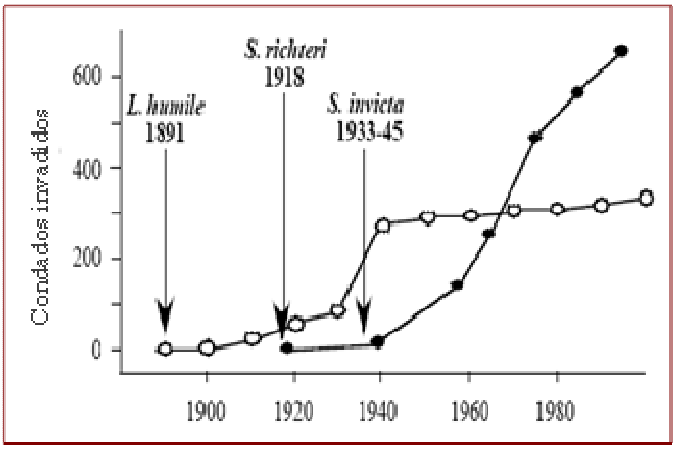


Figura 1.2. Expansión de la invasión de *L. humile* (○), *S. richteri* + *S. invicta* (●) en los Estados Unidos entre 1890 y 2000 (Tustsui & Suárez 2003).

El efecto perjudicial de las hormigas coloradas, principalmente de *S. invicta* (Fig. 1.3), ha sido atribuido por más de medio siglo a su habilidad competitiva superior con respecto a las hormigas nativas (e incluso introducidas) producto del escape de sus enemigos naturales, competidores y predadores y a su eficiente sistema reproductivo (Tschinkel 2006).

Solenopsis invicta se distribuye naturalmente a través de la cuenca de Rio de la Plata (Trager 1991, Pitts 2002, Mescher *et al*. 2003), siendo la región mesopotámica cerca de Formosa, en Argentina, el más probable lugar de origen de las poblaciones introducidas, al menos en los Estados Unidos (Caldera *et al*. 2008).

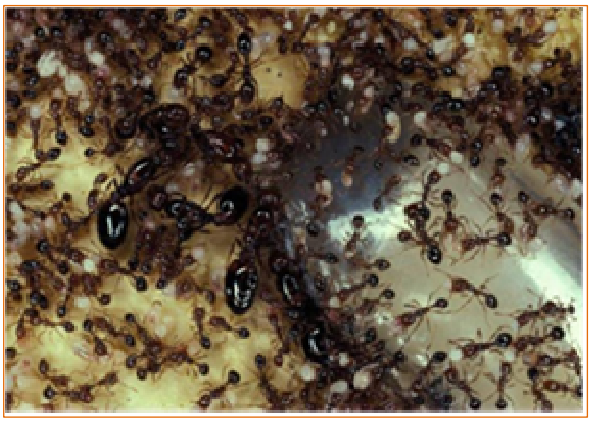


Fig. 1.3. Reinas, obreras y crías de *S. invicta.*

Algunos de sus enemigos naturales provenientes de Argentina ya están siendo usados para controlar a *S. invicta* en los Estados Unidos (Porter & Gilbert 2005). Tanto en los Estados Unidos como en Sudamérica, *S. invicta* presenta dos formas sociales genéticamente determinadas, una monógina (colonias con una única reina) y otra polígina (colonias con más de una reina). Las colonias monóginas defienden territorios contra sus vecinos conespecíficos, mientras que las políginas exhiben menor agresión intraespecífica, lo que les permite mantener altas densidades de nidos interconectados (Tschinkel 2006). La forma polígina, común en Argentina al igual que la monógina, aparentemente no estaría presente en Brasil (Porter *et al*. 1992, Caldera *et al*. 2008).

Sin embargo, poco se sabe sobre lo que pasa en su nativa Sudamérica, donde *S. invicta* convive con muchas más especies de hormigas y enemigos naturales (Tschinkel 2006, Le Brun *et al*. 2007, Feener *et al*. 2008, Calcaterra *et al*. 2009). Su distribución y abundancia en gran parte del sur de Sudamérica, donde coexisten varias especies de hormigas coloradas, no ha podido ser aún esclarecida debido a la dificultad para establecer una correcta identificación taxonómica en el campo. La gran mayoría (83%) de las identificaciones de *S. invicta* realizadas en estudios efectuados en el pasado en Argentina han sido erróneas (Pitts 2002).

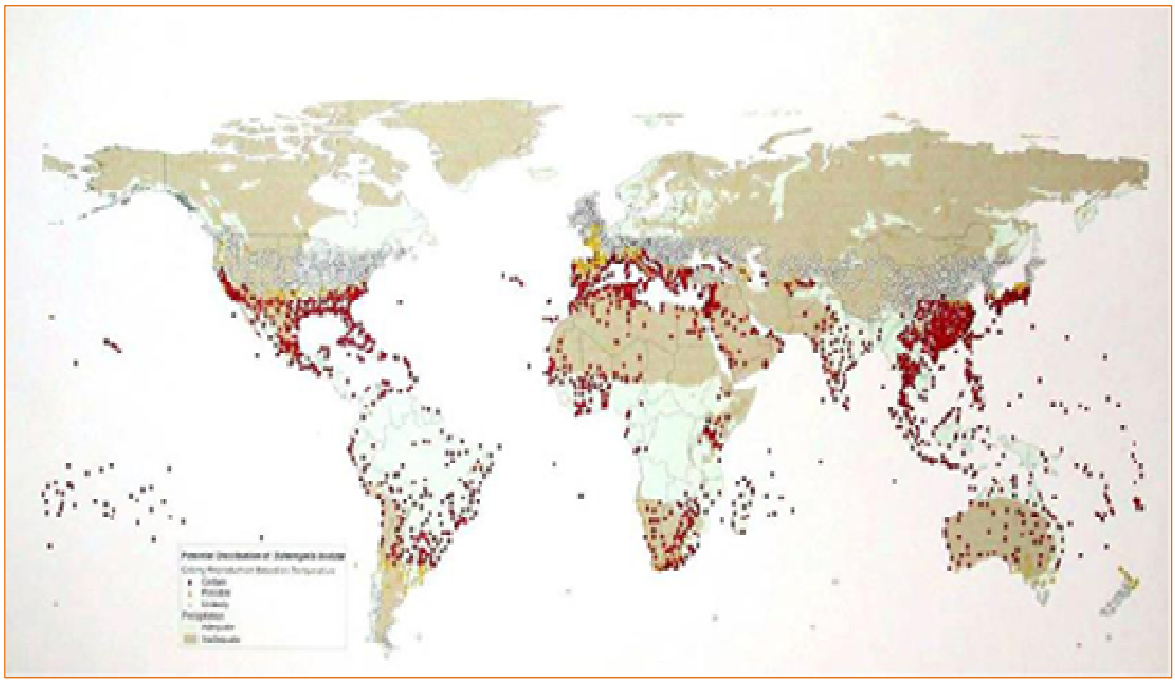


Figura 1.4. Regiones potenciales de expansión de la hormiga colorada *Solenopsis invicta* según Morrison *et al*. 2004.

Una mejor comprensión de los mecanismos que limitan su abundancia, promoviendo un mayor número de especies en las comunidades de hormigas sudamericanas, no solamente ayudará a explicar por qué *S. invicta* es tan exitosa en los lugares que han colonizado, sino que también es útil para comprender cómo se comportará si invade nuevas regiones del mundo. *Solenopsis invicta* ha colonizado en los últimos años Australia (2001) y China (2005) y se cree que seguirá invadiendo otros países ya que sus áreas potenciales de expansión incluyen a gran parte de las zonas cálidas y templadas del planeta (Morrison *et al*. 2004. Fig. 1.4).

El conocimiento de la distribución y abundancia de hormigas coloradas y sus moscas parasitoides es también importante para seleccionar especies adicionales a ser liberadas para controlar a *S. invicta*. Conocer la posición que *S. invicta* ocupa en la jerarquía de dominancia y los factores que la afectan en su lugar de origen es esencial para diseñar mejores estrategias de prevención y control para mitigar los daños ocasionados por esta plaga en varias regiones del mundo.

Objetivos y organización de la tesis

El propósito de este trabajo de tesis es conocer la distribución y abundancia de la hormiga colorada *S. invicta* en el cono sur de Sudamérica con el objetivo de examinar sus interacciones con las hormigas terrestres más comunes y uno de sus principales enemigos naturales, las moscas parasitoides del género *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae). Hay pocos antecedentes en los que hormigas invasoras, sus hormigas competidoras y enemigos naturales hayan sido examinados en un amplio contexto ecológico o geográfico. Estos estudios a escala biogeográfica, regional y local permiten establecer y predecir patrones de diversidad y dominancia de hormigas a escala global (Andersen 1997).

A pesar del gran interés que han despertado las moscas decapitadoras de hormigas coloradas como agentes de control biológico de *S. invicta* en los Estados Unidos (Gilbert & Patrock 2002, Porter & Gilbert 2004), pocos estudios han sido realizados para conocer su distribución geográfica y abundancia relativa en su nativa Sudamérica (Folgarait *et al*. 2005), donde muchas áreas no han sido aún exploradas.

La exploración es el primer paso en programas de control biológico clásico para encontrar sitios con poblaciones abundantes de enemigos naturales donde estudiar las relaciones ecológicas entre las especies plaga y sus enemigos naturales. Los objetivos del capítulo 2 son: 1) conocer la presencia y abundancia de hormigas coloradas y sus moscas parasitoides (*Pseudacteon* spp.) en el sur de Sudamérica y 2) encontrar áreas donde *S. invicta* y *Pseudacteon* spp. sean abundantes para estudiar sus interacciones ecológicas con hormigas competidoras a escala local. Esta información será útil para estimar el efecto regulador potencial de las distintas especies de moscas parasitoides candidatas a ser liberadas en las regiones invadidas por *S. invicta*. La liberación de especies complementarias desde regiones con diferentes climas y ambientes podrían incrementar la amplitud y magnitud del impacto sobre poblaciones de hormigas coloradas invasoras en los Estados Unidos (Porter & Gilbert 2004). En el capítulo 3 se describe una nueva especie del género *Pseudacteon* descubierta en una de las regiones menos exploradas de Argentina.

Aunque algunos aspectos de la fenología de estas moscas decapitadoras son conocidos, se sabe poco acerca de sus patrones de actividad en poblaciones de *S. invicta*, y es desconocido el impacto de las moscas sobre la mortalidad de *S. invicta*. Los objetivos del capítulo 4 son: 1) examinar los patrones diario y anual de ensambles de moscas parasitoides de *S. invicta* y 2) las tasas de parasitismo de hormigas coloradas (mayormente de *S. invicta*) naturalmente atacadas por moscas en el norte de Argentina.

La alteración del ambiente por algún tipo de perturbación (pastoreo, fuego, deforestación) se cree que favorece la dominancia de las especies invasoras y consecuentemente reducen la diversidad de especies (Petren & Case 1998). Sin embargo, las consecuencias podrían ser distintas de acuerdo al tipo de hábitat. Los objetivos del capítulo 5 son: 1) estudiar el efecto del pastoreo sobre los patrones de riqueza, diversidad y composición de comunidades de hormigas que forrajean sobre el suelo en dos tipos de hábitats dominados por pastizales en una escala regional, la Reserva Natural Iberá, y 2) conocer la respuesta específica de *S. invicta* al pastoreo para evaluar si es más abundante en sitios modificados (pastoreados) en su tierra nativa, como ocurre en los sitios donde fue introducida en Norte América (Tschinkel 2006; Hill *et al*. 2008; King & Tschinkel 2006, 2008).

Determinar si el hábitat o el pastoreo afectan los parámetros estructurales favoreciendo la diversidad o dominancia de especies en ensambles de hormigas es importante. Sin embargo, un desafío mayor es identificar los procesos y mecanismos responsables de los patrones de

diversidad que se observan en la naturaleza. El objetivo del capítulo 6 es examinar la interacción de *S. invicta* con las hormigas terrestres más comunes y sus moscas parasitoides en hábitats moderadamente perturbados en el norte de Argentina para saber 1) si *S. invicta* es la especie dominante de los ensambles en su tierra nativa, 2) cuáles son los factores que determinan su dominancia-coexistencia, 3) cuáles son las especies de hormiga dominantes, co-dominantes o subordinadas y 4) si las moscas parasitoides afectan las interacciones de *S. invicta* con hormigas competidoras. Finalmente, el capítulo 7 integra los resultados y discusiones directamente relacionados con *S. invicta* en cada parte de la tesis, junto con algunas conclusiones y consideraciones finales.

Esta tesis se realizó en el marco del proyecto de control biológico de hormigas coloradas en los Estados Unidos, dirigido por el Ing. Agr. Juan Briano, director del Laboratorio Sudamericano de Control Biológico, ARS-USDA (SABCL en su sigla en inglés) y de esta tesis doctoral. El SABCL tiene una larga historia en control biológico de insectos plaga y malezas. El proyecto de control biológico de hormigas coloradas comenzó en 1988. La tesis fue financiada con fondos del SABCL provenientes de la Oficina de Programas Nacionales del ARS en Beltsville, MD, EE.UU y acuerdos cooperativos con investigadores tanto del ARS y como de la Universidad de California en Irving, Berkeley y San Diego, Universidad de Illinois en Urbana y la Universidad de Florida en Gainesville, EE. UU.

CAPÍTULO 2

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE HORMIGAS COLORADAS Y SUS MOSCAS PARASITOIDES EN EL SUR DE SUDAMÉRICA

Resumen – La distribución y abundancia de hormigas coloradas y sus moscas parasitoides (Diptera: Phoridae: *Pseudacteon* Coquillett) fue estudiada en el sur de Sudamérica. Un total de 2.555 moscas pertenecientes a 14 especies del género *Pseudacteon* fueron capturadas en el 52% de los 720 montículos de varias especies de hormigas coloradas examinados en 146 sitios de colección. Las moscas fueron encontradas en una amplia variedad de hábitats localizados desde el nivel del mar hasta los 2.280 m de altitud. *Pseudacteon obtusus* Borgmeier (morfo grande) fue la especie de distribución más austral y occidental y la que estuvo presente a una mayor altitud. Por primera vez se registraron especies de *Pseudacteon* atacando hormigas coloradas en Chile, Bolivia y Uruguay. Las moscas fueron activas entre los 16 y 37ºC, 20 y 90% de humedad relativa y una velocidad del viento de entre 0 y 11,6 km/h. *Pseudacteon curvatus* Borgmeier fue la más abundante y una de las más ampliamente distribuidas. *Pseudacteon litoralis* Borgmeier, *P. tricuspis* Borgmeier, *P. nocens* Borgmeier y la forma grande de *P. obtusus* Borgmeier fueron abundantes y estuvieron también ampliamente distribuidas. Estas especies parecen ser las más generalizadas dentro del grupo *saevissima*. Una relación negativa fue encontrada entre las densidades de *P. curvatus* y las de la forma grande de *P. obtusus* y *P. tricuspis*, lo cual sugirió un efecto negativo de *P. curvatus* sobre las densidades de las otras dos especies (desplazamiento competitivo). *Pseudacteon solenopsidis* Schmitz fue sólo capturada cuando estaba atacando obreras aisladas. Una nueva especie de *Pseudacteon* fue descubierta en el noroeste de Argentina. Siete especies de fóridos fueron registrados por primera vez sobre una nueva especie hospedadora, como por ejemplo, *Pseudacteon cultellatus* Borgmeier que fue encontrada por primera vez atacando a *S. invicta* Buren en un sitio en la provincia de Corrientes, donde nueve especies de fóridos coexistieron. Este sitio fue seleccionado para estudiar las interacciones entre *S. invicta*, sus hormigas competidoras y moscas parasitoides. La mayoría de las hormigas coloradas muestreadas serían hospedadoras de al menos 9-10 especies de fóridos. Las machos de *P. tricuspis* y la forma grande de *P. obtusus* fueron los únicos machos que fueron atraídos a las colonias disturbadas. Estas especies tuvieron una relación de sexos hembra/macho de 2:1 y 1:1, respectivamente.

Palabras claves: biogeografía, phoridae, *Pseudacteon*, parasitoide, *Solenopsis*, control biológico

Introducción

El género *Pseudacteon* Coquillett (Diptera: Phoridae) está ampliamente distribuido alrededor del mundo, encontrándose en Sudamérica, Norte América, Europa, Asia, Australia e Indonesia (Coquillett 1907, Disney 1994, Brown & Feener 1998, Disney & Michailovskaya 2000, Folgarait *et al.* 2005). Casi todas sus especies son parasitoides de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) (Disney 1994, Feener & Brown 1997). Las hembras adultas insertan un huevo en el tórax de las obreras (Porter *et al.* 1995a), el huevo eclosiona, la larva migra hacia la cabeza de la hormiga, consume todos sus tejidos y, antes de empupar, causa la muerte de la hormiga. Una mosca adulta emerge a través de la boca de la hormiga muerta cinco o seis semanas después de la oviposición (Porter *et al.* 1995a; Folgarait *et al.* 2002a, 2002b). Todas las especies de *Pseudacteon* con ovipositor lobado atacan sólo hormigas del género *Solenopsis* Westwood (Disney 1994, Porter *et al.* 1995a, Porter 1998b, Porter & Alonso 1999). Algunas especies con ovipositor simple atacan otros géneros de hormigas como *Linepithema*, *Neivamyrmex, Crematogaster*, *Dorymyrmex*, *Liometopum, Azteca*, *Camponotus, Formica*, *Lasius, Paratrechina, Myrmica, y Pseudolasius* (Disney 1994, Brown & Feener 1998).

Alrededor de 30 especies de *Pseudacteon* del Nuevo Mundo son parasitoides de *Solenopsis*, nueve de ellas del grupo de especies *Solenopsis geminata* y 20 del grupo *Solenopsis saevissima* (Borgmeier & Prado 1975, Williams 1980, Porter 1998a, Brown & Morrison 1999, Pesquero 2000, Porter & Pesquero 2001, Pitts 2002, Brown *et al.* 2003). El grupo *saevissima* está presente en Sudamérica entre la cuenca amazónica en Brasil, la Cordillera de los Andes en Chile, la región Patagónica en Argentina y el océano Atlántico (Pitts 2002).

Una variación regional en la morfología de las especies de *Pseudacteon* fue observada por Porter & Pesquero (2001), como por ejemplo en *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier y *P. curvatus* Borgmeier. En algunos casos podría ser debido a variación clinal intraespecífica (biotipos), mientras que en otros casos podría deberse a la presencia de especies crípticas o hermanas (*sibling species*) resultado del aislamiento geográfico o a la preferencia de las moscas por ciertas especies de hormigas hospedadoras. Los diferentes biotipos de la misma especie o especies crípticas están probablemente adaptadas a atacar diferentes especies de hormigas coloradas (Porter 1998a, Porter & Briano 2000, Porter & Pesquero 2001).

Al presente, *Solenopsis richteri* Forel, *S. invicta* Buren, *S. saevissima* (Smith) y *S. interrupta* (Santschi) han sido identificadas como hospedadoras naturales de *Pseudacteon* en Argentina y Brasil (Porter 1995a, Orr *et al.* 1997, Porter 1998a, Folgarait & Gilbert 1999, Porter & Pesquero 2001, Brown *et al.* 2003). Las interacciones entre *Pseudacteon* y *Solenopsis* han sido estudiadas en Brasil (Porter *et al.* 1995b, Orr *et al.* 1995, 1997, Porter 1998a, Porter 2000) y Argentina (Feener & Brown 1992, Folgarait & Gilbert 1999, Feener 2000, Porter & Briano 2000, Folgarait *et al.* 2002a, 2002b, Wuellner *et al.* 2002a). Estos estudios indican, entre otras cosas, que la presencia de fóridos inhibe el reclutamiento de las hormigas a las fuentes de alimento, permitiendo que otras hormigas de la comunidad accedan a los mismos.

Debido a los efectos negativos de los fóridos sobre las hormigas coloradas, estas moscas son de gran interés como agentes de control biológico de *S. invicta* y *S. richteri* en los Estados Unidos; hasta el momento, cuatro especies fueron liberadas (Porter *et al.* 1999, Gilbert and Patrock 2002, Graham *et al.* 2003, Vogt & Streett 2003, Porter *et al.* 2004, Vázquez *et al.* 2005). Sin embargo, como las hormigas coloradas habitan un área relativamente grande en los Estados Unidos, será necesario importar especies o biotipos adicionales desde Sudamérica para expandir la magnitud de su impacto.

Las especies sudamericanas de *Pseudacteon* han sido registradas en unas pocas localidades de Argentina y Brasil, especialmente en lugares cercanos a grandes ciudades, como Buenos Aires y San Pablo, debido a la facilidad para realizar los muestreos e investigaciones (Williams *et al.* 1973, Fowler *et al.* 1995, Pesquero *et al.* 1996, Orr *et al.* 1997, Folgarait *et al.* 2003). La distribución geográfica y abundancia de la mayoría de las especies es escasamente conocida (Williams 1980, Folgarait *et al.* 2005). Williams (1980) sólo estudió la abundancia general de *Pseudacteon* spp. para una amplia región de Brasil, mientras que Folgarait *et al.* (2005) brindaron información sobre la presencia de especies en Argentina y Brasil, pero sin incluir abundancia relativa.

Este capítulo tiene como objetivo conocer la presencia y abundancia de moscas decapitadoras en regiones aún no exploradas del sur de Sudamérica para estimar su influencia sobre hormigas del grupo *S. saevissima* a una escala global y encontrar áreas con poblaciones abundantes en donde estudiar las interacciones ecológicas entre *Pseudacteon*, *Solenopsis* y sus hormigas competidoras a escala local.

Materiales y Métodos

Área explorada

Los relevamientos fueron realizados en gran parte de Argentina, sur de Paraguay, centro de Chile y una pequeña área en el sur de Bolivia, entre septiembre de 2002 y enero de 2006, durante los meses más cálidos en los que *Pseudacteon* es generalmente más abundante (Fowler *et al.* 1995; Pesquero *et al.* 1995, 1996; Folgarait *et al.* 2003). Un total de 720 montículos (nidos) de hormigas coloradas fueron muestreados en 146 sitios donde al menos una mosca adulta fue encontrada. Arbitrariamente, los relevamientos fueron divididos en cuatro regiones de acuerdo a la hormiga colorada más frecuentemente conocida en la región (Trager 1991, Pitts 2002) y a la provincia fitogeográfica (Cabrera & Willink 1981), a saber:

Región 1: centro-este de Argentina (sur de Entre Ríos, noreste de Buenos Aires y sur de Córdoba), provincia fitogeográfica Pampeana (llanura con pastizales y bosque xerófilo), donde *S. richteri* es la especie predominante.

Región 2: noreste de Argentina (este de Formosa, este de Chaco, Santa Fe, noroeste de Corrientes y Misiones) y sur de Paraguay (distritos de Itapuá, Alto Paraná, Concepción y Caaguazú), provincias fitogeográficas Chaqueña (un mosaico de ecosistemas combinando bosque con sabana) y Paranaense (bosque subtropical o Atlántico con parches de coníferas siempre verdes, sabanas y pastizales); *S. invicta* y secundariamente *S. macdonaghi* Santschi son las especies dominantes.

Región 3: noroeste de Argentina (sur de Catamarca, Tucumán, oeste de Santiago del Estero, sureste de Jujuy y centro de Salta) y una pequeña área en el sur de Bolivia (distrito de Tarija), provincia fitogeográfica de Las Yungas y Chaqueña (Cabrera and Willink 1980). El área de Las Yungas es una de las más grandes del mundo con selva lluviosa de montaña y es habitada por un gran número de especies de plantas y animales endémicos (Brown *et al*. 2005, Stattersfield *et al.* 1998). *Solenopsis interrupta* es la hormiga colorada más común.

Región 4: centro-oeste de Argentina (La Pampa, Mendoza, San Juan, San Luis, Río Negro, Neuquén y Chubut) y centro de Chile (Coquimbo, Valparaíso, Metropolitana, Libertador General O´Higgins, Maule, Bio Bio y Araucania), provincia fitogeográfica del Monte, una de las áreas más áridas de Argentina con escasa vegetación (bosque abierto o árboles aislados con arbustos y

pastos perennes) y provincia fitogeográfica Chilena (Cabrera & Willink 1980), una región que se extiende aproximadamente entre los 30 a los 37º de latitud sur. No se conocen las hormigas coloradas que están presentes en esta región de Argentina (Pitts 2002), mientras que en Chile, *Solenospis gayi* es la hormiga colorada más común (Snelling & Hunt 1975). Los sitios de colección más importantes en cada región fueron registrados en un mapa (Fig. 2.1).

Métodos de colección

Las regiones fueron relevadas a través de sus rutas principales y secundarias, incluyendo sitios de colección en banquinas, pasturas-pastizales, áreas de camping, bordes de ríos y parques. En áreas desérticas donde los nidos suelen ser inconspicuos, también se removieron piedras, troncos, etc. para localizar a los mismos. En cada sitio, se registró la presencia de montículos de *Solenopsis* spp. del grupo *saevissima*; varios nidos fueron perturbados para atraer fóridos durante 20 min. debido a que usualmente, si las moscas están presentes, aparecen durante ese lapso (Porter 1998b). Todas las moscas atraídas fueron capturadas usando aspiradores manuales y se tomó una muestra de hormigas de cada colonia. Moscas y hormigas fueron preservadas en alcohol al 96 y 80%, respectivamente, para su identificación taxonómica. En cada sitio con moscas se registró la temperatura, humedad, velocidad del viento, altitud y posición geográfica. Las variables climáticas fueron medidas sobre los montículos usando una estación meteorológica Kestrel 3000, mientras que la altitud y posición geográfica fueron registradas usando un GPS Garmin III.

Adicionalmente, como parte de un estudio de preferencia de hospedador en cinco localidades (L. A. C., datos no publicados), algunas obreras fueron expuestas al ataque de moscas en 12-15 bandejas por sitio (ver Tabla 2.1), cada bandeja con 2 g de obreras y colocadas sobre el suelo durante dos horas. La mayoría de las hembras atraídas fueron capturadas con un aspirador e identificadas en el campo con una lupa de mano o bien fueron preservadas en alcohol al 80% para su posterior identificación con las claves taxonómicas de Porter y Pesquero (2001). Adicionalmente, la moscas más comunes en las regiones 1, 2 y 3 fueron medidas (ancho del mesonoto) bajo lupa para comparar el tamaño promedio de cada especie entre las regiones y/o especies de hormigas hospedadoras.

La identificación de las hormigas fue dificultosa ya que la mayoría de los caracteres morfológicos usados para su determinación presenta gran variación intraespecífica (Pitts 2002).

La sistemática permanece confusa y las mejores claves disponibles son difíciles de usar en el laboratorio y más aún en el campo. Debido a esta dificultad, en algunos nidos se colectaron muestras de obreras para analizar los hidrocarbonos cuticulares y alcaloides del veneno, usados adicionalmente como caracteres químico-taxonómicos (Vander Meer and Lofgren 1988).

Una muestra de los especímenes colectados fue depositada en las colecciones entomológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires y del Laboratorio Sudamericano de Control Biológico, ARS-USDA.

Análisis de datos

Sólo las moscas hembras fueron consideradas en los análisis de distribución y abundancia debido a que sólo en pocas especies los machos son atraídos a las hormigas coloradas en el campo. La presencia de cada especie de mosca es definida por su frecuencia, es decir, el número (%) de sitios donde cada especie estuvo presente. De la misma manera, la abundancia de cada especie refiere al número de individuos encontrados en cada sitio. Las dos formas de *Pseudacteon obtusus* Borgmeier (grande y pequeña) mencionadas por Porter & Pesquero (2001) fueron consideradas separadamente en los análisis debido a que estudios preliminares basados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y en el análisis de fragmentos de restricción (AFLP) sugieren que ambas formas son especies diferentes (Porter & Gilbert 2004).

Se usaron tres índices para caracterizar y/o comparar la diversidad de especies de *Pseudacteon* en las cuatro regiones relevadas: la riqueza o número de especies capturadas en cada región (S), el índice de Shannon (H´) y el índice cuantitativo de similitud de Sörensen (Magurran 1988). El índice de similitud fue calculado usando el porcentaje relativo de abundancia de cada especie, debido a que el esfuerzo de muestreo fue diferente entre regiones. Los índices fueron calculados usando BIO-DAP (Thomas 2000), un software basado en Magurran (1988). Los patrones de coexistencia de las cinco especies más abundantes fueron comparados mediante correlaciones no paramétricas de Spearman usando los datos de abundancia de cada especie dividido por el número de montículos muestreados en cada sitio (medida de densidad). Para este análisis pareado fueron usados 17 sitios en los que fueron muestreados al menos 4 montículos, capturadas al menos 5 moscas y al menos una de las dos especies focales estuvo presente.

Resultados y Discusión

La mayoría (8/14) de las especies de *Pseudacteon* fueron comunes y/o abundantes en las regiones relevadas, mientras que el resto (6/14) estuvieron restringidas a regiones específicas y/o especies hospedadoras. Un total de 2.555 moscas pertenecientes a 14 especies de *Pseudacteon* fueron capturadas en el 52% (376/720) de los montículos examinados en 146 sitios de colección donde al menos un individuo de *Pseudacteon* fue encontrado (Tabla 2.1). La mayor presencia relativa de moscas fue registrada en el noroeste de Argentina y Bolivia (72%), seguida por el centro-oeste de Argentina (52%), el centro-este de Argentina (51%) y finalmente el noreste de Argentina y sur de Paraguay (46%). Es incierto si esto refleja la abundancia natural o sólo mejores condiciones de colección. Las 14 especies capturadas representaron el 65% de las especies de *Pseudacteon* conocidas que atacan hormigas en el grupo s*aevissima* en Sudamérica (Pesquero 2000, Brown 2000, Porter & Pesquero 2001, Folgarait *et al.* 2005).

Distribución geográfica

Las especies de *Pseudacteon* se distribuyeron en un amplio espectro de hábitats y climas. Sin embargo, las mayores colecciones fueron hechas cerca de cuerpos permanentes de agua (ríos, arroyos y lagunas) o cerca de hábitats con una vegetación más compleja (montes y bosques). Se encontraron moscas entre los 23º 15´ y 40º 44´ de latitud sur, entre los 54º 26´ y 72º 20´ de longitud oeste y hasta los 2.280 m de altitud. El espectro de distribución de casi todas las especies se extiende hasta el sudeste de Brasil (Williams *et al.* 1973, Williams 1980, Fowler *et al.* 1995, Orr *et al.* 1997, Folgarait *et al.* 2005). La forma grande de *P. obtusus* resultó la especie registrada más occidental (72º 20´ O en la localidad de Bulnes, región de Bio Bio, Chile), la más austral (40º 44´S en Corralito, Río Negro, Argentina) y encontrada a mayor altitud (a 2.280 m en la localidad de Santa Cruz, cerca de El Mollar y Tafí del Valle en Tucumán, Argentina; Tabla 2.1). Además, representa la primera mención de la presencia de fóridos en Chile atacando hormigas coloradas y de *Solenopsis gayi* como hospedador. Asimismo, representa la primera mención de la presencia de moscas en el ecotono entre las provincias fitogeográficas de las Yungas y Prepuneña y atacando a *S. weyrauchi* y en la provincia fitogeográfica del Monte, en la Patagonia Argentina atacando a *S. interrupta*, la hormiga colorada más austral.

Figura 2.1. Las cuatro regiones relevadas en el sur de Sudamérica. Los números entre paréntesis refieren a las principales localidades de colección que son presentadas en la Tabla 2.1.

Una nueva especie de *Pseudacteon* fue descubierta en cuatro localidades del noroeste argentino: El Carmen y Caimancito en Jujuy y Chicoana y La Caldera en Salta (Fig. 2.1). Los seis individuos colectados son similares a *Pseudacteon solenopsidis* (Schmitz) o *P. borgmeieri* Schmitz, pero se diferencian en la forma del apéndice del ovipositor y en los pelos ventrales cerca del ovipositor (ver Capítulo 3).

Siete especies fueron encontradas por primera vez en el noroeste argentino y sur de Bolivia: *P. curvatus*, *Pseudacteon* cf. *disneyi* Pesquero, *P. tricuspis*, *P. litoralis*, *P. nudicornis* Borgmeier, *P. obtusus* (grande) y *P. nocens* Borgmeier. La mayoría de los individuos en esta región fueron más oscuros que aquellos capturados en las otras dos regiones, en especial *P. curvatus*. *Pseudacteon tricuspis*, *P. litoralis*, *P. nudicornis* y *P. obtusus* (grande) fueron también capturados en la región central de Bolivia atacando varias especies de hormigas coloradas no determinadas (L. A. C., datos no publicados). *Pseudacteon nocens* y *P. obtusus* (pequeña) fueron también observadas recientemente en Uruguay y *P. litoralis*, *P. tricuspis* y *P. obtusus* (grande) en Brasil, todas atacando a *S. invica* (L. A. C., datos no publicados). Este es el primer registro de especies de *Pseudacteon* atacando a *S. invicta* en Uruguay.

Un individuo de *P. bulbosus* Brown fue encontrado también en la provincia de Santiago del Estero (Fig. 2.1); anteriormente, había sido registrado por Brown *et al*. (2003) atacando a obreras de *S. interrupta* en esta provincia. Este es el sitio más austral para esta región y corresponde a la provincia fitogeográfica Chaqueña. Los hospedadores de las moscas en esta región fueron a menudo hormigas coloradas con obreras más grandes que en las otras regiones (Porter 1998a, Porter & Pesquero 2001). Algunas especies de *Pseudacteon* habían sido registradas anteriormente atacando a hormigas más grandes tales como *S. quinquecuspsis* Forel*, S. interrupta* o *S. macdonaghi* en el campo, con la excepción de *P. bulbosus* (Brown *et al.* 2003). Un fórido del género *Apocephalus* Coquillett fue capturado también sobrevolando un montículo de hormigas coloradas en esta región; sin embargo, no se sabe si es realmente un parásito. *Apocephalus normenti* Prado y *A. coquilletti* Malloch fueron registrados sobrevolando montículos de *S. richteri* (Prado 1980) y *S. xyloni* (MacCook) (Greene 1938), respectivamente.

La riqueza y abundancia de *Pseudacteon* spp. pudo haber sido subestimada en este trabajo debido a que sólo unos pocos sitios fueron muestreados a través del año y en diferentes momentos del día. Sin embargo, el número de moscas y especies encontrado es similar al obtenido por Williams (1980), con 2.848 especímenes de 14 especies de *Pseudacteon* colectados en una amplia región en Brasil. En ese mismo estudio, otras tres especies de moscas habían sido mencionadas para Brasil y tres especies más fueron registradas más tarde (Pesquero 2000, Brown 2000). Del total de 20 especies en Brasil, ocho no fueron encontrados en el presente trabajo, a saber: *P. affinis* Borgmeier, *P. convexicauda* Borgmeier, *P. dentiger* Borgmeier, *P. lenkoi* Borgmeier & Prado, *P. pradei* Borgmeier, *P. wasmanni* (Schmitz)*, P. fowleri* Pesquero y *P.*

conicornis Borgmeier. Esto se debe probablemente a que muchas de ellas tienen como hospederas casi exclusivas a especies de *Solenopsis* que no están presentes en las regiones relevadas en este estudio, tal como *S. saevissima*. Dieciséis especies de *Pseudacteon* han sido registradas sobrevolando montículos de *S. saevissima* (Disney 1994), sin embargo solamente nueve especies fueron confirmadas como hospederas: *P. tricuspis*, *P. litoralis*, *P. curvatus*, *P. obtusus*, *P. nudicornis*, *P. wasmanni*, *P. pradei* y *P. borgmeieri* en el estado de Sao Pablo, Brasil (Pesquero *et al.* 1993, Fowler *et al.* 1995, Orr *et al.* 1997) y *P. conicornis* en Rio de Janeiro, Brasil (Brown 2000). El hospedador de *P. lenkoi, P. dentiger*, *P. fowleri* y *P. affinis* no es claro, sin embargo ellos parecen ser más abundantes (Folgarait *et al.* 2005) en la provincia fitogeográfica del Cerrado (un mosaico de pastizal, sabana y bosque semi-deciduo).

Por el contrario, sólo *P. bulbosus* y la nueva especie de *Pseudacteon* descubierta en el noroeste de Argentina no fueron encontradas en Brasil. La primera podría estar restringida a un bosque seco subtropical de Chaco, mientras que la última podría estar restringida a una zona florística de las Yungas (Stattersfield *et al*. 1998).

Muy poco se sabe sobre los factores físicos que limitan la distribución de *Pseudacteon* (Folgarait *et al*. 2003, 2004) pero se presume que hay restricciones térmicas y de humedad, como así también limitaciones asociadas con la cobertura de la vegetación (Porter 1998b). Sin embargo, el clima en las áreas de distribución de *Pseudacteon* fue altamente variable, abarcando desde templado semiárido a subtropical de tierras altas en el oeste, a templado y subtropical de tierras bajas en el este, con y sin inviernos secos, a condiciones mucho más extremas en el sur (y oeste) de Argentina con un clima seco y estacional con inviernos muy fríos (< 10ºC de temperatura media) y secos (< 54 mm de precipitación media) (Cabrera & Willink 1980). Las localidades de colección de fóridos en Argentina (Fig. 2.1) varían entre los 255 y 1.222 mm de precipitaciones al año (De Fina 1992). Ninguna mosca fue encontrada en San Juan, San Luis y La Rioja donde las condiciones son muy extremas. Sin embargo fue inesperada la baja presencia de fóridos en el sur de Paraguay, con abundancia de *S. invicta*, ya que las condiciones climáticas son adecuadas para su desarrollo.

Se encontraron colonias de hormigas coloradas hasta aproximadamente los 73º de longitud oeste en Chile, los 40º 44´ latitud sur y 3.064 m de altitud en Argentina. No se registraron colonias en la provincia de Chubut y en áreas de Neuquén y Río Negro que pertenecen a la provincia fitogeográfica Patagónica (Cabrera & Willink 1980). El clima en esta

provincia es seco y frío con importantes nevadas concentradas en el invierno, heladas durante casi todo el año y una temperatura media menor a 13,4ºC y una precipitación anual de 100-270 mm. En Corralito, el registro más austral donde fue encontrada la forma grande de *P. obtusus*, la temperatura media del mes más frio (julio) es de 3,1ºC, la temperatura mínima de alrededor de -15ºC y la precipitación anual de 255 mm (De Fina 1992). Estas condiciones ambientales drásticas podrían ser una barrera efectiva a la dispersión de las hormigas coloradas en el grupo *S. saevissima*.

Un biotipo de *S. invicta* se encontró hasta los 64º 52´ O y a 1.100 m de altitud en el Parque Nacional Calilegua, provincia fitogeográfica de las Yungas, en Jujuy. Esta es la mayor longitud y altitud registrada para *S. invicta* en su nativa Sudamérica. Esta especie había sido registrada previamente hasta los 62º 53´ O en la localidad de Icano, en Santiago del Estero (Trager 1991). Otro biotipo de *S. invicta* fue hallado hasta los 33° 41´ S en la localidad de Mercedes, San Luis. Esta es la mayor latitud registrada para una variante de *S. invicta* en su tierra nativa. La presencia de *S. invicta* es sorpresiva en la latitud de San Luis, ya que anteriormente sólo había sido registrada en regiones de Argentina con >1.200 mm de precipitaciones anuales, >18°C de temperatura media anual y una temperatura mínima de más de -8°C (Trager 1991, Pitts 2002). *Solenopsis invicta* no parece ser capaz de colonizar áreas con menos de 500 mm de precipitaciones anuales y sin irrigación en los Estados Unidos (Korzukhin *et al.* 2001). Sin embargo, el haplotipo de *S. invicta* de San Luis es diferente al del noreste de Argentina, el más similar al de las poblaciones de *S. invicta* introducidas en los Estados Unidos (Caldera *et al.* 2009).

Solenopsis invicta no fue encontrada en Bolivia, probablemente debido a que las zonas bajas donde podría haber estado presente corresponden a la cuenca Amazónica (Cabrera & Willink 1980). La única cita para esta región proviene de la ciudad de Porto Velho, en el estado amazónico de Rondonia (Trager 1991). Se desconocen los factores que limitaron su dispersión a través de la región Amazónica.

Riqueza y abundancia de especies

El número total de especies fue similar en las tres primeras regiones, a pesar de que el esfuerzo de muestreo fue variable entre las mismas. Un total de 10, 9 y 9 especies fueron capturadas en 21, 68

y 38 sitios relevados en las regiones 1, 2 y 3, respectivamente, mientras que sólo 4 especies en los 19 sitios de colección de la región 4. De esta manera, las regiones 1-3 contuvieron 64-71% del total de especies capturadas en este estudio (14), mientras que la región 4 solamente el 29%. El número medio de hembras por sitio de colección fue también similar en las tres primeras regiones: 18,7, 15,4 y 14 hembras en las regiones 1, 2 y 3, respectivamente, mientras que sólo 3,2 hembras en la región 4.

El centro-este (región 1) y noreste de Argentina (región 2) compartieron el mayor número de especies (8). Sin embargo, considerando la abundancia relativa de las especies de fóridos (Fig. 2.2), estas regiones mostraron el menor índice de similitud (índice cuantitativo de Sörensen = 0,23). Las regiones más similares fueron 1 y 3 (0,61), seguida por las regiones 2 y 4 (0,46). El resto de las comparaciones pareadas tuvieron un índice de similitud entre 0,25 y 0,29.

La región 2 tuvo la más alta diversidad de especies (H´ = 1,901), seguida por la región 3 (H´ = 1,402), región 4 (H´= 1,243) y región 1 (H´ = 0,86). Como era de esperar, las dos regiones que se encuentran a menor latitud (más cerca del trópico) fueron las más diversas. Sin embargo, la más alta diversidad en la región 2 podría ser explicada por el hecho de que esta región fue la más intensamente muestreada, y, consecuentemente, las diferencias estacionales en presencia y abundancia de especies podrían haber sido compensadas. La baja diversidad en la región 1 podría ser explicada por su más alta homogeneidad ambiental y de hospedadores (sólo la provincia fitogeográfica Pampeana y casi exclusivamente *S. richteri*).

Pseudacteon curvatus, *P. tricuspis*, *P. nocens* y *P. obtusus* (forma grande) estuvieron presentes en las cuatro regiones, mientras que *P. nudicornis* y *P. litoralis* sólo en tres. Los pocos especímenes de *P. nocens* y *P. obtusus* (pequeño) recolectados en la región 1 fueron capturados en un área donde la distribución de *S. invicta* y *S. richteri* se solapan (Ross & Trager 1990). Es por eso que estas moscas podrían haber estado parasitando a ambos hospedadores. Las pruebas de preferencia realizadas en el campo (pruebas de elección múltiple) sugieren que *S. richteri* es el hospedador más probable de ambas especies de moscas (L.A.C., datos no publicados).

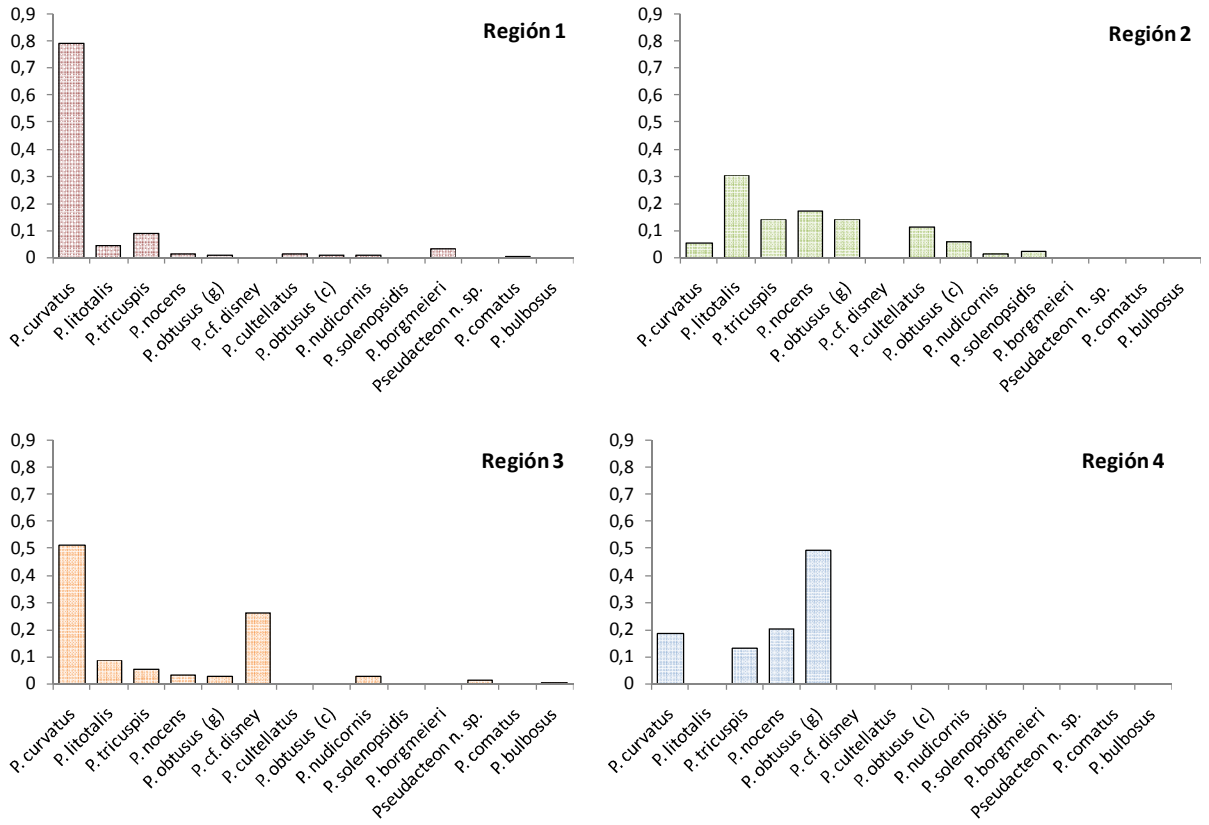


Figura 2.2. Abundancia (números de individuos) relativa de las 14 especies de *Pseudacteon* en las cuatro regiones relevadas.

Pseudacteon borgmeieri y *P. comatus* Borgmeier estuvieron presentes sólo en la región 1, *P. solenopsidis* sólo en la región 2, mientras que *P.* cf. *disneyi, P. bulbosus* y la nueva especie de *Pseudacteon* estuvieron restringidas a la región 3. *Pseudacteon borgmeieri*, *P. comatus* y *P. solenopsidis* fueron previamente registradas también para el noreste Argentino y/o sur de Brasil (Orr *et al*. 1997, Folgarait *et al*. 2005). Es importante mencionar que la mayoría de las 21 hembras de *P. solenopsidis* de Formosa y Santa Fe (Tabla 2.1, Fig. 2.1) que emergieron en el laboratorio provinieron de hormigas parasitadas naturalmente en el campo, probablemente en los senderos de forrajeo, debido a que las moscas casi nunca son atraídas a colonias perturbadas (Orr *et al*. 1997, Wuellner *et al*. 2002b). La única hembra de *P. solenopsidis* de Corrientes fue capturada mientras estaba atacando una obrera aislada. Probablemente, *P. solenopsidis* sea atraída a las obreras que siguen las feromonas de reclutamiento para forrajear, mientras que las otras especies son atraídas a las feromonas de alarma emitidas por las colonias perturbadas (Morrison & King 2004). Por causa de este comportamiento, la presencia de *P. solenopsidis* fue subestimada con nuestro método de colección. Para tener una mejor estimación de su presencia y

abundancia, se requieren muestreos con cebos para forzar el reclutamiento de las hormigas. No obstante, *P. solenopsidis* parece ser más común en Brasil que en Argentina (Folgarait *et al*. 2005).

En general, *P. curvatus* fue la especie más abundante (31,4% del total de hembras capturadas), mientras que *P. tricuspis* la más comúnmente distribuida (47,2% del total de los sitios relevados). *Pseudacteon curvatus* fue la especie más común y abundante en el centro este de Argentina, *P. litoralis* fue más abundante y una de las más comunes en el noreste argentino y Paraguay (la región más intensamente muestreada, Fig. 2.2), *P. nocens*, *P. cultellatus* y *Pseudacteon* cf. *disneyi* fueron localmente abundantes, pero nunca comunes (con la excepción de *Pseudacteon* cf. *disneyi* que fue la segunda especies más común en el noroeste de Argentina). Como fue explicado más arriba, *P. solenopsidis* fue poco abundante y sólo capturada raramente en la región 2. La nueva especie de *Pseudacteon*, *P. comatus* y *P. bulbosus* fueron raramente capturadas en este estudio.

Pseudacteon cultellatus fue encontrada solamente atacando a *S. richteri* en Buenos Aires y *S. invicta* en Corrientes, siendo éste el primer registro sobre *S. invicta* en el campo. Se desarrolló exitosamente en colonias de *S. invicta* atacadas en el campo en Corrientes (L.A.C., datos no publicados). Estos individuos son similares en la forma del ovipositor a aquéllos que parasitan a *S. richteri* en Buenos Aires, sin embargo difieren de aquellas capturadas por Porter & Pesquero (2001) en el estado de Goiás, Brasil. *Pseudacteon* cf. *disneyi* fue encontrada en el noroeste de Argentina y sur de Bolivia, mientras que *P. disneyi* había sido previamente registrada en el estado de Sao Pablo y Goiás (Pesquero 2000).

Todas las especies que fueron capturadas en el noreste de Argentina y Paraguay fueron también registradas en la misma provincia fitogeográfica (Paranaense) en Brasil (Williams *et al*. 1973, Williams 1980, Fowler *et al*. 1995, Pesquero *et al*. 1996, Orr *et al*. 1997, Folgarait *et al*. 2005) y en porcentajes similares a los de Folgarait *et al*. (2004). La presencia de *P. bulbosus* había sido previamente registrada en el noroeste de Argentina (Brown *et al*. 2003), sin embargo en nuestro caso la especie hospedadora no debería ser *S. interrupta*, sino *S. electra* o una nueva especie de *Solenopsis* (L.A.C. datos no publicados).

A pesar de que muchas de las especies de *Pseudacteon* más abundantes a nivel global en el Cono Sur de Sudamérica coexistieron frecuentemente en muchos de los sitios (Tabla 2.1), se registró sólo una relación negativa entre las densidades de *P. curvatus* y *P. obtusus* (grande) (r_s = -0.67, P = 0.004) y *P. tricuspis* (r_s = -0.61, P = 0.02). Una relación negativa similar en las

densidades de *P. curvatus* y *P. tricuspis* fue documentada recientemente por LeBrun *et al*. (2009) en los Estados Unidos, donde ambas especies fueron liberadas para controlar a las hormigas coloradas. Estas observaciones sugieren que *P. curvatus* podría estar desplazando competitivamente a estas dos especies de fóridos en Sudamérica y podría explicar también la menor diversidad registrada en la región 1, donde *P. curvatus* es muy abundante.

Relación de sexos

Un total de 566 machos fueron capturados sobrevolando obreras de hormigas coloradas, 63% (356) correspondieron a *P. tricuspis* y 36% (204) a *P. obtusus* (grande); fueron observados regularmente tratando de aparearse con las hembras. La relación macho/hembra fue ~2:1 para *P. tricuspis* y ~1:1 para *P. obtusus* (grande). La relación primaria de sexos en el campo es desconocida, sin embargo estos valores concuerdan con los registrados en el laboratorio (Sanford Porter, comunicación personal). Los machos de otras especies de *Pseudacteon* no son atraídos a los nidos de hormigas coloradas. Accidentalmente, se capturaron tres machos de *P. curvatus* debido a que esta especie no se aparea sobre los montículos (Wuellner *et al*. 2002a). Sólo un macho, probablemente de *P. obtusus* (pequeña), fue capturado indicando que esta mosca, como la forma más grande, podría no aparearse sobre las colonias de hormigas coloradas.

Ensambles locales

Se registraron en simpatría hasta nueve especies de *Pseudacteon* atacando a *S. invicta* en uno de los sitios próximo a la ciudad de Corrientes (sitio 7), sobre la costa del Río Paraná (Fig. 2.1 y Tabla 2.1), siendo el mayor número de especies registrado para un sitio. Este sitio fue seleccionado para estudiar las interacciones entre *S. invicta*, sus hormigas competidoras y moscas parasitoides. También se registraron ensambles de moscas abundantes y ricos sobre *S. invicta* en Herradura, Formosa (7 especies) y Villa Ocampo, Santa Fe (5 especies), o sobre *S. richteri* en Otamendi, Buenos Aires (7 especies). Estos números coinciden con registros previos que mencionan entre 5 y 8 especies de *Pseudacteon* presentes en un mismo sitio (Porter *et al*. 1995a, Pesquero *et al*. 1996, Fowler 1997, Orr *et al*. 1997). Ensambles de hasta cinco especies fueron registrados también en el noroeste Argentino (Calilegua, Jujuy) y sur de Bolivia (Guandacayá,

Tarija, Fig. 2.1), principalmente sobre *S. interrupta* pero también sobre *S. electra* y *S. invicta*.

Patrones de actividad de los fóridos

La abundancia de los fóridos fue variable a través del año con picos en la primavera y el otoño en el noreste y en el verano en el centro este de Argentina (las dos regiones mejor muestreadas a través del año). Los picos de abundancia no fueron establecidos para cada especie, sin embargo es probable que ellos varíen con la temperatura y humedad (Pesquero *et al*. 1996; Morrison *et al*. 1999, 2000; Wuellner & Saunders 2003; Folgarait *et al*. 2003). Fowler *et al*. (1995) informaron que los picos poblacionales de siete especies de *Pseudacteon* fueron todos durante la primavera en San Pablo, Brasil, mientras que Folgarait *et al.* (2003) informaron que los picos poblacionales de seis especies estudiadas en Buenos Aires, donde la estacionalidad es más pronunciada, fueron en distintos períodos del año. *Pseudacteon curvatus* fue dominante en verano, *P. borgmeieri* en invierno y *P. tricuspis*, *P. obtusus*, *P. nudicornis* y *P. comatus* en otoño. Morrison & Porter (2004) también vieron que la abundancia más alta de poblaciones introducidas de *P. tricuspis* en los Estados Unidos fue durante el otoño.

Las moscas registradas en este estudio fueron colectadas en un amplio rango climático, entre los 16 y 37ºC, 20 y 90% de humedad relativa y a una velocidad del viento entre 0 y 11,6 km/h (promedio 7,5 km/h). *Pseudacteon tricuspis* fue la especie capturada a la más alta temperatura (37ºC) y la más baja humedad relativa (20%), mientras que *P. nocens* a la más baja temperatura (16ºC) y la más baja humedad relativa (20%). Sin embargo, *P. litoralis*, *P. curvatus* y *P. obtusus* (pequeña) fueron activas a los 17ºC. *Pseudacteon curvatus* y *P. bulbosus* fueron también capturados a una baja humedad relativa (30%), mientras que *P. nocens* y *P. litoralis* en la más alta humedad relativa (90%). Los estudios realizados por Morrison *et al.* (1999), Folgarait & Gilbert (1999), Folgarait *et al.* (2003) y Wuellner & Saunders (2003) mencionan que la mayoría de las especies de *Pseudacteon* fueron inactivas a temperaturas inferiores a 20ºC, mientras que en el caso de *P. borgmeieri* a 14ºC.

Tamaño de fóridos

Pseudacteon litoralis fue la especie capturada de mayor tamaño (Tabla 2.2), seguida por *P.*

tricuspis, *P. obtusus* (grande), *P. nocens*, *P. solenopsidis, P. borgmeieri, P. curvatus*, *Pseudacteon* cf. *disneyi*, *P. obtusus* (pequeña), *P. nudicornis y P. cultellatus,* la más pequeña. Sorpresivamente, las moscas del noroeste de Argentina y sur de Bolivia, con la excepción de *P. litoralis*, fueron más pequeñas que las de las otras dos regiones analizadas, a pesar de que el tamaño de las especies hospedadoras observado en el campo (*S. interrupta* y/o *S. electra*) parecieron ser más grandes que en las otras regiones. Todas las hembras de *P. obtusus* capturadas en Chile fueron más pequeñas (0,35 ± 0,03 mm) que las hembras de *P. obtusus* (grande) capturadas en Argentina (Tabla 2.2). De esta manera, su menor tamaño coincidió con el menor tamaño de las obreras de *S. gayi*. El lóbulo lateral del ovipositor de *P. obtusus* fue menos redondeado en las moscas chilenas que en las argentinas. Los tamaños de las moscas colectadas en este estudio fueron similares a aquellos mencionados en Morrison *et al*. (1997), Orr *et al*. (1997), Folgarait & Gilbert (1999) y Folgarait *et al*. (2002b) (Tabla 2.2).

Asociaciones moscas parasitoides-hormigas hospedadoras

Las especies de *Pseudacteon* capturadas en la mayoría de los sitios no pudieron asociarse a hospedadores específicos por la capacidad incierta de poder desarrollarse exitosamente en ese hospedador. La asociación *Pseudacteon-Solenopsis* requiere comparaciones morfológicas entre parasitoide y hospedador y la confirmación del desarrollo exitoso del parasitoide. Sin embargo, varias especies de moscas fueron confirmadas como parasitoides naturales de *S. invicta* y *S. richteri* en Argentina por observaciones de campo y pruebas de oviposición (pruebas de elección múltiple) y desarrollo en el laboratorio (L.A.C., datos no publicados).

Solenopsis richteri es hospedadora de *P. curvatus*, *P. litoralis*, *P. tricuspis*, *P. obtusus* (grande y pequeña), *P. cultellatus*, *P. nudicornis*, *P. borgmeieri, P. comatus* y *P. nocens*. *Solenopsis invicta* es hospedadora de *P. curvatus*, *P. litoralis*, *P. tricuspis*, *P. nocens*, ambas formas de *P. obtusus*, *P. cultellatus*, *P. nudicornis*, *P. borgmeieri* y *P. solenopsidis*. *Solenopsis saevissima* sería hospedadora de *P. tricuspis*, *P. litoralis*, *P. curvatus*, *P. obtusus* (pequeña), *P. nudicornis*, *P. wasmanni*, *P. pradei, P. borgmeieri* y *P. conicornis* en Brasil. *Solenopsis interrupta,* la especie más común en el noroeste de Argentina y sur de Bolivia, sería hospedadora de *P. curvatus*, *P. litoralis*, *P. tricuspis*, *P. obtusus* (grande), *P. nudicornis*, *Pseudacteon* cf. *disneyi*, *P. nocens*, *P. bulbosus* y la nueva especies de *Pseudacteon*. *Solenopsis quinquecuspis*

parece ser hospedadora de *P. obtusus* (grande), *P. curvatus*, *P. tricuspis*, *P. litoralis* y *P. nocens*. Este es el primer registro de estas moscas utilizando a *S. quinquecuspis* como hospedador en condiciones naturales. Considerando las observaciones realizadas en este trabajo y otros (Pesquero *et al*. 1993, Fowler *et al*. 1995, Orr *et al*. 1997, Brown 2000), sólo *P. curvatus, P. litoralis, P. tricuspis* y *P. nocens* son capaces de atacar al menos cinco especies de hormigas coloradas. Estas especies, conjuntamente con *P. obtusus* (grande) y *P. nudicornis*, son las más generalizadas dentro del grupo *saevissima*.

Agradecimientos. Me gustaría agradecer a Sanford Porter (CMAVE, ARS-USDA), Juan Briano (SABCL), Neil Tsutsui (Universidad de California), Edward LeBrun (Universidad de Texas), Guillermo Logarzo (SABCL), Robert Vander Meer (CMAVE, ARS-USDA), Joe Keiper (Museo de Historia Natural de Cleveland) por los valiosos comentarios y sugerencias para mejorar este capítulo. Me gustaría agradecer también a Juan Pablo Livore, Lucas Nuñez, Mariana Emiliozzi y Joaquín Sacco (Universidad de Buenos Aires) por su asistencia en los trabajos de campo y a Brian Brown (Museo de Historia Natural de Los Angeles) por confirmarme que había descubierto una nueva especie de mosca decapitadora de hormigas coloradas del género *Pseudacteon*.

Tabla 2.1. Distribución y abundancia de moscas decapitadoras de hormigas coloradas en el sur de Sudamérica.

PAÍS	**No. sitios**	**No. montículos examinados**	**No. hembras de *Pseudacteon* capturadas[c] (No. machos)**														
PROVINCIA[a] Localidad[b]	con moscas	(% c/moscas)	*cur*	*lit*	*tri*	*noc*	*obt*[d]	*dis*	*cul*	*obt*[e]	*nud*	*sol*	*bor*	n. sp.	*com*	*bul*	Total
					REGIÓN 1 (centro este Argentina)												
ARGENTINA																	
BUENOS AIRES																	
Las Flores (1)	2	20 (100)	24 (1)		2 (16)												26 (17)
Otamendi (2)	6	40[f] (26)	224	1	15 (38)				3		1		7		1		252 (38)
Otras	6	20 (35)	27						1		1		3				32
ENTRE RÍOS																	
Varias	5	25 (44)	7	12	1 (3)	5	1 (3)			2							28 (6)
CÓRDOBA																	
Gral. Lavalle (3)	1	5 (60)			14 (9)		2 (9)										16 (18)
Vicuña Mackena (4)	1	3 (66)		2													2
SubTOTAL	21	113 (45)	282 (1)	15	32 (66)	5	3 (12)		4	2	2		10		1		356 (79)
					REGIÓN 2 (noreste Argentina y Paraguay)												
ARGENTINA																	
SANTA FE																	
San Justo (5)	2	27[f] (67)	3	35	22 (9)		2 (3)			1		3[g]					66 (12)
Villa Ocampo (6)	3	15 (60)		20	2 (5)	1	9 (1)			8							40 (6)
Otras	18	60 (55)		14	17 (28)	2	26 (22)			5							64 (50)
CHACO																	
Varias	3	25 (20)		2	1 (4)		2 (1)										5 (5)
CORRIENTES																	
Corrientes (7)	2	20[f] (75)	4	17	8 (16)	25	6 (8)		111	5	1	1					178 (24)
Otras	4	79 (8)		3	1 (5)		2		3	1							10 (5)
FORMOSA																	
Herradura (8)	3	37[f] (78)	39	217	40 (63)	143	54 (25)			26 (1)	10						529 (89)
Mojón de Fierro (9)	1	20[f] (85)	4		16 (35)	3	28 (24)			12							63 (59)
Otras	18	86 (43)	2 (2)	4	24 (51)	2	12 (22)					19[g]					63 (75)
MISIONES																	
Varias	8	17 (47)	2	4	7 (20)												13 (20)
PARAGUAY																	
ITAPUA																	
Varias	3	7 (43)		1	1		1			1							4
ALTO PARANA																	
Santa Rita (10)	1	5 (40)			2		2 (1)										4 (1)

Tabla 2.1 (continuación).

PAÍS PROVINCIA[a] Localidad[b]	No. sitios con moscas	No. montículos examinados (% c/moscas)	No. hembras de *Pseudacteon* capturadas[c] (No. machos)														
			cur	*lit*	*tri*	*noc*	*obt*[d]	*dis*	*cul*	*obt*[e]	*nud*	*sol*	*bor*	n. sp.	*com*	*bul*	Total
CAAGUAZÚ																	
Coronel Oviedo (11)	1	3 (33)				1											1
CONCEPCIÓN																	
Horqueta (12)	1	1 (100)	1		4 (3)												5 (3)
SubTOTAL	68	402 (46)	55 (2)	317	145 (239)	177	144 (107)		114	59 (1)	11	23					1.045 (349)
REGIÓN 3 (noroeste Argentina y sur Bolivia)																	
ARGENTINA																	
SGO. DEL ESTERO																	
Va. Ojo de Agua (13)	1	4 (75)	31													1	32
CATAMARCA																	
Singuil (14)	2	6 (100)	58														58
Otras	5	11 (64)	14														14
TUCUMÁN																	
El Mollar (15)	3	6 (67)					5 (16)										5 (16)
Tafí del Valle (16)	4	11 (91)					7 (35)										7 (35)
Otras	5	10 (80)	12					3			7						22
SALTA																	
Varias (17-18)	5	38 (58)	74	6	7 (11)	15	1 (1)	14						2			118 (12)
JUJUY																	
El Carmen (19)	2	16 (69)	42	5				4						2			53
Calilegua (20)	3	9 (59)	9	26	2 (1)			3			1						41 (1)
Caimancito (21)	1	4 (25)												2			2
BOLIVIA																	
TARIJA																	
Bermejo (22)	1	4 (100)	29	1				43									73
Guandacaya (23)	6	17 (100)	3	7	19 (31)			73			5						107 (31)
SubTOTAL	38	144 (72)	272	45	28 (43)	15	13 (52)	140			13			6		1	533 (95)
REGIÓN 4 (centro oeste Argentina y centro Chile)																	
ARGENTINA																	
MENDOZA	1																
Uspallata (24)	1	6 (100)					3 (2)										3 (2)
San Rafael (25)	2	5 (60)			5 (2)												5 (2)

Tabla 2.1 (continuación).

PAÍS PROVINCIA[a] Localidad[b]	No. sitios con moscas	No. montículos examinados (% c/moscas)	No. hembras de *Pseudacteon* capturadas[c] (No. machos)														
			cur	*lit*	*tri*	*noc*	*obt*[d]	*dis*	*cul*	*obt*[e]	*nud*	*sol*	*bor*	n. sp.	*com*	*bul*	Total
LA PAMPA																	
La Reforma (26)	2	4 (25)				1											1
Puerta Grande (27)	1	2 (50)				2											2
Santa Isabel (28)	1	3 (33)					1										1
RIO NEGRO																	
Río Colorado (29)	1	3 (33)				1											1
Choele Choel (30	1	5 (20)			(2)												(2)
Chichinales (31)	1	3 (66)	2		1 (3)	1	1 (3)										5 (6)
Maique (32)	1	3 (100)	8			2	1 (6)										11 (6)
Allen (33)	1	3 (66)			1												1
Corralito (34)	1	3 (100)					11 (3)										11 (3)
NEUQUÉN																	
Neuquen (35)	1	2 (50)				1											1
Picún Leufú (36)	1	3 (100)			(3)	3	3 (4)										6 (7)
Piedra del Aguila (37)	1	2 (1)					(11)										(11)
Alicurá (38)	1	1 (1)					2										2
CHILE																	
BIO BIO																	
Bulnes (39)	1	2 (100)					5 (4)										5 (4)
SubTOTAL	19	39 (59)	10		7 (10)	11	27 (33)										55 (43)
TOTAL	146	720 (52)	619 (3)	377	212 (356)	208	187 (204)	140	118	61 (1)	26	23	10	6	1	1	1.989 (566)

[a]Distritos en Paraguay y Bolivia, Región en Chile.
[b]Números en paréntesis indican las localidades que aparecen en la Fig. 1.
[c]Especies de *Pseudacteon*: *cur*=*curvatus*, *lit* = *litoralis*, *tri* = *tricuspis*, *noc* = *nocens*, *obt* =*obtusus*, *dis* = *Pseudacteon* sp. próxima a *disneyi*, *cul* = *cultellatus*, *nud* = *nudicornis*, *sol* = *solenopsidis*, *bor* = *borgmeieri*, n. sp. = *Pseudacteon* nueva especie, *com* = *comatus*, *bul* = *bulbosus*.
[d]Forma grande de *P. obtusus* que corresponde a la original descripción (Borgmeier 1963).
[e]Forma pequeña de *Pseudacteon obtusus*.
[f]Hembras que fueron criadas en hormigas expuestas al ataque de las moscas en el campo.
[g]Hembras criadas en hormigas naturalmente parasitadas.

Tabla 2.2. Tamaño de las especies de *Pseudacteon* (ancho del mesonoto en mm). El tamaño de las moscas es comparado con los tamaños informados en la literatura para las mismas tres regiones y para San Pablo en Brasil.

***Pseudacteon* sp.**	Región 1 Media ± DE (n)	Región 2 Media ± DE (n)	Región 3 Media ± DE (n)	San Pablo Media ± DE (n)
P. litoralis	0,55 ± 0,06 (9)	0,57 ± 0,06 (157)	0,58 ± 0,04 (21)	0,55 ± 0,05[a] 0,57 ± 0,03[b]
P. tricuspis	0,60 ± 0,06 (7)	0,53 ± 0,06 (82)	0,43 ± 0,07 (25)	0,50 ± 0,04[a] 0,49 ± 0,03[b]
P. obtusus (g)	-	0,52 ± 0,04 (100) 0,60[c]	0,49 ± 0,05 (10)	
P. nocens	-	0,50 ± 0,06 (106) 0,60[c]	-	
P. borgmeieri	0,48 ± 0,06 (12)	-	-	0,45 ± 0,04[b]
P. solenopsidis	-	0,50 ± 0,04 (14)	-	0,47 ± 0,04[b]
P. curvatus	0,39 ± 0,04 (51)	0,36 ± 0,05 (44)	0,35 ± 0,03 (79)	0,33 ± 0,04[a]
P. cf. *disneyi*	-	-	0,36 ± 0,04 (50)	
P. obtusus (p)	-	0,36 ± 0,04 (37)	-	0,35 ± 0,04[b]
P. nudicornis	0,37 (1)	0,35 ± 0,07 (9)	0,34 ± 0,03 (14)	0,34 ± 0,02[b]
P. cultellatus	0,31 ± 0,05 (3) 0,36 ± 0,05[d]	0,33 ± 0,02 (31)	-	

[a]Morrison *et al*. 1997
[b]Orr et al. 1997
[c]Folgarait *et al*. 2002b
[d]Folgarait & Gilbert 1999

CAPÍTULO 3

PSEUDACTEON CALDERENSIS, UNA NUEVA ESPECIE DE MOSCA PARASITOIDE DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INTERRUPTA* EN EL NOROESTE ARGENTINO

Resumen – Una nueva especie de mosca decapitadora de hormigas coloradas, *Pseudacteon calderensis* (Diptera: Phoridae), es descripta a partir de hembras que atacaron obreras de *Solenopsis interrupta* Santschi en las provincias de Salta y Jujuy. *Pseudacteon calderensis* difirió de casi todos sus congéneres sudamericanos por la estructura del ovipositor. Esta nueva especie es morfológicamente similar a *Pseudacteon borgmeieri* Schmitz, sin embargo difirió levemente en la forma del apéndice del ovipositor y por la ausencia de pelos ventrales grandes y gruesos bajo el ovipositor.

Palabras claves: parasitoide, mosca decapitadora, Sudamérica, hormiga colorada, control biológico

Introducción

Veintiún especies de fóridos del género *Pseudacteon* Coquillett (Diptera: Phoridae) atacan hormigas coloradas sudamericanas en el grupo de especies *Solenopsis saevissima* (Borgmeier & Prado 1975, Williams 1980, Porter 1998, Brown & Morrison 1999, Brown 2000, Pesquero 2000, Porter & Pesquero 2001, Pitts 2002, Brown *et al.* 2003, Folgarait *et al.* 2005, Kronforst *et al.* 2006). Cinco de ellas son abundantes y están ampliamente distribuidas, mientras que el resto son menos abundantes y están restringidas a regiones y/o especies hospedadoras específicas (Folgarait *et al.* 2005, ver capítulo 2).

La mayoría de los relevamientos realizados para encontrar moscas parasitoides se concentraron en áreas cercanas a grandes ciudades. La presencia de moscas decapitadoras de hormigas coloradas es poco conocida en regiones más remotas, tal como el oeste de Argentina. Las dos últimas especies descubiertas provienen de esta región (Brown *et al.* 2003, ver capítulo 2). En este capítulo se describe una nueva especie del género *Pseudacteon* descubierta recientemente en el noroeste de Argentina.

Materiales y Métodos

Las colonias de hormigas coloradas fueron perturbadas rompiendo sus montículos para atraer a las moscas. Los especímenes fueron colectados usando aspiradores manuales y preservados en etanol al 80%. Las muestras de hormigas fueron colocadas en etanol al 96% para su posterior identificación taxonómica (King & Porter 2004) que fue suplementada con análisis de cromatografía gaseosa de los hidrocarbonos de la cutícula y alcaloides del veneno (Vander Meer & Lofgren 1988). La posición geográfica y altitud fueron registradas usando un GPS Garmin III. La temperatura y humedad relativa fueron también registradas en el momento en que las moscas eran capturadas.

Los especímenes de la nueva especie fueron depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia (MACN), Buenos Aires y en el Laboratorio Sudamericano de Control Biológico (SABCL), ARS-USDA, Hurlingham, Buenos Aires, Argentina.

Resultados

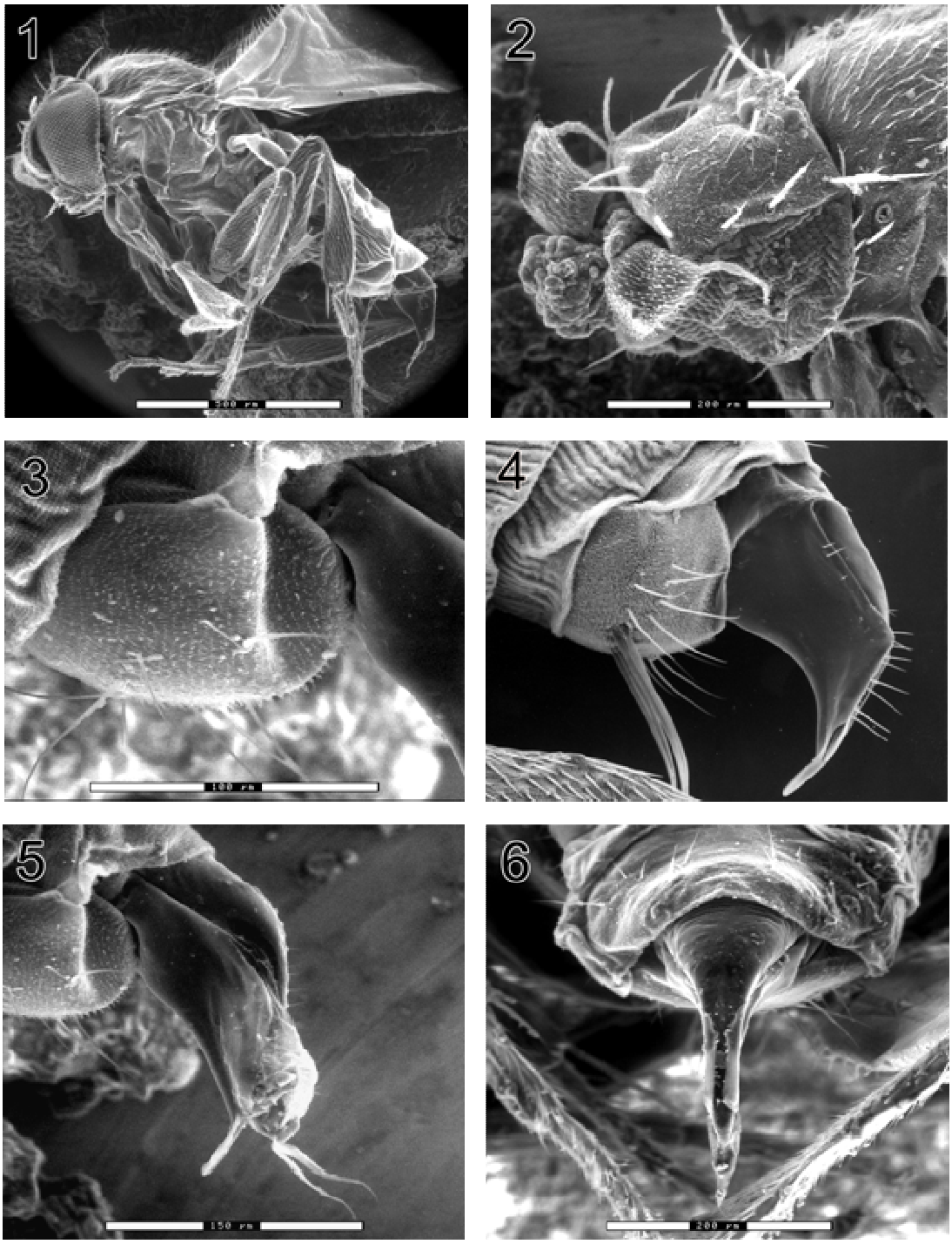
***Pseudacteon calderensis,* nueva especie** (Figs. 3.1-3.6)

Material tipo. HOLOTIPO: ♀, Argentina: Salta: RT 9 cerca de La Caldera, 1.471 m, 23º34.242´S, 65º22.520´W, 14-IX-2004, L. Calcaterra (SABCL), sobrevolando obreras de *S. interrupta* Santschi [MACN ENT].

PARATIPOS: 2 ♀, Argentina: Jujuy: RT 1, 7 km N de Caimancito, 365 m, 23º 42.811´S, 64º 31.961´W, 12-IX-2004, L. Calcaterra (SABCL), sobrevolando obreras de *S. interrupta* (MACN). 1♀, Argentina: Jujuy: RT 9 dique La Ciénaga, El Carmen, 1.190 m, 24º 25.725´S, 65º17.859´W, 26-X-2003, L. Calcaterra (SABCL), sobrevolando obreras de *Solenopsis interrupta* (SABCL ENT #66). 2 ♀, Argentina: Salta: RT 33, cerca de Chicoana, 1.380 m, 25º 05.410´S, 65º 33.883´W, 26-X-2003, L. Calcaterra (SABCL), sobrevolando obreras de *S. interrupta* (SABCL ENT#67).

Reconocimiento de especies. Esta especie es reconocida por la forma característica del ovipositor, similar a *P. borgmeieri* Schmitz y *P. solenopsidis* (Schmitz); aunque la forma del apéndice del ovipositor de los seis individuos capturados fue levemente más parecida a *P. borgmeieri* que a *P. solenopsidis*, la superficie dorsal-posterior del ovipositor tiene pelos más cortos que *P. borgmeieri*. Todos los especímenes tienen seis pares de pelos ventrales o setas sobre el esternito 6, como en *P. borgmeieri* (*P. solenopsidis* tiene solamente dos); sin embargo, el sexto y octavo par de pelos ventrales grandes y duros que caracterizan a *P. borgmeieri* estuvieron ausentes. De esta manera, esta especie puede ser fácilmente reconocida por su simple, corto y curvado ovipositor, cortos pelos dorsales sobre el ovipositor y la ausencia de pelos grandes y duros sobre el esternito 6.

Descripción (hembra solamente; macho desconocido). Vista lateral de la hembra adulta (Fig. 3.1). Longitud del cuerpo 1-1,24 mm. Color del cuerpo marrón; frente y tergitos más oscuros; patas marrón-amarillentas; palpos amarillos; cuello amarillo-blanquecino. Flagelomero 1 plano y cónico; arista presente, subigual en longitud al flagelomero 1 (Fig. 3.2). Frente con un par de setas supra-antenales y 2-2-4-4 setas frontales. Máximo ancho del tórax 0,41-0,51 mm; escutelo sin dos pares de setas, el anterior aproximadamente dos tercios la longitud del posterior. Venación del ala R_{2+3} ausente.



Figuras 3.1-3.6. *Pseudacteon calderensis,* nueva especie. (1) Vista lateral de la hembra adulta. (2) Vista fronto-lateral de la cabeza de la hembra mostrando el patrón 2-2-4-4 de las cerdas. (3) Vista lateral del esternito 6 sin los pelos largos y gruesos característicos de *P. borgmeieri*. (4) *Pseudacteon borgmeieri*, vista lateral (foto gentileza de Sanford Porter). (5) Vista postero-dorsal del sexto tergito abdominal con 10 pelos y el ovipositor de la hembra. (6) Vista lateral del ovipositor de la hembra (Fig. 3.5), curvado en vista lateral debido a que la superficie dorsal está truncada y dirigida ventralmente (Fig. 3.6); dorsalmente con una pequeña extensión membranosa en forma de lengua de quitina cerca de la parte terminal, desde el cual aparecen dos setas aplanadas (Fig. 3.6).

Sexto esternito abdominal grande con seis partes de setas (Fig. 3.3) como en *P. borgmeieri*, sin embargo sin el séptimo y octavo par de grandes y duros pelos ventrales (Fig. 3.4); sexto tergito abdominal con 10 pelos (Fig. 3.5). Ovipositor simple comprimido lateralmente (Fig. 3.6).

Clave a la nueva especie de *Pseudacteon*

La clave de Porter & Pesquero (2001) para especies de *Pseudacteon* fue levemente modificada para insertar a *Pseudacteon calderensis* como sigue:

5 (3) Ovipositor largo, curvado hacia abajo, con un gran diente ventral cerca de la base; pelos sobre el último segmento abdominal no usualmente largo…….…….. *P. curvatus* Borgmeier

– Ovipositor corto sin la superficie dorsal truncada y dirigida hacia abajo; con varios pelos extendiéndose hacia afuera y debajo del ovipositor…….…… 5A

5A (5) Esternito 6 con duros pelos ventrales casi tan largos como el ovipositor……...
……...*P. borgmeieri* Schimitz

– Esternito 6 sin pelos grandes y duros extendiéndose debajo del ovipositor……...
……...……..*P. calderensis* n. sp.

Distribución geográfica. Aparentemente presente sólo en el noroeste de Argentina (Jujuy y Salta). Esta especie habita en pastizales entre los 365 y 1.471 m de altitud en la zona de transición entre el Chaco, un mosaico de ecosistemas que combinan bosque seco con sabana, y Las Yungas, una gran área de selva de montaña en el sur de los Andes (Cabrera & Willink 1980). Las Yungas están limitadas al este por la provincia fitogeográfica del Chaco y al oeste por la provincia Montana Boliviana, un bosque seco expandiéndose hacia el sudoeste de Bolivia y noroeste de Argentina (Olson *et al*. 2001). La precipitación anual en los cuatro sitios de colección de las moscas fue de aproximadamente 600-650 mm (De Fina 1992).

Derivación del Epíteto Específico. *Calderensis* refiere a La Caldera, el nombre de la localidad tipo de esta nueva especie.

Forma de vida. *Pseudacteon calderensis* fue encontrada sólo en cuatro lugares y en muy baja abundancia (Capítulo 2). Sólo seis hembras fueron capturadas (entre las 13:30 y 18:30 h) en cuatro nidos de *S. interrupta*. Las moscas hembras fueron observadas acosando a las obreras por

varios segundos antes de intentar oviponer, volando en frente de las obreras e incluso dirigiéndose hacia la cabeza de la hormiga. La temperatura y humedad relativa en el momento en que las moscas fueron capturadas oscilaron entre 21-29ºC y 23-66%, respectivamente.

La escasez de esta nueva especie de fórido podría ser explicada por su comportamiento similar a la segunda especie morfológicamente más parecida, *P. solenopsidis*, la cual no es atraída a colonias perturbadas sino que usualmente ataca obreras aisladas probablemente respondiendo a las feromonas de forrajeo (Morrison & King 2004, Orr *et al*. 1997, Wuellner *et al.* 2002). De esta manera, la nueva especie podría ser genéticamente más cercana a *P. solenopsidis* que a *P. borgmeieri*. Si este supuesto es confirmado, la presencia de *P. calderensis* podría haber sido subestimada en este trabajo debido a que sólo los montículos fueron examinados durante los relevamientos.

Solenopsis interrupta y secundariamente *Solenopsis electra* Forel han sido mencionadas como las dos especies más comunes de hormigas coloradas en el noroeste de Argentina (Pitts 2002). Sin embargo, la única especie encontrada en áreas con *P. calderensis* fue *S. interrupta*. Una tercera especie, *S. invicta,* estuvo presente a unos pocos kilómetros al este de los sitios con *P. calderensis* en Salta (L. A. C. datos no publicados).

Agradecimientos. Quiero agradecer a Brian Brown (Museo de Historia Natural de Los Angeles), Neil Tsutsui (Universidad de California), Sanford Porter (CMAVE, ARS-USDA) y Juan Briano (SABCL) por sus valiosos comentarios y sugerencias, los cuales ayudaron para mejorar este capítulo. También quiero agradecer a Joaquín Sacco y Mariana Emiliozzi (Universidad de Buenos Aires) por su asistencia durante las colecciones de campo, a Alejandro Reynoso (Comisión de Investigaciones Tecnológicas y Espaciales de las Fuerzas Armadas) por fotografiar las moscas usadas en este trabajo, a Sanford Porter por alentarme a describir esta nueva especie y facilitar la Fig. 3.4, y a Cristina Hernández (SABCL) por sus valiosos consejos en el inicio de la descripción.

CAPÍTULO 4

PATRONES DE ACTIVIDAD Y TASAS DE PARASITISMO DE ESPECIES DE MOSCAS PARASITOIDES (*PSEUDACTEON* SPP.) DE HORMIGAS COLORADAS EN EL NORESTE DE ARGENTINA

Resumen – Este capítulo describe los patrones de actividad diarios y anuales de moscas parasitoides de la hormiga colorada *S. invicta* (Hymenoptera: Formicidae) en Argentina. Las moscas del género *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) fueron censadas mensualmente durante un año en dos sitios en el noroeste de la provincia de Corrientes. Adicionalmente, las tasas de parasitismo natural de *Pseudacteon* en *S. invicta* fueron registradas por primera vez en Sudamérica. Un total de 4.528 moscas (86,3% hembras) de ocho especies del género *Pseudacteon* fueron capturadas atacando obreras de *S. invicta* en el campo. *Pseudacteon litoralis* Borgmeier y *P. nocens* Borgmeier representaron el 71-79% de las hembras capturadas en ambos sitios. La mayoría de las especies fueron activas a través del año, aunque las abundancias fueron variables entre los distintos meses y sitios. Los picos más altos de presencia se observaron en primavera, mientras que los más bajos en verano. La mayor abundancia de las moscas fue observada en el crepúsculo, mientras que la mayor diversidad de especies a alrededor del mediodía. Las relaciones entre las especies fueron establecidas basadas en sus patrones de actividad y proximidad genética. La presencia y abundancia de cuatro especies fueron explicadas mediante cinco variables climáticas. Dos especies de fóridos podrían haber heredado un ritmo circadiano similar de un ancestro común. En general, la tasa de parasitismo de las nueve especies agrupadas fue muy baja (0,24%). El porcentaje más alto de obreras parasitadas fue encontrado en la primavera (0,5%) en el hábitat con estructura de vegetación más compleja. La tasa más alta de parasitismo por sitio y colonia también fue para este hábitat en la primavera (1,16 y 2,81%, respectivamente). La mayor tasa de emergencia fue registrada para *Pseudacteon nudicornis* Borgmeier.

Palabras claves: fenología, relaciones de especies, *Solenopsis invicta*, clima, control biológico

Introducción

Los ritmos diarios y estacionales son inherentes a virtualmente todas las formas de vida. En insectos, como en muchos otros organismos, los ritmos más evidentes están relacionados a comportamientos tales como la locomoción, el vuelo, el forrajeo y la oviposición. Estos comportamientos están usualmente restringidos a ciertos momentos del día, debido a que están a menudo sincronizados con eventos periódicos en el ambiente, tales como los ciclos de luz y temperatura (Giebultonwicz 2000), o eventos más episódicos relacionados con la disponibilidad de comida, la predación y la competencia (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). De esta manera, el ambiente directa o indirectamente regula la presencia y abundancia de organismos en la naturaleza, entre ellos a los insectos (Wolda 1988). La temperatura y la humedad son las variables climáticas más ampliamente reconocidas que controlan la presencia y abundancia de artrópodos.

Las señales externas proporcionan la información que los insectos necesitan para sincronizar sus comportamientos diarios y estacionales (Dunlap 1999). Sin embargo, ritmos comportamentales diarios también persisten en condiciones ambientales constantes debido a la existencia de mecanismos endógenos que perciben el tiempo, conocidos como relojes circadianos (Giebultonwicz 2000). Estos mecanismos genéticos fueron descubiertos en una variada gama de organismos, desde bacterias hasta seres humanos (Dunlap 1999, Wager-Smith & Kay 2000). A pesar de contar con este "cronómetro" interno, los ritmos circadianos de muchos insectos deben ser todavía sincronizados con el ambiente (Dunlap 1999, Giebultonwicz 2000).

Aunque algunos insectos, como la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster* Meigen, han sido un modelo exitoso para estudiar los mecanismos de los ritmos circadianos (Giebultonwicz 2000), muy poco se conoce acerca de los patrones fenológicos en otros grupos de insectos. Las moscas de la familia Phoridae (fóridos) son un claro ejemplo (Disney 1994), siendo una de las familias de insectos biológicamente más diversas. Gran número de especies son parasitoides o predadores específicos de insectos (Disney 1994). Los fóridos constituyen el único grupo de dípteros parasitoides que se han radiado extensivamente sobre insectos sociales como hospedadores, en particular sobre hormigas (Disney 1994). Los pocos estudios conocidos sobre ritmos circadianos en estos dípteros fueron realizados casi exclusivamente sobre moscas decapitadoras del género *Pseudacteon* sobre hormigas coloradas (Disney 1994) debido al

potencial que presentan estas moscas como agentes de control biológico de *Solenopsis invicta* Buren y *S. richteri* Forel en los Estados Unidos (Porter & Gilbert 2004).

La partición temporal (o patrones diferenciales de actividad) entre especies competidoras (Wiens *et al*. 1986) es uno de los factores principales que promueven la coexistencia de estas especies simpátricas de moscas. En Brasil, varias especies de moscas fueron activas durante diferentes estaciones del año y momentos del día (Fowler *et al*. 1995, Pesquero *et al*. 1996); como así también en los Estados Unidos (Morrison *et al*. 1999, Wuellner & Saunders 2003, Morrison & Porter 2005) y Argentina (Folgarait *et al*. 2003, Azzimonti *et al*. 2004, 2005).

A pesar de que algunos aspectos de la fenología de estas moscas son conocidos gracias a los estudios antes mencionados, la información sobre la actividad de *Pseudacteon* spp. (Fig. 4.1) sobre poblaciones de *S. invicta* es escasa. El uso de especies o biotipos de moscas mejor adaptadas para atacar a *S. invicta* y con un patrón complementario de actividad y/o amplia plasticidad fenotípica debería tener un mayor impacto sobre estas hormigas en los Estados Unidos (Porter & Gilbert 2004).

Figura 4.1. Hembras de varias especies de *Pseudacteon* (foto Sanford Porter).

El principal objetivo de este capítulo fue examinar los patrones diario y anual de dos ensambles de moscas parasitoides de *S. invicta* en el noreste de Argentina. Los patrones de actividad observados en el campo fueron relacionados con variables climáticas y relaciones genéticas entre especies de moscas. Adicionalmente, la tasa natural de parasitismo de hormigas coloradas (mayormente *S. invicta*) fue registrada por primera vez en Sudamérica.

Materiales y Métodos

Patrón de actividad temporal

La actividad de las moscas fue monitoreada mensualmente de enero a diciembre de 2005 en dos sitios con moderada alteración antrópica: 1) El Centro Nacional de Desarrollo Acuícola

(CENADAC; 27º23´S, 58º41´O) y 2) La Estación Biológica Corrientes (EBCo; 27º33´S, 58º41´O). Los dos sitios, apartados por 20 km, están localizados en un ambiente mésico en la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera & Willink 1980). El área monitoreada en cada sitio fue de aproximadamente 1 ha.

La abundancia relativa de las moscas fue registrada atrayendo las mismas a 5 bandejas (7x24x37 cm) separadas por 3-15 m, cada una conteniendo 3-5 g de obreras de *S. invicta* y 1-3 g de crías. Las paredes de las bandejas se pintaron con una sustancia deslizante similar al teflón (Fluon compuesto por politetrafluoretileno) para prevenir el escape de las obreras. Un nido artificial de madera y yeso (para mantener la humedad) se agregó a cada bandeja para refugio de las obreras y crías. Cada 5 min, estos nidos fueron desplazados manualmente a distintos lugares de la bandeja para obligar a las obreras a estar en continuo movimiento y así quedar expuestas al ataque de las moscas.

Las hormigas fueron expuestas 5 veces por día (amanecer, 10:00, 13:00, 16:00, anochecer) durante 30 minutos (esfuerzo de muestreo) durante tres días consecutivos. Todas las moscas atraídas a las bandejas fueron aspiradas, identificadas a especie, contadas y luego liberadas en su sitio original de captura u ocasionalmente, preservadas en alcohol al 96% para análisis genéticos. Dependiendo del número de moscas capturadas (censadas), para identificar a las hembras en el campo se usó una lupa de mano (20x) o una lupa de mesa (40x) y la clave de Porter & Pesquero (2001).

Los machos no pudieron ser identificados en el campo debido a la ausencia de claves, sin embargo la mayoría debió ser *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier o *Pseudacteon obtusus* Borgmeier, debido a que, como se vio en el capítulo 2, los machos de las otras especies no son atraídos normalmente a las colonias de hormigas coloradas. Las hembras de todas las especies usualmente van a los montículos (o bandejas con muchas obreras), para oviponer sobre su hormiga hospedadora. La única excepción es *Pseudacteon solenopsidis* (Schmitz), cuyas hembras sólo atacan obreras aisladas en senderos de forrajeo (Wuellner *et al*. 2002).

Variables climáticas

La temperatura del aire y la humedad relativa durante el período de muestreo fue medida a la sombra a ~ 1 m del suelo con una estación climática portátil Kestrel. Datos climáticos históricos

(20 años de registros, Servicio Meteorológico Nacional 1984-2004) fueron obtenidos para la Estación Meteorológica Corrientes (27º28´S, 58º49´O). De acuerdo a éstos, el área tiene una temperatura media anual de 21.4ºC y una precipitación media anual de 1.652 mm. El clima es estacional con inviernos secos. Durante el periodo de estudio (2005) la temperatura y humedad se registraron electrónicamente (HOBO *data logger*).

Las variables históricas (temperatura media mensual, temperatura máxima y mínima media mensual, precipitación media mensual), las variables durante el periodo de estudio (temperatura media mensual, humedad relativa media mensual, precipitación mensual) y las variables en los dos meses previos al muestreo (temperatura media, humedad media y precipitación acumulada) fueron usadas para explicar los patrones de presencia de moscas en el campo. Las variables históricas, que en principio no deberían estar relacionadas con la variación actual de las moscas, se incluyeron para comparar los resultados con los obtenidos por Folgarait *et al.* (2003).

Análisis molecular

Las moscas para los análisis genéticos fueron capturadas en la superficie de las colonias de *S. invicta* en el CENADAC y preservadas en etanol al 96%. *Pseudacteon curvatus* Borgmeier, *P. nocens* Borgmeier, *P. cultellatus* Borgmeier, *P. tricuspis* Borgmeier, *P. nudicornis* Borgmeier, *P. litoralis* Borgmeier y ambas formas de *P. obtusus* fueron capturadas en abril de 2004, mientras que *P. solenopsidis* fue capturada en diciembre de 2004.

Para reconstruir las relaciones entre las especies, ADN genómico fue extraído siguiendo el protocolo de Sunnucks & Hales (1996). Luego se procedió a una reacción en cadena de la polimerasa (PCR) usando los *primers* C1-J-2183 (Jerry) y TL2-N-3014 (Pat) para el gen I de la citocromo oxidasa mitocondrial (COI) (Simon *et al.* 1994). El producto de la reacción fue revisada por visualización sobre geles de agarosa y el producto del PCR para secuenciar el ADN por digestión con la exonucleasa I. El producto del PCR fue secuenciado usando el *Applied Biosystems (ABI) Big Dye 3.1 cycle sequencing kit* y el producto corrido sobre un analizador genético ABI 3100.

Las secuencias resultantes fueron alineadas usando Clustal W (Thompson *et al.* 1997) y verificadas visualmente. Las relaciones filogenéticas fueron reconstruidas usando máxima

parsimonia y máxima probabilidad, como implementado en PAUP (Swofford 1998), y 1000 réplicas de *bootstrap*. Las secuencias de la COI de la mosca, *Chalcosyrphus nemorum* (F.) (Diptera: Syrphidae) (Número de acceso al Genbank AY261701), se usaron como grupo menos relacionado o "outgroup" (Stahls *et al*. 2003). El análisis fue también realizado sin outgroup y el árbol enraizado en el punto medio (no presentado); la topología general no difirió de los resultados con el outgroup.

Tasas de parasitismo natural

Las tasas de parasitismo natural fueron estimadas en noviembre de 2004, febrero y abril de 2005, en cuatro de los sitios con la mayor abundancia de moscas de Argentina (ver Capítulo 2), a saber: 1) Camping Machuca (CM; 27º23´S, 58º41´O) y 2) Estación Biológica Corrientes (EBCo), Corrientes, 3) Herradura (HF; 26º31´S, 58º17´W), Formosa, donde *S. invicta* es la especie de hormiga colorada más común, y 4) Concepción del Uruguay (CU; 32º28´S, 58º14´O), Entre Ríos, donde *S. richteri* es la especie más común. En cada sitio, se excavaron hasta ocho montículos para obtener una muestra representativa de la colonia (Tabla 1).

Aunque los montículos fueron elegidos al azar, es posible que algunas colonias hayan sido muestreadas más de una vez debido al frecuente movimiento de los montículos (Briano *et al.* 1995). Las colonias fueron transportadas hasta el laboratorio y las obreras separadas del suelo por flotación. Una sub-muestra de varios miles de obreras (2-3 g) de cada colonia fue tomada al azar, colocada en una bandeja plástica (24 x 13 x 5 cm) y mantenida a 25-27 °C con un ciclo de luz-oscuridad de 12:12. Un bloque de yeso saturado regularmente con agua fue colocado en cada bandeja para mantener alta la humedad (alrededor del 100%). Las hormigas fueron alimentadas *ad libitum* con una solución azucarada.

Las bandejas fueron inspeccionadas cada 1-3 días durante 50 días en busca de larvas y pupas en las cápsulas cefálicas de las hormigas muertas (Fig. 4.2).

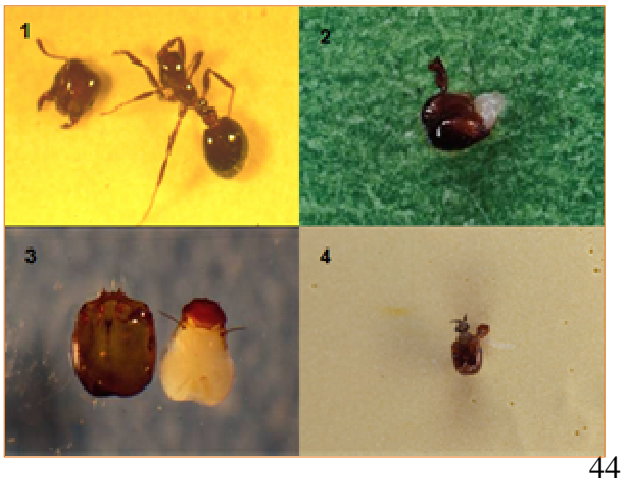


Figura 4.2. Obrera de *S. invicta* decapitada (1), larva (2) y pupa (3) de *Pseudacteon* en cápsula cefálica y adulto emergiendo (4) (foto S. Porter).

Las larvas y pupas detectadas se transfirieron a vasitos plásticos de 3 cm de diámetro con yeso humedecido en la base hasta la emergencia de las moscas adultas. Se registró el número de larvas, pupas y moscas viables para cada bandeja y se identificaron las especies de moscas bajo lupa. La tasa de parasitismo fue calculada como el número total de pupas en cada bandeja, dividido por el número total de obreras estimado para esa bandeja.

Análisis de datos

La abundancia de moscas en cada sitio fue comparada con un ANOVA de un factor, transformando el número de moscas (log10). Se usaron correlaciones paramétricas de Pearson para comparar los patrones de actividad. Las especies de *Pseudacteon* fueron agrupadas usando un análisis de clúster mediante el método UPGMA con sus datos de actividad (índices de correlación). Se usaron regresiones lineales simples y múltiples (*forward stepwise*) para evaluar los patrones de actividad con las variables meteorológicas y climáticas. Un Análisis de Componentes Principales (*PCA*) se usó para identificar las variables que mejor explicaron la variación climática, usando la matriz de correlación de las variables climáticas obtenida a través del tiempo.

Resultados y discusión

Patrón general de actividad anual

Se registraron 4.528 moscas de ocho especies de *Pseudacteon,* 1.885 en la EBCo y 2.643 en el CENADAC; de éstas, 91,7% (1.728) y 82,6% (2.182) fueron hembras en la EBCo y el CENADAC, respectivamente. La abundancia general de moscas (machos + hembras) fue variable entre los dos sitios y a través del tiempo (Fig. 4.3).

A pesar de la mayor abundancia de moscas en el CENADAC, la diferencia en la abundancia media mensual entre sitios no fue significativa ($F_{1, 22}$ = 1.33, P = 0.26). El número medio de moscas por esfuerzo de muestreo fue 15,6 ± 18,7 (0-121) en el CENADAC y 10,4 ± 13,3 (0-86) en la EBCo. Estos valores son más altos que el registrado por Folgarait *et al*. (2003) para un número similar de colonias y para un ensamble de seis especies de moscas en la provincia de Buenos Aires (<10 moscas/h).

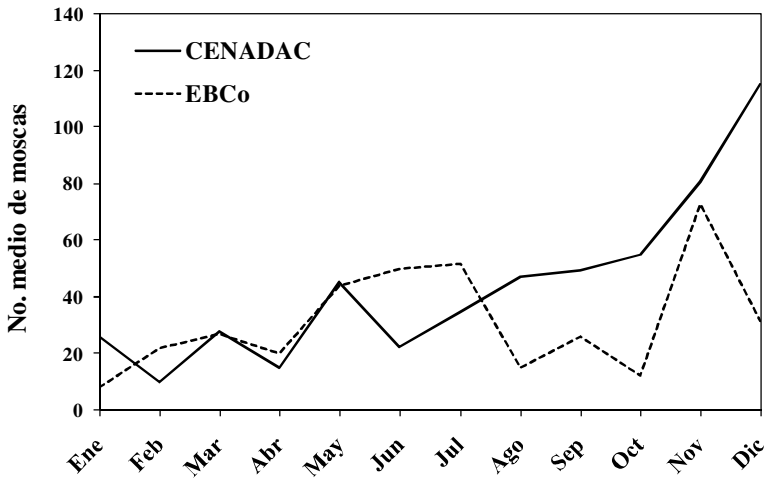


Figura 4.3. Número medio de fóridos (agrupadas las ocho especies de *Pseudacteon*) a través del año en los dos sitios de estudio: el Centro Nacional de Desarrollo Acuícola (CENADAC) y la Estación Biológica Corrientes (EBCo).

Los cambios mensuales en la abundancia total de moscas no se correlacionaron entre los sitios (r = 0.25, P > 0.42). Aunque los patrones fueron similares entre enero y mayo, difirieron durante el resto del año. La mayor abundancia de moscas fue registrada en diciembre en el CENADAC (576 moscas) y noviembre en la EBCo (364) y la menor en febrero en el CENADAC (50) y enero en la EBCo (39). El segundo pico más alto de abundancia en la EBCo fue en julio; sin embargo se censaron menos moscas entre julio y octubre. En el CENADAC, la presencia de moscas se incrementó mes a mes hasta diciembre.

La alta presencia de moscas registrada en primavera en Corrientes concuerda con la registrada por Azzimonti *et al*. (2004, 2005) en Santiago del Estero. Ellos observaron mayor abundancia en primavera y otoño y mayor número de especies (11) en marzo. En Brasil, Fowler *et al*. (1995) también observaron mayor presencia de moscas en primavera atacando a *Solenopsis saevissima* (Smith) y especularon que podría deberse a la mayor actividad de las hormigas debido a los vuelos de apareamiento. Este pico de primavera podría también explicarse por el comienzo de la temporada de lluvia y el consecuente aumento de la humedad relativa que favorecería la pupación. Por el corto período de muestreo (un año) en este trabajo, la estacionalidad de moscas podría no haber sido representada adecuadamente, sin embargo, Morrison *et al.* (1999) encontraron diferencias similares en los patrones de abundancia entre años y sitios para cinco poblaciones de cuatro especies nativas de *Pseudacteon* que atacan a *Solenopsis geminata* (F.) en Estados Unidos.

Las variables climáticas

La temperatura media durante el año de estudio fue similar a los registros históricos: 20,8ºC, variando desde 37,9ºC en enero a -0,6ºC en julio. Sin embargo, la precipitación anual fue más baja que el promedio: 1.198 mm, variando desde 347 mm en abril a 0,9 mm en septiembre, pero similar a la precipitación media (1.200 mm) registrada para el Chaco occidental por Cabrera & Willink (1980). La disminución en las precipitaciones podría haber tenido un efecto sobre la estructura de la comunidad de moscas. La humedad relativa media durante 2005 fue de 76,3%, variando desde 100% (noche y amanecer) a 23,2% (mediodía). Los dos primeros componentes del PCA realizado con la evolución de las variables climáticas a lo largo de los 12 meses explicó el 91.02% del total de la varianza.

La variable que tuvo más peso en el primer componente (74,35%) fue la precipitación histórica (5.6), y en la dirección opuesta, la temperatura mensual media histórica (-2.7), la temperatura mensual media durante 2005 y la temperatura media durante los dos meses previos a los censos (ambos con -2.4). La variable con más peso en el segundo componente (16,67%) fue la precipitación acumulada (-2.7) y la humedad relativa media (2.1) ambas durante los dos meses previos a los censos. Cinco de las seis variables climáticas fueron escogidas para explicar los patrones de actividad de las moscas. La temperatura mensual media durante 2005 fue excluida por estar fuertemente correlacionada con la temperatura media durante los dos meses previos a los censos ($r = 0.95$, $P < 0.0001$).

Patrones de actividad anual de especies

A pesar de las grandes fluctuaciones, se analizaron los patrones de actividad anual de siete de las ocho especies de *Pseudacteon*. Debido a que *P. curvatus* fue sólo capturado en marzo, se lo consideró un *outlier* y fue excluido de los análisis. La ausencia de *P. curvatus* en los dos ensambles estudiados fue sorpresiva ya que esta especie había sido previamente capturada en varios sitios de esta región por Folgarait *et al.* (2005). Su ausencia pudo deberse a la falta de hospedadoras adecuadas o a la competencia ejercida por alguna de las moscas más pequeñas, como *P. cultellatus*. La mayoría de las especies de moscas estuvieron activas a través del año, aunque la mayoría de ellas difirieron en sus patrones de abundancia (Fig. 4.4).

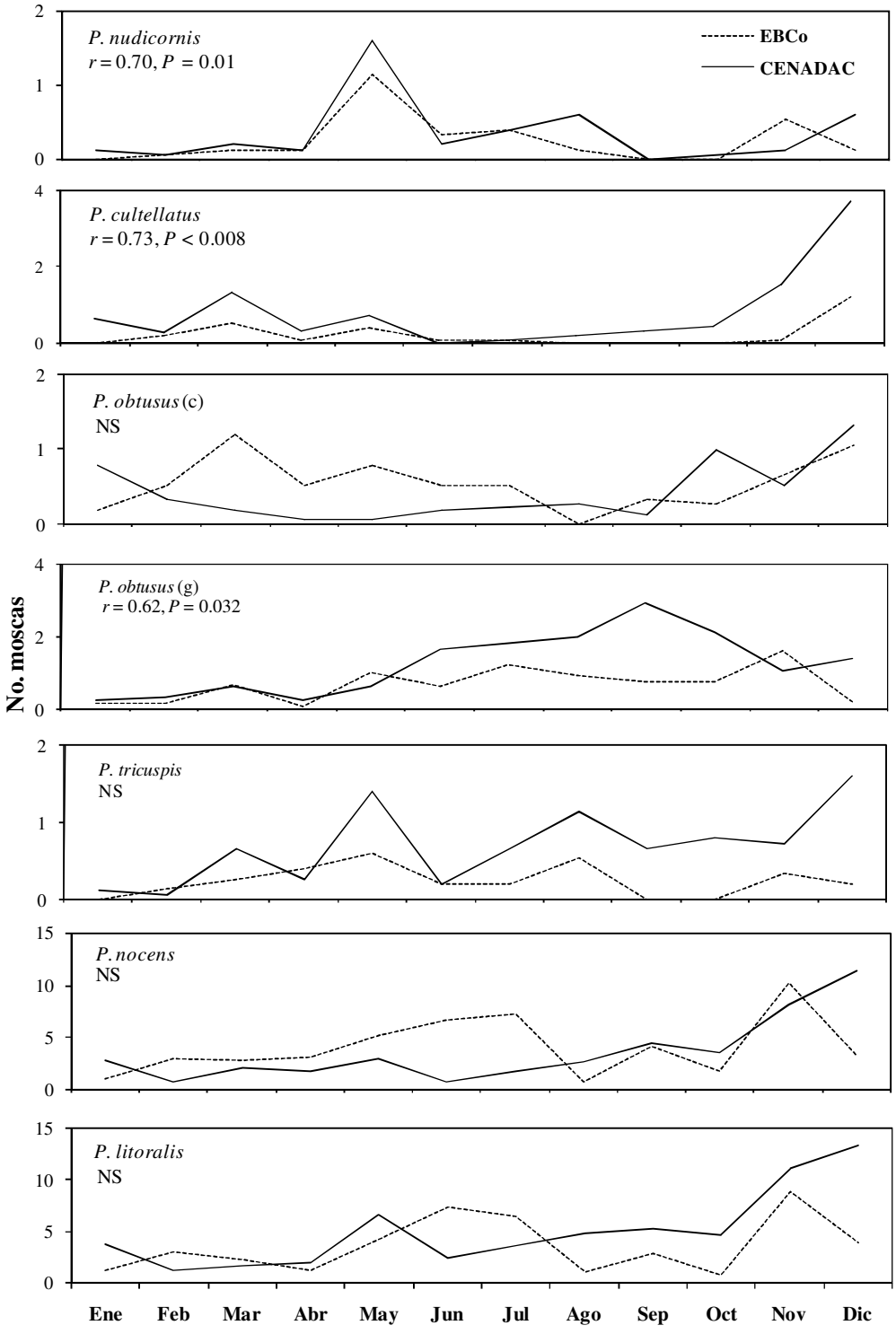


Figura 4.4. Patrón de actividad anual de las siete especies de *Pseudacteon* estudiadas. Las escalas en el eje Y (número medio de moscas por esfuerzo de muestreo) son diferentes para facilitar la visualización de los patrones. Las leyendas estadísticas refieren a las correlaciones entre los patrones de actividad de cada especie en el CENADAC y la EBCo.

La mayoría de las especies presentaron más de un pico de abundancia. Varias especies tuvieron fluctuaciones anuales similares en el CENADAC o la EBCo. La similitud en la actividad calculada en base a un análisis de clúster usando correlaciones pareadas entre las especies de moscas en cada sitio es representada en la Fig. 4.5.

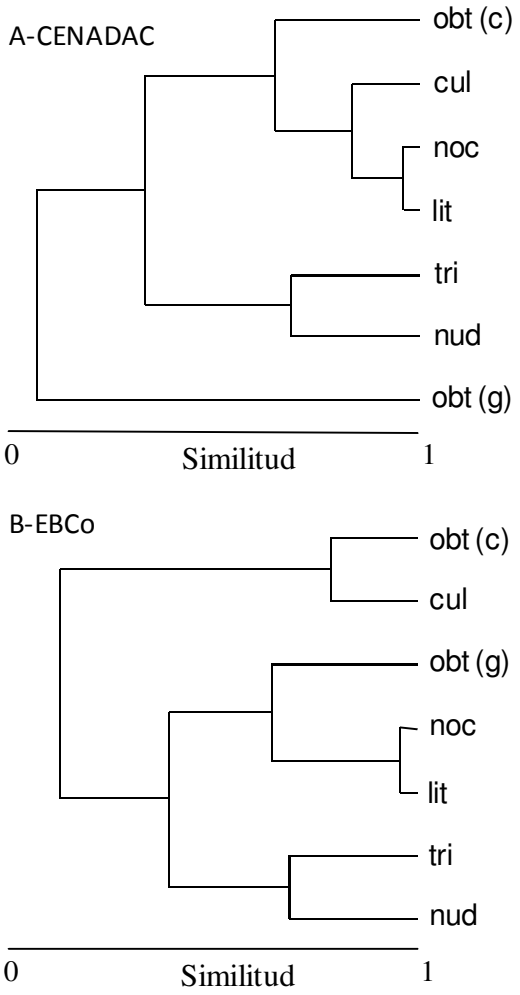


Figura 4.5. Relaciones entre las siete especies de fóridos estudiadas en el CENADAC (A) y EBCo (B) basadas sobre las correlaciones de sus patrones de actividad anuales.

Pseudacteon litoralis y *P. nocens* tuvieron los patrones de actividad más similares en el CENADAC ($r = 0.95$, $P < 0.0001$) y la EBCo ($r = 0.90$, $P < 0.0001$), aunque sus relaciones con las otras especies fueron diferentes en cada sitio. Estas dos especies representaron 71-79% de las

hembras censadas. *Pseudacteon nocens* también es mencionada como la especie más abundante a través del año en seis sitios en Santiago del Estero (Azzimonti *et al*. 2004). La forma grande de *P. obtusus* fue la tercera especie más abundante en ambos sitios. Estas tres moscas grandes fueron las únicas registradas todos los meses en ambos sitios. El segundo par de especies más similar en la EBCo fue *P. cultellatus* y la pequeña *P. obtusus* ($r = 0.78$, $P < 0.003$).

En el CENADAC, el patrón de *P. cultellatus* fue similar al de *P. nocens* ($r = 0.89$, $P < 0.0002$) y *P. litoralis* ($r = 0.79$, $P < 0.002$). Sólo *P. cultellatus, P. nudicornis* y la forma grande de *P. obtusus* tuvieron patrones similares en ambos sitios (ver correlaciones en Fig. 4.4). Esto sugiere que la abundancia de estas especies no dependen tanto del tipo del hábitat. Las otras especies de moscas estuvieron también presentes cada mes en al menos uno de los sitios, con la excepción de *P. nudicornis* que estuvo ausente en septiembre. Esta especie fue la menos abundante (~2,6%) en ambos sitios. *Pseudacteon cultellatus* y *P. tricuspis* fueron también escasas en la EBCo (2,6 y 2,7%, respectivamente); mientras que la pequeña forma de *P. obtusus* fue escasa en el CENADAC con 3,6%. *Pseudacteon tricuspis* tuvo un patrón de abundancia anual similar al encontrado por Morrison & Porter (2005) para Hogtown Creek, (Florida) Estados Unidos. La abundancia mensual de los machos sólo se correlacionó con la abundancia de *P. tricuspis* y la forma grande de *P. obtusus* en el CENADAC ($r = 0.73$, $P < 0.008$ y $r = 0.84$, $P < 0.0006$, respectivamente) y la EBCo ($r = 0.77$, $P < 0.005$ y $r = 0.69$, $P < 0.012$, respectivamente). Estas correlaciones son consistentes con la presencia de machos de sólo estas dos especies para aparearse sobre los nidos (Capítulo 2).

La mayoría de las especies estuvieron activas a través del año en Corrientes. Por el contrario, Folgarait *et al.* (2003) observó para Buenos Aires que sólo una de seis moscas sobre *S. richteri* estuvo activa a través del año. Esta diferencia podría deberse al limitado período de muestreo de este estudio o, más probablemente, a diferencias latitudinales. La temperatura media del mes más frío (julio) es 10,3ºC en Buenos Aires y 15,4ºC en Corrientes (De Fina 1992). Las moscas en Corrientes comenzaron a estar activas a los 16ºC.

Considerando las variables climáticas durante los dos meses previos a los censos, en la EBCo, la abundancia de *P. nudicornis* fue explicada mejor por la temperatura media y humedad relativa media ($R^2 = 0.63$, $P = 0.011$), mientras que la abundancia de la pequeña forma de *P. obtusus* por la temperatura media mínima histórica y la humedad relativa media ($R^2 = 0.72$, $P <$

0.043). La abundancia de la forma grande de *P. obtusus* fue levemente explicada por la temperatura media (R^2 = 0.39, P = 0.03).

En el CENADAC, la abundancia de la forma grande de *P. obtusus* fue explicada por la temperatura media y precipitación acumulada y temperatura mínima media mensual histórica (R^2 = 0.83, P = 0.002), mientras que el patrón de *P. cultellatus* fue parcialmente explicado por la temperatura mínima media histórica (R^2 = 0.42, P = 0.024). Estos asociaciones entre los patrones de actividad sobre *S. invicta* y variables climáticas en el subtrópico concuerdan con Folgarait *et al.* (2003), quien encontró que variables climáticas similares explicaron la mayoría de las fluctuaciones en la abundancia de moscas en un área templada en Buenos Aires.

Es importante mencionar que la mayoría de las fluctuaciones anuales en la abundancia de las moscas fueron explicadas en parte por las variables registradas durante los dos meses previos a los muestreos. Esto es probablemente el máximo tiempo requerido por la mayoría de las especies de moscas para desarrollarse desde huevo a adulto (Porter 1998, Folgarait *et al.* 2002). Hasta el momento, el tiempo de desarrollo más largo registrado para *Pseudacteon* sobre *S. invicta* fue 62 días a 22ºC (Folgarait *et al.* 2002). Condiciones climáticas adecuadas para cada especie durante este período de tiempo debería incrementar la emergencia de adultos.

En este estudio, *P. nudicornis* y *P. obtusus* (pequeña y grande) fueron fuertemente influenciadas por la humedad relativa media y el número de días sin lluvias dos meses antes de los censos, dos variables relacionadas a la humedad. La humedad del suelo ha sido mencionada por Morrison *et al.* (2000) como uno de los predictores de la abundancia de los fóridos en los Estados Unidos. En general, altos niveles de humedad deberían favorecer la pupación y la supervivencia de las pupas (Ramírez 2004). *Pseudacteon nudicornis, P. obtusus* y *P. cultellatus* fueron favorecidas también por las altas temperaturas (temperatura mínima media mensual histórica y temperatura media dos meses antes de los censos). La actividad anual del resto de las especies (todas ellas de gran tamaño) no fue explicada por las variables climáticas analizadas.

Patrones de actividad diaria

Siete especies de *Pseudacteon* estuvieron presentes en el CENADAC y la EBCo exhibiendo diferentes patrones de actividad (Fig. 4.6). Cuatro especies tuvieron un patrón comportamental similar en ambos sitios (ver valores de las correlaciones en la Fig. 4.6).

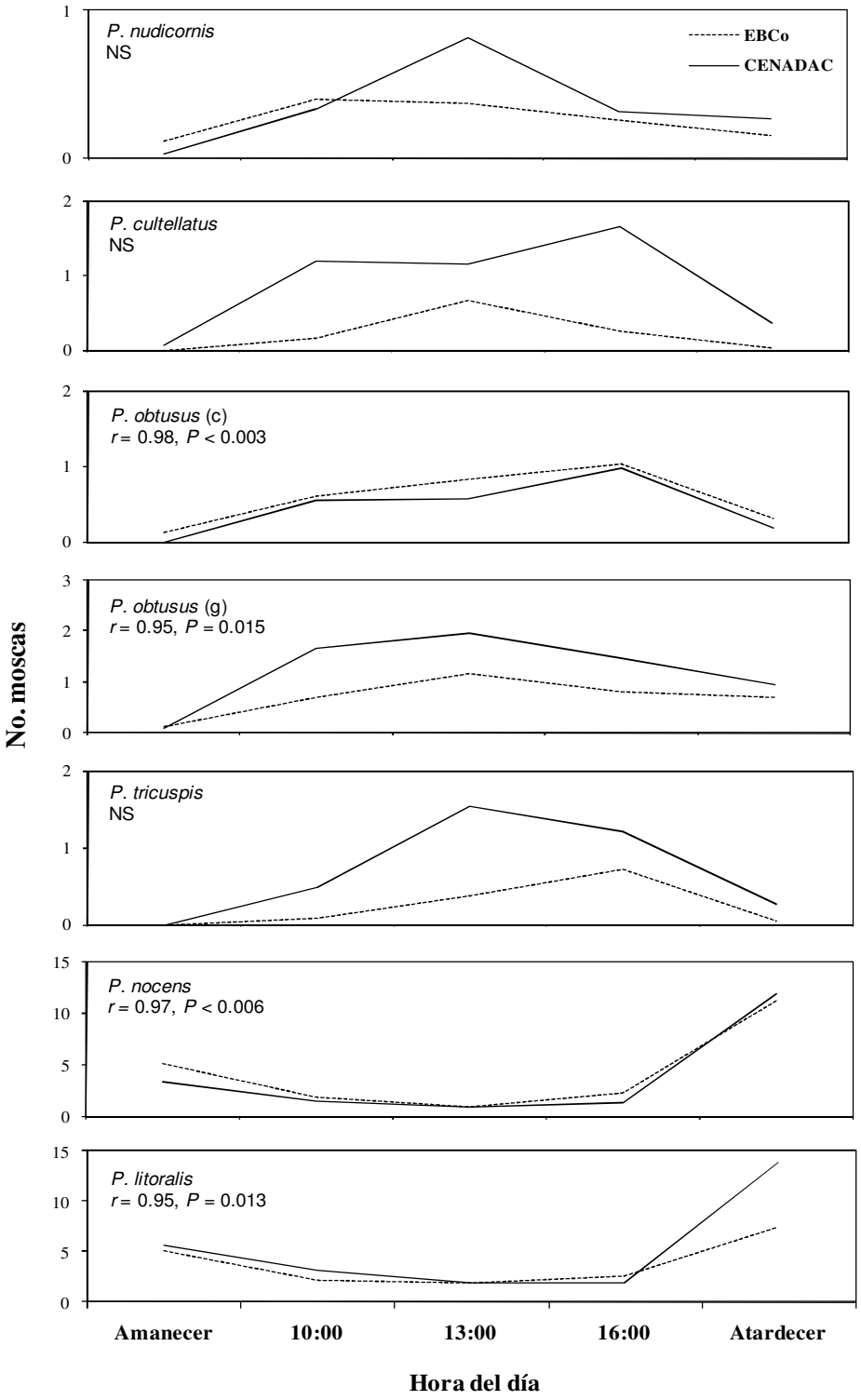


Figura 4.6. Patrón de actividad diario de las siete especies de *Pseudacteon* estudiadas. Las escalas en el eje Y (número medio de moscas por esfuerzo de muestreo) son diferentes para facilitar la visualización de los patrones. Las leyendas estadísticas refieren a las correlaciones entre los patrones de actividad de cada especie en el CENADAC y la EBCo.

A pesar de esta similitud, los patrones diarios de *P. nudicornis* y *P. cultellatus* difirieron en cada sitio. La abundancia de las moscas fue casi tres veces más alta cerca del crepúsculo, mientras que la diversidad de especies fue más alta al mediodía. El pico vespertino se debe principalmente a la presencia de *P. nocens* y *P. litoralis* (Fig. 4.6). Ambas especies fueron también las únicas especies presentes al amanecer.

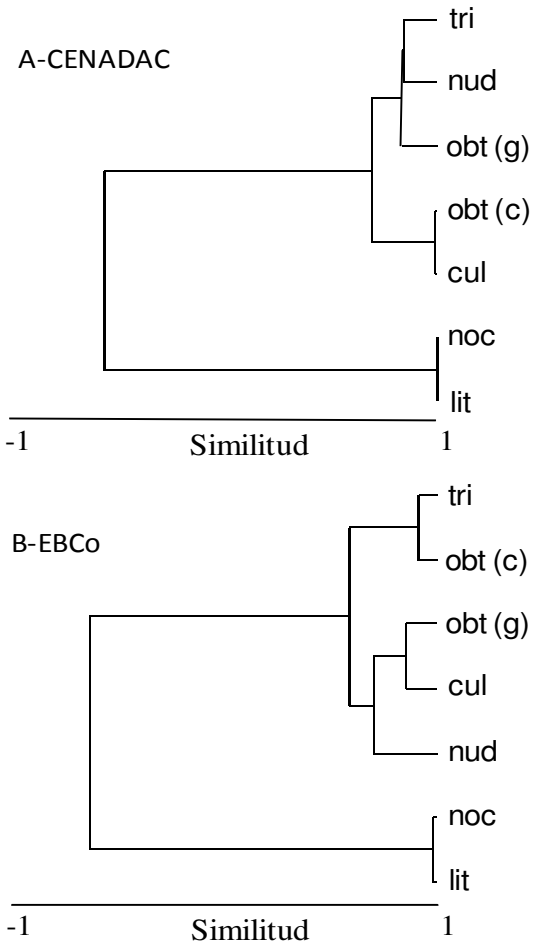


Figura 4.7. Relaciones entre las siete especies de fóridos estudiadas en el CENADAC (A) y la EBCo (B) basadas sobre las correlaciones de sus patrones de actividad diaria.

El análisis de agrupamiento separó dos grupos similares de moscas en cada sitio (Fig. 4.7). En el CENADAC, el primer grupo correspondió a las "especies crepusculares" *P. litoralis* y *P. nocens* con patrones diarios muy similares ($r = 0.99$, $P < 0.002$). El segundo estuvo compuesto

por cinco "especies de mediodía" El patrón de *P. cultellatus* fue muy similar al de la pequeña *P. obtusus* (r = 0.99, P < 0.002). En la EBCo, las fluctuaciones diarias de *P. litoralis* y *P. nocens* fueron también muy similares (r = 0.99, P = 0.002), mientras que la variación de *P. tricuspis* fue similar a la de la pequeña *P. obtusus* (r = 0.90, P < 0.04). La similitud de los ritmos circanuales y circadianos de *P. litoralis* y *P. nocens* coincidieron con su similitud morfológica (Porter & Pesquero 2001).

Azzimonti *et al*. (2004) mencionaron que *P. nocens* era también muy activa alrededor del mediodía en invierno y otoño en Santiago del Estero, lo cual contrasta con el patrón observado en Corrientes. Esto podría deberse a la menor temperatura media durante el invierno en Santiago del Estero (12,6ºC en julio) comparado con Corrientes (15,4ºC) (De Fina 1992). *Pseudacteon litoralis* fue la especie más tolerante a las bajas temperaturas (16ºC) y la pequeña *P. obtusus* fue la más tolerante a las altas temperaturas (36,5ºC). Las especies de *Pseudacteon* norteamericanas estuvieron activas a temperaturas superiores a 37ºC (Morrison *et al*. 1999). La abundancia diaria de las dos especies fue explicada por algunas variables climáticas medidas en momento en que fueron realizados los censos. La abundancia de la forma grande de *P. obtusus* fue fuertemente explicada por la temperatura media en la EBCo (R^2 = 0.88, P < 0.02).

En el CENADAC, la abundancia de la forma grande de *P. obtusus* fue mejor explicada por la humedad relativa (R^2 = 0.79, P = 0.044), mientras que la abundancia de *P. tricuspis* (aunque marginalmente significativa) por la temperatura media (R^2 = 0.77, P < 0.051). *Pseudacteon obtusus* (morfo grande) y *P. tricuspis* fueron mencionados por Azzimonti *et al*. (2004) como las especies más activas durante las horas más cálidas del día en primavera y verano en Santiago del Estero. El patrón de actividad diaria de *P. tricuspis* y *P. litoralis* descripto aquí (Fig. 4.6) fue similar al observado por Pesquero et al. (1996) para estas mismas especies atacando a *S. saevissima* (Smith), en Brasil. Ellos encontraron también un pico de actividad al mediodía para *P. tricuspis* y otro vespertino para *P. litoralis*. Por otro lado, Wuellner & Saunders (2003) vieron para las especies norteamericanas de *Pseudacteon* que cuanto más alta era la temperatura del aire, más temprano se activaban las moscas en la mañana, permaneciendo hasta más tarde al anochecer.

Todas las especies de moscas estudiadas en este trabajo fueron consideradas por Folgarait *et al.* (2005) como especies que ocupan un amplio rango de hábitats y climas. Esta característica podría sugerir un bajo efecto del clima sobre su fenología. Sin embargo, como en otros estudios

(Pesquero *et al.* 1996, Morrison *et al*. 2000, Morrison *et al*. 1999, Folgarait *et al*. 2003, Morrison & Porter 2005), la variables climáticas, tal como la temperatura media, la humedad relativa, las precipitaciones y probablemente el tipo de hábitat fueron capaces de explicar, al menos en parte, los patrones fenológicos de alguna de las especies estudiadas. Los patrones de actividad de las hormigas hospedadoras podrían también ayudarnos a explicar los patrones de actividad de las moscas. Sin embargo, la disponibilidad de hospedadores (las hormigas forrajeando) no explicó la abundancia de fóridos nativos en los Estados Unidos (Morrison *et al.* 2000). La amplia variabilidad diaria en la abundancia de moscas en Corrientes podría también deberse, como sugirió Morrison & Porter (2005), al corto ciclo de vida de las moscas adultas (desde 4 días a 33ºC hasta 15 días a 20ºC para *P. tricuspis*, Chen *et al.* 2005), y a los diferentes tiempos de emergencia de cada mosca.

Relaciones genéticas

La reconstrucción filogenética reveló que *P. cultellatus* y *P. nudicornis* en la EBCo fueron genéticamente similares pero distantes de las otras seis especies del ensamble (Fig. 4.8). Aunque genéticamente relacionadas, estas especies no mostraron un patrón de actividad similar, quizás por sus bajas abundancias relativas. La relación exacta entre las especies de los ensambles en el CENADAC y la EBCo podría ser resuelta con estudios adicionales que incluyan un mayor número de especies y secuencias de ADN de mayor longitud.

En este análisis se encontró poco sustento para afirmar que *P. obtusus* sigue una línea monofilética. El factor (clima, ambiente, geografía u hormiga hospedadora) que podría explicar la diferenciación es desconocido. Los individuos de *P. tricuspis* capturados en Corrientes formaron un grupo monofilético bien sustentado con los individuos capturados en un sitio de Formosa localizado a 105 km de la EBCo (Fig. 4.8). En la EBCo, *P. nocens* y *P. litoralis* fueron agrupadas juntas con altos niveles de validez por el *bootstrap*, sin embargo la relación de este clado con los otros no fue resuelto. De la misma forma, la relación de *P. curvatus* y *P. solenopsidis* con las otras especies permaneció sin resolver en este análisis. Aunque parece claro que estas especies están más cercanamente relacionadas entre sí (y a *P. obtusus* y *P. tricuspis*) de lo que lo están a *P. cultellatus* y *P. nudicornis* (Fig. 4.8), una estimación más precisa de sus filogenia requerirá de un análisis que incluya un mayor número de especies.

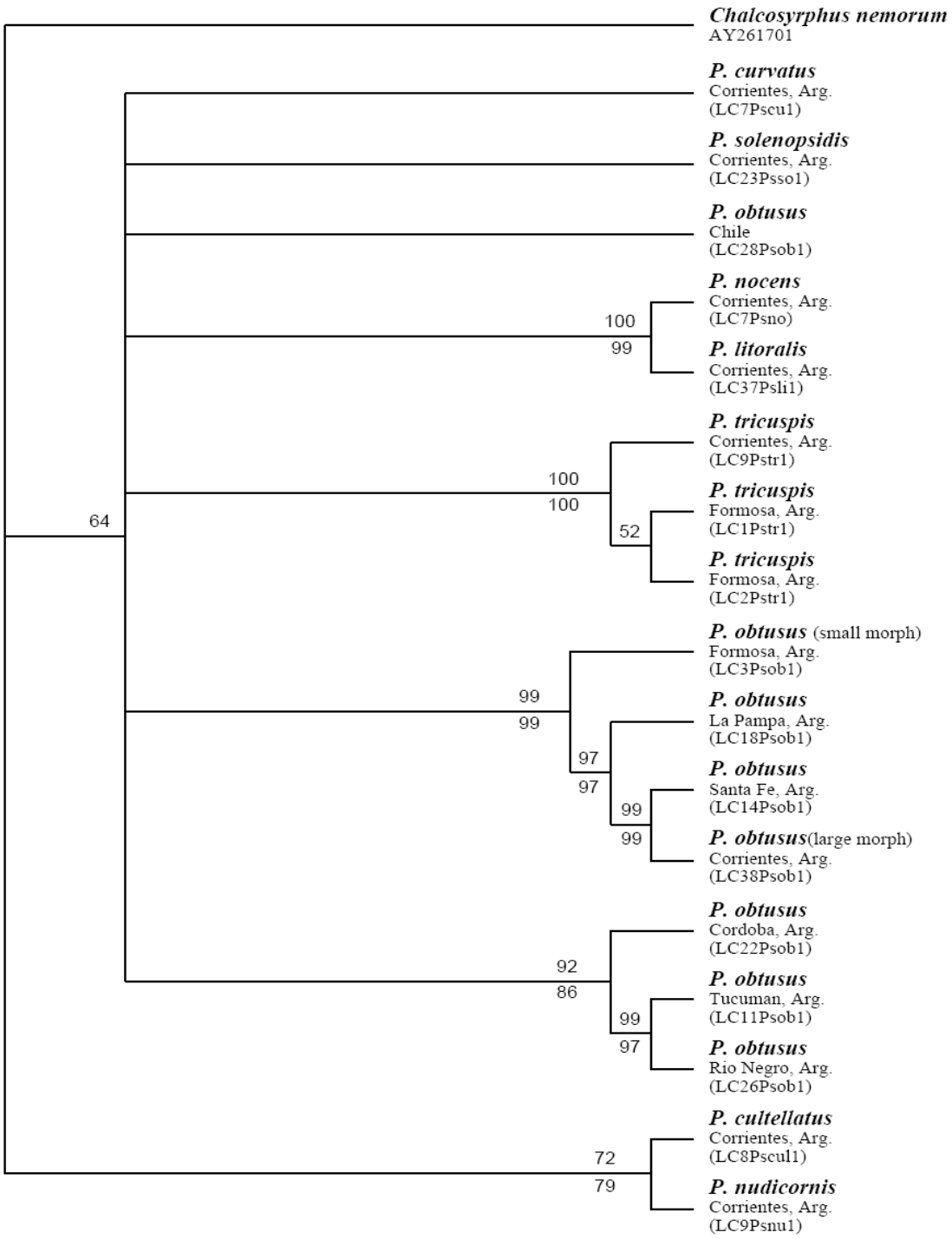


Figura 4.8. Reconstrucción filogenética de las relaciones entre los ensambles de especies de *Pseudacteon* en la EBCo. El árbol está basado sobre un fragmento de 740 pb de la secuencia del Citocromo Oxidasa I (COI). Cada muestra está etiquetada con el nombre de la especie en negrita, el lugar de colección y el número de identificación del individuo utilizado entre paréntesis. Una secuencia de una mosca Syrphidae (*Chalcosyrphus nemorum*) fue usado como *outgroup*. Los valores por encima y debajo de las ramas corresponden a máxima parsimonia y máxima similitud, respectivamente.

Para la mayor parte de las especies, parece que no hay relación entre proximidad genética y patrones de actividad. Por ejemplo, *P. cultellatus* y *P. nudicornis* fueron genéticamente disímiles de las otras especies, sin embargo desplegaron patrones de actividad diarios que fueron similares a los de *P. obtusus* (ambos formas) y *P. tricuspis* (Fig. 4.7). En contraste, *P. nocens* y *P. litoralis* fueron genética y comportamentalmente similares, sugiriendo que su comportamiento podría ser un carácter compartido derivado que fue heredado desde un reciente ancestro común.

Tasas de parasitismo natural

La tasa de parasitismo natural agrupando todas las obreras recolectadas en el campo fue 0,24%. Se encontraron sólo 739 pupas en 311.645 obreras (Tabla 4.1). Este es el primer registro de parasitismo natural de *Pseudacteon* sobre *S. invicta* en su área nativa de Argentina. A pesar del bajo valor, esta tasa fue seis veces superior a la registrada por Morrison & Porter (2005) en poblaciones introducidas de *S. invicta* parasitadas por *P. tricuspis* (~0,04%), 3-4 años después de su liberación en los Estados Unidos.

Las tasas de parasitismo fueron muy variables entre sitios, época del año (Tabla 4.1) y entre colonias, consecuentemente, no se encontró un patrón definido de la dinámica del parasitismo. La mayor tasa de parasitismo (agrupando los cuatro lugares) fue en primavera (0,51%) y por sitio (agrupando las tres estaciones) en el CM (el hábitat con la más compleja estructura de la vegetación) con 0,50% (Tabla 4.1). La tasa de parasitismo relativamente alta registrada en noviembre de 2004 en la EBCo, por ejemplo, estuvo en sintonía con la mayor abundancia de moscas registrada en aquel mismo sitio en noviembre de 2005, confirmando que la primavera es más favorable para los fóridos en Corrientes. La tasa de parasitismo observada no parece ser lo suficientemente alta como para causar un efecto directo importante sobre las poblaciones nativas de *S. invicta*.

La mayor tasa de parasitismo por sitio y colonia fue también en el CM (1,16 y 2,81%, respectivamente) durante la primavera. Esto concuerda con Morrison *et al.* (1997) para los Estados Unidos, que encontraron 2,42% de parasitismo natural de dos especies norteamericanas de *Pseudacteon* en *S. geminata* durante el otoño, la estación con la mayor tasa de parasitismo. Las tasas de parasitismo de una especie de fóridos del género *Apocephalus* que ataca obreras de *Pheidole dentata* Mayrs en Texas fue de <5%, mientras que atacando a *Pheidole titanis* Wheeler

en México fue de <2% (Feener 1988). Una tasa de parasitismo por colonia mucho más baja (0,058%) fue encontrada por Morrison & Porter (2005) para colonias de *S. invicta* parasitadas sólo por *P. tricuspis* en los Estados Unidos. Sin embargo, las tasas de parasitismo en este caso fueron sólo determinadas mediante obreras recolectadas en el mes con la más alta abundancia de moscas (noviembre).

En este estudio, las pupas fueron encontradas en las cápsulas cefálicas de las obreras muertas dos días después de la colecta en el campo. Si el parasitismo natural fuera constante, la pupación debería haberse producido al primer día de colecta. Lo observado en Corrientes contrasta con Morrison & Porter (2005) para *P. tricuspis* en los Estados Unidos, que observaron pupación nueve días después de la colecta en el campo. Esta diferencia podría deberse principalmente al número de especies de moscas registrado en cada estudio (nueve especies en este estudio y sólo *P. tricuspis* en el realizado en Estados Unidos) las cuales tienen diferentes tiempos de desarrollo.

De las 739 pupas encontradas, sólo 223 (30%) adultos emergieron de 9 especies, las 8 mencionadas más arriba y *P. solenopsidis* (Tabla 4.2), que emergió de las colonias recolectadas en el hábitat con la estructura de la vegetación más compleja (CM). Esto podría indicar algún tipo de preferencia por hábitat. El mayor porcentaje de moscas (61%) pertenecientes a 8 especies (*P. tricuspis* estuvo ausente) emergió de las colonias de hormigas recolectadas en el CM. A este le siguió CU con el 20% de las moscas de 7 especies (Tabla 4.2). El porcentaje de adultos que emergieron del número total de larvas y pupas registradas (tasa de éxito) fue bajo: 26.1, 31.8 y 41% para noviembre, febrero y abril, respectivamente.

Los 116 machos y 107 hembras emergidos determinaron una relación de sexos en el campo (relación de sexos secundario) de aproximadamente 1:1. Sorpresivamente, el número más alto de moscas emergidas (considerando sólo las hembras) correspondió a *P. nudicornis* (35/107), seguida por *P. litoralis* y la pequeña forma de *P. obtusus,* ambos con 18 hembras (Tabla 4.2). El 93% de los adultos de *P. nudicornis* emergieron de hormigas recolectadas en el CM. *Pseudacteon nudicornis* fue la especie menos abundante (en montículos de hormigas coloradas) en los relevamientos de campo presentados en el capítulo 2 y en las bandejas que contenían obreras de hormigas expuestas a través del año (Fig. 4.4). Las razones de esta diferencia en abundancia son desconocidas. Sin embargo, una respuesta diferencial a las condiciones de cría (principalmente humedad) podrían haber favorecido la supervivencia de *P. nudicornis*. La pérdida de humedad en

el momento de la pupación (este proceso requiere ≈100% de humedad relativa) podría haber también causado la baja tasa de éxito registrada en este trabajo.

Este es el primer estudio que registra patrones detallados de actividad de la moscas decapitadoras de hormigas colorada, principalmente *S. invicta*, en su tierra nativa, las relaciones entre las especies de fóridos basadas en sus patrones de actividad y secuencias genéticas, con cuatro variables climáticas que explican la variación anual y diaria en cinco de las siete especies de moscas del ensamble. La dominancia numérica de *P. nocens* y *P. litoralis* en los ensambles estudiados podría explicarse por su aparente escape de las restricciones ambientales, ya que sus variaciones anuales y diarias no estuvieron asociadas al clima. Este trabajo registró por primera vez las tasas de parasitismo natural de *S. invicta* en su nativa Sudamérica. Aunque las fluctuaciones en los patrones estacionales de abundancia de moscas parasitoides son complejos de explicar debido a que dependen de, entre otros factores, la fisiología de las moscas (basada genéticamente), el ambiente, sus especies hospedadoras y el hábitat, la información obtenida en este estudio será útil para 1) seleccionar nuevas especies de moscas (y biotipos) a ser liberadas en el campo, 2) predecir su comportamiento y 3) estimar la magnitud de su efecto perjudicial como agente de control biológico clásico contra la hormiga colorada *S. invicta* en los Estados Unidos.

Agradecimientos. Quería agradecer especialmente a Alicia Delgado (Universidad de Córdoba) por haberme ayudado con gran parte de los trabajos de campo y a Neil Tsutsui (Universidad de California, en Berkeley) por realizar los estudios genéticos y por sus valiosos comentarios y sugerencia que, junto a los de Juan Briano (SABCL), Sanford Porter (CMAVE, ARS-USDA) y Lloyd Morrison (Universidad del Estado de Missouri), ayudaron a mejorar este capítulo. También a Juan Pablo Livore, Sonia Cabrera y Joaquín Sacco (Universidad de Buenos Aires) y Laura Varone (SABCL) por su ayuda durante alguno de los trabajos de campo, laboratorio y/o procesamiento de datos; y al personal de la Estación Biológica Corrientes (EBCo), en especial a Gabriel Zunino, y el Centro Nacional de Desarrollo Acuícola (CENADAC), en especial a Gustavo Wiki, por la ayuda logística.

Tabla 4.1. Tasas de parasitismo de fóridos del género *Pseudacteon* obtenidas de muestras de obreras de *Solenopsis* en el Camping Machuca (CM), Concepción del Uruguay (CU), Estación Biológica Corrientes (EBCo) y Herradura (HF).

Sitios[a]		Noviembre 2004			Febrero 2005			Abril 2005			Total
		No. pupas	No. obreras	% parasitismo	No. pupas	No. obreras	% parasitismo	No. pupas	No. obreras	% parasitismo	
CM	Media	38,5	3.519	1,16	5,50	3.926	0,12	12,0	4.426	0,26	0,5
	DE	34,7	494	1,08	4,04	1.282	0,08	8,6	800	0,16	
	Max-Min			0,34-2,81			0-0,23			0,13-0,53	
CU	Media	13,5	2.948	0,42	1,25	3.494	0,05	0	3.888	0	0,15
	DE	22,6	459	0,66	1,58	987	0,08		878		
	Max-Min			0-1,87			0-0,23				
EBCo	Media	10,5	3.534	0,30	3,88	3.517	0,12	3,0	4.618	0,06	0,15
	DE	9,9	318	0,27	2,17	560	0,08	2,9	533	0,07	
	Max-Min			0,05-0,84			0,03-0,24			0-0,21	
HF	Media	4,5	3.114	0,16	0	2.869	0	1,8	3,836	0.05	0,10
	DE	4,6	371	0,17		467		3,0	591	0,09	
	Max-Min			0-0,04						0-0,22	
	Total	536	104.919	0,51	87	93.231	0,09	116	113.495	0,10	0,24

[a]Ocho colonias fueron colectada en cada sitio y estación, con la excepción de Herradura en febrero (n = 2) y abril (n = 5) de 2005 y el Camping Machuca en abril (n = 7) de 2005.

Tabla 4.2. Número de moscas adultas emergidas de muestras de obreras colectadas en el Camping Machuca (CM), Concepción del Uruguay (CU), Estación Biológica Corrientes (CBS) y Herradura (HF).

Fecha Sitio	No. Hembras de *Pseudacteon*[a] (machos)									
	nud	*lit*	*obtc*	*obtg*	*noc*	*cul*	*cur*	*sol*	*tri*	Total
Nov 04										
CM	20	3	1	1	1	6	1	1	-	34 (57)
CU	1	-	1	-	-	-	4	-	2	8 (9)
EBCo	-	6	6	2	-	-	-	-	-	14 (11)
HF	1	3	-	-	-	-	-	-	-	4 (7)
Subtotal	22	12	8	3	1	6	5	1	2	60 (84)
Feb 05										
CM	-	-	-	4	1	1	1	-	-	7 (3)
CU	-	1	-	1	2	-	-	-	-	4 (4)
EBCo	-	-	5	1	-	-	-	-	-	6 (4)
HF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 (0)
Subtotal	-	1	5	6	3	1	1	-	-	17 (11)
Abr 05										
CM	12	2	2	-	3	1	1	1	-	22 (13)
CU	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 (0)
EBCo	1	3	2	-	1	-	-	-	-	7 (6)
HF	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1 (2)
Subtotal	13	5	5	-	4	1	1	1	-	30 (21)
Total	35	18	18	9	8	8	7	2	2	107 (116)

[a]*Pseudacteon* species: *nud* = *nudicornis; lit* = *litoralis*; *obtc* = morfo pequeño de *obtusus*; *obstg* = morfo grande de *obtusus,* el cual corresponde a la descripción original de la especie (Borgmeier 1963); *noc* = *nocens*; *cul* = *cultellatus; cur* = *curvatus*; *sol* = *solenopsidis*; *tri* = *tricuspis.*

CAPÍTULO 5

DOMINANCIA ESPACIAL Y NUMÉRICA DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INVICTA* EN ENSAMBLES DE HORMIGAS TERRESTRES EN EL NORESTE ARGENTINO: EFECTO DEL HÁBITAT Y PASTOREO

Resumen – El mantenimiento de la diversidad de especies en hábitats naturales y modificados es un tema central de la biología de la conservación. La Reserva Natural de Iberá es un macro-ecosistema altamente diverso del noreste de Argentina que protege uno de los humedales de agua dulce más grandes de Sudamérica. El pastoreo es una de las mayores perturbaciones en este macro-ecosistema, sin embargo sus consecuencias sobre la diversidad de hormigas son poco conocidas. El objetivo de este capítulo fue estudiar el efecto del pastoreo sobre la estructura y composición de hormigas terrestres en dos hábitats subtropicales (sabana y pastizal) con un especial interés en la respuesta de la hormiga colorada *Solenopsis invicta*. Se usaron trampas de caída para capturar hormigas terrestres en 25 sitios pastoreados y 20 sitios no pastoreados. Cincuenta especies de hormigas fueron capturadas. La sabana tuvo dos veces más especies que el pastizal; sin embargo, el pastoreo no afectó la riqueza de especies. Las especies de hormigas estuvieron más equitativamente distribuidas en los sitios no pastoreados. Una mayor dominancia fue observada en los sitios pastoreados, especialmente en el pastizal. Las especies del grupo funcional Generalizado Myrmicinae dominaron tanto los hábitats destinados a la conservación como los pastoreados. *Solenopsis invicta* fue espacial (64%) y numéricamente (27%) dominante, especialmente en la sabana, sin embargo *Camponotus punctulatus punctulatus* tuvo la mayor biomasa (32%). El pastoreo simplificó la estructura de la vegetación en ambos hábitats, favoreció la diversidad de hormigas en la sabana y la dominancia de especies en el pastizal. El efecto débil del pastoreo sobre la diversidad de hormigas terrestres en la RNI podría ser la consecuencia de un tiempo de clausura demasiado corto para que el ensamble original y distintivo de hormigas se recupere. Asimismo, la resiliencia de las hormigas y/o el empleo de una metodología inadecuada pudieron haber enmascarado el impacto real del pastoreo.

Palabras claves: riqueza de hormigas, disturbio, pastoreo, conservación de la biodiversidad, invasiones biológicas, humedales, *Solenopsis invicta*

Introducción

Las hormigas representan una alta proporción de la diversidad y biomasa de la Tierra, constituyendo una parte importante de la mesofauna edáfica que enriquece los suelos, dispersan semillas, atienden áfidos y ácaros y controlan insectos (Wilson 1971; Fittkau & Klinge 1973; Hölldobler & Wilson 1990). La estructura y composición de las comunidades de hormigas están influenciadas por la competencia, la presencia de enemigos naturales, la disponibilidad de recursos, el tipo de hábitat y las perturbaciones (Wilson 1971; Hölldobler & Wilson 1990; Bestelmeyer & Wiens 1996, 2001; Andersen 1997; Kaspari & Majer 2000).

La degradación del hábitat y las invasiones biológicas son amenazas importantes para la biodiversidad a nivel global (Sala *et al*. 2000) de manera que el mantenimiento de la diversidad de especies en hábitats naturales y modificados es un tema central de la biología de la conservación. La Reserva Natural Iberá (RNI) constituye un ecosistema único de 1.300.000 ha en el noreste de Argentina que protege uno de los humedales más grandes de Sudamérica (Convención Ramsar sobre Humedales 2002; Canziani *et al.* 2003; Parera 2006).

La reserva incluye un gran estero con lagunas, pequeños ríos, arroyos e islas flotantes, rodeado por diversos ecosistemas terrestres, tales como pastizales temporariamente inundados, sabanas y bosques higrófilos (Neiff & Poi de Neiff 2006; Parera 2006). Estos ecosistemas terrestres muestran diferente grado de modificación antrópica como son las actividades ganaderas, agrícolas y forestales (Parera 2006). La RNI alberga más de 100 especies de hormigas (Calcaterra *et al*. 2010), muchas de las cuales son invasoras en otros países (Lowe *et al*. 2000, Pest Directory 2008), tal como la hormiga colorada, *Solenopsis invicta*, introducida accidentalmente en los Estados Unidos desde el noreste de Argentina a comienzos del siglo pasado. Esta especie está presente en la mayoría de los hábitats terrestres de la RNI, con la excepción del bosque higrófilo (Calcaterra *et al*. 2010).

Los disturbios naturales y antrópicos que se dan en la RNI, tales como inundaciones, fuego o pastoreo son factores esenciales que afectan la estructura y composición de especies, como en muchos otros ecosistemas naturales (Cooperrider 1991, Suárez *et al.* 2001, Adis & Junk 2002, Parera 2006). Como una de las formas más extensivas de uso de la tierra (FAO 1996), el pastoreo es una de las principales amenazas a la diversidad biológica (Cooperrider 1991). El

efecto del pastoreo sobre muchos de los componentes de los humedales ha sido estudiado en otras regiones (Reeves & Champion 2004, Marty 2005, Casanova 2008); sin embargo, pocos estudios investigaron su influencia sobre la fauna de hormigas en diferentes tipos de hábitats.

Dependiendo de la intensidad de pastoreo, la complejidad del hábitat y las jerarquías de dominancia en la comunidad, el pastoreo podría tener efectos positivos o negativos sobre las hormigas (Bestelmeyer & Wiens 1996, 2001; Kerley & Whitford 2000; Woinarski *et al*. 2002; Hoffmann & Andersen 2003; Boulton *et al.* 2005, Ratchford *et al*. 2005). Por lo general, el pastoreo intenso tiene un gran efecto sobre la estructura del hábitat, facilitando la dominancia de las especies más competitivas (tales como las especies invasoras) y reduciendo la diversidad de hormigas (Orians 1986, Deyrup *et al.* 2000, Hoffman & Andersen 2003). Por el contrario, una intensidad leve de pastoreo, que afecte mínimamente la estructura del hábitat, no debería reducir la diversidad de hormigas o producir grandes cambios en la composición de especies. El efecto de una intensidad moderada de pastoreo es menos claro.

El principal objetivo de este capítulo fue estudiar la influencia del tipo de hábitat y el pastoreo sobre la riqueza, diversidad y composición de los ensambles de hormigas subtropicales que forrajean sobre el suelo en la RNI. Se investigó también la respuesta de *S. invicta* al pastoreo para confirmar una supuesta mayor abundancia en hábitats perturbados (pastoreados), tal como ocurre en los sitios donde fue introducida en los Estados Unidos (Tschinkel 2006; Hill *et al*. 2008; King & Tschinkel 2006, 2008).

Materiales y Métodos

El área de estudio

El estudio fue realizado en junio y noviembre de 2007 y septiembre de 2008 en un área de ~300 km^2 en la región este de la RNI, a 5-35 km al suroeste de Colonia Pellegrini; estuvo localizado en dos hábitats terrestres: 1) sabana, bosque abierto dominado por pastizales, eco-región del Espinal, con árboles bajos de *Prosopis* y *Acacia* (Tressens *et al.* 2002) y 2) pastizal temporariamente inundado, típico de la eco-región de los Campos y Malezales, con algunas plantas acuáticas, pero dominado por gramíneas terrestres como *Andropogon lateralis* (Tressens *et al*. 2002; Neiff & Poi de Neiff 2006; Parera 2006) (Fig. 5.1).

En cada hábitat, se muestrearon áreas pastoreadas y no pastoreadas, éstas últimas destinadas a la conservación estricta con exclusión de ganado durante más de 5 años. La región cuenta, además, con numerosas poblaciones de herbívoros silvestres tales como carpinchos (*Hydrochaeris hydrochaeris*), vizcachas (*Lagostomus maximus*), ciervos de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) y corzuelas (*Mazama gouazoupira*). El clima en la región es subtropical húmedo con inviernos secos; la temperatura media es 15ºC en julio y 26ºC en enero y la precipitación media anual es de 1500 mm (De Fina 1992; Fontan & Sierra 2004).

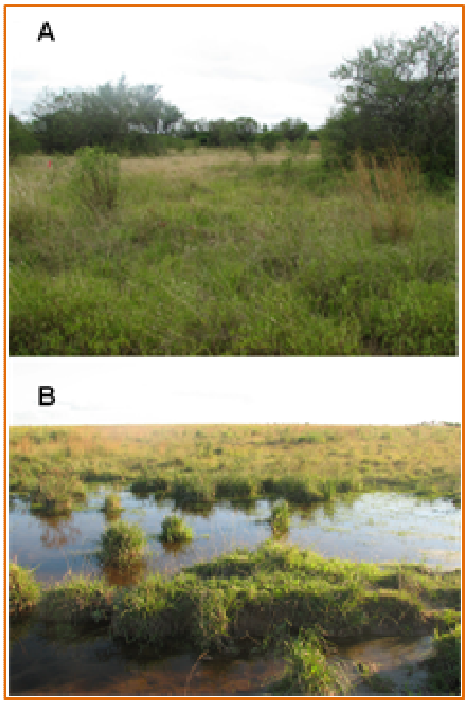


Figura 5.1. Sabana (A) y Pastizal (B)

Diseño de muestreo

Se establecieron 45 estaciones de muestreo (Fig. 5.2) de la siguiente forma: 1) sabana no pastoreada: 10 estaciones, 2) sabana pastoreada: 14 estaciones, 3) pastizal no pastoreado: 10 estaciones y 4) pastizal pastoreado: 11 estaciones (Tabla 5.1).

Todas las estaciones, excepto las de la sabana pastoreada, se localizaron en las estancias El Rincón del Socorro e Iberá, dentro de la RNI y propiedad de *The Conservation Land Trust* Argentina. Las estaciones de la sabana pastoreada se localizaron en varias fincas privadas con intensidad de pastoreo variable dentro de la RNI (Paraje Uguay = 6 estaciones) o próximas a la misma (finca El Porvenir = 6 estaciones, no incluidas en la Fig. 5.2).

Todas las estaciones estuvieron distanciadas 1-2 km entre sí y a por lo menos 300 m de los límites de hábitats (ecotonos), rutas y caminos de tierra y senderos para evitar el efecto de borde. De acuerdo a los propietarios de las fincas, la carga promedio de ganado durante los últimos cinco años fue de 4 animales/ha (Paraje Uguay, pastoreo muy intenso con vacas, ovejas y caballos), 0,8 animales/ha (El Porvenir, pastoreo moderado-muy intenso con vacas) y 0,4 animales/ha (Iberá, pastoreo moderado con vacas).

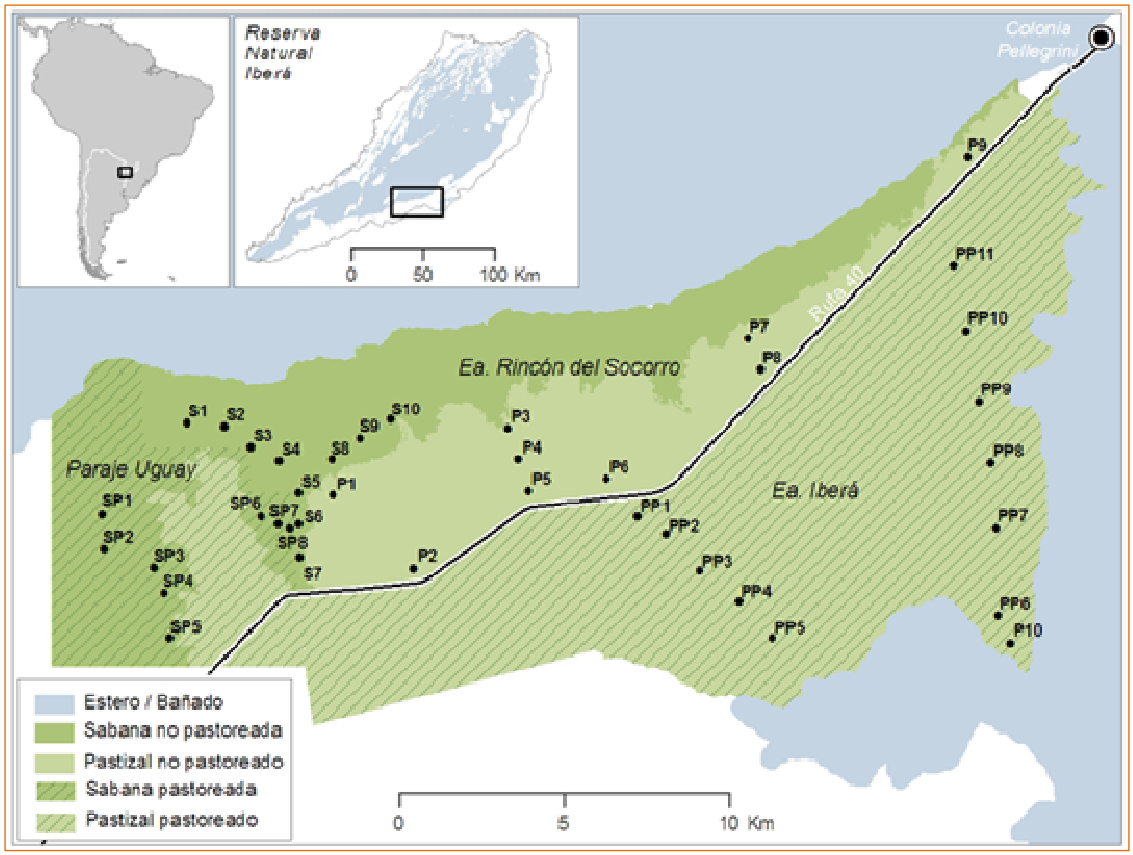


Figura 5.2. Área de estudio indicando el lugar de las 39 estaciones de muestreo usadas dentro de la RNI (las seis estaciones ubicadas en la finca El Porvenir no fueron incluidas en el mapa).

Según estimaciones obtenidas por registros fotográficos tomados en las estaciones de muestreo (M. Di Bitteti, comunicación personal), la carga de herbívoros silvestres fue mucho menor que la carga de ganado en los sitios pastoreados. Aunque la carga de herbívoros silvestres fue más alta en las estaciones no pastoreadas (los sitios de conservación estricta), ésta fue mucho menor que la carga total de mamíferos herbívoros (silvestre + domésticos) registrada en los sitios pastoreados.

Muestreo de hormigas

Las hormigas fueron muestreadas usando trampas de caída sin cebos como en Bestelmeyer & Wiens (1996). En cada estación se colocaron 5 trampas cada 10 m en una transecta lineal durante 48 h. La trampa consistió en un tubo de ensayo de plástico de 50 ml (~3 cm diámetro) totalmente

insertado en el suelo en forma vertical y con 25 ml de una solución jabonosa para evitar el escape de las hormigas u otros insectos atrapados. Después de las 48 h, el contenido de las trampas fue retirado, enjuagado con agua y preservado en etanol al 96%. Los hábitats fueron muestreados simultáneamente en cada período pero con distinto esfuerzo de muestreo (Tabla 5.1).

Las hormigas fueron separadas de otros artrópodos y la mayoría identificadas a especie o morfoespecie en el laboratorio con una lupa de disección de mesa. La confirmación taxonómica y la identificación del resto de las especies fueron hechas por la Dra. Fabiana Cuezzo, Instituto-Museo Miguel Lillo (IMML), San Miguel de Tucumán. Se depositaron especímenes de referencia en la colección entomológica del IMML y en el Laboratorio Sudamericano de Control Biológico (SABCL), Hurlingham, Buenos Aires, Argentina.

Análisis de datos

Se usó una combinación de índices de diversidad (riqueza, abundancia relativa, biomasa, Shannon, dominancia, similitud y composición de especies y grupos funcionales) para estudiar los efectos del hábitat y el pastoreo sobre los ensambles de hormigas. Debido a que evaluar los efectos temporales sobre hormigas no fue uno de los objetivos de este trabajo, las estaciones fueron paulatinamente muestreadas en distintos períodos de muestreo (Tabla 5.1). Las muestras fueron agrupadas por tratamiento para los análisis.

El número de especies de hormigas fue calculado para cada estación agrupando sus cinco trampas de caída (unidad de muestreo). La abundancia espacial (frecuencia) fue medida como la proporción de muestras en la que cada especie estuvo presente. La abundancia numérica fue medida como 1) el número de individuos capturados y 2) su equivalente biomasa. La biomasa fue estimada para las 26 especies más comunes multiplicando el número de individuos por el peso seco individual obtenido luego de 48h en horno a 60ºC.

La riqueza de plantas y estructura de la vegetación en las estaciones de muestreo fueron obtenidas de Maturo *et al.* (2007). La relación entre la abundancia numérica de las seis especies de hormigas más frecuentes y entre éstas y las variables de vegetación fueron analizadas usando la correlación no paramétrica de Spearman. Los índices de Shannon (H´) y dominancia (D) (Magurran 1988, Gotelli & Colwell 2001) se calcularon usando el número de individuos de cada especie por muestra con el paquete estadístico Past versión 1.82 (Ryan *et al.*

1995).

Se usó un ANOVA de dos factores fijos para analizar el efecto del hábitat, el pastoreo y su interacción sobre la riqueza (raíz cuadrada + 0,5), número de obreras (raíz cuadrada + 0,5), índice de Shannon, índice de dominancia (1/raíz cuadrada + 0,5) y biomasa (log +1). Esta prueba y un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis fueron usados para evaluar las diferencias en el número de obreras (log + 1,5) para las seis especies numéricamente dominantes. Se usó una prueba de Chi-cuadrado para evaluar la influencia del pastoreo sobre el número total de obreras.

El número total de especies se comparó visualmente usando curvas de acumulación (Gotelli & Colwell 2001) generadas con el programa EstimatesS 8.0 (Colwell 2006) usando los datos de presencia-ausencia ingresados en una matriz de dos vías (especies x muestras). Las curvas fueron obtenidas después de 500 aleatorizaciones. El número total de especies observadas se dividió por el número total de especies esperadas en cada situación según el estimador de riqueza no paramétrico de segundo orden de Jackknife (Jack2) (Tabla 5.3). Se eligió este estimador por su menor variabilidad con el incremento en el número de muestras.

Se realizó una ordenación de las muestras en dos dimensiones para examinar visualmente la composición del ensamble de hormigas con un escalamiento multidimensional no-métrico (*non-metric multidimensional scaling,* NMDS) usando la medida de distancia de Sörensen. El NMDS es robusto y soporta muy bien datos no normales y no asume relaciones lineales entre las variables (McCune & Grace 2002). Las composiciones fueron comparadas mediante un Análisis de Similitud (ANOSIM, 1.000 permutaciones y posteriores comparaciones pareadas de Bonferroni, Clarke & Green 1988) que utiliza también el índice de similitud de Sörensen (Magurran 1988). Debido a que especies raras podrían distorsionar el análisis, se consideraron sólo aquellas con más de cuatro individuos presentes en más de una muestra usando el programa PC-ORD 4.0 (McCune & Mefford 1999).

Se comparó la composición funcional asignando las hormigas a los grupos funcionales propuestos por Bestelmeyer & Wiens (1996) para Chaco y adoptados recientemente por Calcaterra *et al.* 2010 para la RNI. Esta clasificación fue considerada más apropiada que la propuesta por Andersen (1995) para comunidades de hormigas de zonas áridas en Australia. Se consideraron los siguientes grupos funcionales: Oportunistas (no especializadas y débiles competidores), Predadores especialistas (especies de gran tamaño, con colonias pequeñas y dieta especializada), Camponotini subordinadas (especies de gran tamaño y a menudo nocturnas,

sumisas a las especies dominantes), Attini (cultivan hongos como las cortadoras de hoja y aquellas que recolectan detritus), Crípticas (especies pequeñas que habitan en la hojarasca, troncos caídos, raíces o en el suelo), Myrmicinae generalizados (especies pequeñas con estilos de vida y requerimientos de hábitat variables; defienden recursos por reclutamiento masivo), Arbóreas (nidifican y forrajean exclusivamente en árboles y arbustos) y Especialistas en clima (adaptadas a condiciones climáticas específicas, tal como clima cálido). Hormigas del grupo Dolichoderinae dominantes (activas y dominantes en Australia) no fueron registradas en este estudio.

Las especies fueron asignadas a estos grupos considerando hábitat y estrato, abundancia, comportamiento en cebos y demás características observadas en este trabajo y en otros realizados principalmente en Sudamérica; también considerando especies similares con historia natural conocida (e.g. Kusnezov 1978; Bestelmeyer & Wiens 1996; Andersen 1997; Silvestre *et al*. 2003; Andersen *et al*. 2007; van Ingen *et al*. 2008; Hill *et al*. 2008; Cuezzo & Campero 2009). Se usó un ANOVA de dos factores para examinar la influencia del tipo de hábitat, el pastoreo y su interacción sobre el número de grupos funcionales (raíz cuadrada + 0,5) y el número de especies (raíz cuadrada + 0,5) en cada grupo funcional. Se informan las medias ± error estándar.

RESULTADOS

Riqueza de especies

Se capturaron 1.163 hormigas pertenecientes a 50 especies (o morfo especies) en 16 géneros (Tabla 5.2). Los géneros más representados fueron *Pheidole* con 16 especies (32%) y *Solenopsis* con siete (14%). Cuarenta y tres especies fueron capturadas en la sabana y 24 en el pastizal. Los sitios pastoreados y no pastoreados tuvieron 41 y 30 especies, respectivamente.

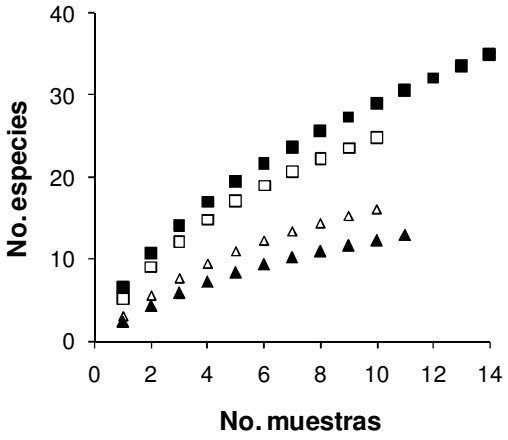


Figura 5.3. Número acumulado de especies observadas como una función del esfuerzo de muestreo en cada situación: sabana no pastoreada (□), sabana pastoreada (■), pastizal no pastoraeado (Δ) y pastizal pastoreado (▲). Las curvas fueron generadas a partir de 500 aleatorizaciones.

El hecho de que ninguna de las curvas se aproximó a su asíntota (Fig. 5.3), sugiere que, con mayor esfuerzo de muestreo, deberían encontrarse más especies de hormigas en todas las situaciones. Sin embargo, los porcentajes de especies capturadas sobre las esperadas, según el estimador Jack2, fueron relativamente similares en las cuatro situaciones, variando desde el 51% para la sabana pastoreada (el hábitat más rico en especies) hasta el 59% para el pastizal no pastoreado (el hábitat más pobre, Tabla 5.4). El número mayor de especies raras y exclusivas fue observado en la sabana pastoreada.

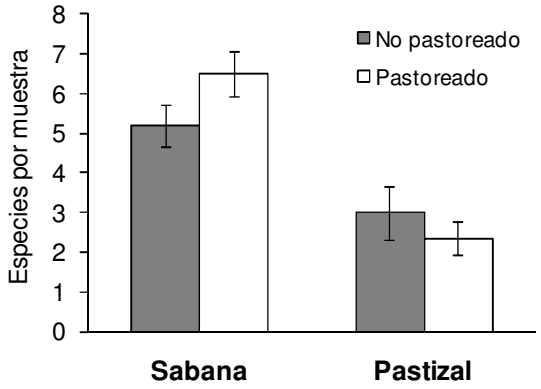


Figura 5.4. Número medio de especies de hormigas por estación en cada uno de las cuatro situaciones estudiadas en la RNI.

El número medio de especies capturadas por estación difirió fuertemente entre hábitats ($F_{1, 41}$ = 32.96, P < 0.001), siendo de 6 ± 0,4 especies en la sabana y 2,7 ± 0,4 en el pastizal (Fig. 5.4). En contraste, la historia de pastoreo y la interacción entre ésta y el hábitat fueron no significativas. La riqueza media de hormigas fue similar bajo diferentes intensidades de pastoreo en la sabana: Paraje Uguay, 2,55 especies por estación y estancia el Porvenir 2,71 especies (t = -0.77, gl = 12, P = 0.46).

Aunque se encontraron diferencias significativas en los índices de diversidad de Shannon ($F_{1, 41}$ = 17.25, P < 0.001) y dominancia ($F_{1, 41}$ = 9.65, P < 0.004) entre hábitats (Tabla 5.5), la varianza explicada por el modelo completo fue relativamente baja (Tabla 5.3). Una vez más, el pastoreo y la interacción fueron no significativos para estas dos variables.

Abundancia espacial

Solenopsis invicta fue la especie más común y/o ampliamente distribuida, siendo capturada en 64% (29/45) de las estaciones, seguida por *Paratrechina fulva* (31%) y *Pheidole laevinota* (29%). *Solenopsis invicta* dominó todos los hábitats excepto el pastizal no pastoreado, que fue co-dominado por *P. fulva* y *P. laevinota* (40%) (Tabla 5.5). *Pheidole aberrans* (29%) y *P. obscurithorax* (22%) fueron capturadas sólo en la sabana. Sólo cinco (10%) de las 50 especies capturadas estuvieron presentes en más del 20% de las estaciones.

Abundancia numérica

Solenopsis invicta fue la especie más abundante en términos de individuos capturados con 309 obreras (27%), seguida por *P. laevinota* con 148 (13%), mientras que *Camponotus punctulatus punctulatus* mostró la mayor biomasa con 95,9 mg (32%), seguida por *C. punctulatus cruentus* con 55,4 mg (19%) y *S. invicta* con 45,7 mg (15%). *Solenopsis invicta* y otras 11 especies representaron más del 80% del total de obreras capturadas y casi el 90% de la biomasa total (Tabla 5.6).

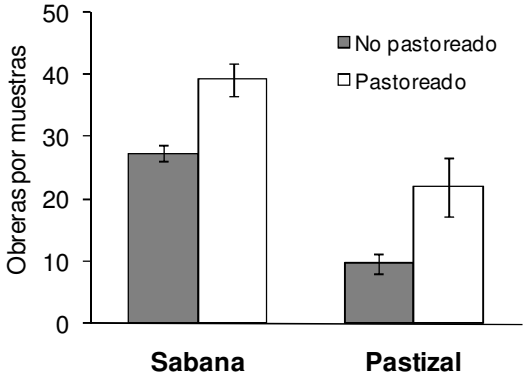


Figura 5.5. Número medio de obreras capturadas por estación en las cuatro situaciones estudiadas en la RNI.

El número medio de obreras capturadas por estación difirió fuertemente entre hábitats ($F_{1, 41}$ = 10.99, P < 0.002; Fig. 5.5), siendo 34,3 ± 4,9 en la sabana y 16.1 ± 4.1 en el pastizal. Sin embargo, no hubo diferencias en la biomasa ($F_{1, 41}$ = 0.75, P = 0.527; Tabla 5.4 y Fig. 5.6). El efecto del pastoreo y la interacción fueron no significativos en ambos casos.

A nivel de especies individuales, sólo la abundancia de *S. invicta* difirió significativamente entre hábitats ($F_{1, 41}$ = 1.68, P = 0.005); sin embargo la historia de pastoreo ($F_{1, 41}$ = 0.20, P = 0.659) y la interacción ($F_{1, 41}$ = 1.95, P = 0.171) fueron no significativas. Esta hormiga colorada promedió 15 obreras por estación en la sabana y sólo 9 en el pastizal.

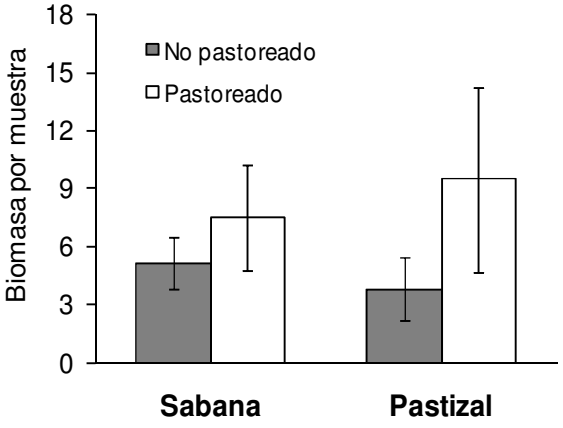


Figura 5.6. Biomasa media de obreras capturadas por estación en las cuatro situaciones estudiadas en la RNI.

La abundancia de otras especies comunes a ambos hábitats, tal como *P. laevinota* ($H_{3, 45}$ = 3.6, P = 0.31), *C. punctulatus punctulatus* ($H_{2, 35}$ = 0.53, P = 0.767) y *P. fulva* ($H_{3, 45}$ = 1.07, P = 0.79) fue similar y no relacionada con el pastoreo. No se encontraron diferencias en la

abundancia de *C. punctulatus cruentus* ($H_{1,24}$ = 0.02, P = 0.88), *P. aberrans* ($H_{1,24}$ = 1.38, P < 0.24) y *P. obscurithorax* ($H_{1,24}$ = 0.18, P = 0.67) entre la sabana pastoreada y la no pastoreada.

Composición de especies

La ordenación de las muestras mostró una separación débil entre las estaciones (estrés = 0.23, R^2 = 0.67; Fig. 5.7).

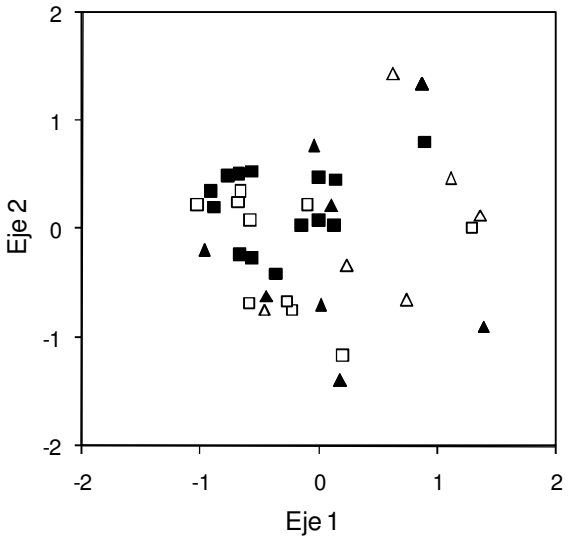


Figura 5.7. Ordenación (NMDS) de las estaciones utilizadas en cada situación según su composición de hormigas: sabana no pastoreada (□), sabana pastoreada (■), pastizal no pastoreado (Δ) y pastizal pastoreado (▲).

Sin embargo, la segregación observada fue significativa (ANOSIM, R = 0.35, P < 0.001) y atribuida a las diferencias en la composición de especies de las dos situaciones pastoreadas (comparaciones pareadas de Bonferroni, P < 0.05). La disimilitud entre la sabana y el pastizal fue del 71% para estaciones pastoreadas y 56% para no pastoreadas. La mayor similitud fue del 56% entre ambas situaciones de la sabana y sólo 41% entre ambas situaciones del pastizal.

El número de grupos funcionales por estación fue significativamente mayor en la sabana que en el pastizal ($F_{1,41}$ = 13.32, P < 0.001); pero la historia de pastoreo y la interacción fueron no significativas. El grupo funcional más representado fue Myrmicinae generalizado con 21 especies, seguido por Oportunistas y Attini con 7 (Tabla 5.2). Los sitios más ricos fueron los de la sabana pastoreada con ocho grupos funcionales (seis compartidos con la sabana no pastoreada), mientras que los más pobres fueron los del pastizal pastoreado con sólo tres grupos. Los Predadores especialistas estuvieron presentes sólo en los sitios de sabana, mientras que los Especialistas en clima (especialmente los Especialistas en clima cálido) en la sabana pastoreada. Arbóreas, Crípticas y Attini estuvieron también ausentes en la sabana pastoreada. El perfil de grupos funcionales para cada situación está representado en la Fig. 5.8.

Myrmicines generalizados mostraron las proporciones más altas en las cuatro situaciones (26,3-47,1% del total de especies). Sin embargo, sólo se encontraron diferencias en el número medio de especies entre hábitats (R^2 = 0.46, $F_{1,41}$ = 33.75, P < 0.001).

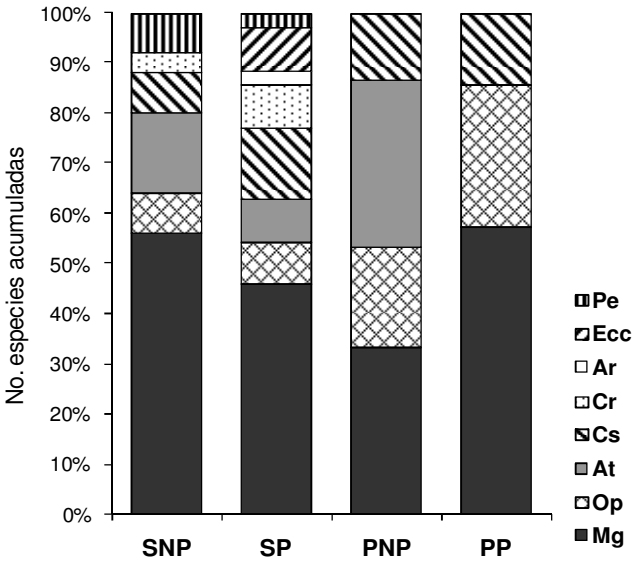


Figura 5.8. Perfil de grupos funcionales de las hormigas capturadas en la sabana no pastoreada (SNP), sabana pastoreada (SP), Pastizal no pastoreado (PNP) y Pastizal pastoreado (PP). Los datos son proporciones del total de especies representadas por cada grupo: Op = Oportunistas, Pe = Predador especialista, Cs = Camponotini subordinada, At = Attini, Cr = Cripticas, Mg = Myrmicinae generalizadas, Ar = Arborícolas y Ecc = Especialistas en clima cálido.

Nuevamente la historia de pastoreo ($F_{1, 41}$ = 0.86, P = 0.36) y la interacción ($F_{1, 41}$ = 0.3, P = 0.59) fueron no significativas. Attini fue el segundo grupo más común en la sabana no pastoreada (12,5%), mientras que Camponotini subordinados y Oportunistas en la sabana (13,5%) y el pastizal (23,5%) pastoreados. Attini y Myrmicines generalizados co-dominaron el pastizal no pastoreado con el 26,3%.

Estructura de la vegetación

El número medio de especies vegetales fue similar en los cuatro hábitats, variando entre 21,3 especies por estación en el pastizal no pastoreado y 28,8 en la sabana no pastoreada (Tabla 4, $H_{3, 24}$ = 2.68, P = 0.44) (Maturo *et al.* 2007). Sin embargo, se detectó un efecto negativo del pastoreo en la estructura de la vegetación de la sabana, donde la altura de las plantas fue seis veces inferior ($F_{1, 15}$ = 6.81, P = 0.02), y la cobertura de las plantas un 22% inferior (t = -2.6; gl = 13, P = 0.02). Un patrón similar se observó en el pastizal, sin embargo no se detectaron diferencias significativas debido al bajo tamaño de muestra de vegetación para este hábitat.

La altura media de las plantas estuvo relacionada negativamente con la abundancia numérica de las hormigas (r = -0.47, P = 0.02) y la biomasa (r = -0.42, P = 0.04), mientras que la cobertura media de las plantas estuvo relacionada negativamente al índice de dominancia (r = -0.42, P = 0.04). Sólo la abundancia numérica de *P. obscurithorax* se relacionó positivamente a la cobertura de plantas en la sabana (r_s = 0.42, P = 0.039).

DISCUSIÓN

No se detectó un claro efecto del pastoreo sobre la diversidad de hormigas en la RNI, siendo esto consistente con estudios realizados en el bosque semi-árido en el Chaco Argentino (Bestelmeyer & Wiens 1996), en pastizales de áreas desérticas en Norte América (Bestelmeyer & Wiens 2001) y en hábitats semi-desérticos y desérticos en Australia (Hoffmann & Anderson 2003). La falta de efecto podría ser consecuencia, por ejemplo, del comportamiento variable de algunas hormigas sugerido por Hoffmann & Anderson (2003) luego de no haber encontrado una respuesta consistente al pastoreo en la mayoría de las especies examinadas, excepto un incremento en las Especialistas en Clima, como ocurrió en este estudio.

Sin embargo, la mayor abundancia total y biomasa registradas en la sabana y el pastizal podría indicar algún efecto del pastoreo sobre la estructura del ensamble de hormigas. El hecho de que el pastoreo afectó significativamente la estructura de la vegetación y que ésta estuvo asociada con la abundancia, biomasa y dominancia de hormigas, parecen apoyar esta presunción. Por el contrario, la mayoría de los indicadores de diversidad mostró una clara distinción entre hábitats, con la sabana mostrando más especies, individuos, biomasa y grupos funcionales que el pastizal.

Riqueza de especies

La sabana fue casi dos veces más rica en especies que el pastizal. Esto concuerda con Calcaterra *et al*. (2010), con la excepción de la riqueza esperada para el pastizal, que fue mucho más alta que la obtenida en este trabajo. Un patrón similar fue observado para los índices de diversidad y dominancia. La sabana fue más diversa, mientras que el pastizal mostró valores más altos de dominancia de especies.

El 40% más de especies encontrado en la sabana pastoreada comparada con la no pastoreada podría ser explicado por el mayor número de estaciones (sitios) usadas en esta situación (40%). Sin embargo, el menor número de especies esperadas para la sabana no pastoreada sugiere un efecto positivo del pastoreo en la sabana. Esta suposición debería ser confirmada con experimentos de clausura en nuevas áreas dentro de este tipo de hábitat.

Abundancia de especies

El pastoreo promovió el triple número de obreras y biomasa total en el pastizal y el doble en la sabana, debido principalmente al incremento aditivo en abundancia de algunas de las especies. Sólo 12 especies representaron alrededor del 85% de las obreras y el 95% de la biomasa capturada. Aunque las diferencias no fueron significativas, el efecto del pastoreo fue más evidente para *S. invicta* y *C. punctulatus punctulatus* en el pastizal y para *P. laevinota*, *D. steigeri platensis* y *C. punctulatus cruentus* en la sabana. Consecuentemente, se observó una relación inversa entre la riqueza y la abundancia de especies entre sitios pastoreados y no pastoreados (Figs. 5.3, 5.4 y 5.5). La riqueza en especies del pastizal pastoreado fue menor, sin embargo mostró una abundancia de individuos mayor a la registrada en el pastizal no pastoreado.

La presencia y abundancia de *S. invicta* estuvo fuertemente influenciada por el tipo de hábitat, siendo la única especie que presentó mayor abundancia en la sabana no pastoreada en comparación a la pastoreada. También estuvo fuertemente asociada a los sitios no modificados de este hábitat (Calcaterra *et al*. 2010). Esto se contrapone con estudios realizados en los Estados Unidos donde las hormigas coloradas fueron más abundantes en hábitats modificados, estando casi ausentes en hábitats naturales no perturbados (Graham *et al*. 2004; Tschinkel 2006; King & Tschinkel 2006, 2008). Sin embargo, los resultados obtenidos en el pastizal son más consistentes con la situación observada en los Estados Unidos donde *S. invicta* es considerada una especialista en hábitats perturbados.

En general, *S. invicta* fue la especie más común y numéricamente dominante con casi el 27% del total de individuos capturados, pero representando sólo el 15% de la biomasa. Esto contrasta con lo observado en pasturas pastoreadas intensamente en Mississippi, donde *S. invicta* tuvo más del 88% de la biomasa de hormigas (Hill *et al*. 2008) y es consistente con Porter *et al*. (1992, 1997), quienes descubrieron que las densidades de hormigas coloradas en Sudamérica son en promedio 1/5-1/10 de las densidades encontradas en los Estados Unidos. Esta diferencia podría ser explicada por la presencia de enemigos naturales y/o una mayor presión competitiva en Sudamérica (Tschinkel 2006; Lebrun *et al.* 2007).

Estos resultados concuerdan con los estudios realizados en ambientes semiáridos y desérticos en los Estados Unidos (Bestelmeyer & Wiens 2001, Nash *et al*. 2004), donde el pastoreo sólo impactó sobre la abundancia de algunas hormigas y grupos funcionales más que

sobre la riqueza y composición de especies. Sin embargo, sus observaciones fueron hechas para un pastizal en el desierto y una zona de transición entre la estepa de pastos cortos y el desierto de Chihuahua.

La relación negativa entre la altura de las plantas y la abundancia de obreras y entre la cobertura de las plantas y el índice de dominancia podrían explicar la mayor dominancia de especies observada en el pastizal en comparación con la sabana. *Camponotus punctulatus punctulatus* y *S. invicta* tuvieron varias veces más individuos y biomasa en el pastizal pastoreado respecto del no pastoreado. Aunque considerada una especie subordinada, *C. punctulatus punctulatus*, fue prácticamente la única hormiga capturada en los sitios del pastizal más frecuentemente inundados (sitios de cultivos de arroz abandonados).

La mayor abundancia de *S. invicta* en el pastizal pastoreado podría ser consecuencia de la reducción significativa que causó el pastoreo en la altura de las plantas (de 130 a 44,2 cm), lo que permitió una mayor insolación y consecuentemente una mayor temperatura necesaria para termo-regular la colonia. Este patrón fue previamente observado para *S. invicta* en Argentina y los Estados Unidos (Hölldobler and Wilson 1990, Bestelmeyer & Wiens 1996, Tschinkel 2006) y para *S. saevissima* en Brasil (Vasconcelos *et al*. 2008). La dominancia de *S. invicta* en el pastizal pastoreado podría ser también favorecida por la ausencia de sus especies competidoras potenciales, *P. aberrans* y *P. obscurithorax*.

Composición de especies y grupos funcionales

A pesar de que una débil distinción en la composición de especies fue sólo observada entre la sabana pastoreada y el pastizal pastoreado y de que la sabana tuvo 2-10 veces más carga de ganado, los índices de disimilitud sugieren una mayor influencia del pastoreo sobre la composición del pastizal (59%) que sobre la sabana (44%). La intensidad del pastoreo en la RNI fue similar a la registrada en otros estudios y regiones (Bestelmeyer & Wiens 2001; Hoffmann & Andersen 2003, Hill *et al*. 2008) probablemente debido a que la mayoría de los productores hacen un manejo en sus campos al límite de la capacidad de carga. En el desierto de Mojave, por ejemplo, la composición de especies de hormigas no fue afectada por diferentes intensidades de pastoreo, pero sí lo fueron la abundancia relativa de varias especies y grupos funcionales (Nash *et al.* 2004). Las estaciones localizadas en las dos áreas de la sabana pastoreada se observaron

cercanas en el gráfico de la ordenación (Fig. 5.6), lo cual debería sugerir que los 30 km de separación entre ambas áreas no afectó sustancialmente la composición de especies.

La débil influencia del pastoreo sobre los grupos funcionales detectada en la RNI es congruente con los estudios realizados en pastizales y/o pasturas en hábitats áridos y semiáridos en los Estados Unidos y Australia (Hoffmann & Andersen 2003, Underwood & Christian 2009). Sin embargo, una explicación alternativa es que la clasificación funcional utilizada no tenga sentido ecológico, ya que por ejemplo, incluye a especies con requerimientos distintos dentro de un mismo grupo, como ser *Dorymyrmex* (omnívoras) y *Pogonomyrmex cunucularius* (granívoras) dentro de las especialistas en clima cálido. De acuerdo a Hoffmann & Andersen (2003), la respuesta de los grupos funcionales a los disturbios depende de la combinación de tipos de hábitats y disturbios específicos. En la RNI, el tipo de hábitat influenció fuertemente la presencia de grupos funcionales. La sabana tuvo dos veces más grupos funcionales que el pastizal.

Aunque los hábitats pastoreados y no pastoreados fueron espacial y numéricamente dominados por Myrmicines generalizados, fueron co-dominados por diferentes grupos. Como en Bestelmeyer & Wiens (1996), los Myrmicines generalizados no fueron aparentemente afectados por el pastoreo en la sabana chaqueña, sin embargo en el pastizal, incrementaron su número y remplazaron a las especies Arbóreas y Crípticas. En la RNI, un patrón similar de sustitución de especies de los grupos Attini y Camponotini subordinadas por especies Oportunistas se observó también en los dos hábitats, probablemente como consecuencia del pastoreo. Myrmicines generalizados y Oportunistas son grupos particularmente sensibles a las interacciones competitivas (Hoffmann & Andersen 2003). La presencia de ganado también pareció favorecer la presencia de Especialistas en clima cálido en la sabana, lo que concuerda con el modelo de Australia para hormigas adaptadas a ambientes áridos (Andersen 1995, 1997; King *et al.* 1998). Este modelo predice un incremento de Oportunistas y Especialistas en clima cálido en hábitats estructuralmente simplificados por efecto del pastoreo o del fuego (Greenslade 1978; Bestelmeyer & Wiens 1996; Hoffmann & Andersen 2003). Las Especialistas en clima cálido prefieren los ambientes abiertos que resultan del pastoreo. Los Predadores especialistas se asociaron exclusivamente a la sabana. Este grupo y el de las especies Crípticas tienen requerimientos específicos de hábitat (Hoffmann & Andersen 2003).

Estructura de la vegetación

El pastoreo simplificó la estructura de la vegetación principalmente al reducir la altura de las plantas en los dos hábitats. Aunque la variación en altura fue más grande en la sabana que en el pastizal, probablemente debido a la mayor intensidad de carga en la sabana, la diferencia en altura fue mayor en el pastizal (86 cm) que en la sabana (55 cm). Sin embargo, esta variación no explicó la diferencia observada en la riqueza de especies. Como en la sabana brasileña (Vasconcelos *et al*. 2008), la variación en la cobertura de la vegetación tampoco explicó la variación observada en la riqueza de especies. Estas dos variables fueron sólo asociadas débilmente en la sabana al número y la biomasa (en el caso de la altura de la vegetación) de hormigas y al índice de dominancia (en el caso de la cobertura). Esto es consistente con Bestelmeyer & Wiens (2001), quienes encontraron un fuerte efecto del ganado sobre la vegetación en un paisaje semiárido, pero escasas consecuencias sobre los patrones de diversidad de las hormigas.

Conclusiones

Este estudio demostró que el hábitat influenció la estructura y composición del ensamble de hormigas en la RNI. La sabana mostró mayor diversidad de especies y grupos funcionales que el pastizal, independientemente de la historia de pastoreo.

Aunque el pastoreo simplificó la estructura de la vegetación, su influencia indirecta sobre la riqueza y composición de especies de hormigas fue débil. El impacto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación pareció afectar sólo a algunas especies y/o grupos funcionales, favoreciendo la diversidad en la sabana y la dominancia de especies en el pastizal.

Solenopsis invicta fue dominante en la mayoría de las situaciones sin mostrar la mayor biomasa. Su presencia y abundancia pareció ser favorecida por el pastoreo sólo en el pastizal como en los lugares donde fue introducida, pero, independientemente del pastoreo, *S. invicta* fue más abundante en la sabana.

En términos de la conservación de la biodiversidad, los resultados obtenidos revelan que el efecto débil del pastoreo sobre la diversidad de hormigas terrestres en la RNI podría ser la consecuencia del tiempo de clausura de las áreas destinadas a la conservación estricta, demasiado

corto para que el ensamble original y distintivo de hormigas se recupere. Asimismo, la resiliencia de las hormigas y/o el empleo de una metodología inadecuada pudieron haber enmascarado el impacto real del pastoreo.

Agradecimiento. Quiero agradecer especialmente a Sonia Cabrera (Universidad de Buenos Aires) por ayudarme en gran parte del trabajo de campo, a Juan Briano (SABCL), Ignacio Jiménez-Pérez (The Conservation Land Trust Argentina), Sanford Porter (CMAVE, ARS-USDA), Walter Tschinkel (Universidad de Florida) y Fabiana Cuezzo (Museo e Instituto Miguel Lillo) por sus comentarios y sugerencias sobre este capítulo, a Fabiana Cuezzo también por ayudarme a identificar las especies de hormigas, al personal de CLT en la estancia El Rincón del Socorro, especialmente a Sofia Heinonen, Sebastián Cirignoli, Alicia Delgado y Yamil Di Blanco por la logística, a Malena Srur por la Fig. 1 y finalmente a los propietarios y/o arrendatarios de las fincas en el Paraje Uguay y las estancias Iberá y El Porvenir por permitirnos trabajar en sus propiedades. Esta investigación fue parcialmente financiada por The Conservation Land Trust Argentina y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Tabla 5.1. Esfuerzo de muestreo en la RNI.

	Sabana		Pastizal		Total
	Np	P	Np	P	
Jun-2007	2	3	3	3	11
Nov-2007	3	5	3	4	15
Sep-2008	5	6	4	4	19
Total	10	14	10	11	45

Tabla 5.2. Listado de especies de hormigas capturadas en trampas de caída en la RNI (grupo funcional[a]).

Acromyrmex lundi (At)*	*Pheidole aberrans* (Mg)
Acromyrmex sp. 1 (At)	*Pheidole bergi* (Mg)
Acromyrmex sp. 2 (At)	*Pheidole bison* (Mg)
Anochetus neglectus (Pe)	*Pheidole flavens* (Mg)*
Atta vollenweideri (At)*	*Pheidole laevinota* (Mg)
Brachymyrmex gaucho (Op)	*Pheidole nitella* (Mg)
Brachymyrmex sp. (Op)	*Pheidole obscurithorax* (Mg)*
Camponotus bonariensis (Cs)	*Pheidole radoszkowskii* (Mg)
Camponotus mus (Cs)*	*Pheidole risii* (Mg)
Camponotus punctulatus cruentus (Cs)	*Pheidole rosula* (Mg)
Camponotus punctulatus punctulatus (Cs)*	*Pheidole rudigenis* (Mg)
Camponotus rufipes (Cs)	*Pheidole spininodis* (Mg)
Camponotus sp. (Cs)	*Pheidole triconstricta* (Mg)
Crematogaster quadriformis (Mg)	*Pheidole* sp. 1 (Mg)
Cyphomyrmex olitor (At)	*Pheidole* sp. 2 (Mg)
Cyphomyrmex rimosus (At)*	*Pheidole* sp. 3 (Mg)
Dorymyrmex steigeri platensis (Ecc)	*Pogonomyrmex cunicularius* (Ecc)
Dorymyrmex thoracicus (Ecc)	*Solenopsis invicta* (Mg)*
Gnamtogenys triangularis (Ps)	*Solenopsis macdonaghi* (Mg)
Linepithema micans (Op)	*Solenopsis* sp. 1 (Cr)
Nesomyrmex sp. (Ar)	*Solenopsis* sp. 2 (Mg)
Paratrechina docilis (Op)	*Solenopsis* sp. 3 (Mg)
Paratrechina fulva (Op)*	*Solenopsis* sp. 4 (Cr)
Paratrechina pubens (Op)*	*Solenopsis* sp. 5 (Cr)
Paratrechina silvestrii (Op)	*Trachymyrmex* sp. (At)

[a]Op = Oportunistas, Ps = Predador especialista, Cs = Camponotini subordinada, At = Attini, Cr = Cripticas, Mg = Myrmicinae generalizadas, Ar = Arborícolas y Ecc = Especialistas en clima cálido.
(*) Especies invasoras y/o consideradas plaga.

Tabla 5.3. Esfuerzo de muestreo e indicadores de diversidad de hormigas usados en la RNI.

	Sabana		Pastizal		Total
Número	No pastoreada	Pastoreada	No pastoreado	Pastoreado	
Estaciones (o muestras[a])	10	14	10	11	45
Trampas de caída	50	70	50	55	225
Especies esperadas[b]	44	68	27	24	75
Especies observadas (% de esperadas)	25 (57)	35 (51)	16 (59)	13 (54)	50 (67)
Máximo de especies por muestra	8	10	7	5	10
Especies comunes[c]	8	11	4	5	5
Especies raras[d]	13	20	8	7	18
Especies exclusivas[e]	5	14	2	5	
Especies invasoras[f]	6	8	7	3	10

[a] Una muestra consiste de 5 trampas de caída enterradas en el suelo por 48 h.
[b]El valor de la riqueza estimada con el estimador más estable (Jack2).
[c]Especies observadas en >20% de las muestras.
[d]Especies observadas en una sóla muestra.
[e]Especies observadas en un solo hábitat.
[f]Especies que son consideradas invasoras en otros países o plaga en Argentina.

Tabla 5.4. Valores medios por estación de los estimadores de diversidad de hormigas y variables de la vegetación.

	Sabana		Pastizal	
Media	No pastoreada	Pastoreada	No pastoreado	Pastoreado
Hormigas				
Riqueza	5,2	6,5	3	2,4
Diversidad (H´)	1,17	1,25	0,81	0,69
Dominancia (D)	0,41	0,41	0,61	0,67
No. obreras	27,4	39,3	9,7	22
Biomasa (mg)	5,1	7,5	3,8	9,4
Plantas				
Riqueza	28,8	25,5	21,3	26,6
Altura (cm)	66,1	11,1	130	44,2
Cobertura (%)	84,5	71,5	85	56

Tabla 5.5. Número de estaciones (%) en las que fue capturada cada especie de hormigas por tratamiento en la RNI. La tabla muestra las especies que fueron capturadas en >0.5 por ciento de las estaciones.

	Sabana		Pastizal		Total
Especies	No pastoreado	Pastoreado	No pastoreado	Pastoreado	
*Solenopsis invicta**	8 (80)	13 (93)	3 (30)	5 (46)	29 (64)
*Paratrechina fulva**	4 (40)	3 (21)	4 (40)	3 (27)	14 (31)
Pheidole laevinota	2 (20)	6 (43)	4 (40)	1 (9)	13 (29)
Pheidole aberrans	4 (40)	9 (64)	0	0	13 (29)
*Pheidole obscurithorax**	3 (30)	7 (50)	0	0	10 (22)
*Camponotus punctulatus punctulatus**	0	3 (21)	3 (30)	3 (27)	9 (20)
Pheidole radoszkowskii	3 (30)	4 (29)	0	1 (9)	8 (18)
Camponotus punctulatus cruentus	3 (30)	4 (29)	0	0	7 (16)
Solenopsis sp. 1	1 (10)	6 (43)	0	0	7 (16)
Pheidole sp. 1	2 (20)	1 (7)	2 (20)	1 (9)	6 (13)
Crematogaster quadriformis	1 (10)	1 (7)	1 (10)	3 (27)	6 (13)
Pheidole rudigenis	3 (30)	2 (14)	0	0	5 (11)
*Cyphomyrmex rimosus**	2 (20)	1 (7)	2 (20)	0	5 (11)
Pogonomyrmex cunicularis	0	4 (29)	0	0	4 (9)
Pheidole rosula	1 (10)	0	0	3 (27)	4 (9)
Dorymyrmex steigeri platensis	0	4 (29)	0	0	4 (9)
Solenopsis sp. 3	2 (20)	1 (7)	0	0	3 (7)
Pheidole spininodis	1 (10)	1 (7)	1 (10)	0	3 (7)
Pheidole bergi	3 (30)	0	0	0	3 (7)
Camponotus rufipes	1 (10)	0	2 (20)	0	3 (7)
Brachymyrmex sp.	1 (10)	1 (7)	1 (10)	0	3 (7)

(*) Especies invasoras y/o plaga.

Tabla 5.6.Las diez especies más abundantes en la RNI, según su número total de obreras capturadas (todas las especies) y biomasa (sólo las 26 especies más comunes fueron consideradas) por tratamiento.

	Sabana		Pastizal		Total
Especies	No pastoreado	Pastoreado	No pastoreado	Pastoreado	
			Número de obreras (%)		
S. invicta	126 (46)	84 (15)	9 (9)	90 (37)	309 (27)
P. laevinota	13 (5)	88 (16)	19 (20)	28 (12)	148 (13)
D. staigeri platensis	0	93 (17)	0	0	93 (8)
C. punctulatus punctulatus	0	4 (1)	8 (8)	78 (32)	90 (8)
P. fulva	17 (6)	30 (5)	20 (21)	16 (7)	83 (7)
C. punctulatus cruentus	18 (7)	56 (10)	0	0	74 (6)
P. aberrans	13 (5)	50 (9)	0	0	63 (5)
P. obscurithorax	25 (9)	35 (6)	0	0	60 (5)
P. radoszkowskii	12 (4)	12 (2)	0	2 (1)	26 (2)
P. rudigenis	7 (3)	17 (3)	0	0	24 (2)
Otras (40 especies)	43 (16)	81 (15)	41 (42)	28 (12)	193 (17)
Número total de obreras	274 (24)	550 (47)	97 (8)	242 (21)	1163
			Biomasa de obreras (%)		
C. punctulatus punctulatus	0	4,3 (4)	8,5 (23)	83,1 (80)	95,9 (32)
C. punctulatus cruentus	13,46 (26)	41,9 (40)	0	0	55,4 (19)
S. invicta	18,65 (36)	12,4 (12)	1,3 (4)	13,3 (13)	45,7 (15)
C. rufipes	3,8 (7)	0	19,2 (51)	0	23,0 (8)
D. staigeri platensis	0	17,6 (17)	0	0	17,6 (6)
P. fulva	2,3 (4)	4 (4)	2,7 (7)	2,1 (2)	11,1 (4)
P. laevinota	1,0 (2)	6,5 (6)	1,4 (4)	2,1 (2)	11,0 (4)
P. aberrans	2,2 (4)	8,4 (8)	0	0	10,5 (4)
P. obscurithorax	3,7 (7)	5,2 (5)	0	0	8,9 (3)
A. wollenweideri	2,3 (4)	0 (0)	2,3 (6)	0	4,5 (2)
Otras (16 especies)	3,9 (8)	4,5 (4)	2,5 (6)	3,1 (3)	14 (5)
Biomasa total de obreras	51,2 (17)	104,7 (35)	37,8 (13)	103,7 (35)	297,6

CAPITULO 6

DOMINANCIA ECOLÓGICA DE LA HORMIGA COLORADA *SOLENOPSIS INVICTA* EN DOS HÁBITATS DEL NORESTE ARGENTINO: SUS INTERACCIONES CON HORMIGAS COMPETIDORAS Y MOSCAS PARASITOIDES

Resumen – A pesar del amplio impacto que las especies invasoras tienen en las regiones donde han sido introducidas, muy poco se sabe acerca de los mecanismos competitivos y las jerarquías de dominancia entre invasores y taxones similares en su tierra nativa. En este capítulo se examinan las interacciones entre la hormiga colorada, *Solenopsis invicta*, y otras hormigas que forrajean sobre el suelo en dos hábitats levemente modificados en el noreste de Argentina. Se usó una combinación de trampas de caída y cebos para caracterizar las comunidades de hormigas, sus relaciones de dominancia y evaluar el efecto de las moscas parasitoides (*Pseudacteon* spp.) sobre sus interacciones competitivas. Veintiocho especies de hormigas coexistieron con *S. invicta* en un claro de un bosque en galería sobre el Río Paraná, mientras que solamente 10 especies coexistieron en una zona de pastizal de un bosque xerófito. *Solenopsis invicta* fue la especie numéricamente más dominante en el hábitat más rico en especies y con una mayor complejidad de la vegetación (bosque en galería); sin embargo sus habilidades como descubridor y dominador fueron mejores en el hábitat más simple y pobre en especies. *Solenopsis invicta* fue activa tanto de día como de noche. A pesar de su pobre capacidad para descubrir recursos, *S. invicta* tuvo la mayor dominancia ecológica y la segunda más alta dominancia comportamental después de *Camponotus blandus*. *Solenopsis invicta* ganó el 78% de las interacciones agonísticas con otras hormigas, mayormente contra su más frecuente competidor, *Pheidole obscurithorax,* dominando los cebos vía reclutamiento en masa y agresiones químicas. *Pheidole obscurithorax* fue la mejor descubridora de alimento. *Solenopsis invicta* ganó 80% de las escasas interacciones con la hormiga argentina, *Linepithema humile. Crematogaster quadriformis* fue una de las mejores descubridoras de recursos y la única hormiga que ganó igual número de contiendas contra *S. invicta*. La presencia de moscas parasitoides registrada en los sitios de estudio fue baja, afectó la tasa de forrajeo de *S. invicta*, pero no el resultado de las interacciones interespecíficas. Este capítulo revela que las hormigas coloradas dominaron ecológicamente a otras hormigas terrestres en su hábitat nativo; pero a diferencia de lo que ocurre en las regiones donde fue introducida, otras especies de hormigas fueron capaces de ser numéricamente dominantes o co-dominantes en su presencia.

Palabras claves: mecanismos competitivos, jerarquías de dominancia, ensambles de hormigas, hormigas de coloradas, invasiones biológicas

Introducción

Los movimientos naturales o accidentales de hormigas desde sus ambientes nativos a otros exóticos pueden ser responsables de la declinación del número de especies y abundancia de hormigas nativas y otros artrópodos en los ecosistemas invadidos (Vitousek *et al.* 1996; Porter & Savignano 1990; Holway 1998). Sin embargo, poco se conoce sobre los mecanismos que promueven la coexistencia ecológica de las hormigas en su ambiente nativo para explicar su invasión exitosa en el nuevo ambiente (Ross *et al.* 1996; Porter *et al.* 1997; Orr *et al.* 1998; Tsutsui *et al.* 2000; Callaway & Aschehoug 2000; LeBrun *et al.* 2007).

Uno de los principales factores que gobierna la estructura de las comunidades de hormigas es la competencia interespecífica por recursos por medio de mecanismos de explotación e interferencia (Wilson 1971; Fellers 1987; Hölldobler & Wilson 1990; Davidson 1998; Holway 1999; Morrison 2000). En la competencia por explotación una especie descubre y consume un recurso limitante antes de la llegada de otras especies, mientras que en la competencia por interferencia una especie excluye a sus competidores usando repelentes químicos o agresión directa (Schoener 1983; Fellers 1987; Davidson 1998). En este caso, el resultado de las interacciones agonísticas dependerá del tamaño del cuerpo, la edad, energía, experiencia, presencia de aguijón y otras formas de defensa química, tamaño y forma del alimento (Cerdá *et al.* 1998; LeBrun 2005). Si las interacciones son asimétricas, las comunidades de hormigas estarán organizadas jerárquicamente de la más a la menos dominante (Savolainen & Vepsäläinen 1988; Hölldobler & Wilson 1990; Davidson 1998).

El compromiso en la habilidad para localizar y dominar un recurso es un mecanismo ampliamente reconocido que estructura la comunidad de hormigas (Feller 1987; Davidson 1998; Holldöbler & Wilson 1990; Holway 1999). Sin embargo, hay otros factores importantes que afectan las interacciones, tal como los enemigos naturales (LeBrun & Feener 2002, 2007), cambios ambientales (Cerdá *et al.* 1998; Morrison 2000), complejidad del hábitat (Majer & Camer-Pesci 1991; Andersen 1997) y perturbación física (Savolainen & Vepsäläinen 1989). Si bien la competencia es el proceso más invocado para explicar la conformación de la estructura de la comunidad (Albretch & Gotelli 2001), en general, los recursos son escasos durante períodos cortos, cuando la competencia entre especies puede ser intensa (Wiens 1977, 1986). Durante la

mayor parte del tiempo los recursos abundan y son consumidos de manera oportunista haciendo que la competencia y sus efectos sobre la estructura de la comunidad disminuyan.

La hormiga colorada *S. invicta* es un notorio invasor en hábitats agrícolas, urbanos y naturales en los Estados Unidos y se cree que es responsable del desplazamiento de hormigas nativas y otros artrópodos (Glancey *et al.* 1973; Porter *et al.* 1988; Porter & Savignano 1990). Su éxito fue atribuido principalmente a su habilidad competitiva superior, mejor adaptación a hábitats disturbados y al escape de sus enemigos naturales (Tschinkel 2006). Recientemente, King & Tschinkel (2006) demostraron con un experimento de remoción que la baja diversidad y abundancia de hormigas nativas en ecosistemas degradados en los Estados Unidos no fue el efecto de la invasión de *S. invicta* sino de la menor habilidad de las hormigas nativas para adaptarse a ambientes disturbados. Sin embargo, hábitats disturbados existen tanto en los Estados Unidos como en su nativa Sudamérica. Es de esperar entonces que sean otros los factores que verdaderamente limitan a *S. invicta* en su tierra nativa.

La situación de *S. invicta* en Sudamérica donde convive con muchas otras hormigas (Tschinkel 2006) y sus enemigos naturales es poco conocida. Varios trabajos estudiaron el efecto de los fóridos sobre las hormigas coloradas en los Estados Unidos, Argentina y Brasil (Porter *et al.* 1995; Orr *et al.* 1995, 1997; Porter 1998; Folgarait & Gilbert 1999; Feener 2000); otro estudio examinó las interacciones competitivas de *S. invicta* en dos sitios en Argentina (LeBrun *et al.* 2007); recientemente un trabajo evaluó el efecto de los fóridos (Fig. 6.1) sobre el resultado de las interacciones de *S. invicta* en tres ensambles de hormigas muy distantes en Brasil (Feener *et al*. 2008) y se vio que el desempeño de *S. invicta* dentro del ensamble varió geográficamente.

Fig. 6.1. Mosca atacando obreras (S. Porter).

Este capítulo examina la interacción de *S. invicta* con las hormigas terrestres más comunes (o dominantes) en dos hábitats moderadamente disturbados en un área del noreste de Argentina cercana a la probable área de origen de las poblaciones introducidas en los Estados Unidos (Fig. 6.2, Caldera *et al*. 2008), para responder a las siguientes preguntas: (1) ¿Es *S. invicta* la especie dominante de los ensambles en su tierra nativa? Si es así, (2) ¿Cuáles son los factores que determinan su dominancia-coexistencia? Si no es así, (3) ¿Qué posición ocupa *S.*

invicta en la jerarquía de dominancia? (4) ¿Cuáles son las especies de hormiga dominantes o co-dominantes? (5) ¿Las moscas parasitoides afectan negativamente las interacciones de *S. invicta* con hormigas competidoras? Responder a estas preguntas es importante para predecir el potencial de *S. invicta* como especie invasora y para diseñar estrategias de manejo y control coherentes para esta hormiga plaga.

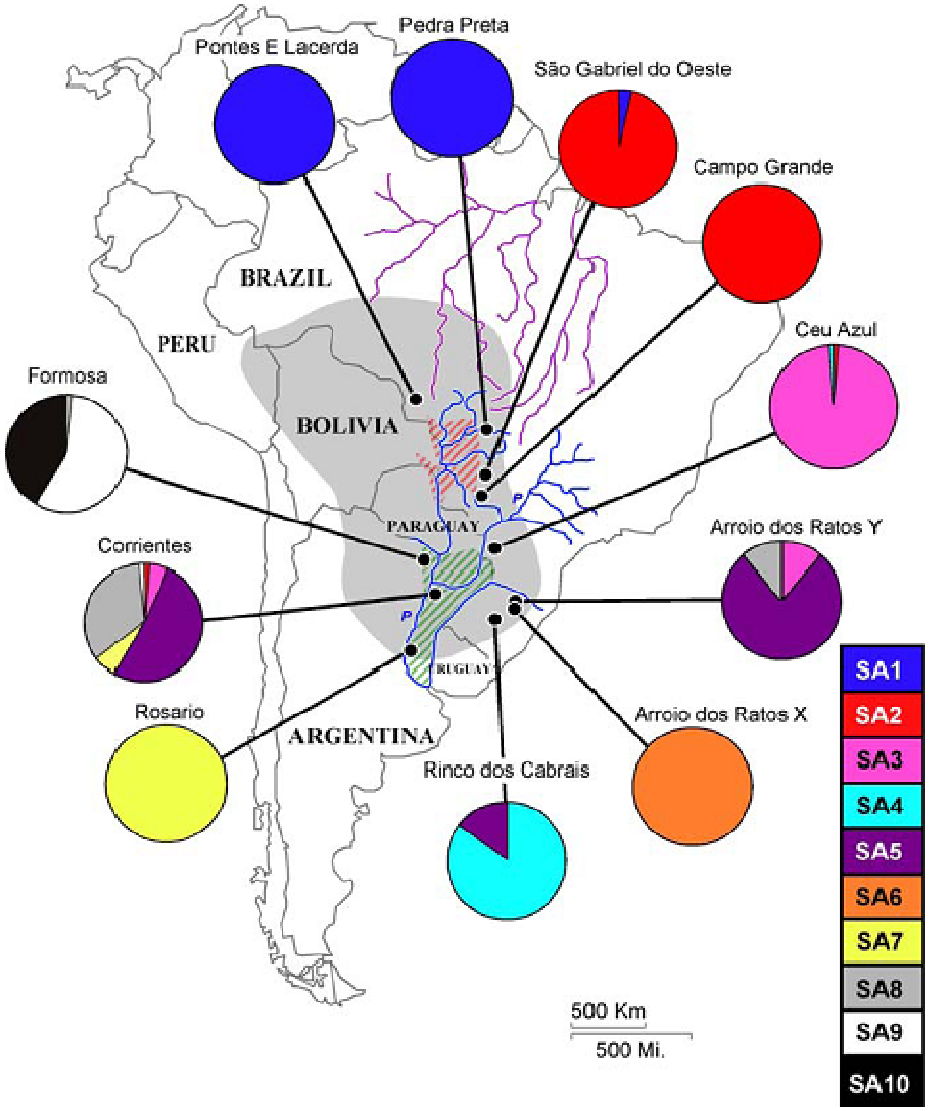


Figura 6.2. Localidades muestreadas dentro del área de distribución natural de *S. invicta* (área sombreada, Pitts 2002). El gráfico de tortas indica la proporción de colonias con alguno de los 10 grupos genéticos (SA1–SA10). Las poblaciones de *S. invicta* de Formosa fueron las únicas de Sudamérica con los grupos genéticos (SA9 y SAE10) encontrados en los Estados Unidos. Los estudios de este capítulo fueron realizados en la localidad de Corrientes, la más cercana a Formosa, ambas en la Mesopotamia (rayas verdes) dentro de la cuenca del Río de la Plata (ríos en azul). El Pantanal (rayas rojas) y la cuenca del río Amazonas (ríos en purpura). Figura extraída de Caldera *et al*. (2008).

Materiales y Métodos

El área de estudio

El estudio se realizó entre enero y diciembre de 2005 en el noroeste de la provincia de Corrientes, Argentina, en dos hábitats con moderada modificación antrópica y diferente complejidad de la vegetación: 1) bosque en galería en las márgenes del Río Paraná ubicado en el camping Machuca (CM, 27º23´S, 58º41´O); el muestreo se realizó en un claro del bosque temporariamente soleado; y 2) bosque xerófilo bajo en la Estación Biológica Corrientes (EBCo; 27º33´S, 58º41´O); el muestreo se realizó en una pastizal permanentemente soleado con árboles bajos y arbustos. Los sitios están separados por 20 km y se encuentran en un ambiente mésico en la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera & Willink 1980). La temperatura media anual histórica fue de 21,4ºC y la precipitación anual de 1.652 mm (Servicio Meteorológico Nacional 1984-2004). Durante el período de estudio, la temperatura media anual fue de 20,8ºC y la precipitación anual de 1.198 mm. El clima es estacional con una estación seca en invierno. Nueve especies de moscas *Pseudacteon*, decapitadoras de hormigas coloradas, están presentes en la región (ver Capítulos 2 y 4).

Las comunidades de hormigas

Aunque hay muchas maneras de medir la dominancia en hormigas, el protocolo más usado por los mirmecólogos es la combinación de trampas de caída y cebos. Las trampas de caída proporcionan una estimación de la actividad-abundancia (dominancia numérica), los cebos permiten una estimación de la dominancia comportamental y ambas proporcionan una estimación de la dominancia ecológica. Este protocolo fue usado para caracterizar los ensambles de hormigas, sus relaciones de dominancia y para evaluar el efecto de las moscas decapitadoras de hormigas coloradas sobre las interacciones de *S. invicta*.

Trampas de caída. La abundancia numérica se midió estacionalmente como el número de hormigas (obreras y soldados) capturadas en trampas de caída sin cebo, mientras que la abundancia espacial (frecuencia) como la proporción de trampas con cada especie (King & Porter 2005). En cada hábitat, se establecieron 40 estaciones cada 5 m en áreas abiertas sobre una

transecta distanciada al menos 2 m del borde del bosque. Se usaron dos trampas en cada estación; la trampa consistió en un tubo plástico de 50 ml insertado totalmente en el suelo y con 25 ml de solución jabonosa para evitar el escape de las hormigas. La actividad de forrajeo se comparó entre los horas diurnas y nocturnas abriendo una de las trampas por 12 horas durante el día durante dos días consecutivos y la otra por 12 horas durante la noche por dos noches consecutivas. El contenido de las trampas fue removido, enjuagado con agua, preservado en alcohol al 96% y más tarde clasificado. Las hormigas fueron separadas de otros artrópodos e identificadas a especies o género con las claves de Kusnezov (1978) y Mackay & Mackay (2002). Especímenes de referencia se depositaron en el Museo Miguel Lillo, Tucumán, Argentina y en el Laboratorio Sudamericano de Control Biológico (SABCL). Las hormigas raras (menos de 10 individuos capturados) no fueron consideradas en el análisis.

La riqueza de especies de hormigas se comparó con y sin la presencia de *S. invicta*. La frecuencia de captura fue calculada como el número de trampas en las que cada especie fue capturada simultáneamente con *S. invicta*, dividido por el número de trampas en las que *S. invicta* fue capturada simultáneamente con alguna otra especie de hormiga. Se usó la coexistencia ecológica (Connor & Simberloff 1979) para cuantificar el solapamiento espacial entre las áreas de forrajeo de *S. invicta* y otras hormigas terrestres. La coexistencia fue calculada como el número de trampas simultáneamente con *S. invicta* y otras especies de hormigas, dividido por el número total de trampas en las que cada especie estuvo presente. El tamaño del cuerpo de las hormigas trampeadas fue estimado por su peso seco (biomasa), deshidratándolas en un horno eléctrico a 60ºC durante 48 h. La similitud en la estructura del ensamble de hormigas entre ambos hábitats fue calculada con el índice cuantitativo de similitud de Sørensen (Magurran 1988).

Cebos. Se usaron cebos de atún, como un recurso parcheado, pequeño y disperso, para estudiar descubrimiento de alimento, reclutamiento, estrategias de forrajeo y dominancia comportamental y ecológica (Fellers 1987; Savolainen & Vepsäläinen 1988; Andersen 1997; Morrison *et al.* 2000). Se expusieron 640 cebos en las mismas 40 estaciones colocando 1 g de atún comercial sobre una tarjeta plástica de 5-cm de diámetro por 90 min. durante la mañana, el mediodía y la tarde, en otoño y primavera.

Adicionalmente, durante el otoño en la EBCo se usaron 60 grillos y langostas (peso vivo medio = 0,16 ± 0,02 g) como cebo para probar la habilidad de las especies en descubrir y controlar otros recursos alimenticios. De esta manera, 340 cebos fueron expuestos adicionalmente

en áreas adyacentes a las ya usadas en diferentes momentos del día (principalmente en el invierno) para incrementar el número de interacciones comportamentales de *S. invicta* con otras especies de hormigas. Las hormigas atraídas a los cebos se colectaron e identificaron como más arriba. La temperatura y humedad relativa media (± DE) durante la exposición de los cebos fue 26,4 ± 4,2 ºC y 56,2 ± 11,2 %.

La primera especie en contactar el cebo y permaneciendo un par de segundos en él fue considerada la descubridora del cebo. El tiempo transcurrido entre la colocación y el descubrimiento del cebo fue registrado como el tiempo de descubrimiento. La habilidad relativa para descubrir los cebos fue cuantificada por el método residual (LeBrun & Feener 2007). El grado en el cual una especie se aleja de su valor de descubrimiento esperado según un modelo nulo es definido como el descubrimiento residual (DR). Este da una idea de la habilidad de descubrimiento de las especies independientemente de su abundancia en el ambiente. Una vez descubiertos los cebos, se registraron la respuesta de reclutamiento cada 15 min y la proporción de cebos dominados por cada especie a los 90 min.

Como en Morrison *et al.* (2000), una especie dominó un cebo cuando al menos 5 de sus obreras fueron reclutadas y permanecieron en el cebo por al menos 30 min., no estando presente más de 2 obreras de otras especies. Un intento de usurpar un cebo ocurrió cuando al menos 3 obreras de una segunda especie fueron cebadas por lo menos 30 min. Si la especie usurpadora desplazó a otra que estaba dominando un cebo y lo retuvo por 90 min reclutando al menos 5 obreras, se la consideró como reemplazo. Las especies que dominaron o usurparon cebos fueron consideradas ganadoras de las interacciones.

Se monitorearon las interacciones entre especies para acceder a la jerarquía comportamental en los ensambles; el número de ganadores y perdedores fueron registrados para cada posible par de especies y con ellos se confeccionó una matriz de dos dimensiones (Cerdá *et al.* 1997; Morrison *et al.* 2000; LeBrun 2005; LeBrun *et al.* 2007). La dominancia comportamental es representada por la proporción de interacciones ganadas por cada especie (número de interacciones ganadas dividido el número de interacciones en las que participó). Este valor fue ajustado como en LeBrun & Feener (2007) por el método de Colley (Colley 2002). Este método es usado para raquear equipos de fútbol americano y tiene la ventaja de indirectamente estimar el resultado de las interacciones que no ocurrieron entre algunos pares de especies para ajustar los valores de dominancia comportamental (LeBrun & Feener 2007, Colley 2002).

Dominancia ecológica (la habilidad para controlar un recurso) fue calculada como el número de cebos dominados por una especie dividido 1) el número de cebos y 2) el número de trampas con dicha especie.

La presencia y abundancia de moscas parasitoides que atacaron hormigas se registraron cada 15 min y, cuando fue posible, también entre observaciones. El resultado de las interacciones de *S. invicta* con las otras especies de hormigas se comparó en presencia y ausencia de moscas.

Análisis de datos

El número de hormigas de cada especie capturada durante el día y en la noche se comparó mediante la prueba pareada de Wilcoxon, mientras que la proporción de trampas de caída que contenía a cada especie de hormiga se comparó con una prueba de Chi-cuadrado. La riqueza de especies en presencia y ausencia de *S. invicta* fue comparada con una prueba de *t*-student para dos muestras. El número de cebos descubiertos y dominados por cada una de las especies más comunes se comparó con una prueba pareada de *t*-student, mientras que la relación entre cebos descubiertos y dominados fue analizada con una correlación no paramétrica de Spearman. Se usó un ANOVA de dos factores para comparar los tiempos de descubrimiento (transformación logarítmica) entre especies y un MANOVA para analizar diferencias entre las respuestas de reclutamiento de las especies a los cebos, debido a que no se cumplieron los supuestos del ANOVA de medidas repetidas. Las relaciones entre los rankings de dominancia numérica, comportamental y ecológica fueron también analizadas usando la correlación no paramétrica de Spearman. Se usó una tabla de contingencia de 2 x 2 para comparar la coexistencia de especies de hormigas y para evaluar el efecto de las moscas parasitoides y el tipo de cebo sobre las habilidades competitivas. El paquete estadístico MatMan version 1.1 (Noldus Information Technology 2004, Wageningen, The Nederlands) fue usado para construir la matriz de linealidad. Este programa compara la matriz observada con un grupo de matrices construidas por azar para probar si la linealidad observada se aleja de la esperada por el azar (LeBrun 2005; LeBrun *et al.* 2007).

Resultados

Las comunidades de hormigas

Camping Machuca. Se capturaron 3.336 obreras de 28 especies pertenecientes a 18 géneros y 5 subfamilias. *Solenopsis invicta* fue la más abundante a través del año (con la excepción de la primavera) estando presente en el 82% de las trampas de caída (Tabla 6.1) y representando el 22,6% del total de hormigas capturadas. Las otras especies abundantes fueron *Brachymyrmex* sp. 1 (especialmente en el verano), *Linepithema humile*, *Pheidole obscurithorax* y *P. triconstricta*. La mayor actividad-abundancia de hormigas se registró en el verano, seguido por la primavera, el otoño y el invierno. Sin embargo, la mayor riqueza se observó en la primavera con 21 especies.

El número de especies fue similar en las trampas con y sin *S. invicta* (2,96 versus 3,19 especies; $t = -0.71$, $df = 158$, $P > 0.47$). La especie más frecuentemente capturada junto con *S. invicta* fue *Brachymyrmex* sp. 1 (0,23), *P. triconstricta* (0,20), *P. obscurithorax* (0,18), y *C. quadriformis* (0,12). Sin embargo, el análisis pareado de coexistencia con *S. invicta* no fue significativamente diferente de lo esperado por el azar ($P > 0.05$).

La mayoría de las especies, incluida *S. invicta*, fueron tan activas durante el día como en la noche ($P > 0.05$). Algunas como *Brachymyrmex* sp. 1 y *P. obscurithorax* fueron más activas durante el día ($Z = 3.1$, $P = 0.002$; $Z = 4.18$, $P < 0.0001$, respectivamente), mientras que *L. humile* fue más activa en la noche ($Z = 2.67$, $P = 0.008$) (Fig. 6.3a). Las hormigas raras fueron *Forelius nigriventris*, *Acromyrmex heyeri*, *Cyphomyrmex transverses*, *Ectatomma edentatum*, *Hypoponera opaciceps*, *Camponotus punctulatus*, *Pheidole jelskii*, *Gnaptogenys striatula, Leptogenys bohlsi*, *Crematogaster bruchi*, *Trachymyrmex papulatus*, *Solenopsis* spp. 1 (monomórfica negra) y 2 (polimórfica amarilla) y *Brachymyrmex* spp. 2 y 3.

Estación Biológica Corrientes. Se capturaron 1.127 obreras de 10 especies pertenecientes a 8 géneros y 3 subfamilias. Nueve de estas especies estuvieron presentes en el CM. *Pheidole obscurithorax* fue la especie más frecuente (71%), seguida por *S. invicta* con 64% de las trampas de caída (y 24% del total de hormigas capturadas, Tabla 6.1). *Solenopsis invicta* fue numéricamente co-dominante con *P. obscurithorax* durante el invierno. La mayor actividad-abundancia de hormigas fue registrada en la primavera y el verano, seguido por el otoño e invierno. La riqueza más alta fue también observada en la primavera con 8 especies.

Nuevamente, la riqueza de especies fue similar en trampas con y sin *S. invicta* (1,36 versus 1,33 especies, $t = 0.170$, $df = 158$, $P > 0.86$). Las especies más frecuentemente capturadas junto con *S. invicta* fueron *P. obscurithorax* (0,70) y *C. quadriformis* (0,19). Sin embargo, el análisis pareado de coexistencia con *S. invicta* fue sólo significativamente diferente del azar para *C. quadriformis* durante el día ($\chi^2 = 7.98$, $df = 1$, $P < 0.005$), sugiriendo un patrón positivo de coexistencia promovido tal vez porque estas dos especies poseen similares requerimientos de micro-hábitat. *Crematogaster quadriformis* y *P. obscurithorax* fueron más activas durante el día (Fig. 6.3b; $Z = 4.20$, $P < 0.0001$ y $Z = 4.78$, $P < 0.0001$ respectivamente). La única especie capturada con *S. invicta* en la noche fue *P. fulva*. Como en el CM, el resto de las especies, incluida *S. invicta*, no tuvieron una marcada preferencia diaria o nocturna para forrajear.

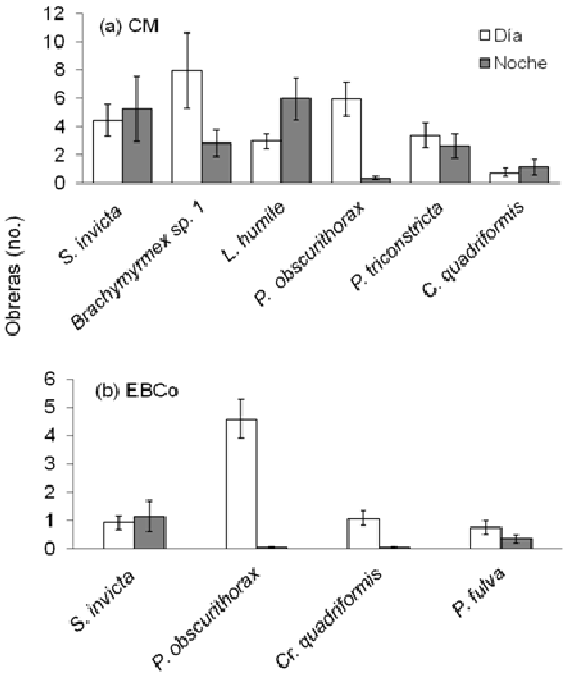


Fig. 6.3 (a y b). Número medio de obreras de las especies más comunes capturadas durante el día y en la noche en el Camping Machuca (CM) y la Estación biológica Corrientes (EBCo).

Descubrimiento y reclutamiento a un recurso

Un total de 14 especies de hormigas fueron atraídas a los cebos en el CM y 7 en la EBCo. Todas estas especies se capturaron también en las trampas de caída. *Pheidole obscurithorax* fue la mejor descubridora de cebos, seguida por *C. quadriformis*, mientras que *P. triconstricta* y *P. subarmata* las peores (Tabla 6.2). *Solenopsis invicta* ocupó el sexto lugar y la hormiga argentina, *L. humile*, el séptimo. Esta medida de descubrimiento (DR) se correlacionó con la proporción de trampas donde una especie estuvo presente y fue la descubridora del cebo (PD) ($r_s = 0.77$, $P < 0.015$). El descubrimiento residual varió según la estación del año.

Todas las especies se desempeñaron mejor en primavera con la excepción de *P. obscurithorax* y *P. triconstricta*, las cuales fueron mejores en otoño. Los cebos fueron descubiertos dos veces más rápido en primavera que en otoño ($F_{1, 497} = 56.92$, $P < 0.0001$). El

tiempo de descubrimiento de las especies más abundantes comunes a ambos hábitats fue 14,8 ± 17,9 min. y varió desde 4,9 ± 5,2 min. para *D. thoracicus* hasta 17,5 ± 19,5 min. para *S. invicta* (Tabla 6.2). Los tiempos de descubrimiento fueron sólo significativos marginalmente entre las especies ($F_{1,\ 497}$ = 2.32, P < 0.056). El tiempo de descubrimiento no se correlacionó con el descubrimiento residual (r_s = -0.17, P > 0.65).

Sólo el patrón de reclutamiento de *C. blandus* difirió del resto de los patrones en el CM (Fig. 6.4a; $F_{24,\ 1069}$ = 2.37, P < 0.0003), mientras que el de *S. invicta* se diferenció en la EBCo (Fig. 6.4b; $F_{12,\ 752}$ = 7.67, P < 0.0002).

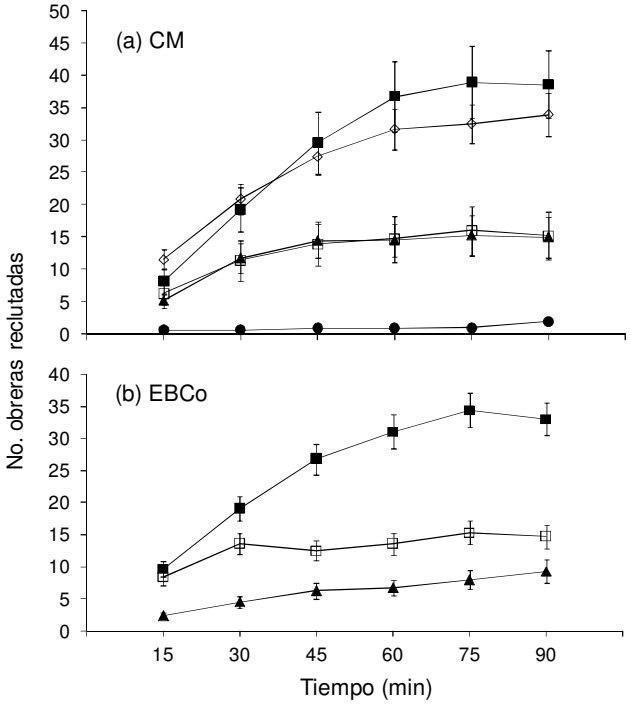


Fig. 6.4 (a y b). Número medio de obreras de las cinco especies más dominantes reclutadas a cebos de atún (registradas cada 15 min.) en el Camping Machuca (CM) y la Estación Ecológica Corrientes (EBCo). Tamaño de muestra: *S. invicta* (■) 59, 188; *P. obscurithorax* (▲) 66, 121; *C. quadriformis* (□), 39, 75; *L. humile* (Δ) 131 y *C. blandus* (●) 21, en a y b, respectivamente.

Por otro lado, la abundancia final de *S. invicta* en los cebos fue subestimada a causa de la dificultad para contar el gran número de obreras reclutadas cubriendo los cebos en algunos casos (> 500 obreras). No hubo relación entre el número total de obreras reclutadas y el tamaño del cuerpo (r_s = -0.70, P > 0.19).

Descubrimiento versus dominancia

Los patrones de descubrimiento-dominancia de las tres especies más abundantes fueron similares en ambos sitios (Fig. 6.5). Solamente *S. invicta* dominó más cebos de los que descubrió, independientemente de su abundancia relativa (Fig. 6.5a-b; t = -10.37, df = 3, P = 0.002). Por el contrario, *P. obscurithorax* descubrió más cebos de los que finalmente dominó (t = 5.60, df = 3, P = 0.011), independientemente del tipo de cebo usado. Ésta descubrió 58,3 y 63,3% de los cebos (χ^2 = 0.003, df = 1, P > 0.05) y dominó 42% y 43% de los cebos (χ^2 = 0.808, df = 1, P > 0.05) de

atún e insectos, respectivamente. Las obreras de *P. obscurithorax* removieron los insectos (completos) de las estaciones y los transportaron de manera cooperativa hasta los nidos. Ninguna interacción con otras especies se observó mientras los insectos eran transportados hasta el nido. El resto de las especies, con la excepción de *P. triconstricta* que fue mejor descubriendo, descubrieron y dominaron igual número de cebos. En el CM, no se encontró relación entre el número de cebos descubiertos y dominados (r_s = 0.46, P > 0.28) que pudiera sugerir un compromiso entre ambas habilidades a nivel del ensamble.

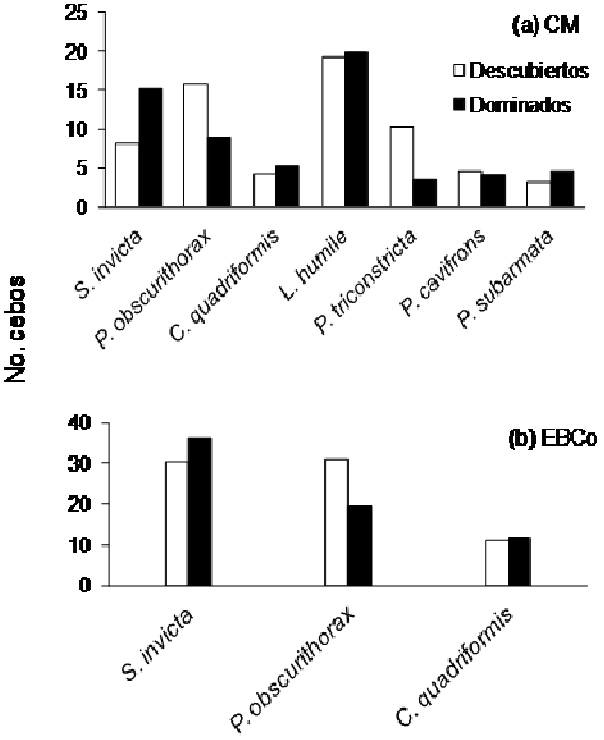


Fig. 6.5 (a y b). Número de cebos descubiertos y dominados por *S. invicta* y seis de sus principales competidores en el Camping Machuca (CM) y la Estación Biológica Corrientes (EBCo) (N = 80 cebos por sitio de estudio).

Dominancia comportamental y ecológica

Nueve especies de hormigas participaron en 99 (85%) de las 116 interacciones observadas (Tabla 6.3). Estas nueve especies representan el 82,2% del total de obreras capturadas en este estudio. Ocho de ellas estuvieron presentes en ambos sitios (*L. humile* estuvo ausente en la EBCo). *Camponotus blandus* tuvo la más alta dominancia comportamental (0,79), seguida por *S. invicta* (0,74), la cual ganó el 78% de los combates registrados con 7 especies. El competidor más frecuente de *S. invicta* fue *P. obscurithorax* con 23 (41,8%) interacciones registradas (Tabla 6.3), de las cuales *S. invicta* ganó 18 (78,3%) mediante el reclutamiento de muchas obreras y el uso de agresiones químicas a través de su aguijón localizado en el extremo terminal del abdomen. De la misma manera, *S. invicta* ganó 4 (80%) de las interacciones que tuvo con *L. humile*, su cuarto más frecuente competidor. Las interacciones entre *S. invicta* y *C. quadriformis* podrían sugerir una similitud comportamental ya que ambas especies ganaron igual número de contiendas (5). Otras tres especies ganaron unas pocas interacciones contra *S. invicta* (Tabla 6.3).

El sistema de relaciones de dominancia comportamental, levemente influenciado por las moscas parasitoides, exhibió una linealidad similar a la esperada por el azar (índice de linealidad mejorado de Landau, $h' = 0.48$, $P = 0.15$) (Tabla 6.3). La proporción ajustada de dominancia de cada especie por el método de Colley correlacionó fuertemente con la proporción de interacciones ganadas por cada especie ($r_s = 0.91$, $P < 0.001$). Si bien este ajuste no cambió la jerarquía de dominancia de las cinco especies más dominantes, sí disminuyó las diferencias entre ellas (Tabla 6.3). Las especies más afectadas en el ranking fueron *P. subarmata* que descendió del 6º al 9º lugar y *D. thoracicus* que ascendió del 9º al 7º lugar.

Solenopsis invicta presentó la mayor dominancia ecológica (0,85 y 0,57), seguida por *L. humile, C. blandus*, *C. quadriformis* y *P. obscurithorax* (Tabla 6.3). Los valores de dominancia ecológica obtenidos usando cebos o trampas de caída estuvieron altamente correlacionados ($r_s = 0.90$, $P < 0.001$). Los valores de dominancia comportamental (ajustados por Colley) fueron correlacionados con ambas medidas de dominancia ecológica ($r_s = 0.73$, $P < 0.025$ y $r_s = 0.78$, $P < 0.014$). Nuevamente, ninguna evidencia de un compromiso dentro del ensamble fue encontrada al relacionar el descubrimiento residual con la proporción de interacciones ganadas ($r_s = 0.59$, $P > 0.09$) o la dominancia ecológica ($r_s = 0.09$, $P > 0.81$ y $r_s = 0.30$, $P > 0.42$).

Los efectos de las moscas parasitoides

Se observó la presencia de moscas parasitoides (Phoridae: *Pseudacteon* spp.) atacando a *S. invicta* en 55 (5,6%) de los 980 cebos monitoreados. En promedio, las moscas aparecieron en los cebos a los 65 ± 22 min. (15-104), es decir, 10 min. antes de registrarse el máximo número de obreras en ambos sitios (Fig. 6.4a y b). En 38 ocasiones (68,5%), las moscas aparecieron siendo *S. invicta* la única especie en los cebos; en 27 de estas ocasiones (70,3%) ($\chi^2 = 22.81$, $df = 2$, $P < 0.05$), después de 15 min del arribo de las moscas, el número de hormigas reclutadas decreció de 43.1 ± 21.6 a 20.4 ± 15.7 ($t = 7.6$, $df = 32$, $P < 0.0001$). Las otras hormigas presentes junto con *S. invicta* al arribo de las moscas fueron *P. obscurithorax*, *C. quadriformis* y *Dorymyrmex thoracicus*; sus interacciones con *S. invicta* están indicadas entre paréntesis en la Tabla 6.3. *Solenopsis invicta* ganó 7 (78%) de las interacciones y perdió 2 (22%) en presencia de las moscas y ganó 36 (78%) y perdió 10 (22%) en su ausencia ($\chi^2 = 0.167$, $df = 1$, $P > 0.05$). Sólo se capturaron unas pocas moscas que atacaron a *S. invicta* al final del experimento. La mayoría

fueron *P. obtusus* (grande) y unas pocas *P. litoralis*. Se observaron también otras especies no identificadas de fóridos en 5 ocasiones atacando a *P. obscurithorax* (3), *D. thoracicus* (1) y *P. fulva* (1).

Discusión

Las comunidades de hormigas

El ensamble de hormigas en el CM fue casi tres veces más rico que en la EBCo (28 especies y 3.336 individuos capturados versus 10 y 1.127, respectivamente); 7 especies fueron comunes en ambos hábitats. Aunque los hábitats no fueron replicados, estos resultados son consistentes con otros que muestran que la complejidad del hábitat juega un rol importante en determinar ensambles más ricos de hormigas (Andersen 1997; Vasconcelos & Vilhena 2006; Sarty *et al.* 2006, ver Capítulo 5).

Aunque la mayoría de los trabajos indican que las hormigas coloradas están presentes usualmente en hábitats simples y disturbados (Tschinkel 2006), *S. invicta* fue numéricamente más dominante en el hábitat más complejo y conservado (bosque en galería en el CM), donde otras cuatro especies fueron co-dominantes numéricamente con *S. invicta*. Esto parcialmente concuerda con lo observado en algunos trabajos en los Estados Unidos donde *S. invicta* fue la especie más dominante numéricamente pero sin que otras especies fueran abundantes en su presencia (Porter & Savignano 1990; Porter *et al.* 1997). En la EBCo, *S. invicta* fue subordinada numéricamente a *P. obscurithorax* (excepto en invierno), otra especie invasora presente frecuentemente junto a *S. invicta* en los Estados Unidos (Storz 2003; Tschinkel 2006). Esta especie fue capaz de coexistir con *S. invicta* en los dos sitios de estudio a pesar de ser abundante y una de las especies más frecuentemente capturadas junto con *S. invicta*.

La abundancia numérica de *S. invicta* fue similar en ambos hábitats (22,6% del total de obreras capturadas en el CM y 24% de las capturadas en la EBCo), mientras que su frecuencia relativamente similar (82% de las trampas en el CM y 64% en la EBCo). A pesar de ser numéricamente dominante durante las primeras tres estaciones en el CM, su presencia no estuvo asociada con una reducción en la riqueza de especies de hormigas, lo que concuerda con King &

Tschinkel (2006), quienes probaron que *S. invicta* no está suprimiendo a otras hormigas (con la excepción de las otras especies de hormigas coloradas) en hábitats disturbados en Estados Unidos.

Descubrimiento y reclutamiento a un recurso

Solenopsis invicta descubrió menos cebos que los esperados según el modelo nulo, lo cual concuerda con lo observado en los Estados Unidos donde *S. invicta* también fue un mal descubridor en ausencia de sus moscas parasitoides (Tschinkel 2006).

Los cebos se descubrieron dos veces más rápido en primavera que en otoño debido probablemente a la mayor temperatura (> 4ºC). LeBrun *et al*. (2007) encontraron una tendencia similar en la planicie de inundación del Río Paraná, en Santa Fe, Argentina. Tiempos de descubrimiento similares (10-13 min.) se encontraron en tres ensambles de hormigas en Brasil (Feener *et al*. 2008), sin embargo, los tiempos de descubrimiento de *S. invicta* fueron menores y muy variables entre ensambles (4-13 min) que el registrado en este trabajo (17.5 min.). Tiempos más largos se observaron para otra hormiga colorada (*S. saevissima*) en otra región de Brasil (Brandão *et al.* 2000). El bajo desempeño de los exploradores de *S. invicta* (y *L. humile*) para encontrar alimento durante el día parece ser compensado por su gran capacidad de reclutar rápidamente gran número de obreras. Esta respuesta fue similar en ambos sitios a pesar de las diferencias en riqueza y abundancia de especies observadas entre los dos hábitats. El reclutamiento masivo de obreras fue un mecanismo importante que le permitió a *S. invicta* controlar los cebos. En Brasil, Brandão *et al.* (2000) también atribuyeron el éxito de *S. saevissima* a este comportamiento.

Descubrimiento versus dominancia

La hormiga colorada *S. invicta* no fue capaz de romper el compromiso entre descubrir y dominar un recurso como otras especies de hormigas invasoras (tal como la hormiga argentina) debido a su mal desempeño como descubridora de cebos. Es importante notar que *S. invicta* descubrió y dominó más cebos en la EBCo que en el CM a pesar de ser menos abundante. El competidor más frecuente de *S. invicta* (*P. obscurithorax*) fue mucho mejor descubridor que dominador de cebos, sugiriendo algún tipo de compromiso con *S. invicta* que facilita su coexistencia. El tipo de cebo

no afectó la habilidad de esta otra especie invasora para descubrir y dominar recursos como fue sugerido por LeBrun *et al.* (2007). En este estudio, *P. obscurithorax* fue un rápido descubridor de recursos independientemente del tamaño y tipo de cebo usado. Esto concuerda con Storz (2003), quien observó que esta hormiga dominó los cebos gracias al trabajo cooperativo de sus obreras que conjuntamente transportaron muy rápidamente trozos intactos de atún o insectos completos hasta sus nidos.

En algunos casos, *P. obscurithorax* también transportó rápida y cooperativamente grandes trozos de atún, evitando interacción con sus competidores para dominar un cebo. Esto podría explicar el hecho de que *P. obscurithorax* fue capaz de ganar más contiendas de las esperadas contra *C. quadriformis*. El consumo del alimento dentro del nido debería también reducir el riesgo de ser una presa de sus parasitoides.

No se encontraron evidencias de un compromiso a nivel de la comunidad entre las habilidades para descubrir y dominar un cebo probablemente debido a que (1) el resto de las especies dominaron tantos cebos como los que descubrieron quizás debido a que los recursos no eran limitantes y (2) las especies oportunistas (*P. fulva* y *Brachymyrmex* sp. 1) no fueron incluidas en los análisis debido a que ellas no interactuaron en los cebos. Estos resultados contrastan con estudios previos (Feller 1987; Savolainen & Vepsäläinen 1989; Morrison 1996; Holway 1999; LeBrun 2005, Feener *et al*. 2008).

Dominancia comportamental y ecológica

Solenopsis invicta fue la segunda especie comportamentalmente más dominante del ensamble. La jerarquía de dominancia comportamental encontrada aquí concuerda con la registrada por LeBrun *et al.* (2007) también en Argentina si sólo son consideradas las especies comunes a ambos estudios. La única excepción fue *C. quadriformis* (0,88), la cual fue superior a *S. invicta* en aquel estudio. El índice ajustado de dominancia comportamental de *S. invicta* (0,74) coincidió con el informado por LeBrun *et al.* (2007), sin embargo este fue más bajo que el informado (0,94) por Morrison *et al.* (2000) usando salchichas como cebos en dos sitios en los Estados Unidos. En Santa Genebra, Brasil, *S. invicta* tuvo un índice similar (0,78) en un ensamble de hormigas donde había fóridos presentes (Feener *et al*. 2008).

Ni *S. invicta* dominó a *C. quadriformis*, ni esta última dominó a *P. obscurithorax*. Esta pérdida de asimetría en la jerarquía de dominancia debería favorecer la coexistencia de las especies observadas en los sitios de estudio debido a la incapacidad de una especie para excluir a otras. *Camponotus blandus* ganó las pocas interacciones en las que participó (4), sin embargo ninguna fue registrada con *S. invicta, C. quadriformis* o *P. obscurithorax*. Por esta razón su valor ajustado de dominancia comportamental decreció de 1 a 0,79. La escasa presencia de esta especie de hormiga en este estudio podría ser consecuencia de su hábito arbóreo (Farji Brener *et al*. 1992).

Solenopsis invicta fue, ecológicamente, la especie dominante, seguida por *L. humile*. Como fue definido por Davidson (1998), la dominancia ecológica es una combinación de la dominancia numérica y comportamental. El hecho que la dominancia ecológica de *L. humile* haya sido mejor que la numérica (4º) y comportamental (4º) indicaría que su dominancia estuvo fuertemente influenciada por su habilidad de reclutamiento masivo más que por su simple ventaja numérica. Aunque *L. humile* no fue un buen descubridor, su rápido reclutamiento a los cebos evitaría que otras especies de hormigas intenten usurpar sus cebos, con la excepción de *S. invicta*, que, a pesar de ser también una mala descubridora, tiene un comportamiento agresivo basado en su fuerte picadura. El ranking de dominancia ecológica de *P. obscurithorax* (5º) fue peor de lo esperado considerando que fue la especie numéricamente más dominante (juntando los dos sitios) y la mejor descubridora de alimento. La dominancia ecológica de *Pheidole obscurithorax* estuvo limitada por su baja capacidad para defender un cebo, principalmente contra *S. invicta*. *Crematogaster quadriformis* fue la tercera-cuarta especie ecológicamente dominante principalmente debido a su habilidad para luchar.

Otros factores tales como los patrones de actividad (separación en el tiempo) y disturbio del hábitat (inundaciones temporarias como en LeBrun *et al.* 2007) podrían haber afectado la estructura del ensamble. Por ejemplo, se espera que las especies subordinadas reduzcan el contacto con las dominantes al forrajear en distintos momentos del día (Cerdá *et al.* 1998). Sin embargo, esta estrategia no serviría para evitar a *S. invicta*, ya que ésta forrajea las 24 hs. Algunas especies que interactuaron con *S. invicta* forrajearon exclusivamente durante el día, como *P. obscurithorax*, y otras fueron más activas de noche, como la hormiga argentina. La actividad nocturna de *S. invicta* observada durante todo el año podría ser una adaptación evolutiva para escapar al ataque de sus moscas parasitoides (Morrison 1999), activas sólo durante el día (ver Capítulo 4).

Los efectos de los parasitoides

La tasa de adquisición de recursos de *S. invicta* (medida como el número medio de obreras que consumió un cebo) disminuyó un 50% después del arribo de las moscas parasitoides. Esta disminución es similar a la registrada por Morrison (1999) para *S. geminata* en los Estados Unidos pero menor que la obtenida (84%) por Feener & Brown (1992) para Costa Rica. Las moscas parasitoides fueron también responsables de afectar la competencia por explotación de hormigas coloradas en otros estudios (Orr *et al*. 1995; Folgarait & Gilbert 1999; Feener 2000). Sin embargo, el pobre desempeño de *S. invicta* descubriendo cebos no puede ser explicado por el efecto de las moscas ya que ellas fueron registradas en solamente el 5,6% de los cebos y mucho tiempo después de la aparición de la primera obrera en el cebo. El hecho de que las moscas aparecieron sobre los cebos casi simultáneamente con el mayor número de obreras reclutadas sugiere que los parasitoides necesitan una alta densidad de hormigas como fuente de feromonas de atracción (Folgarait & Gilbert 1999, Feener 2000, LeBrun 2005). Las obreras de *S. invicta* usualmente también cubrieron los cebos con vegetación y trozos de tierra, una estrategia que ayudaría a protegerlas de competidores y parasitoides. También, después de cubrir los cebos, el número de obreras decreció considerablemente, lo cual debería disminuir la liberación de feromonas y consecuentemente disminuir la probabilidad de que las moscas puedan detectarlas.

No se encontraron evidencias que indiquen que la presencia de las moscas afecta el resultado de las interacciones interespecíficas o que altera la organización de jerarquías de dominancia del ensamble. Aunque esto pudo ser consecuencia del bajo número de moscas (o su tardía aparición), la falta de efecto es consistente con otros estudios sobre *Solenopsis geminata* y *S. invicta* en Estados Unidos (Morrison 1999, Morrison *et al.* 2000) y sobre *S. invicta* (Feener *et al*. 2008 en Genebra) y *Linepithema* sp. (Orr *et al.* 2003) en Brasil, donde la densidad de moscas fue mucho más alta. Además, las hormigas competidoras de *S. invicta* pudieron también haber sido afectadas negativamente por sus moscas parasitoides tanto en Argentina como en Brasil (Disney 1994, Feener *et al*. 2008). Sólo Feener *et al.* (2008) detectaron un fuerte efecto de las moscas parasitoides sobre las jerarquías de dominancia en Bonito, Brasil. Sin embargo, el efecto general fue limitado debido a que las moscas afectaron sólo el 13% de las interacciones de *S. invicta*. LeBrun (2005) y LeBrun & Feener (2002, 2007) encontraron una reducción en las asimetrías entre dos especies de *Pheidole* (las especies hospedadoras) y sus especies

competidoras en Arizona, lo cual incrementó la indeterminación en los resultados de las interacciones competitivas o el traspaso de recursos de la especie hospedadora hacia sus competidoras al reducir sus dominancias competitivas.

Conclusiones

Este capítulo reveló que *S. invicta* dominó ecológicamente a otras hormigas terrestres en dos hábitats en su tierra nativa y su éxito estuvo basado en los siguientes factores: (1) alto número de individuos, (2) bien desarrollado sistema de reclutamiento, (3) comportamiento agresivo y (4) actividad continua de forrajeo. Sin embargo, a pesar de ser abundante, *S. invicta* no fue un buen descubridor de recursos y su presencia no redujo el número de especies de hormigas de la comunidad. La dominancia de *S. invicta* en la comunidad debería disminuir a medida de que la disponibilidad de recursos se vea más limitada y dispersa, debido a su baja habilidad para descubrir recursos. En este escenario, las mejores descubridoras consumirían rápidamente los recursos antes de que *S. invicta* pueda encontrarlos.

Solenopsis invicta fue la especie numéricamente dominante en el hábitat más rico y complejo; sin embargo se desempeñó mejor como descubridora y dominadora en el hábitat más simple y pobre en especies. *Crematogaster quadriformis* (y quizás *C. blandus*) fue la mejor competidora comportamental de *S. invicta* en el área de estudio, mientras que *P. obscurithorax* y *L. humile* las mejores competidoras numéricas debido a sus respectivas buenas habilidades de descubrimiento y reclutamiento.

La baja presencia de moscas parasitoides afectó la tasa de consumo de alimento de *S. invicta* pero no fue suficiente para interferir en sus interacciones con otras especies. Estos estudios deberían repetirse en otros sitios naturales y modificados con una mayor presencia y abundancia de especies de moscas, con más especies de hormigas competidoras y con diferentes niveles de disponibilidad de recursos para confirmar estos resultados.

Agradecimientos. Quiero agradecer en esta oportunidad a Alicia Delgado (Universidad de Córdoba), Juan Pablo Livore, Sonia Cabrera, Joaquín Sacco (Universidad de Buenos Aires) y Laura Varone (SABCL), por su invaluable ayuda durante el trabajo de campo y/o el ingreso y procesamiento de los datos. También a Juan Briano (SABCL), Sanford Porter (CMAVE, ARS-

USDA), Andrew Suárez (Universidad de Illinois en Urbana), David Wise (Universidad de Illinois en Chicago), Javier López de Casenave (Universidad de Buenos Aires) y Diego Rial (Universidad de Buenos Aires) por brindar consejos y ayuda para mejorar este capítulo. Me gustaría agradecer también a Fabiana Cuezzo (Instituto y Museo Miguel Lillo) por la identificación de la mayoría de las especies de hormigas y al personal de la Estación Biológica Corrientes, el camping Machuca y el Centro Nacional de Desarrollo Acuícola (CENADAC) por el apoyo logístico.

Tabla 6.1. Las más abundantes especies de hormigas capturadas en el Camping Machuca (CM) y la Estación Biológica Corrientes (EBCo).

Especies	No. de obreras capturadas (% de trampas de caída[a])				
	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Total
			Camping Machuca		
Solenopsis invicta	389 (83)	156 (70)	165 (58)	45 (35)	755 (82)
Brachymyrmex sp. 1	432 (78)	66 (33)	9 (8)	61 (68)	568 (62)
Linepithema humile	0	48 (40)	106 (35)	361 (93)	515 (56)
Pheidole obscurithorax	253 (63)	62 (43)	35 (23)	154 (60)	504 (63)
Pheidole triconstricta	243 (78)	113 (60)	47 (38)	23 (38)	426 (71)
Pheidole cavifrons	0	0	0	147 (73)	147 (24)
Crematogaster quadriformis	49 (43)	5 (13)	5 (10)	78 (43)	137 (36)
Pheidole subarmata	0	67 (33)	6 (8)	27 (30)	100 (23)
Camponotus substitutus	13 (13)	2 (5)	1 (3)	29 (23)	45 (14)
Paratrechina fulva	25 (25)	1 (3)	3 (3)	2 (5)	31 (12)
Camponotus blandus	21 (20)	2 (5)	0	5 (13)	28 (13)
Crematogaster abstinens	1 (3)	0	0	15 (5)	16 (3)
Dorymyrmex thoracicus	0	0	0	10 (10)	10 (3)
Pachycondyla marginata	0	4 (10)	0	6 (15)	10 (8)
Wasmannia auropunctata	3 (8)	6 (3)	0	1 (3)	10 (4)
Otras	6	5	2	21	34
Total	1.435	537	379	985	3.336
			Estación Biológica Corrientes		
Pheidole obscurithorax	185 (75)	91 (65)	99 (58)	289 (88)	664 (71)
Solenopsis invicta	83 (65)	47 (55)	84 (73)	57 (65)	271 (64)
Crematogaster quadriformis	45 (58)	2 (5)	4 (10)	45 (55)	96 (32)
Paratrechina fulva	44 (50)	6 (10)	0	0	50 (15)
Brachymyrmex sp. 1	3 (3)	1 (3)	9 (18)	12 (18)	25 (3)
Pheidole triconstricta	0	0	6 (8)	1 (3)	7 (3)
Dorymyrmex thoracicus	6 (5)	0	0	0	6 (1)
Camponotus blandus	1 (3)	0	0	0	1 (1)
Otras	3	0	0	4	7
Total	370	147	202	408	1.127

[a]Se usaron 640 trampas de caída: 80 por estación en cada hábitat (40 durante el día y 40 en la noche).

Tabla 6.2. Desempeño de *S. invicta* y sus principales hormigas competidoras como descubridores de cebos.

Especies	Estación Biológica Corrientes				Camping Machuca				EBCo + CM		
	Otoño		Primavera		Otoño		Primavera		Otoño + Primavera		
	DR[a]	PD[b]	DR	PD	DR	PD	DR	PD	DR	PD	Tiempo de descubrimiento[c]
P. obscurithorax	4,1	0,89	-5,5	0,28	3,3	0,54	-1,7	0,25	5,4	0,47	16 ± 17,9 (163)
C. quadriformis	1,2	1,33	2,8	0,56	-0,3	0,25	0,9	0,38	3,9	0,50	8,6 ± 14,4 (65)
C. blandus					0	0,33	0,7	0,56	0,3	0,47	7,1 ± 6,3 (6)
P. cavifrons							0,5	0,37	-0,4	0,37	12,3 ± 9,8 (10)
D. thoracicus							-0,3	0,22	-0,6	0,22	4,9 ± 5,2 (2)
S. invicta	-5,3	0,48	3,1	0,57	-2,0	0,26	-1,2	0,17	-0,9	0,40	17,5 ± 19,5 (157)
L. humile					0	0,33	2,4	0,40	-1,7	0,38	12,9 ± 15,6 (86)
P. triconstricta			-0,4	0	0,3	0,35	-0,6	0,25	-3,0	0,31	16,8 ± 20,6 (35)
P. subarmata					-1,3	0,21	-0,6	0	-3,0	0,18	7,4 ± 4,7 (8)

[a]DR refiere al Descubrimiento Residual. El residuo es la medida en que una especie se aparta del valor de descubrimiento esperado (LeBrun & Feener 2007). Este valor ofrece una medida de la habilidad de descubrimiento relativa para cada especie independientemente de su abundancia relativa en el ambiente. [b]PD es la proporción de los cebos descubiertos por cada especie, es decir el número de cebos descubiertos dividido el número total de trampas de caída en las que estuvo presente. [c]Las medias ± DE (n) de los tiempos de descubrimiento están en minutos.

Tabla 6.3. Dominancia comportamental y ecológica.

Interacciones	Perdidas										Dominancia		
Ganadas	*C. bla*	*S. inv*	*C. qua*	*L. hum*	*P. obs*	*P. sub*	*P. cav*	*P. tri*	*D. tho*	Total	Comportamental	Ecológica	
C. blandus	*	-	-	-	**3**	-	-	**1**	-	4	1 (0,79)	0,73	0,35
S. invicta	-	*	**5** (1)	**4**	**18** (4)	**1**	**1**	**4**	**10** (2)	43 (7)	0,78 (0,74)	0,85	0,57
C. quadriformis	-	5 (1)	*	**5**	**9**	-	-	**1**	**1**	21	0,62 (0,66)	0,68	0,37
L. humile	-	1	1	*	**4**	-	**1**	-	-	7	0,41 (0,52)	0,74	0,37
P. obscurithorax	0	5	7	0	*	**4**	**1**	**1**	-	18	0,33 (0,47)	0,51	0,28
P. subarmata	-	0	-	-	1	*	-	**1**	-	2	0,25 (0,28)	0,54	0,18
P. cavifrons	-	0	-	1	0	-	*	-	-	1	0,25 (0,37)	0,50	0,14
P. triconstricta	0	0	0	-	1	1	-	*	-	2	0,20 (0,33)	0,36	0,09
D. thoracicus	-	1 (1)	0	-	-	-	-	-	*	1	0,08 (0,34)	0,14	0,17
Total	0	12 (2)	13	10	36	6	3	8	11	99			

El cuerpo de la matriz muestra el resultado de las interacciones competitivas: filas = interacciones ganadas; columnas = interacciones perdidas. Los números entre paréntesis indican las interacciones que ocurrieron en presencia de fóridos. En negrita se indican las celdas con la mayoría de las interacciones ganadas. Los guiones indican que no hubo interacción. La dominancia comportamental fue ajustada (paréntesis) por el método de Colley (Colley 2002). La dominancia ecológica fue calculada para cada especie, en la primera columna usando su presencia en cebos, mientras que en la segunda su presencia en trampas de caída.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES

En este trabajo se estudiaron la distribución y abundancia de la hormiga colorada *Solenopsis invica* y sus interacciones ecológicas con hormigas competidoras y moscas parasitoides en diferentes escalas espaciales y temporales y en hábitats naturales y modificados. Los resultados obtenidos permitieron ampliar los conocimientos sobre la relación entre las especies de este ensamble en el extremo sur de su distribución natural en Sudamérica. Hasta el momento, la mayoría de los estudios se han concentrado en áreas agrícolas, banquinas de rutas y zonas urbanas en su región de introducción en los Estados Unidos, donde *S. invicta* es uno de los insectos sociales mejor estudiados.

A continuación se integran los principales resultados y discusiones mencionadas en los capítulos precedentes, se extraen algunas conclusiones y se analiza la implicancia de los resultados obtenidos en la conservación de la diversidad de especies y el control de hormigas invasoras.

Distribución de *S. invicta* y su interacción con moscas parasitoides

La hormiga colorada *S. invicta* se distribuyó a través de diversos hábitats y climas, estando presente al sur hasta la localidad de Mercedes (33° 41´ S), en San Luis, al oeste hasta el Parque Nacional Calilegua (64° 52´ O) en Jujuy, donde fue hallada hasta los 1.100 m de altitud, y al norte siguiendo la cuenca del Río de la Plata a través de Paraguay, Brasil y Uruguay. Sorpresivamente, *S. invicta* no fue encontrada en Bolivia, probablemente debido a que las zonas de baja altitud donde podría haberse encontrado corresponden a la cuenca Amazónica en donde *S. invicta* nunca fue registrada. Se desconocen los factores que limitan su distribución en la región Amazónica, sin embargo, la composición selvática de esta región, ambiente no asociado a *S. invicta*, podría explicar, al menos en parte, su ausencia.

Diez especies de fóridos estuvieron asociadas a *S. invicta* en su área nativa, coexistiendo nueve de ellas en un solo sitio. Este alto número de especies simpátricas se explica por los

distintos patrones de actividad diarios y anuales y por las preferencias por distintos tamaños de obreras de *S. invicta*.

El clima fue determinante para la presencia y abundancia de la mayoría de las especies, con excepción de *P. litoralis* y *P. nocens*, especies genéticamente muy similares que parecieron haber escapado a las restricciones ambientales. Esto podría explicar su dominancia numérica local (71-79% del total de hembras capturadas). Sin embargo, su actividad diurna restringida y su menor abundancia a escala regional (47%) y biogeográfica (29%), sugieren que el clima y tal vez otros factores, como su preferencia por *S. invicta*, puedan limitar su distribución y abundancia. *Pseudacteon obtusus* (grande) mostró la distribución más austral y occidental (en Chile) y fue registrada a la mayor altitud (2.280 m), lo que sugiere una fuerte tolerancia a situaciones de estrés ambiental. Este es el primer registro de una especie de *Pseudacteon* atacando hormigas coloradas en Chile. *P. curvatus* fue la especie más abundante y una de las más ampliamente distribuidas. Su dominancia numérica regional y biogeográfica podría ser el resultado de su habilidad competitiva superior, al menos sobre dos de las especies que explotan el mismo nicho ecológico, la forma grande de *P. obtusus* y *P. tricuspis*. *Pseudacteon cultellatus* fue encontrada por primera vez atacando a *S. invicta*. Una especie de mosca nueva para la ciencia, *P. calderensis*, fue descubierta atacando a la hormiga colorada *S. interrupta* en el noroeste de Argentina. Esta especie fue también descripta en este trabajo.

En general, la tasa de parasitismo natural de las nueve especies agrupadas, registrada por primera vez en este trabajo, fue muy baja (0,24%); aunque el porcentaje alcanzó al 2,81% de las colonias, su efecto directo sobre la mortalidad de *S. invicta* parece poco significativo. Sin embargo, los fóridos afectaron la capacidad de forrajeo de *S. invicta*, aunque no lo suficiente como para afectar su jerarquía de dominancia, probablemente debido a que las moscas fueron poco abundantes y estuvieron presentes sólo en el 20% de sus interacciones con otras especies de hormigas.

Interacciones entre *S. invicta* y sus principales competidoras

Solenopsis invicta fue espacial (64-82%) y numéricamente (23-27%) dominante en todos los ensambles en su área nativa de Sudamérica. Sin embargo, no mostró la mayor biomasa, como ocurre en las regiones donde fue introducida. Su mayor abundancia numérica no excluyó a otras

especies, en especial a sus compañeras del grupo funcional Myrmicinae generalizado, que representaron el 60% de las 8-10 especies de hormigas más comunes en la mayoría de ensambles en Argentina. Por ser ecológicamente similares, las especies de este grupo interactuaron frecuentemente con *S. invicta,* pero ésta ganó el 78% de las interacciones agonísticas principalmente con su más frecuente competidor, *P. obscurithorax.* Sin embargo, a pesar de que la mayoría exhibió buenas habilidades competitivas para descubrir y/o dominar recursos, *S. invicta* dominó ecológicamente a sus principales competidoras usando al menos cuatro mecanismos: (1) alto número de individuos, (2) sistema de reclutamiento muy desarrollado, (3) comportamiento agresivo y (4) actividad de forrajeo continua.

A pesar de ser abundante, *S. invicta* no fue un buen descubridor de recursos (en especial en los meses fríos), lo que facilitó la coexistencia de un mayor número de especies de hormigas en la comunidad. Ante una eventual escasez de recursos en el ambiente, la dominancia de *S. invicta* debería disminuir, debido a su baja habilidad para descubrirlos. En este escenario, las mejores descubridoras consumirían rápidamente los recursos antes de que *S. invicta* pudiese encontrarlos.

Solenopsis invicta fue espacial y numéricamente dominante en los hábitats más ricos y con una mayor complejidad de la vegetación; sin embargo se desempeñó mejor como descubridora y dominadora en hábitats más simples y pobres en especies.

Implicancias en la conservación y control de hormigas invasoras

Este trabajo de tesis constituyó uno de los primeros estudios exhaustivos sobre los patrones de diversidad y funcionamiento de ensambles de hormigas en una extensa área del noreste argentino. Los resultados obtenidos permiten afirmar que la situación en Argentina contrasta fuertemente con lo observado en Norte América, donde el principal impacto ecológico de las especies invasivas es la pérdida significativa de diversidad de hormigas. En Argentina, los ensambles dominados por *S. invicta* fueron diversos e incluyeron otras especies ecológicamente dominantes o co-dominantes. Es evidente que la competencia es más intensa en América del Sur que en Norte América y podría explicar en parte la menor densidad de *S. invicta* en Sudamérica. Las diferencias inter-hemisféricas en diversidad de especies y presencia y abundancia de *S. invicta* sugieren que el fuerte ambiente competitivo en los ensambles de hormigas en Argentina sería

efectivamente el factor más importante (seguido por los enemigos naturales) que limita el éxito de *S. invicta*. Aunque el impacto de la mortalidad causada por los fóridos es muy bajo, su presencia redujo significativamente su capacidad de forrajeo.

Consecuentemente, la introducción, cría masiva y liberación de un gran número de especies de moscas parasitoides desde Sudamérica parece ser la mejor opción de control biológico a implementarse de manera integrada con otros métodos de control como ser el químico (cebos tóxicos) para intentar disminuir la habilidad competitiva de *S. invicta* y así reducir su abundancia en los Estados Unidos. Las especies elegidas para la introducción deberían provenir de la región de origen de las poblaciones invasoras en los Estados Unidos, o de regiones cercanas. En Corrientes coexistieron 9 especies de fóridos, cinco de los cuales tuvieron una amplia distribución geográfica; esto garantizaría una distribución exitosa luego de su introducción y establecimiento en diferentes climas y eco-regiones de los Estados Unidos. Otras dos especies crepusculares no establecidas aún (*P. litoralis* y *P. nocens*) se presentan como excelentes candidatos para controlar a las obreras de mayor tamaño de *S. invicta* ya que fueron numéricamente dominantes en su rango de distribución. La especie asociada por primera vez a *S. invicta* en este trabajo (*P. cultellatus*) parece ser excelente candidata para controlar a las obreras más pequeñas al medio día, cuando la diversidad de moscas es más alta y la competencia entre las distintas especies mayor.

Esta tesis aportó información básica sobre algunos aspectos esenciales de la distribución, biología y ecología de *S. invicta,* sus hormigas competidoras y parasitoides en América del Sur. El conocimiento de la relación plaga-enemigo natural-ambiente en su área nativa es de suma utilidad para proyectos de control biológico y en particular, para el avance del programa de control biológico de *S. invicta* actualmente en curso en los Estados Unidos. Existen todavía varias especies de fóridos parasitoides que podrían ser exportados. La información obtenida podría utilizarse también para diseñar e implementar programas similares de control en otras regiones del planeta invadidas por *S. invicta.*

Lic. Luis A. Calcaterra	Ing. Agr. Juan A. Briano
Autor	Director

BIBLIOGRAFÍA

Adis J. & W. J. Junk. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonian and central Europe: a review. Freshwater Biology 47: 711-731.

Allendorf, F. W. & L. L. Lundquist. 2003. Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. Conservation Biology, 17, 24–30.

Andersen A. N. 1990. The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrials ecosystems: a review and a recipe. Proc. Ecol. Soc. Aust. 16: 347-357.

Andersen A. N. 1995. A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-form in relation to stress and disturbance. J. Biogeogr. 22: 15-29.

Andersen A. N. 1997. Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. J. Biogeogr. 24: 433-460.

Andersen A. N., L. T. van Ingen & R. I. Campos. 2007. Contrasting rainforest and savanna ant faunas in monsoonal northern Australia: a rainforest patch in a tropical savanna landscape. Aust. J. Zool. 55: 363-369.

Andersen A. N., B. D. Hoffman, W. J. Muller & A. D. Griffiths. 2002. Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. J. Appl. Ecol. 39: 8-17.

Azzimonti, G., P. Folgarait & L. Gilbert. 2004. Ritmo circadiano y circanual de fóridos parasitoides de hormigas de fuego en Santiago del Estero. II Reunión Binacional de Ecología. Mendoza, Argentina, 31 octubre al 5 de noviembre 2004.

Azzimonti,G., P. Folgarait & L. Gilbert. 2005. Analizando ensambles de parasitoides (*Pseudacteon* spp.) específicos de hormigas de fuego (*Solenopsis* spp.) en Santiago del Estero; cuánto, dónde, y cuánto muestrear. VI Congreso Argentino de Entomología. San Miguel del Tucumán, Argentina, 12 al 15 de septiembre de 2005.

Banks, W. A., C. L. Lofgren, D. P. Jouvenaz, C. E. Stringer, P. M. Bishop, D. F. Williams, D. P. Wojcik & B. M. Glancy. 1981. Techniques for collecting, rearing, and handling red imported fire ants. United States Department of Agriculture, Advances in Agricultural Technology, Southern Series 21: 1-9.

Bascomte, J., P. Jordano & J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks

facilitate biodiversity maintenance. Science 312:431-433.

Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1995. Ecologia: Individuos, Poblaciones, y Comunidades. Ediciones Omega, Barcelona.

Bestelmeyer B. T. & J. Wiens. 1996. The effect of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. Ecol. Appl. 6, 1225-1240

Bestelmeyer B. T. & J. Wiens. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaic: the consequences of grazing vs. natural heterogeneity. Ecol. Appl. 11: 1123-1140.

Bisigato A., M. B. Bertiller, J. Ares & G. Pazos. 2005. Effects of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. Ecography 28: 561-572.

Borgmeier, T. 1963. Revision of the North American phorid flies. Part I. The Phorinae, Aenigmatiinae and Metopininae, except Megaselia (Diptera, Phoridae). Stud. Entomol. 6: 1-256.

Borgmeier, T. & A. P. Prado. 1975. New or little known Neotropical phorid flies, with description of eight new genera (Diptera: Phoridae). Stud. Entomol. 18: 3-90.

Brandão C.R., R. Silvestre & A. Reis-Menezes. 2000. Influência das interações comportamentais entre espécies de formigas em levantamentos faunístico em comunidades de cerrado. *En* Martins RP, Lewinsohn TM, and Barbeitos MS (eds). Ecologia and comportamento de insectos. Serie Oecologia Brasiliensis, vol VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

Briano, J. A., R.S. Patterson & H. A. Cordo. 1995. Colony Movement of the black imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. Environ. Entomol. 24: 1131-1134.

Brown, A. D., S. Pacheco, T. Lomáscolo & L. Malizia. 2005. Situación ambiental en los bosques andinos yungueños. En: *La situación ambiental Argentina 2005* (eds A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corchera) pp. 53-56. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

Brown, B. V. 2000. Five natural history notes on neotropical phorid flies. Phorid Newsletter 8: 1-2.

Brown, B. V. & D. H. Feener Jr. 1998. Parasitic phorid flies (Diptera: Phoridae) associated with army ants (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae, Dorylinae) and their conservation biology. Biotropica 30: 482-487.

Brown, B. V. & L. W. Morrison. 1999. New *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) from North America that parasitizes the native fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 92: 308-311.

Brown, B. V., P. Folgarait & L. Gilbert. 2003. A new species of *Pseudacteon* Attacking *Solenopsis* fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. Sociobiology 41: 685-688.

Bruno, J. F., J. J. Stachowicz & M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends Ecol. Evol. 18: 119–125.

Cabrera, A. L. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA. Serie de Biología 13. Washington.

Calcaterra, L. A., F. Cuezzo, S. M. Cabrera & J. A. Briano. 2010. Ground ant diversity in the Iberá Nature Reserve, the largest wetland of Argentina. Ann. Entomol. Soc. Am. (en prensa).

Caldera E. J., K. G. Ross, C. J. DeHeeer & D. D. Shoemaker. 2008. Putative native source of the invasive fire ant *Solenopsis invicta* in the USA. Biol. Invasions 10: 1457-1479.

Callaway, R. M. & E. T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. Science 290:521-523

Canziani G., C. Rossi, S. Loiselle & R. Ferrari. 2003. Los Esteros del Iberá. Informe del proyecto El Manejo Sustentable de Humedales en el MERCOSUR. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

Carey, J. R., P. B. Moyle, M. Rejmanek & G. Vermeij. 1996. Preface. Biological Conservation 78:1.

Casanova M. T. 2008. El effects of grazing on freshwater wetlands in Australia: a review of the literature with particular emphasis on the Macquarie Marshes and Gwydir wetlands. Department of environment and climate change NSW, Wetland Recovery Program, State Government and the Australian Government's Water Smart Australia program, Victoria, Australia.

Cerdá, X., J. Retana & S. Cros. 1997. Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. J. Anim. Ecol. 66:363-374.

Cerdá, X., J. Retana & A. Manzaneda. 1998. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterrranean ant communities. Oecologia 117:404-412.

Chen, L., E. O. Onagbola & H. Y. Fadamiro. 2005. Effect of temperature, sugar availavility, gender, mating, and size on the longevity of phorid fly *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae). Environ. Entomol. 34: 246-255.

Colley, W. N. 2002. Colley´s bias free college football ranking method: the Colley matrix explained. (http://www.colleyrankings.com/matrate.pdf).

Colwell R. K. 2006. EstimatesS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0 Persistent. http://www.purl.oclc.org/estimates

Connor, E. F. & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60:1132-1140.

Callcott, M. A. & H. L. Collins. 1996. Invasion and range expansion of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in North America from 1918-1995. Florida Entomologist 79: 240-251.

Cooperrider A. 1991. Conservation of biodiversity on biodiversity on western rangelands. En: *Lanscape linkages and biodiversity* (eds W. E. Hudson) pp. 40-53. Island Press, Washington D.C., USA.

Cooperrider A. 1991. Conservation of biodiversity on biodiversity on western rangelands. En: *Lanscape linkages and biodiversity* (eds W. E. Hudson) pp. 40-53. Island Press, Washington D.C., USA.

Coquillett, D.W. 1907. A new phorid genus with horny ovipositor. Can. Entomol. 39: 207-208.

Creighton, W. S. 1930. The new world species of the genus *Solenopsis* (Hymrnoptera: Formicidae). Proceedings of the American Academy of Arts and Science 66: 39-151.

Cuezzo, F. 1998. Formicidae, pp. 452-462. *En* J. J. Morrone y S. Coscarón [eds.], Biodiversidad de Artrópodos argentinos, Ediciones Sur. La Plata, Argentina.

Cuezzo F. & C. González Campero. 2010. Invertebrados en la selva pedemontana Austral. El caso de Formicidae como ejemplo de caracterización de comunidades de insectos. En: *Ecología, historia natural y conservación de la Selva Pedemontana de las Yungas australes* (eds A. D. Brown, P. G. Blendinger, T. Lomáscolo & P. García Bes). Capítulo 6. Ediciones del Subtrópico, Tucumán, Argentina (en prensa).

Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. Biol. J. Linn. Soc. 61:153-81.

Davidson D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. Ecol. Entomol. 23:484-490

De Fina, L. A. 1992. Aptitud agroclimática de la República Argentina. INTA, Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires, Argentina. 402 pp.

Di Bitetti M. S., Y. E. Di Blanco, J. A. Pereira, A. Paviolo & I. Jiménez Pérez. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). J. Mammal. 90: 479-490, 2009.

Disney, R. H. L. 1994. Scuttle flies: the Phoridae, Chapman and Hall, London. 467 pp.

Disney, R. H. L. & M. V. Michailovskaya. 2000. New species of *Pseudacteon* Coquillett (Diptera: Phoridae) from the Far East of Russia. Fragm. Faun. 43: 35-45.

Deyrup, M. 1991. *Technomyrmex albipes*, a new exotic ant in Florida (Hymenoptera: Formicidae). Florida Entomologist 74:147-148.1991.

Deyrup M., L. Davis & S. Cover. 2000. Exotic ants in Florida. Transactions of the American Entomological Society 126, 293-326.

Dufrene M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67, 345-366.

Dunlap, J. C. 1999. Molecular bases for circadian clocks. Cell 96: 271-290.

Dunn R. R., et al. (22 co-autores) 2007. Global ant (Hymenoptera: Formicidae) biodiversity and biogeography - a new database and its possibilities. Myrmecological News 11: 77-83.

Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.

FAO. 1996. FAO yearbook. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Roma Italia.

Farji-Brener, A. P. J. Folgarait & J. Protomastro. 1992. Asociación entre el arbusto *Capparis retusa* (Capparidaceae) y las hormigas *Camponotus blandus* y *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formidicae). Rev. Biol. Trop. 40:341-344.

Farji-Brener, A., J. C. Corley & J. Bettineli. 2002. The effects of the fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. Divers. Distrib. 8, 235-243.

Feener, D. H. 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? Oikos 90: 79-88.

Feener, D. H., Jr. 1988. Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagus ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 22: 421-427

Feener, D. H., Jr & B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). Ann. Entomol. Soc. Am. 85: 80-84.

Feener, D. H. Jr. & B. V. Brown. 1997. Diptera as parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 42: 73-97.

Feener, D. H. Jr., M. R. Orr, K. M. Wackford, J. M. Longo, W. W. Benson & L. E. Gilbert. 2008. Geographic variation in resource dominance-discovery in Brazilian ant comunities. Ecology 89: 1824-1836.

Fellers, J. H. 1987 Interference and exploitation in a guild of woodland ants. Ecology 68:1466-1478.

Ferster, B. & Z. Prusak. 1994. A preliminary checklist of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of Everglades National Park. Fla. Entomol. 77: 508-512.

Fittkau E. J. & H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. Biotropica 5, 2-14.

Folgarait, P. J. & L. E. Gilbert. 1999. Phorid parasitoids affect foraging activity of *Solenopsis richteri* under different availability of food in Argentina. Ecol. Entomol. 24: 163-173.

Folgarait, P. J., O. A. Bruzzone & L. E. Gilbert. 2002a. Development of *Pseudacteon cultellatus* (Diptera: Phoridae) on *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Environ. Entomol. 31: 403-410.

Folgarait, P. J., O. A. Bruzzone & L. E. Gilbert. 2003. Seasonal patterns of activity among species of black fire ant parasitoid flies (Pseudacteon: Phoridae) in Argentina explained by analysis of climatic variables. Biol. Control 28: 368-378.

Folgarait, P. J., O. A. Bruzzone, R. Patrock & L. E. Gilbert. 2002b. Developmental rates and host specificity for *Pseudacteon* parasitoids (Diptera: Phoridae) of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Argentina. J. Econ. Entomol. 95: 1151-1158.

Folgarait, P. J., O. Bruzzone, S. D. Porter, M. A. Pesquero & L. E. Gilbert. 2005.

Biogeography and macroecology of phorid flies that attack fire ants in southeastern Brazil and Argentina. J. Biogeogr. 32: 353-367.

Fontan R. F. & P. Sierra. 2004. Manejo y conservación de los Esteros del Iberá, módulo hidrología. Proy. GEF/PNUD/ECOS ARG/02/G35.

Fowler, H. G. 1997. Morphological prediction of worker size discrimination and relative abundance of sympatric species of *Pseudacteon* (Diptera., Phoridae) parasitoids of the fire ant, *Solenopsis saevissima* (Hym., Formicidae) in Brazil. J. Appl. Ent. 121: 37-40.

Fowler, H. G., M. A. Pesquero, S. Campiolo & S. D. Porter. 1995. Seasonal activity of species of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids of fire ants (*Solenopsis saevissima*) Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. Cientifica. 23: 367-371.

Giebultonwicz, J. M. 2000. Molecular mechanism and cellular distribution of insect circadian clock. Annu. Rev. Entomol. 45: 769-793.

Gilbert, L. E. & R. J. Patrock. 2002. Phorid flies for the biological suppression of imported fire ants in Texas: Region specific challenges, recent advances and future prospects. Southwest Entomol. 25: 7-17.

Glancey, B. M. , C. E. Stringer Jr, C. H. Craig, P. M. Bishop, and B. B. Martin 1973. Evidence of replete caste in the fire ant *Solenopsis invicta.* Ann. Entomol. Soc. Am. 66:233-234.

Gotelli, N. J. 1996. Ant community structure: effects of predatory ant lions. Ecology 77: 630-38.

Gotelli N. & R. K. Collwell. 2001. Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379-391.

Graham, L. C., S. D. Porter, R. M. Pereira, H. D. Dorough & Amber T. Kelley. 2003. Field releases of the decapitating fly *Pseudacteon curvatus* (Diptera: Formicidae) for control of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Alabama, Florida, and Tennessee. Fla. Entomol. 86: 334-339.

Graham J. H., H. H. Hughie, S. Jones, K. Wrinn, A. J. Krzysik, J. J. Duda, D. C. Freeman, J. M. Emlen, J. C. Zak, D. A. Kovacic, C. Chamberlin-Graham & H. Balbach. 2004. Habitat disturbance and the diversity and abundance of ants (Formicidae) in the Southeastern Fall-Line Sandhills. J. Insect Science 4, 30-44.

Greene, C. T. 1938. A new genus and two new species of the dipterous family Phoridae.

Proceedings of the United States National Museum 85: 181-185.

Greenslade P. J. M. 1978 Ants. In : The physical and biological features of Kunnoth Paddock in central Australia (eds W.A. Low) pp. 109-113. Technical paper no. 4, CSIRO Divison of Land Resources Management, Australia.

Heraty, J. M. 1994. Biology and importance of two eucharitid parasites of *Wasmannia* and *Solenopsis*. Pp. 104-120, *En:* Williams, D. (ed), Exotic Ants: Biology, Impact and Control of Introduced Species. Boulder, CO: Westview Press.

Hill J. C., K. S. Summerville & R. L. Brown. 2008. Habitat associations of the ant species (Hymenoptera: Formicidae) in a heterogeneous Mississippi landscape. Environ. Entomol. 37, 453-463.

Hoffmann B. D. & A. N. Andersen. 2003. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular references to functional groups. Austral Ecol. 28, 444-464.

Hölldobler B, Wilson EO. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften 64:8–15.

Hölldobler B. & E. O. Wilson. 1990. The ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.

Holway, D. A. 1998. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. Oecologia 116:252-258.

Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive argentine ant. Ecology 80:238-251.

Holway, D.A., A. V. Suarez, T. J. Case. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. Science 282:949–52.

Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suárez, N. D. Tsutsui & T. J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. Annu. Rev. Syst. 33: 181-233.

Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Kareiva, P. 1996. Developing a predictive ecology for nonindigenous species and ecological invasions. Ecology 77: 1651–1652.

Kaspari M. & J. D. Majer. 2000. Using ants to monitor environmental changes. En: *Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J.D Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz) pp. 89-98. Smithsonian Institution Press, Washington y London.

Kerley G. I. H. & W. G. Whitford. 2000. Impact of grazing and desertification in the Chihuahuan desert: plant communities, granivores, and granivory. Am. Midl. Nat. 144, 78-91.

Khalaf, K. T. 1968. The seasonal incidence of free Strepsiptera (Insecta) males in southern Louisiana. American Midland Naturalist 80: 565-568.

King, J. R. & S. D. Porter. 2004. Recommendations on the use of alcohols for preservation of ant specimens (Hymenoptera: Formicidae). Insectes Sociaux 51: 1-6.

King J. R. & S. D. Porter. 2005. Evaluation of sampling methods and species richness estimator for ants in upland ecosystems in Florida. Environ. Entomol. 34: 1566- 1578.

King J. R. & W. R. Tschinkel. 2006. Experimental evidence that the introduced fire ant, *Solenopsis invicta*, does not competitively suppress co-occurring ants in a disturbed habitat. J. An. Ecol. 75, 1370-1378.

King J. R. & W. R. Tschinkel. 2008. Experimental evidence that human impact drive fire ant invasions and ecological change. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 51, 20339-20343.

King J. R., A. N. Andersen & A. D. Cutter. 1998 Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia´s humid tropics. Biodivers. Conserv. 7, 1627-1638.

Korzukhin, M. D. S. D. Porter, L. C. Thompson & S. Wiley. 2001. Modeling temperature-dependent range limits for the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the United States. Environ. Entomol. 30: 645-655.

Kronfeld-Schor, N. & T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 153-181.

Kronforst, M. R., P. J. Folgarait, R. J. W. Patrock & L. E. Gilbert. 2006. Genetic differentiation between body size biotypes of the parasitoid fly *Pseudacteon obtusus* (Diptera: Phoridae). Mol. Phylogenet. Evol. 43: 1178-1184.

Kupferberg, S. J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. Ecology 78:1736-1751.

Kusnezov N. 1978. Hormigas argentinas: clave para su identificación, Misc. 61, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

LeBrun, E. G. 2005. Who's the top dog in ant communities? Resources, parasitoids, and multiple competitive hierarchies. Oecologia 142:643-652.

LeBrun, E. G. & D. H. Jr. Feener. 2002. Linked indirect effects in ant-phorid interactions: impacts on ant assemblage structure. Oecologia 133:559-607.

LeBrun, E.G. & D. H. Jr. Feener. 2007. When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. J. Anim. Ecol. 142:643-652.

LeBrun E. G., C. V. Tillberg, A. V. Suarez, P. J. Folgarait, C. R. Smith & D. A. Holway. 2007. An experimental study of competition between red imported fire ants and Argentine ants in their native range. Ecology 88: 63-75.

LeBrun E. G., R. M. Plowes & L. E. Gilbert. 2009. Indirect competition facilities widespread displacement of one naturalized parasitoid of imported fire ants by another. Ecology 90: 1184-1194.

Lee, C. L. & G. W. Gelembiuk. 2008. Evolutionary origins of invasive populations. Evolutionary Applications 1: 427 – 448.

Legendre, P. y Legendre, L., 1998. Numerical Ecology. Elsevier, Armsterdam, 2 ed.

Lofgren, C. S., W. A. Banks & B. M. Glancey. 1975. Biology and control of imported fire ants. Ann. Rev. Entomol. 20: 1-30.

Longino J. T. 2000. What to do with the data? En: *Standard methods for measuring and monitoring biodiversity* (eds D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz) pp. 186-203. Smithsonian Institution Press, Washington y London.

Lowe S., M. Browne, S. Boudjelas & M. De Poorter. 2000. 100 of the World´s Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database, Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species.
Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), pp 12.

Mackay, W. P. & E. E. Mackay. 2002. Ants of New Mexico; Hymenoptera: Formicidae. The Edwin Mellen Press, Lewiston, NY.

Macom, T. E., S. D. Porter. 1996. Comparison of polygyne and monogyne red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) population densities. Ann. Entomol. Soc. Am. 89:535–43.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Majer J. D. 1983. Ants: bio-indicators of mine site rehabilitation, land-use, and land conservation. Environ. Manage. 7: 375-383.

Majer, J. D. & P. Camer-Pesci. 1991. Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems is there a mosaic?. Biotropica 23:173-181.

Marty J. T. 2005. Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. Conservation Biology 19, 1626-1632.

Maturo, H.M., L.J. Oakley, M. Scarafiocca & D.E. Prado. 2007. Informe preliminar. Relevamiento de vegetación en estaciones de monitoreo. Estancia Rincón del Socorro, Corrientes. Technical report. Universidad de Rosario, Santa Fe, Argentina.

Mescher, M. C., K. G. Ross, D. D. Shoemaker, L. Keller & M. J B. Krieger. 2003. Distribution of the two social forms of the fire ant *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in the native South American range. Ann. Entomol. Soc. Am 96:810-817.

McCune B. & M. J. Mefford. 1999. Multivariate analysis of ecological data version 4.01. MjM software, Gleneden Beach, Oregon, USA.

McCune B. & J. B. Grace. 1999. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR.

Morrison, L. W. 1996. Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. Oecologia 107:243-256.

Morrison, L. W. 1999. Indirect effect of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. Oecologia 121:113-122.

Morrison, L. W. 2000. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. Oikos 90:238-252.

Morrison, L. W. & S. D. Porter. 2005. Testing for population-level impacts of introduced *Pseudacteon tricuspis* flies, phorid parasitoids of *Solenopsis invicta* fire ants. BioControl 33: 9-19.

Morrison L. W. & J. R. King. 2004. Host location behavior in a parasitoid of imported fire ants. J. Insect Behav. 17: 367-383.

Morrison, L. W. & S. D. Porter. 2005. Phenology and parasitism rates in introduced populations of *Pseudacteon tricuspis*, a parasitoid of *Solenopsis invicta*. Biocontrol. 50: 127-141.

Morrison, L. W., C. G. Dall'Agilo-Holvorcem & L. E. Gilbert. 1997. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Environ. Entomol. 26: 716-724.

Morrison, L. W., E. A. Kawazoe, G. R. & L. E. Gilbert. 1999. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 92: 198-207.

Morrison, L. W., E. A. Kawazoe, R. Guerra & L. E. Gilbert. 2000. Ecological Interactions of *Pseudacteon* parasitoids and *Solenopsis* ant hosts: environmental correlates of activity and effects on competitive hierarchies. Ecol. Entomol. 25: 433-444.

Morrison, L. W., S. D. Porter, E. Daniels & M. D. Korzukhin. 2004. Potential Global Range Expansion of the Invasive Fire Ant, *Solenopsis invicta.* Biological Invasions 6: 183-191.

Nash M. S., D. F. Bradford S. E. Franson, A. C. Neale, W. G. Whitford & D. T. Heggem. 2004. Livestock grazing effects on ant communities in the eastern Mojave Desert, USA. Ecological indicators 4, 199-213.

Neiff J. J. & A. S. Poi De Neiff. 2006. Situación ambiental en la ecoregión Iberá. En: *La situación ambiental Argentina 2005* (eds A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corchera) pp. 177-184. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

O'Keefe, S. T., J. L. Cook, T. Dudek, D. F. Wunneburger, M. D. Guzman, R. N. Coulson, and S. B. Vinson. 2000. The distribution of Texas Ants. Southwestern Entomologist 22 (supp.): 1-92.

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E.C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao & K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. Bioscience 51:933-938.

Orians G. H. 1986. Site characteristics favoring invasion. En: *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* (eds H.A. Mooney & J.A. Drake) pp. 133-148. Springer-Verlag, New York.

Orivel, J, J. Grangier, J. Foucaud, J. Le Breto, F. André, H. Jourdan, J. C. De Labie, D. Fournier, P. Cerdan, B. Facon, A. Estoup & A. Dejean. 2009. Ecologically

heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. Ecol. Entomol. 34: 504-512.

Orr, M. R. & S. H. Seike. 1998. Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. Oecologia 117:420-425.

Orr, M. R., S. H. Seike, W. W. Benson & L. E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. Nature. 373: 292-293.

Orr, M. R., S. H. Seike & L. E. Gilbert. 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. Ecol. Entomol. 22: 305-314.

Orr, M. R., D. L. Dahlsten & W.W. Benson. 2003. Ecological interactions among ants in the genus *Linepithema*, their phorid parasitoids, and ant competitors. Ecol. Entomol. 28: 203-210.

Parera, A. 2006. Un plan de manejo para la Reserva Natural del Iberá en la provincia de Corrientes. En: *La situación ambiental Argentina 2005* (eds A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera) pp. 189-194. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

Perry, J. N., A. M. Liebhold M. S. Rosenberg, J. L. Dungan, M. Miriti, A. Jakomulska & S. Citron-Pousty. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. Ecography 25: 578-600.

Pesquero, M. A. 2000. Two new species of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids of fire ants (*Solenopsis* spp.) (Hymenoptera: Formicidae) from Brazil. J. N. Y. Entomol. Soc. 108: 243-247.

Pesquero, S., S. Campiolo & H. G. Fowler. 1993. Phorids (Diptera: Phoridae) associated with mating swarms of *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Formicidae). Fla. Entomol. 76: 179-181.

Pesquero, M. A., S. D. Porter, H. G. Fowler & S. Campiolo. 1995. Rearing of *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae), parasitoids of fire ants (*Solenopsis*) (Hymenoptera: Formicidae). J. App. Entomol. 119 677-678.

Pesquero, M. A., S. Campiolo, H.G. Fowler & S. D. Porter. 1996. Diurnal pattern of ovipositional activity in two *Pseudacteon* fly parasitoids (Diptera: Phoridae) of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Fla. Entomol. 79:455-457.

Pest Directory. 2008. International Society for Pest Information. Eulerweg 3, D-64347

Griesheim, Germany, (en format CD).

Petren, K. & T. J. Case. 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. Proc. Nat. Acad. Sci. USA: 95: 11739-11744.

Pianka, E. R. & W. S. Parker. 1975. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. Copeia 1975:141–62

Pierce, W. D. 1909. A monographic revision of the twisted winged insects comprising the order Strepsiptera Kirby. Bulletin of the U. S. National Museum 66: 1-232.

Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga & D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. Bioscience, 50, 53–64.

Pitts, J. P. 2002. A cladistic analysis of the *Solenopsis saevissima* species-group (Hymenoptera: Formicidae). Ph D. dissertation, University of Georgia, Athens, GA.

Porter, S. D., B. van Eimeren & L. E. Gilbert. 1988. Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae): microgeography of competitive replacement. Ann. Entomol. Soc. Am. 81: 913-918.

Porter, S. D. 1998a. Host-specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. Fla. Entomol. 81: 423-429.

Porter, S. D. 1998b. Biology and behavior of *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that parasitize *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Fla. Entomol. 81: 292-309.

Porter, S. D. 2000. Host specificity and risk assessment of releasing the decapitating fly, *Pseudacteon curvatus* as a classical biocontrol agent for imported fire ants. Biol. Control. 19: 35-47.

Porter, S. D. & D. A. Eastmond. 1982. Euryopis coki (Theridiidae), a spider that preys upon *Pogonomyrmex* ants. J. Arachnol. 10:275–77

Porter, S. D. & D. A. Savignano. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. Ecology 71:2095-2106.

Porter, S. D. & L. E. Alonso. 1999. Host specificity of fire ant decapitating flies (Diptera: Phoridae) in laboratory oviposition tests. J. Econ. Entomol. 92: 110-114.

Porter, S. D. & J. A. Briano. 2000. Parasitoid-host matching between the little decapiting fly *Pseudacteon curvatus* from Las Flores, Argentina and the black fire ant *Solenopsis richteri*. Fla. Entomol. 83: 422-427.

Porter, S. D. & M. A. Pesquero. 2001. Illustrated key to *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis saevissima* complex fire ants in South America. Fla. Entomol. 84: 691-699.

Porter, S. D. & L. E. Gilbert. 2004. Assessing host specificity and field release potential of fire ant decapitating flies (Phoridae: *Pseudacteon*), pp. 152-176. *En* R. G. Van Driesche, T. Murray, and R. Reardon (eds). Assessing host ranges to parasitoids and predators used for classical biological control: a guide to best practice. USDA Forest Service, Morgantown, WVA.

Porter S. D., H. G. Fowler & W. P. Mackay. 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). J. Econ. Entomol. 85, 1154-1161.

Porter, S. D., L. A. Nogueira de Sá & L. W. Morrison. 2004. Establishment and dispersal of the fire ant decapitating fly *Pseudacteon tricuspis* in North Florida. Biol. Control 29:179-188.

Porter, S. D., M. A. Pesquero, S. Campiolo & H. G. Fowler. 1995a. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). Environ. Entomol. 24: 475-479.

Porter S. D., D. F. Williams, R. S. Patterson & H. G. Fowler. 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ant (Hymenoptera: Formicidae): an escape from natural enemies? Environ. Entomol. 26, 373-384.

Porter, S. D., L. A. Nogueira de Sá, K. Flanders & L. Thompson. 1999. Field releases of the decapitation fly, *Pseudacteon tricuspis*. Imported Fire Ant Conference, Charleston, South Carolina, p. 102.

Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Campiolo & H. G. Fowler. 1995b. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. Ann. Entomol. Soc. Am. 88: 570-575.

Porter, S. D. 1998. Host-specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. Fla. Entomol. 81:423-429.

Prado, A. P. 1980. New records and descriptions of phorid flies, mainly of the Neotropical Region (Diptera: Phoridae). Stud. Entomol. 19: 561-609.

Ramírez, R. A. 2004. The influence of low humidity, *Pseudacteon* flies, and competition by *Solenopsis xilony* on *Solenopsis invicta*. MS thesis, Entomology, Plant Pathology and

Weed Science, New Mexico States University, Las Cruces, NM.

Ratchford J. S., S. E. Whittman, E. S. Jules, A. M. Ellison, N. J. Gotelli & N. J. Sanders. 2005. The effects of fire, local environment, and time on ant assemblages in fens and forests. Divers. Distrib. 11, 487-497.

Reeves P. N. & P. D. Champion. 2004. Effects of livestock grazing on wetland: Literature Review. National Institute of Water & Atmospheric Research Ltd. (NIWA). Hamilton.

Ribas, C. R. & J. H. Schoereder. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? Oecologia 131:606–611

Ross, K. G. & J. C. Trager. 1990. Systematics and population genetics of fire ants (*Solenopsis saevissima* complex) from Argentina. Evolution 44: 2,113-2,134.

Ross, K. G., E. L. Vargo & L. Keller. 1996. Social evolution in a new environment: the case of introduced fire ants. P. Natl. Acad. Sci. USA 93:3021-3025.

Ruíz, G. M., P. W. Fofonoff, J. T. Carlton, M. J. Wonham, A. H. Hines. 2000. Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. Ann. Rev. Ecol. Syst. 31:481–531.

Sarty, M., K. L. Abbott & P. J. Lester. 2006. Habitat complexity facilities coexistence in a tropical ant community. Oecologia 149:465-473.

Savolainen, R. & K. Vepsäläinen. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. Oikos 51:135-155.

Savolainen, R. & K. Vepsäläinen. 1989. Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. Oecologia 81:481-486.

Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122:240-285.

Servicio Meteorológico Nacional-Fuerza Aérea Argentina. 2005. Registros de la Estación meteorológica del Aeropuerto de Corrientes, Corrientes, Argentina.

Silvestre R., C. R. F. Brandão & R. R. Da Silva. 2003. Grupos funcionales de hormigas: El caso de los gremios del Cerrado. En: (eds F. Fernández) pp. 113-148. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.

Simberloff, D. 1997. The biology of invasions. Pp. 3-17. *En*: Simberloff, D. D. C. Schmitz & T. C. Brown eds. Strangers in paradise: impact and management of non indigenous species

in Florida. Island Press. Whashington D. C. 467 pp.

Simon, C., F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, H. Liu & P. Flook. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 651-701.

Snelling, R. R. & J. H. Hunt. 1975. The ants of Chile. (Hymenoptera: Formicidae). Rev. Chil. Entomol. 9: 63-129.

Stahls, G., H. Hippa, G. Rotheray, J. Muona & F. Gilbert. 2003. Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. Systematic Entomology 28: 433-450.

Stattersfield, A. J., M. J. Crosby, A. J. Long & D. C. Wege. 1998. Endemic bird areas of the World: Priorities for biodiversity Conservation. Birdl. Cons. Ser. 7 Cambrige, UK.

Storz, S. R. 2003. Distribution, spread, activity patterns, and foraging behaviors of the introduced ant *Pheidole obscurithorax* in the southeastern United States. Ph.D. dissertation, The Florida State University, Florida.

Suárez, A.V. & N.D. Tsutsui. 2008. The evolutionary consequences of biological invasions. Molecular Ecology 17**:**351-360.

Suárez, A.V., D. T. Bolger & T. J. Case. 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. Ecology 79: 2041-2056.

Suárez A. V., D. A. Holway& T. J. Case. 2001. Predicting patterns of spread in biological invasions dominated by jump dispersal: insights from Argentine ants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 1095-1100.

Suárez, A.V., D. A. Holway & P.S. Ward. 2005. The role of opportunity in the unintentional introduction of invasive ants. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102:17032-17035.

Sunnucks, P. & D. F. Hales. 1996. Numerous transposed sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I-II in aphids of the genus Sitobion (Hemiptera: Aphididae). Molecular Biology and Evolution 13: 510-524.

Swofford, D. L. 1998. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

The Ramsar Convention on Wetlands. 2008. The Ramsar list of Wetlands of international importance (http://www.ramsar.org/sitelist.pdf).

Thomas, G. M. 2000. BIO-DAP. A biodiversity analysis package. http://nhsbig.inhs.uiuc.edu/www/populations.html.

Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin & D. G. Higgins. 1997. The Clustal X windows interface: Flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Research 24: 4876-4882.

Tobin, J. E. 1994. Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. En Nourishment and Evolution in Insect Societies, ed. J. H. Hunt, C. A. Nalepa, pp. 279-308. Boulder, CO: Westview.

Trager, J. C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). J. N. Y. Entomol. Soc. 99: 141-198.

Tressens S. G., R. O. Vanni & M. G. López. 2002. Las plantas terrestres. En: *Flora del Iberá* (eds M.M. Arbo, S.G. Tressens) pp. 201–379. Editorial Universitaria de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.

Tschinkel W. R. 2006. The Fire Ants. Belknap, Harvard University Press 730 pp.

Tsutsui, N. D., A. V. Suarez. 2003. The colony structure and population biology of invasive ants. Conservation Biology 17: 48-58.

Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway & T. J. Case. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 97:5948-5953.

Vander Meer, R. K. & C. S. Lofgren. 1988. The use of chemical characters in defining populations of fire ants, *Solenopsis saevissima* complex, (Hymenoptera: Formicidae). Fla. Entomol. 71: 323-332.

Vander Meer R. K., R. M. Pereira, S. D. Porter, S. M. Valles & D. H. Oi. 2007.Area-wide suppression of invasive fire ant *Solenopsis* spp. populations. En: Area-Wide Control of Insect Pests, M.J.B. Vreysen, A.S. Robinson & J. Hendrichs (eds.) pp. 487-496, ARS-USDA.

van Ingen, L.T., R. I. Campos, A. N. Andersen. 2008. Ant community structure along an extended rain forest-savanna gradient in tropical Australia. J. Trop. Ecol. 24, 445-455.

Vasconcelos, H. L. & J. M. S. Vilhena. 2006. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. Biotropica 38:100-106.

Vasconcelos, H. L., M. F. Leite, J. M. S. Vilhena, A. P. Lima & W. E. Magnusson 2008. Ant diversity in a Amazonian savanna: Relationship with vegetation structure, disturbances by fire, and dominant ants. Austral Ecology 33: 221-231.

Vázquez, R. J., S. D. Porter & J. A. Briano. 2005. Field release and establishment of the decapitating fly *Pseudacteon curvatus* on red imported fire ants in Florida. BioControl 51: 207-216.

Vitousek, P. M., C. M. Dantonio, L. L. Loope & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. Am. Sci. 84:468-478.

Vogt, J. T. & D. A. Streett. 2003. *Pseudacteon curvatus* (Diptera: Phoridae) laboratory parasitism, release, and establishment in Mississippi. J. Entomol. Sci. 38: 317-320.

Wagner-Smith, K. & S. A. Kay. 2000. Circadian rhythm genetics: from flies to mice to humans. Nat. Genet. 26: 23-27.

Wiens, J. A. J. F. Addicot, T. J. Case & J. Diamond. 1986. Overview: the importance of spatial and temporal scale in ecological investigation, pp. 145-153. *En* J. Diamond and T. J. Case (eds.), Community Ecology, Harper and Row, NY.

Williams, R. N. 1980. Insect natural enemies of fire ants in South America with several new records. Proc. Tall Timbers Conference Ecol. Anim. Control Habitat Manage. 7:123-134.

Williams, R. N., J. R. Panala, D. Gallos & W. H. Whitcomb. 1973. Fire ants attacked by phorid flies. Fla. Entomologist 56: 259-262.

Williamson, M. 1996. Biological Invasions. Chapman & Hall, London**.**

Williamson, M. & A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. Ecology 77: 1661-1666.

Wilson, E. O. 1971. The insect societies. Cambridge, Mass. Belknap Press, Harvard Univ. Press.

Woinarski J. C. Z., A. N. Andersen, T. B. Churchill & A. Ash. 2002. Response of ant and terrestrial spider assemblages to pastoral and military land use, and to landscape position, in a tropical savanna woodland in northern Australia. Austral Ecol. 27: 324-333.

Wolda, H. 1988. Insect Seasonality: Why? Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 1-18.

Wuellner, C. T. & Saunders. 2003. Circadian and circannual patterns of activity and territory shifts: comparing a native ant (*Solenopsis geminata*, Hymenoptera: Formicidae) with its exotic, invasive congener (*S. invicta*) and its parasitoids (*Pseudacteon* spp., Diptera: Phoridae) at a central Texas site. Ann. Entomol. Soc. Am. 96: 54-60.

Wuellner, C. T., S. D. Porter & L. E. Gilbert. 2002a. Eclosion, mating, and grooming behavior of the parasitoid fly *Pseudacteon curvatus* (Diptera: Phoridae). Fla. Entomol. 85: 563-566.

Wuellner, C. T., C. G. Dall´aglio-Holvorcem, W. W. Benson & L. E. Gilbert. 2002b. Phorid fly (Diptera: Phoridae) oviposition behavior and fire ant (Hymenoptera: Formicidae) reaction to attack differ according to phorid species. Ann. Entomol. Soc. Am. 95: 257-266.